

Zeitschrift:	Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Herausgeber:	Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Band:	90 (2006)
Heft:	3-4
Artikel:	Comment interpréter les modifications du zoobenthos (oligochètes et chironomides) dans le lac de Neuchâtel entre 1984 et 2002?
Autor:	Lang, Claude
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-282005

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 06.02.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Comment interpréter les modifications du zoobenthos (oligochètes et chironomides) dans le lac de Neuchâtel entre 1984 et 2002 ?

par

Claude LANG¹

Abstract.—LANG C., 2007. How to interpret changes of zoobenthos (oligochaetes and chironomids) in Lake Neuchâtel between 1984 and 2002? *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 90.3: 133-149.

In Lake Neuchâtel (Switzerland), total phosphorus concentrations in the water have decreased from 45 mg/m³ in 1982 to 10 mg/m³ in 2002. The responses of oligochaete and chironomid communities to this improvement have been analysed anew on the basis of published data. In the oligochaete communities, the percentage of individuals belonging to species indicative of oligotrophic conditions (*Stylodrilus heringianus*, *Spirosperma (Embolocephalus) velutinus*, *Bichaeta sanguinea*) increased from 16% in 1984 to 34% in 1992 but decreased afterwards to 6% in 2002 instead of increasing to 54%, as predicted from the decrease of phosphorus concentrations in the water. In the same time, the abundance of species indicative of mesotrophic conditions (*Potamothrix vejdovskyi*, *P. moldaviensis*, *Limnodrilus hoffmeisteri*) increased whereas that of species indicative of eutrophic conditions (*Potamothrix hammoniensis*, *Tubifex tubifex*) decreased. The abundance of chironomid species indicative of oligotrophic conditions (*Micropsectra notescens*, *Paracladopelma nigritula*, *Macropelopia fehlmanni*) increased continuously from 1984 to 2002, except in 2000. To describe globally the above changes, the abundance of oligotrophic oligochaete and chironomid species was combined. Then this value was reported to the abundance of eutrophic oligochaete species plus that of the oligotrophic species combined as described above. According to this new benthic index, the percentage of individuals belonging to oligotrophic species increased from 20% in 1984 to 67% in 2002, indicating a clear-cut improvement. These contrasted responses could indicate either a restoration following a different path for climatic reasons (the impact of warmer water) or the presence in the sediment of micropollutants (such as pesticides), inhibiting the reproduction of the less tolerant species of oligochaetes which live and reproduce inside the sediment contrary to the chironomids.

Keywords: benthic index, chironomid, eutrophication, indicator, index, lake, oligochaete, pesticides, recovery, zoobenthos.

¹Condémines 32, CH-1028 Préverenges, Suisse
E-mail: claudelang41@hotmail.com

Résumé.—LANG C., 2007. Comment interpréter les modifications du zoobenthos (oligochètes et chironomides) dans le lac de Neuchâtel entre 1984 et 2002 ? *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 90.3:133-149.

Dans le lac de Neuchâtel (Suisse), les concentrations en phosphore total dans l'eau ont diminué de 45 mg/m³ en 1982 à 10 mg/m³ en 2002. Les réponses des communautés d'oligochètes et de chironomides à cette amélioration ont été analysées une nouvelle fois sur la base des résultats publiés. Dans les communautés d'oligochètes, le pourcentage d'individus appartenant à des espèces indicatrices de conditions oligotropes (*Stylodrilus heringianus*, *Spiroperma (Embocephalus) velutinus*, *Bichaeta sanguinea*) a augmenté de 16% en 1984 à 34% en 1992 avant de diminuer à 6% en 2002, au lieu d'augmenter à 54% comme prévu à partir de la diminution des concentrations du phosphore dans l'eau. Dans le même temps, l'abondance des espèces indicatrices de conditions mésotropes (*Potamothrix vejdovskyi*, *P. moldaviensis*, *Limnodrilus hoffmeisteri*) augmente tandis que celle des espèces indicatrices de conditions eutrophes (*Potamothrix hammoniensis*, *Tubifex tubifex*) diminue. L'abondance des espèces de chironomides indicatrices de conditions oligotropes (*Micropsectra notescens*, *Paracladopelma nigritula*, *Macropelopia fehlmanni*) augmente d'une façon continue entre 1984 et 2002, excepté en 2000. Pour décrire globalement les modifications décrites ci-dessus, l'abondance des oligochètes et des chironomides oligotropes est combinée. Puis cette valeur est rapportée à l'abondance des espèces d'oligochètes eutrophes plus celle des espèces oligotropes combinées. D'après ce nouvel indice benthique, le pourcentage d'individus appartenant à des espèces oligotropes augmente de 20% en 1984 à 67% en 2002, indiquant une nette amélioration. Ces réponses contrastées pourraient indiquer une restauration qui suit un chemin différent soit pour des raisons climatiques (l'impact d'une eau plus chaude), soit à cause de la présence de micropolluants (pesticides) dans le sédiment inhibant la reproduction des espèces d'oligochètes les plus sensibles qui vivent et se reproduisent à l'intérieur du sédiment contrairement aux chironomides.

Mots-clés: indice benthique, chironomide, eutrophisation, indicateur, indice, lac, oligochètes, restauration, zoobenthos.

INTRODUCTION

Le lac de Neuchâtel (215 km², 13.8 km³, profondeur moyenne 64 m), comme le Léman et d'autres lacs suisses (FRICKER 1980), a connu une phase d'eutrophisation croissante entre 1950 et 1980, causée par l'augmentation des apports en phosphore, suivie d'une phase de restauration sous l'effet des mesures d'assainissement prises dans le bassin versant (POKORNI 2000, 2002). C'est ainsi que les concentrations moyennes en phosphore total, mesurées dans l'eau lors de la circulation totale, ont baissé de 45 mg/m³ en 1982 à 10 mg/m³ en 2002. Cette diminution du phosphore indique que le lac a passé d'un état méso-eutrophe à un état oligo-mésotrophe se rapprochant ainsi de l'état oligotrophe qui était le sien aux alentours de 1900 (FRICKER 1980). Toutefois, cette évolution positive pourrait être contrariée par le fait que le lac se réchauffe et se charge en nouvelles substances synthétisées par l'homme (pesticides, perturbateurs endocriniens, résidus de médicaments et autres). En effet ces substances par leurs effets sur la biologie lacustre, qui sont encore très mal connus, pourraient empêcher le retour du lac à son état antérieur.

Le but de cette étude est de déterminer à partir de la faune des sédiments

si l'amélioration constatée au niveau de l'eau s'est propagée au fond du lac par l'intermédiaire de la sédimentation organique. Celle-ci diminue lorsque la baisse du phosphore dans l'eau entraîne celle de l'abondance des algues planctoniques (BAINES et PACE 1994). Pour les communautés de vers oligochètes et de larves de chironomides (insectes Diptères) qui constituent l'essentiel de la macrofaune (zoobenthos) des sédiments profonds (JOHNSON *et al.* 1993), la diminution de la sédimentation entraîne celle de la nourriture arrivant à la surface du sédiment. En contre partie, l'oxygène disponible à l'interface eau-sédiment augmente parce que la quantité de matière organique à décomposer diminue (BRINKHURST 1974). Si les communautés d'oligochètes et de chironomides qui existaient avant la phase d'eutrophisation croissante recolonisent la zone profonde du lac de Neuchâtel cela permettra de conclure que l'amélioration observée au niveau de l'eau s'est étendue au sédiment.

