

ETUDE THERMIQUE GLOBALE DU RHONE

PHASE III

Lot 2 : Etude à l'échelle du Rhône des compartiments biologiques



ARALEP
Ecologie des Eaux Douces

Domaine Scientifique de la Doua, Bât. CEI-66, Bd Niels Bohr, BP 2132
69603 VILLEURBANNE Cedex



Cemagref Aix-en-Provence, Unité de Recherche Hydrobiologie
3275 Route de Cézanne, CS 40061
13182 AIX-EN-PROVENCE Cedex 5

Cemagref Lyon, Unité de Recherche Biologie des Ecosystèmes Aquatiques
3 bis, quai Chauveau CP 220
69336 Lyon Cedex 09



**Université Lyon1, UMR CNRS 5023, Laboratoire d'Ecologie des Hydrosystèmes
Fluviaux**
43 Boulevard du 11 Novembre 1918
69622 Villeurbanne Cedex

Avril 2006

CONTENU

LOT 2.1 : Etude des relations entre les variables d'environnement et les invertébrés benthiques à l'échelle du fleuve, 1985-2004

LOT 2.2 : Etude des relations entre les variables d'environnement et les peuplements piscicoles à l'échelle du fleuve

Lot 2.2.1 : Synthèse des suivis piscicoles des sites rhodaniens, 1984-2004

Lot 2.2.2 : La variabilité hydro-climatique et son rôle sur la reproduction des poissons Cyprinidae, 1982-2004

Lot 2.2.3 : Principaux effets des réchauffements thermiques décelés sur les peuplements de poissons du fleuve Rhône

LOT 2.3 : Etude globale des relations biocénose / température de l'eau

**Lot 2.1 : Etude des relations entre les variables
d'environnement et les invertébrés benthiques à
l'échelle du fleuve**

1985-2004

SOMMAIRE

RESUME

1 - INTRODUCTION	1
2 - MATERIEL ET METHODES	1
2.1 - Aire d'étude.....	1
2.2 - Données biologiques.....	1
2.3 - Données environnementales.....	2
2.3.1 - Données physico-chimiques.....	2
2.3.2 - Données thermiques.....	2
2.3.3 - Données hydrologiques.....	2
2.4 - Analyse des données.....	3
3 - RESULTATS	4
3.1 - Données faunistiques.....	4
3.1.1 - Structure générale des communautés.....	4
3.1.2 - Analyses séparées.....	6
3.1.3 - Reproductibilité des patrons temporels.....	7
3.1.4 - Déformation des patrons temporels.....	9
3.2 - Données physico-chimiques.....	14
3.3 – Données thermiques.....	16
3.4 – Données hydrologiques.....	20
3.5 – Cohérence entre les représentations de référence.....	22
4 – SYNTHESE	24
5 - DISCUSSION	26
6 - CONCLUSION	27
7 - REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES CITEES	27

RESUME

L'existence de suivis à long terme des centrales nucléaires (CNPEs) installés sur le Rhône permet, d'une part, d'aborder la dynamique spatio-temporelle des peuplements de macroinvertébrés benthiques au travers de la comparaison des structures faunistiques inter-sites et, d'autre part, d'appréhender les effets potentiels des facteurs hydroclimatiques sur la régulation et le fonctionnement de ces peuplements.

L'étude porte sur vingt années de chroniques biologiques collectées en parallèle sur quatre secteurs du Rhône à l'aplomb des CNPEs de Bugey, Saint-Alban, Cruas et Tricastin. Les prélèvements ont été réalisés par l'intermédiaire de substrats artificiels installés près des rives en amont et en aval éloigné (d'une dizaine de kilomètres environ) des différents sites.

Outre les données biologiques, une analyse des données physico-chimiques, hydrologiques et thermiques disponibles aux mêmes stations, ou à proximité, a été réalisée, en considérant ces informations comme des variables potentiellement explicatives.

Les conditions environnementales révèlent une amélioration de la qualité physico-chimique au long de la chronique. Les années 1985-86-89 (fortes concentrations en PO₄, NH₄, DBO₅) s'opposent à la période 2000-2004 (conductivités et températures élevées). D'un point de vue thermique, les années se divisent en trois groupes selon les conditions thermiques (températures moyennes faibles, stables et élevées). Les événements et variations thermiques sont communs à l'ensemble des stations. Trois groupes d'années sont également distingués pour l'hydrologie selon son niveau (faible hydrologie, stabilité hydrologique et fortes variations hydrologiques).