En 1918, lorsque le lac de Neuchâtel était oligotrophe comme les autres grands lacs suisses (FRICKER 1980), les espèces d'oligochètes indicatrices de conditions oligotropes étaient présentes dans 90% des prélèvements effectués par MONARD (1919). Les individus appartenant à ces espèces constituaient en moyenne 70% des communautés d'oligochètes dans l'ensemble du lac si la valeur observée dans le Lac Supérieur (Canada et USA), un grand lac oligotrophe de la période contemporaine (LANG 1990), est utilisée comme référence. Ce pourcentage n'était plus que 9% en 1980 dans l'ensemble du lac de Neuchâtel après la phase d'eutrophisation croissante (LANG 1999). Sur la base de cette étude générale, une zone de référence a été choisie sur la rive sud du lac, la moins affectée par l'eutrophisation. Dans cette zone, les espèces oligotropes passent de 16% en 1984 à 34% en 1992 en réponse à la baisse du phosphore (LANG 1999). En 1997 cependant (LANG 2001), l'abondance des espèces d'oligochètes oligotropes diminue au profit de celle d'espèces de chironomides (surtout *Micropsectra*) qui indiquent également des conditions oligotropes. Cette tendance qui se poursuit jusqu'en 2002 (LODS-CROZET et REYMOND 2005), indique que la composition du zoobenthos change d'une façon différente de ce que la baisse du phosphore laissait prévoir: les communautés d'oligochètes typiques d'un lac oligotrophe ne se reconstituent pas.

Les oligochètes et les chironomides ne dépendent pas de la même façon du sédiment pour leur nourriture et leur reproduction ce qui pourrait expliquer en partie les modifications décrites ci-dessus (BRINKHURST 1974, WIEDERHOLM 1980). Les oligochètes passent une grande partie de leur vie à l'intérieur du sédiment (dans les 5 cm supérieurs) où ils se nourrissent de bactéries, se reproduisent et où leurs œufs éclosent. Les chironomides au contraire émergent de l'eau pour se reproduire; les adultes ailés pondent à la surface de l'eau ce qui assure une large dispersion des œufs. Ceux-ci se coulent ensuite à la surface du sédiment et les larves qui en sortent se nourrissent surtout des algues planctoniques et des détritus organiques qui se déposent sur le

fond. A ce propos, signalons que, dans le lac de Neuchâtel, les espèces de chironomides oligotrophes semblent avoir été favorisées à partir de 1995 par la présence d'algues planctoniques de grande taille qui se déposent intactes sur le fond, leur fournissant ainsi une nourriture abondante (LANG 1999). Les algues arrivent intactes sur le sédiment parce que la transparence accrue de l'eau leur permet de se développer normalement plus en profondeur (jusqu'à -40 m) qu'auparavant (POKORNI 2000). Dans ce même lac, la reproduction des espèces d'oligochètes oligotrophes pourrait avoir été inhibée par les substances toxiques présentes dans le sédiment et avec lesquelles ces espèces sont en contact plus étroit que les chironomides du fait de leur mode de vie (LODS-CROZET et REYMOND 2005).

La présente étude analyse une nouvelle fois les résultats déjà publiés (LANG et REYMOND 1993, LANG 2001, LODS-CROZET et REYMOND 2005) afin de mieux interpréter, à partir des modifications du zoobenthos entre 1984 et 2002, celles de l'état du lac de Neuchâtel. L'évolution du lac est décrite au moyen d'indices benthiques qui combinent les oligochètes et les chironomides puisque l'indice basé sur les seuls oligochètes donne des résultats insatisfaisants à certains égards (LANG 2001). Le développement de tels indices, commencé pour les résultats de 1992 à 2000 (LANG 2001), n'a pas été poursuivi ultérieurement (LODS-CROZET et REYMOND 2005). Pourtant, dans le domaine de l'hydrobiologie appliquée, il semble indispensable de pouvoir résumer l'évolution biologique d'un lac au moyen d'indices synthétiques (JOHNSON *et al.* 1993).

STATIONS ET MÉTHODES

Le zoobenthos de la rive sud du lac de Neuchâtel a été étudié en mai et juin 1992, 1997, 2000 et 2002. Chaque année, 30 stations de prélèvements, localisées au moyen d'un récepteur GPS (sauf en 1992 où des repères terrestres ont été utilisés), sont visitées à six reprises. Distantes de 500 m les unes des autres, elles sont placées sur un transect de 15 km de longueur parallèle à la côte, qui va de Portalban à Font. Trois groupes de 10 stations définissent trois zones: la zone 1 (stations 1 à 10) qui s'étend de Portalban à Chevroux, la zone 2 de Chevroux à la Corbière (stations 11 à 20) et la zone 3 de la Corbière à Font (stations 21 à 30). Au cours de chaque visite, une carotte de sédiment d'une longueur de 30 cm, couvrant une surface de 16 cm², est prélevée à une profondeur moyenne de 40 m au moyen d'un carottier descendu depuis la surface.

Ces résultats sont comparés à ceux d'une étude effectuée en 1984 dans la zone 2 (voir ci-dessus), avec les mêmes méthodes de prélèvement, dans 16 stations visitées à 4 reprises chacune. Ces stations sont réparties sur 4 transects couvrant 4 profondeurs: 40 m, 60 m, 90 m et 120 m. L'abondance des espèces

Tableau 1.—Valeurs moyennes (erreurs standards en dessous) des variables décrivant les communautés d'oligochètes et de chironomides du lac de Neuchâtel. Espèces: (1) *Bichaeta sanguinea* Bretscher, (2) *Stylodrilus heringianus* Claparède, (3) *Spiroperma (Emboolocephalus) velutinus* Grube, (4) *Potamothrrix vejvodskyi* (Hrabe), (5) *Limnodrilus hoffmeisteri* (Claparède), (6) *Limnodrilus profundicola* (Verrill), (7) *Potamothrrix moldaviensis* (Vejdovsky & Mrazek) (8) *Potamothrrix hammoniensis* (Michaelsen), (9) *Tubifex tubifex* (Müller), (10) *Micropsectra notescens* (11) *Paracladopelma migrinula*, (12) *Macropelopia fehlmanni* (Kieffer)

Variable	Description	Unité	1984 n=16	1992 n=30	1997 n=30	2000 n=30	2002 n=30	Probabilité Kruskal Wallis	Note
1	Espèces 1-3	Nbre/m ²	635 154	721 64	189 26	288 44	168 31	0.000	Espèces oligotrophes
2	Espèce 4		0 0	249 58	683 155	1118 199	1306 184	0.000	Espèce mésotrophe
3	Espèces 5-7		576 149	282 59	653 131	931 97	1422 275	0.000	Espèces mésotrophes
4	Espèces 8-9		2529 305	881 83	813 95	875 96	589 105	0.000	Espèces mésotrophes eutrophes
5	Toutes les espèces		3750 400	2232 143	2467 228	3365 241	3603 485	0.000	Oligochètes
6	Espèces 10-12		41 16	598 43	1215 141	337 51	871 81	0.000	Espèces oligotrophes
7	Toutes les espèces		137 55	997 71	1469 132	583 65	1198 88	0.000	Chironomides
8	Variables 1 et 6		676 159	1319 93	1404 154	625 63	1038 84	0.000	Espèces oligotrophes
9	IBO	%	16.4 4.2	34.3 3.2	10.4 1.6	10.9 1.8	6.2 1.3	0.000	Var. 1/Var. 5
10	IBOC		24.3	44.9	49.0	53.9	53.9		Valeur calculée
11	IBC01		13.3 2.8	37.6 1.8	37.6 3.2	17.8 2.3	26.3 2.3	0.000	Var. 8/(Var. 8+Var. 5)
12	IBC07		20.0 4.8	60.4 3.0	62.5 3.5	43.4 3.5	66.6 3.9	0.000	Var. 8/ (Var. 8+Var. 4)

IBO indice benthique oligochètes; IBOC indice benthique oligochètes calculé à partir des concentrations en phosphore dans l'eau; IBC01 indice benthique combiné 2001; IBC07 indice benthique combiné 2007.

les plus nombreuses ne change pas significativement avec la profondeur en 1984 ce qui rend possible la comparaison avec les résultats 1992-2002 (LANG et REYMOND 1993).

En laboratoire, le sédiment est tamisé (vide de maille: 0.2 mm) et le refus du tamis est conservé dans du formol 5%. Les tubificidés, les lumbriculidés et les larves de chironomides, séparés du sédiment et comptés sous une loupe. Seuls les oligochètes dont le diamètre dépasse 0.29 mm, sont montés (REYMOND 1994) et identifiés. De cette façon, les jeunes individus dont les variations saisonnières influencent trop l'estimation de l'abondance des espèces, sont éliminés (LANG 1999).

Les larves de chironomides sont identifiées d'après WIERDERHOLM (1983) et la valeur indicatrice des taxons est donnée par SAETHER (1979). En 1997, 2000 et 2002 les chironomides sont comptés et identifiés dans chaque carotte séparément. En 1984 et 1992 au contraire, si les larves sont également comptées carotte par carotte, elles sont seulement identifiées en bloc dans l'ensemble des carottes. Comme les espèces indicatrices de conditions oligotrophes représentent respectivement 30% et 66% de cet échantillon global en 1984 et 1992 (LODS-CROZET et REYMOND 2005, résultats non publiés), ces valeurs sont utilisées pour estimer l'abondance de ces espèces (voir ci-dessous). Les autres espèces de chironomides présentes qui ne possèdent pas de valeur indicatrice bien marquée ne sont pas incluses dans le calcul des indices décrits ci-dessous.

Les espèces d'oligochètes sont classées en trois groupes d'après leur valeur indicatrice (LANG 1990): celles qui indiquent des conditions oligotrophes (tab.1: espèces 1 à 3), mésotrophes (espèces 4 à 7) ou eutrophes (espèces 8 et 9). Les deux espèces du genre *Limnodrilus* sont classées comme indicatrices de conditions mésotrophes sur la base des tendances observées dans le Léman (LANG 2000b), contrairement à leur précédente classification comme espèces eutrophes (LANG 1998). Elles sont comptées ensemble parce que les individus immatures, tout comme ceux de *Potamothis moldaviensis*, ne peuvent pas être différenciés avec certitude. Pour la même raison, les deux espèces eutrophes sont analysées en bloc. Remarquons que les 3 groupes définis ci-dessus peuvent se concevoir (Michel Lafont, *com. pers.*) comme reflétant un gradient de sensibilité aux pollutions du sédiment qui va des espèces les plus sensibles (les espèces oligotrophes) aux plus résistantes (les espèces eutrophes) en passant par les espèces mésotrophes dont la sensibilité est intermédiaire.

Pour chaque espèce ou pour chaque groupe d'espèces, l'abondance (le nombre d'individus présents par m^2) et l'abondance relative (définie ci-dessous) sont déterminées à partir du nombre moyen d'individus présents dans une station qui constitue l'unité de base de l'analyse de mes résultats, contrairement aux études antérieures qui utilisaient le prélèvement comme unité de base. Cette nouvelle façon de faire, adoptée après avoir effectué une

première analyse basée sur les prélèvements, a permis à la fois de diminuer le nombre de valeurs zéros et d'augmenter le nombre d'individus à partir duquel les abondances relatives sont calculées.

Pour 1992, le nombre moyen de chironomides appartenant à des espèces oligotrophes (CO) est estimé pour chaque station à partir des relations qui existent entre le nombre d'individus de cette catégorie et le nombre total (TOTAL) de chironomides présents dans une station sur la base des résultats pris entre 1997 et 2002. L'équation suivante basée sur les résultats de 2000 a été finalement utilisée pour 1992 parce qu'elle donnait les résultats les plus proches de ceux obtenus à partir de l'échantillon global:

$$CO = 0.594 \text{ TOTAL} - 9.9 \quad n = 30 \quad r = 0.766$$

Pour 1984, le nombre de chironomides oligotrophes est estimé pour chaque station en multipliant le nombre total de chironomides par 0.3 le pourcentage de ces individus identifiés dans l'échantillon total.

L'indice benthique utilisant les oligochètes (IBO en abrégé) se base sur l'abondance relative des espèces indicatrices de conditions oligotrophes, appelées pour simplifier espèces oligotrophes. Celle-ci est calculée en rapportant, sous forme de pourcentage, le nombre d'individus appartenant à ces espèces au nombre total de tubificidés et de lumbriculidés adultes (diamètre > 0.29 mm) présents dans une station. L'abondance relative des espèces eutrophes est calculée de la même façon.

Les valeurs moyennes de IBO obtenues dans une zone et une année données sont comparées aux valeurs de référence suivantes (LANG 1990): IBO est égal à zéro si les conditions à la surface du sédiment sont celles d'un milieu eutrophe, les valeurs de IBO varient entre 1% et 17 % dans un milieu méso-eutrophe, entre 18% et 52% (valeur centrale: 35%) dans un milieu mésotrophe, entre 52% et 69% dans un milieu oligo-mésotrophe, enfin IBO dépasse 69% dans un milieu oligotrophe.