La macrofaune enregistre un glissement temporel de la composition des communautés avec un renouvellement des familles au cours de la chronique. Il est observable sur l'ensemble des sites avec un décalage relatif à leur localisation. La structure temporelle de la macrofaune est ainsi spatialement stable à l'échelle du fleuve, en dépit de l'instabilité de certaines familles entre les stations. Si cette structure n'apparaît pas directement rattachée à l'évolution des conditions thermiques et hydrologiques prises isolément, mais plus liée aux conditions physico-chimiques de l'eau (qualité), ces deux paramètres interviennent malgré tout de manière sous-jacente au travers de différents phénomènes influençant largement la qualité de l'eau. Bien que les peuplements d'invertébrés aient progressivement évolué depuis le courant des années 1990, les modifications enregistrées après 2002 sont les plus marquées. Elles persistent en 2004, soulignant la force de la contrainte subie mais aussi la faible résilience des peuplements d'invertébrés à l'évolution thermique des dernières années.

Dans le contexte de changement climatique, les événements hydroclimatiques extrêmes (crues, canicule) ont entraîné systématiquement l'installation de taxons invasifs ubiquistes et résistants (*Corbicula* post 1993, *Dikerogammarus* post 2001, *Atyaephyra-Hypania-Hemimysis* post canicule), ainsi que de quelques taxons potamo-lénitiques comme *Ecnomus* sur le Bas-Rhône et *Dugesia* et *Potamopyrgus* sur le Haut-Rhône. Plus généralement, ce type d'événements extrêmes provoque le développement d'espèces ubiquistes, tolérantes et exotiques qui tirent avantage de l'évolution des conditions environnementales et thermiques.

1 - Introduction

L'existence de suivis à long terme des peuplements de macroinvertébrés benthiques réalisés en parallèle sur quatre secteurs du Rhône à l'aplomb des centrales nucléaires (CNPEs) permet d'aborder deux aspects de la **dynamique spatio-temporelle** des peuplements de macroinvertébrés benthiques à une **échelle régionale** :

- d'une part, au travers de la comparaison des **structures temporelles** entre sites ;
- d'autre part, en appréhendant les effets potentiels des **facteurs hydroclimatiques** sur la régulation et le fonctionnement des peuplements.

Pour cela, nous nous sommes appuyés sur 20 années de chroniques biologiques (1985-2004) collectées par le CEMAGREF et l'ARALEP dans le cadre des divers contrats de suivi des CNPEs afin de :

- préciser l'**interaction** entre les **variables hydroclimatiques** (température et débit) et la part de leur influence sur les paramètres biologiques comme la richesse taxonomique ou la proportion de certaines familles d'invertébrés ;
- rendre compte de la réponse des taxons à la variabilité hydrologique et thermique actuelle et du **degré de ressemblance** des structures temporelles des peuplements de macroinvertébrés aquatiques sur le Bas-Rhône.

A partir de ces chroniques, les déformations des patrons temporels associés à chacune des stations par rapport à la structure de référence sont examinés afin d'**identifier les organismes responsables** de la ressemblance entre les stations. L'utilisation en parallèle de données sur l'état hydrologique, thermique et physico-chimique des stations doit permettre une meilleure explication des évolutions temporelles des peuplements d'invertébrés des sites considérés.

2 – Matériel et méthodes

2.1-Aire d'étude

Quatre sites sont considérés dans cette étude, à savoir, d'amont en aval, les CNPEs de Bugey sur le Haut-Rhône, Saint-Alban/Saint-Maurice sur le Rhône Moyen, Cruas et Tricastin sur le Bas-Rhône. Trois à quatre stations d'échantillonnage sont implantées sur chaque site ce qui conduit à un total de **14 stations**, soit 14 chroniques temporelles. **Deux techniques** d'échantillonnage de la frange littorale sont utilisées, des substrats artificiels et des filets type Surber de bordure. Nous disposons ainsi de 14 chroniques faunistiques continues et de longueur rigoureusement identique entre 1985 et 2004 (cf. Tableau § 1.2).