L'abondance relative (%) moyenne de IBO peut également être calculée (IBOC) à partir des concentrations moyennes (mg/m^3) en phosphore total (PT) mesurées dans l'eau du lac au cours des 5 années précédant le prélèvement du zoobenthos (LANG 1990):

$$IBOC = 80.29 - 8.35 \text{ PT}^{0.5} \quad (r^2 = 0.81, n = 15)$$

Cette relation empirique est basée sur 15 campagnes effectuées dans 6 lacs d'Europe et 3 lacs d'Amérique du Nord dont le Lac Supérieur. Les concentrations moyennes du phosphore total sur 5 ans sont utilisées parce que le zoobenthos ne réagit pas immédiatement à une variation de ce nutriment (LANG 1998). Si la valeur moyenne de IBO observée dans une série de

prélèvements est inférieure à IBOC, la valeur calculée, cela signifie que la restauration de l'état biologique du sédiment est en retard par rapport à l'état trophique indiqué par le phosphore. Ce retard peut être causé par un manque d'oxygène, par un excès de sédimentation organique ou par la présence de substances toxiques (LANG et REYMOND 1996). Dans la présente étude, l'indice IBOC a été calculé à partir des concentrations en phosphore observées dans le lac l'année même où la campagne de prélèvements a été effectuée (tab. 1).

Deux indices benthiques combinés (IBC) ont été calculés pour chaque station en combinant les nombres d'individus appartenant à des espèces d'oligochètes et de chironomides indicatrices de conditions oligotrophes. Dans la version de cet indice élaborée en 2001 (IBC01 en abrégé), ce nombre est ensuite rapporté au nombre total d'oligochètes auquel s'ajoute le total des espèces oligotrophes. La version 2007 de l'indice (IBC07) est calculée de la même façon, sauf que le nombre total d'oligochètes est remplacé par le nombre d'oligochètes appartenant à des espèces eutrophes (tab. 1). Les valeurs de ces deux indices, exprimées sous forme de pourcentages, peuvent varier entre 0 et 100.

Tous les résultats présentés dans cette étude ont été analysés au moyen du programme d'analyse statistique SPSS (version 14 pour Windows) sur la base du fichier SPSS que le laboratoire du service des eaux, sols et assainissement du canton de Vaud m'a remis et que j'ai remanié en lui ajoutant mes résultats de 1984.

RÉSULTATS

Le tableau 1 résume l'évolution globale du zoobenthos dans le lac de Neuchâtel. L'abondance des espèces d'oligochètes indicatrices de conditions oligotrophes augmente entre 1984 et 1992 puis diminue entre 1992 et 2002. C'est l'espèce *Stylodrilus heringianus* qui décroît le plus entre 1992 et 1997 (LANG 2001). Dans le même temps, l'abondance des espèces caractéristiques des lacs eutrophes, *Potamothrix hammoniensis* et *Tubifex tubifex*, diminue. Au contraire, l'espèce mésotrophe *Potamothrix vejdovskyi* qui a colonisé le lac de Neuchâtel à partir de 1986 (LANG 1999), devient de plus en plus abondante. *Limnodrilus hoffmeisteri* et *L. profundicola* et *Potamothrix moldaviensis* suivent la même évolution. Dans le Léman (Petit Lac), l'augmentation de ces deux espèces de *Limnodrilus* dans la zone profonde (entre 40 et 70 m) entre 1994 et 1999 a été interprétée comme indiquant une amélioration de l'état du sédiment (LANG 2000b).

Les espèces de chironomides indicatrices de conditions oligotrophes, en particulier *Micropsectra*, dont l'abondance accrue en 1997 avait compensé la baisse de celle des oligochètes oligotrophes (LANG 1999), deviennent moins

abondantes en 2000 puis augmentent à nouveau en 2002 (tab. 1).

La comparaison des valeurs des trois indices benthiques (tab. 1) révèle trois diagnostics différents sur l'état du lac: l'indice basé sur les oligochètes seulement indique une dégradation à partir de 1997, l'indice combiné 2001 une dégradation à partir de 2000, l'indice combiné 2007 (IBC07) indique au contraire que l'état du lac s'est amélioré à partir de 1992 avec seulement une baisse en 2000. En 2002, c'est la valeur moyenne de IBC07 qui est la plus proche de la valeur prédictive (IBOC) à partir du phosphore total mesuré dans l'eau du lac (tab.1).

Après cette comparaison globale des 5 campagnes de prélèvements, considérons l'évolution observée chaque année au niveau de chacune des 3 zones étudiées. Entre 1984 et 2002 (fig. 1), l'abondance relative moyenne par zone des espèces d'oligochètes indicatrices de conditions eutrophes diminue montrant ainsi que le lac s'éloigne de l'état méso-eutrophe qui était le sien en 1984. Toutefois, l'évolution de l'abondance relative des espèces d'oligochètes oligotrophes (indice IBO) montre que le lac, au lieu de s'en rapprocher, semble au contraire s'éloigner de l'état oligotrophe qui était le sien aux alentours de 1900 (fig. 2). Les valeurs de l'indice IBO observées entre les zones comparées

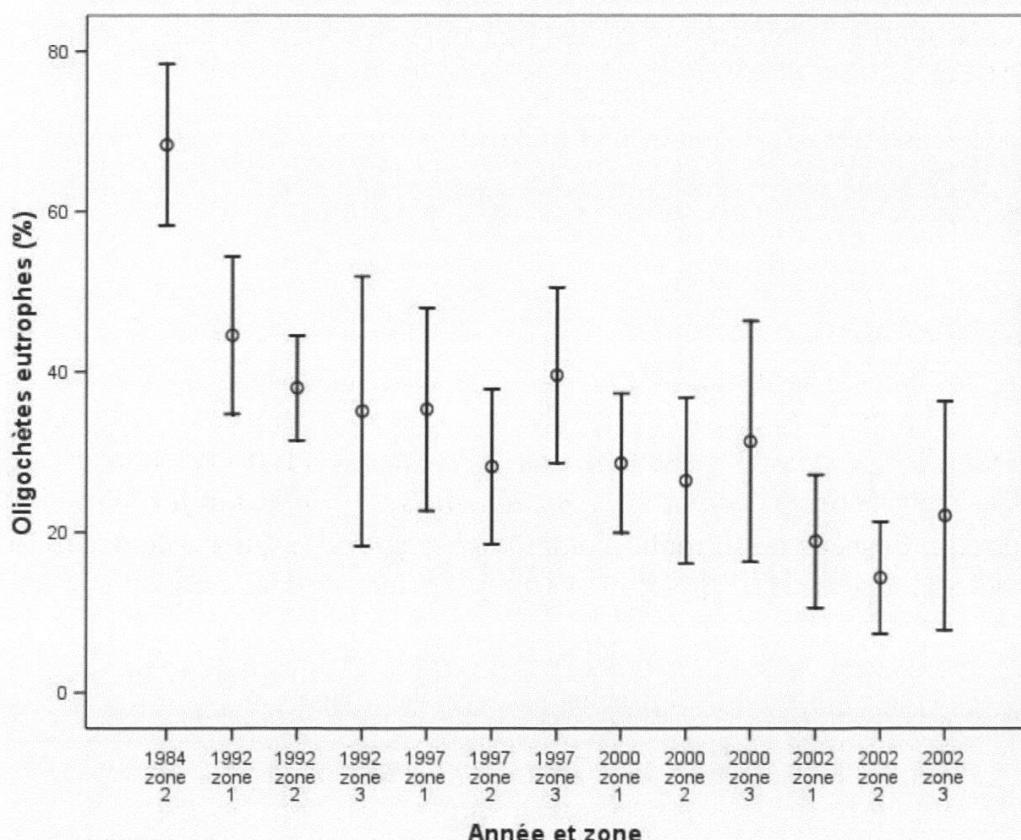


Figure 1.—Abondance relative moyenne des espèces d'oligochètes eutrophes avec l'intervalle de confiance de 95%.

sont significativement différentes (test de Kruskal Wallis $p=0.0001$).

L'indice benthique combiné 2001 montre une amélioration de l'état du lac entre 1984 et 1997, suivie d'une forte baisse en 2000 (fig. 3). De nouveau, les différences observées sont significatives (test de Kruskal Wallis $p=0.0001$). Seul l'indice benthique combiné 2007 indique clairement que l'état du lac s'est amélioré entre 1984 et 2002 avec seulement une forte baisse dans la zone 1 en 2000 (fig. 4). L'analyse de variance indique que les différences observées entre les zones sont significatives ($P=0.0001$). Le test de comparaisons multiples de Scheffe montre que la valeur moyenne observée en 1984 dans la zone 2 est significativement différente de celles qui y ont été observées en 1992, 1997, 2000 et 2002. Ce type d'analyse n'a pas pu être effectué pour les autres indices parce que le test de Levene indiquait que leurs variances n'étaient pas homogènes même après transformation.

Remarquons que les valeurs des variables décrites ci-dessus se modifient chaque année entre les zones 1 et 3 comme elles le feraient dans un gradient de sédimentation organique décroissante (LANG 2000b). Les caractéristiques du sédiment récolté confirment cette interprétation: l'épaisseur de la couche noire oxydée diminue entre Portalban et Font (LANG 2001), indiquant que le sédiment devient de plus en plus compact, donc moins liquide et moins

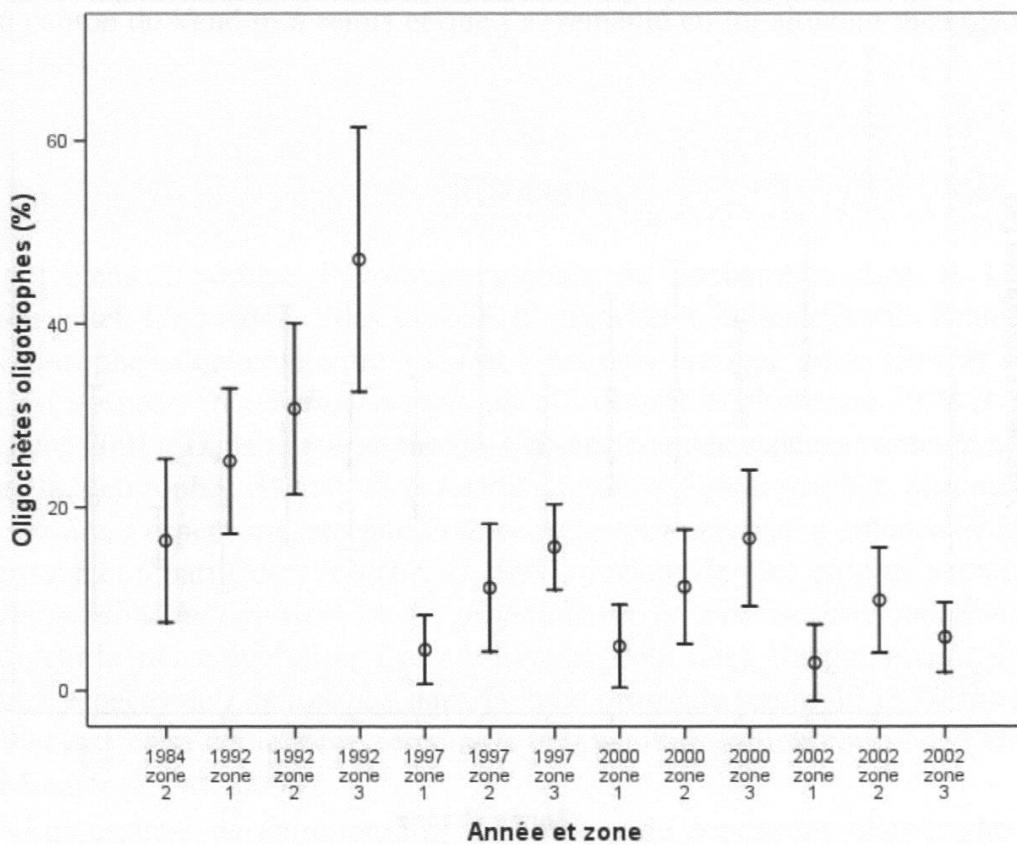


Figure 2.—Abondance relative moyenne des espèces d'oligochètes oligotrophes avec l'intervalle de confiance de 95%.