2.2-Données biologiques

Dans un souci d'homogénéisation, et bien qu'il ne soit pas très sensible du point de vue écologique, le **niveau de détermination taxonomique** a été fixé à la **famille**. Ce niveau est en particulier le niveau taxonomique habituellement retenu dans les suivis de qualité (Réseau National de Bassin, entre autres).

Les différences de types de substrats artificiels employés (type multiplaques pour Bugey, Cruas et Tricastin, type IBGA pour Saint-Alban) et le temps de colonisation variables des substrats (de 3 semaines sur les stations de Cruas et Tricastin à 4 semaines sur les stations de Saint-Alban) nous ont conduit à utiliser des **transformations de données**. Pour limiter les disparités numériques entre les taxa à très forts effectifs et les taxa à très faibles effectifs, nous avons transformé les données sous **forme logarithmique**. Cette opération nous permet de limiter les effets liés aux variations d'échantillonnage et au protocole d'échantillonnage. Cette présentation des données permet ainsi de traiter et de comparer les évolutions temporelles des familles d'invertébrés benthiques.

Par rapport aux objectifs énoncés précédemment, nous conserverons uniquement par la suite les **stations amont et aval éloigné** des différents CNPEs (Figure 1), ce qui aboutit à l'**analyse de 9 chroniques temporelles**.

2.3-Données environnementales

Les données biologiques ont été confrontées à trois types de variables physiques potentiellement explicatives.

2.3.1- Données physico-chimiques

La physico-chimie peut agir (i) indirectement en tant que facteur climatique (cf. la relation positive ou négative entre la température et l'oxygène dissous), (ii) en tant que facteur confondant potentiel (pollutions diverses, par exemple).

Les données physico-chimiques sont issues des suivis de la qualité de l'eau du Rhône effectués par l'Agence de l'Eau RMC (<http://rdb.eaurmc.fr/>). Ainsi, chaque relevé faunistique est associé à des prélèvements physico-chimiques de paramètres usuels : température, pH, oxygène dissous, conductivité, formes de l'azote et du phosphore (ammonium, nitrites, nitrates et orthophosphates), matières organiques (DBO₅).

L'évolution de ces données au long de la chronique d'étude a été plus spécifiquement analysée par ailleurs (cf chapitre « Caractérisation physico-chimique des eaux du Rhône »). Nous les considérerons uniquement d'un point de vue explicatif.

2.3.2-Données Thermiques

Les données thermiques ont été fournies par EDF via les différentes stations d'enregistrement des CNPEs puis validation par la DTG.

Différents types de variables ont été distingués. Là aussi, l'évolution de ces données au long de la chronique d'étude a été plus spécifiquement analysée par ailleurs (cf chapitre « Le régime thermique du fleuve »). Nous les considérerons donc également uniquement d'un point de vue explicatif.

2.3.3-Données hydrologiques

Pour prendre en compte le facteur hydrologique, nous avons calculé un ensemble de variables résumant au mieux les conditions hydroclimatiques entre 1985 et 2004 en s'inspirant des travaux de Cattaneo et al. (2002) sur les contraintes des forces hydrologiques s'exerçant sur la dynamique de population de Truites (Tableau 1).

On dispose des mesures continues du débit entre 1985 et 2004 issues de quatre stations de la banque HYDRO (<http://www.hydro.eaufrance.fr/>). Ces quatre stations sont localisées sur les sites de Ternay, Valence, Viviers et Caderousse. Les débits médians (Q50) et moyens (Qmoy) donnent une évaluation des conditions hydrologiques moyennes (Tableau 1). La variabilité est appréhendée par le coefficient de variation annuel du débit (Qcv). La fréquence et l'intensité des crues sont évaluées par le quantile 90 du débit (Q90) et le nombre de jours de débit supérieur au quantile 90 moyen (supQ90m). Pour rendre compte de la fréquence et de l'intensité des périodes d'étiage, nous avons utilisé le quantile 10 du débit (Q10) et le nombre de jours de débit inférieur au quantile 10 moyen (infQ10m).