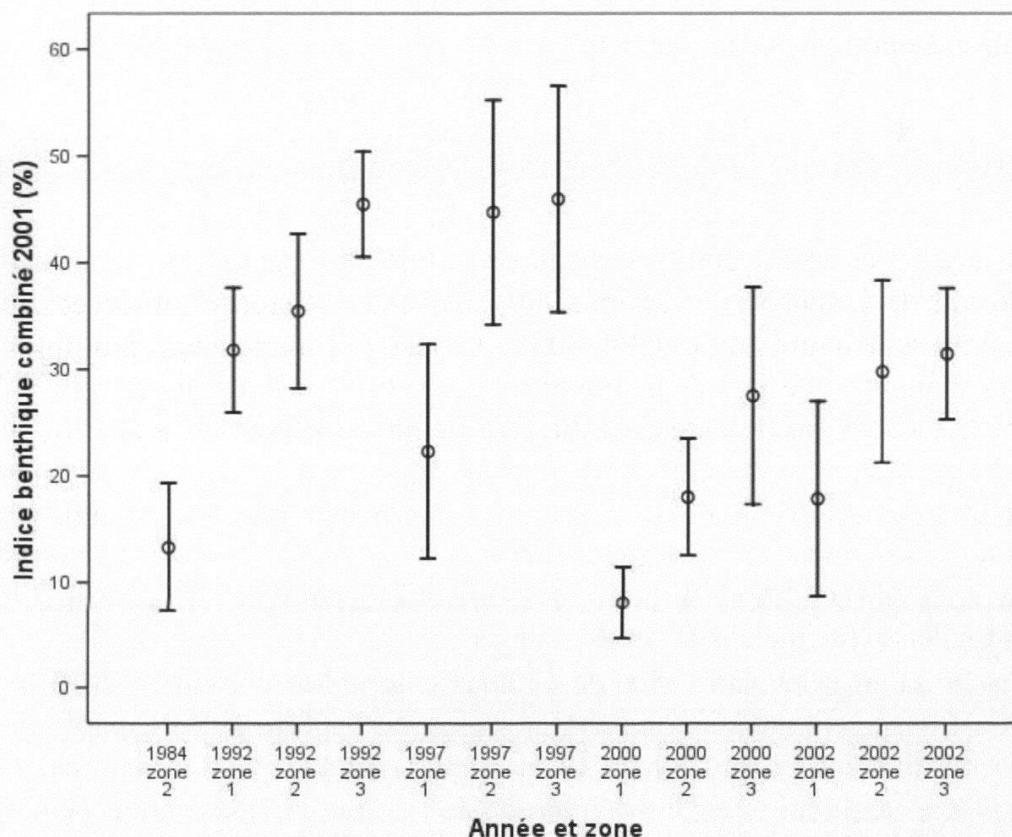


Figure 3.—Valeurs moyennes de l'indice benthique combiné 2001 avec les intervalles de confiance de 95%.

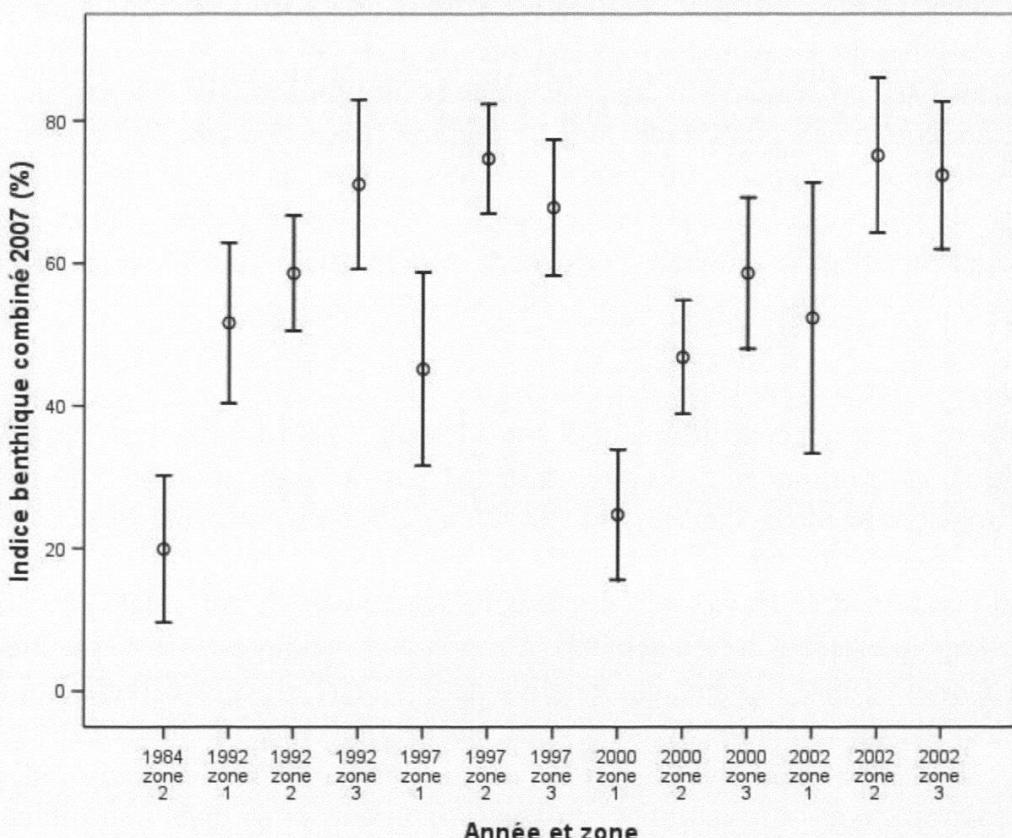


Figure 4.—Valeurs moyennes de l'indice benthique combiné 2007 avec les intervalles de confiance de 95%.

organique entre les zones 1 et 3.

DISCUSSION

A partir de 1997 et jusqu'en 2002, les communautés d'oligochètes du lac de Neuchâtel ne réagissent pas comme celles du Léman entre 1991 et 2003 à la baisse des concentrations en phosphore dans l'eau (LANG 1998, 2001, LODS-CROZET et REYMOND 2004, 2005). L'abondance relative des espèces indicatrices de conditions oligotrophes, après avoir augmenté comme prévu entre 1984 et 1992 (tab. 1), diminue au contraire entre 1997 et 2002. En 1997 (LANG 1999), les espèces de chironomides oligotrophes qui ont pris de l'importance par rapport aux oligochètes, vont à l'avenir les remplacer dans ce rôle d'indicateurs. De ce fait, un premier indice benthique combinant les individus appartenant à des espèces d'oligochètes et de chironomides indicatrices de conditions oligotrophes a été mis au point en 2001 (LANG 2001) puis un deuxième dans cette étude (tab. 1).

En 2002, la valeur moyenne de ce deuxième indice combiné (IBC07) qui est de 67%, est donc supérieure à la valeur de 54% calculée à partir de la concentration en phosphore dans l'eau. Remarquons que cette valeur calculée représente la situation de l'ensemble du lac et que la restauration peut être beaucoup plus rapide dans certaines zones où la sédimentation organique est moins intense (LANG et REYMOND 1996). Les différences observées entre les zones 1 et 3 illustrent d'ailleurs l'effet d'une sédimentation organique décroissante sur les variables biologiques (fig. 1- 4). En 2002, la valeur de l'indice basé seulement sur les oligochètes oligotrophes (IBO) n'est que de 6% tandis que celle de l'autre indice combiné (IBC01) est de 26%. D'après les valeurs de référence présentées dans le chapitre stations et méthodes, la valeur la plus élevée (67%) correspond à ce qui s'observe dans un lac oligomesotrophe et ce diagnostic est en accord avec la baisse du phosphore; la plus basse valeur correspond à un lac méso-eutrophe ce que contredit l'évolution du phosphore et la troisième valeur caractérise un lac mésotrophe, soit une situation intermédiaire entre ces extrêmes.

Pour expliquer ces différences, considérons d'abord ce qui se passe au niveau des communautés d'oligochètes. Dans la zone profonde d'un lac eutrophe comme le lac de Morat (LANG 2000a), *Tubifex tubifex* et *Potamothrix hammoniensis* constituent presque 90% des communautés d'oligochètes. Si la diminution de l'abondance des espèces oligotrophes entre 1992 et 2002 signifiait que le lac de Neuchâtel se rapproche à nouveau de l'état méso-eutrophe de 1984, l'abondance relative de ces deux espèces caractéristiques des lacs eutrophes aurait augmenté. Leur diminution entre 1984 et 2002 (fig. 1) au profit des espèces mésotrophes qui deviennent les plus abondantes, indique au contraire que la restauration du lac se poursuit, mais dans une direction différente de celle prise par le Léman (LANG 1998). La réaction claire de ces

deux espèces eutrophes à la baisse du phosphore explique leur utilisation dans le calcul de l'indice benthique combiné 2007.

L'augmentation spectaculaire de l'espèce mésotrophe *Potamothrix vejdovskyi* entre 1984 et 2002 montre la capacité qu'ont certaines espèces introduites à coloniser un nouveau milieu. Cette espèce qui n'était en effet pas présente dans le lac de Neuchâtel en 1980, y a été observée pour la première fois en abondance en 1986 (LANG 1999). Son extension pourrait avoir été favorisée par l'augmentation de la température de l'eau (LANG 1998) qui a été constatée au cours de cette période (POKORNI 2000, 2002). Dans le Léman, où cette espèce était bien installée en 1950 déjà (JUGET 1967), son abondance a augmenté aux dépens de celle des espèces oligotrophes lors de l'accroissement des concentrations en phosphore avant de suivre la tendance inverse pendant la phase de restauration (LANG 1998, 2000b). Dans ce lac, son abondance moyenne entre 40 et 100 m de profondeur a passé de 2922 à 1341 individus par m² entre 1983 et 2003 (LODS-CROZET et REYMOND 2004). Cette dernière valeur est proche de celle observée dans le lac de Neuchâtel en 2002 (tab. 1). Notons également que, dans le Léman, *P. vejdovskyi* colonise des sédiments nettement plus pollués par les métaux lourds que ceux où se rencontrent les espèces oligotrophes (LANG et LANG-DOBBLER 1979). La reproduction de cette espèce est donc favorisée par une augmentation de la température de l'eau, tout en étant moins inhibée par la présence de substances toxiques que celle des espèces oligotrophes. Ces constatations s'appliquent également aux trois autres espèces mésotrophes en expansion citées dans le tableau 1. Notons que c'est l'augmentation de l'abondance des espèces mésotrophes qui cause en 2002 la baisse des valeurs de l'indice benthique combiné 2001 (tab. 1). En interprétant le signal émis par les communautés d'oligochètes entre 1984 et 2002, nous pouvons dire que le lac de Neuchâtel est devenu un lac mésotrophe aux eaux plus chaudes, qu'il est nettement moins eutrophe mais qu'il n'est pas redevenu oligotrophe.

Les espèces indicatrices de conditions oligotrophes, au lieu de redevenir plus abondantes dans les communautés d'oligochètes en réponse à la baisse du phosphore, sont remplacées dans ce rôle d'indicateurs par des espèces de chironomides. Ce remplacement peut être attribué à des causes climatiques et/ou à une pollution par des substances toxiques (LANG 2001, LODS-CROZET et REYMOND 2005). Le retour des communautés benthiques originelles peut être contrarié à un certain stade de la restauration par le changement des conditions climatiques qui favorise certaines espèces mieux adaptées, en particulier les nouvelles espèces introduites, et qui défavorise les espèces indigènes. Pour le lac de Neuchâtel comme pour le Léman et les autres lacs suisses, c'est le réchauffement de l'eau qui constitue le changement majeur de ces dernières années. D'après cette interprétation, le réchauffement du climat influencerait favorablement les cycles d'abondance des chironomides

oligotrophes, défavorablement ceux des oligochètes oligotrophes en agissant probablement au niveau de la nutrition et de la reproduction des espèces. Notons par exemple que des printemps plus chauds pourraient augmenter la survie des chironomides lors de leur vol de reproduction et augmenter ainsi le nombre des œufs pondus.

La deuxième explication possible serait la présence, au sein du sédiment et de l'eau interstitielle, de substances toxiques qui perturberaient davantage la reproduction des espèces d'oligochètes oligotrophes que celle d'autres espèces plus résistantes, telles que *P. vejdovskyi*, ou que les espèces de chironomides oligotrophes. En effet, celles-ci vivent en contact moins étroit avec le sédiment que les oligochètes, à la fois pour leur nutrition et leur reproduction (voir l'introduction). La composition du zoobenthos serait ainsi infléchie par l'action de micropolluants dans une direction différente de celle que la baisse du phosphore laissait prévoir. Notons, par exemple, que le nombre de trichoptères du genre *Limnephilus* capables de se reproduire normalement diminue significativement lorsqu'une concentration de lindane de 1 ng/l est atteinte (SCHULZ et LIESS 1995).

Diverses observations laissent supposer que la situation décrite ci-dessus pourrait s'appliquer au lac de Neuchâtel. Tout d'abord, les concentrations en atrazine atteignent 100 ng/l dans l'eau du lac (B. Pokorni, *com. pers.*), soit le double de celles mesurées dans le Léman (BLANC *et al.* 2000). Même si cette substance n'a pas été détectée au niveau du sédiment en 2003 (B. Lods-Crozet, *com. pers.*), sa concentration élevée dans l'eau montre que le lac de Neuchâtel, du fait de son plus petit volume, est plus sensible que le Léman à des apports toxiques. Or le nombre de substances découvertes dans l'eau du Léman et qui peuvent perturber la biologie des organismes ne cesse de croître (EDDER *et al.* 2006). Comme cette tendance doit s'observer également dans le lac de Neuchâtel, les effets possibles seront d'autant plus importants que son volume est 6,4 fois plus petit. De fait, au niveau du sédiment de ce lac (LODS-CROZET et REYMOND 2005), les concentrations observées en 2003 sont supérieures à celles du Léman en ce qui concerne les hydrocarbures aromatiques polycycliques (HAP, PAH en anglais), elles sont égales pour les polychlorobiphényles (PCB). D'après ces auteurs, certaines des valeurs mesurées seraient susceptibles d'affecter à long terme la nutrition et la reproduction des espèces d'oligochètes les plus sensibles. Surtout si l'augmentation de la température de l'eau observée amplifie encore l'effet des substances toxiques.

L'évolution du zoobenthos dans le Léman en 2005 (LODS-CROZET et REYMOND 2006), qui correspond à celle observée dans le lac de Neuchâtel entre 1992 et 1997, pourrait relever des mêmes causes. A 150 m de profondeur dans le Grand Lac, le bassin principal du Léman (profondeur moyenne 172 m), le pourcentage d'individus appartenant à des espèces d'oligochètes oligotrophes, qui avait passé de 18% en 1993 à 30% en 1998, est redescendu à

18% en 2005. Les espèces de chironomides oligotrophes, devenues deux fois plus fréquentes entre 1998 et 2005, ont probablement compensé cette baisse mais, comme aucun indice benthique combiné n'a été calculé, cette évolution n'a pas été quantifiée. Ces résultats permettent de supposer que le zoobenthos du Grand Lac, du fait du grand volume de ce bassin (86 km³), a réagi huit ans plus tard que celui du lac de Neuchâtel à l'augmentation de la température de l'eau couplée à celle des substances toxiques dans le sédiment.

Dans le Petit Lac, le plus petit de deux bassins du Léman (profondeur moyenne 41 m), l'abondance relative des espèces d'oligochètes oligotrophes, après avoir augmenté entre 1985 et 1994, ne change pas significativement entre 1994 et 1999 tandis que celle des espèces de chironomides oligotrophes augmente (LANG 2000b). De ce fait, l'abondance relative combinée de ces deux groupes passe de 14% en 1994 à 24% en 1999. Ces résultats suggèrent que, si la réaction du zoobenthos a été plus rapide dans le Petit Lac, c'est parce que son volume ne représente que le 4% de celui du Grand Lac.

En conclusion, les indices basés sur le zoobenthos permettent de décrire globalement la restauration biologique des sédiments profonds du lac de Neuchâtel entre 1984 et 2002. Selon les indices choisis, le diagnostic posé sur l'évolution du lac est tout à fait différent. L'indice benthique basé seulement sur les oligochètes (IBO, Tab.1) indique que le lac n'arrive pas revenir à son état antérieur, à cause peut-être des effets de substances toxiques. Au contraire, l'indice benthique qui combine les oligochètes et les chironomides (IBC07) indique une amélioration conforme à ce que laissait prévoir la baisse des concentrations en phosphore dans l'eau du lac. Ces deux interprétations extrêmes reflètent probablement des points de vue différents sur une même réalité. L'impact positif de la baisse du phosphore s'exerce en effet dans un lac en train de réchauffer et où de nouvelles substances synthétisées par l'homme influencent la biologie du lac d'une façon différente à l'intérieur et à la surface du sédiment.

REMERCIEMENTS

Cet article est dédié à la mémoire du Professeur Jacques Juget qui a guidé mes premiers pas dans l'étude des oligochètes. Les remarques du Dr. Michel Lafont m'ont permis d'améliorer ce texte. Le laboratoire du service des eaux, sols et assainissement du canton de Vaud m'a remis une partie des résultats nécessaires à cette étude.

BIBLIOGRAPHIE

- BAINES S.T. and PACE M., 1994. Relationships between suspended particulate matter and sinking flux along a trophic gradient and implication for the fate of planktonic primary production. *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 25-36.
BLANC P., CORVI C., KHIM-HEANG S. et RAPIN F. 2000. Evolution physico-chimique des

- eaux du Léman: campagne 1999. Rapports de la commission internationale pour la protection des eaux du Léman contre la pollution: 33-58.
- BRINKHURST R.O., 1974. The benthos of lakes. The Macmillan Press, London Basingstoke. 190 p.
- EDDER P., ORTELLI D. et RAMSEIER S., 2006. Métaux et micropolluants organiques. Rapports de la commission internationale pour la protection des eaux du Léman contre la pollution: 65-87.
- FRICKER HJ., 1980. OECD eutrophication programme: regional project alpine lakes. Swiss Federal Board for Environmental Protection CH-3003 Bern.
- JOHNSON R.K., WIEDERHOLM T. and ROSENBERG D.M., 1993. Freshwater biomonitoring using individual organisms, populations, and species assemblages of benthic macroinvertebrates. In ROSENBERG D.M. and RESH V.H. (Eds), 1993. Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates. Chapman & Hall. New York. 488 p.
- JUGET J., 1967. La faune benthique du Léman: modalités et déterminisme écologiques du peuplement. Thèse univ. Lyon. 366 p.
- LANG C., 1990. Quantitative relationships between oligochaete communities and phosphorus concentrations in lakes. *Freshwater Biol.* 24: 327-334.
- LANG C., 1998. Using oligochaetes to monitor the decrease of eutrophication: the 1982 -1996 trend in Lake Geneva. *Archiv für Hydrobiol.* 141: 447-458.
- LANG C., 1999. Contrasting responses of oligochaetes (Annelida) and Chironomids (Diptera) to the abatement of eutrophication in Lake Neuchâtel. *Aquatic Sci.* 61: 206-214.
- LANG C., 2000a. Etat trophique du lac de Morat indiquée par le zoobenthos: tendance 1980 - 1998. *Rev. suisse Zool.* 107(2): 233-243.
- LANG C., 2000b. Réponse des communautés d'oligochètes (Tubificidés et Lumbriculidés) et de diptères Chironomidés à la baisse des teneurs en phosphore dans le Léman (Petit Lac). *Ann. Limn.* 36: 13-20.
- LANG C., 2001. Réponse anormale du zoobenthos (oligochètes et chironomides) à la baisse du phosphore dans le lac de Neuchâtel. *Rev. suisse Zool.* 108 : 891-903.
- LANG C., and LANG-DOBBLER B., 1979. The chemical environment of tubificid and lumbriculid worms according to the pollution level of the sediment. *Hydrobiol.* 65: 273-282.
- LANG C. and REYMOND O., 1993. Recovery of Lake Neuchâtel (Switzerland) from eutrophication indicated by the oligochaete communities. *Archiv. Hydrobiol.* 128: 65-71.
- LANG C. and REYMOND O., 1996. Empirical relationships between oligochaetes, phosphorus and organic deposition during the recovery of Lake Geneva from eutrophication. *Archiv Hydrobiol.* 136: 237-245.
- LODS-CROZET B. et REYMOND O., 2004. Réponses des communautés benthiques du Léman à l'amélioration de son état trophique entre 1983 et 2003. Rapports de la commission internationale pour la protection des eaux du Léman contre la pollution: 99-109.
- LODS-CROZET B. and REYMOND O., 2005. Ten years trends in the oligochaete and chironomid fauna of Lake Neuchâtel (Switzerland). *Rev. suisse de Zool.* 112: 543-558.
- LODS-CROZET B. et REYMOND O., 2006. Evolution du zoobenthos profond du Léman. Rapports de la commission internationale de protection des eaux du Léman contre la pollution: 141- 146.
- MONARD A., 1919. La faune profonde du lac de Neuchâtel. Thèse univ. Neuchâtel. 176 p.
- POKORNI-AEBI B., 2000. Surveillance des eaux de surface. Rapport du service de la protection de l'environnement du canton de Neuchâtel, CH-2034 Peseux.
- POKORNI-AEBI B., 2002. Suivi de la qualité des eaux du lac de Neuchâtel (Suisse). *Bull. Soc. neuchât. Sc. nat.* 125: 135-143.

- REYMOND O., 1994. Préparations microscopiques permanentes d'oligochètes: une méthode simple. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 83.1: 1-3.
- SAETHER O.A., 1979. Chironomid communities as water quality indicators. *Holarctic Ecology* 2: 65-74.
- SCHULZ R. and LIESS M., 1995. Chronic effects of low insecticide concentrations on freshwater caddisfly larvae. *Hydrobiol.* 299: 103-113.
- WIEDERHOLM T., 1980. Use of benthos in lake monitoring. *J. Water Poll. and Control Fed.* 52: 537-547.
- WIEDERHOLM T., (Ed.) 1983. Chironomidae of the Holarctic region. Part 1. Larvae. Entomologica Scandinavica. Suppl. 19. 457 p.

Manuscrit reçu le 12 avril 2007