Figure 1. Localisation des sites d'étude et des stations de mesures. Par la suite, les numéros de 1 à 9 correspondent respectivement aux stations de relevés biologiques Bugey Amont (BUGA), Bugey Aval (BUGVa et BUGVb), Saint-Alban Amont (SALA), Saint-Alban Aval (SALV), Cruas Amont (CRUA), Cruas Aval (CRUV), Tricastin Amont (TRIA) et Tricastin Aval (TRIV). Les lettres de a à g correspondent aux stations physico-chimiques (Pougny, Murs, Jons, Chasse, St-Vallier, Charmes et Arles).

Tableau 1. Variables hydrologiques.

Type de processus	Code	Variables
Conditions moyennes	Q50	débit médian annuel
	Qmoy	débit moyen
Variabilité annuelle	Qcv	coefficient de variation annuelle
Période de crue	Q90	quantile 90%
	supQ90m	nombre de jours supérieurs au quantile 90% moyen
Période d'étiage	Q10	quantile 10%
	infQ10m	nombre de jours inférieurs au quantile 10% moyen

2.4-Analyses des données

Les **variables physico-chimiques et hydrologiques** étant de nature différente, elles ont été analysées par une analyse en composantes principales du tableau normé (**ACP normée**).

Les études portant sur la persistance et la stabilité des **peuplements** utilisent un ensemble d'outils très variés : coefficient de variation (Freeman et al., 1988), coefficient de concordance de Kendall (Hansen & Ramm, 1994), méthodes d'ordination classique, analyses sur variables instrumentales (Dolédec et al., 1996). Toutefois, aborder la notion de ressemblance des structures des peuplements nécessite l'utilisation d'outils plus spécifiques, les indices fournissant des images soit globales, soit très réduites de l'organisation des communautés. Les **analyses multitableaux** ont l'avantage de faire ressortir les grandes tendances de la complexité des tableaux multiples. Elles sont de plus en plus fréquemment utilisées dans la littérature dans des domaines variés : écologie (Blanc et al., 1998; Decaens & Rossi, 2001; Gaertner et al., 1998; Thioulouse & Chessel, 1987), agro-alimentaire (Guerrero et al., 2001; Martin et al., 2000; Meyners et al., 2000), chimie (Coquet et al., 1996).

Afin d'identifier les patrons spatio-temporels associés à chacune des communautés, on analyse tout d'abord les tableaux par une Analyse en Composantes Principales du tableau centré par colonne. En effet, l'usage des méthodes multitableaux nécessitent des **analyses séparées préalables** de bonne qualité (Chessel et Hanafi, 1996). Ensuite, l'utilisation de la méthode **STATIS** sur les opérateurs d'inertie WD (Lavit et al. 1994) a permis de comparer les matrices des produits scalaires sur les années par l'intermédiaire des coefficients de corrélation vectorielle RV (Escoufier, 1973). Les RV correspondent à des coefficients de corrélation entre deux tableaux et donnent ainsi une mesure de la similarité entre les structures de ces tableaux (Chessel, 1999). L'étape d'interstructure permet une analyse préalable des tableaux et pourra orienter la suite de l'examen des données. Ensuite, on utilise l'analyse de co-inertie multiple (**ACOM**, Chessel et Hanafi, 1996) pour mettre en évidence les ressemblances de structures temporelles entre les différentes stations.

Les analyses sont faites avec le logiciel **ade4** sous R (<http://pbil.univ-lyon1.fr/R/>).

3 – Résultats

3.1- Données faunistiques

3.1.1-Structure générale des communautés

La figure 2 visualise les résultats faunistiques obtenus pour l'ensemble des stations de suivi (14) répertoriées au § 1.2. Un total de **106 familles** a été inventorié dans le cadre de ce suivi.

La richesse taxonomique (ramenée à la famille) décroît d'amont en aval entre les sites, en particulier en raison de différences d'habitat physique (Rhône encore semi-naturel à Bugey, canal de Donzère totalement bétonné à Tricastin) (Figure 2).

La richesse taxonomique des stations « rejet » (ou aval proche dans le cas de St-Alban) est toujours nettement inférieure à celle des autres stations. Celle des stations « aval éloigné » reste également inférieure à celle des stations de référence amont, mais l'écart s'atténue nettement par comparaison à la différence enregistrée aux stations « rejet », excepté à St-Alban où la richesse augmente, la station « amont » étant pénalisée par sa position en zone de retenue par rapport à l' « aval éloigné » situé en milieu beaucoup plus courant.

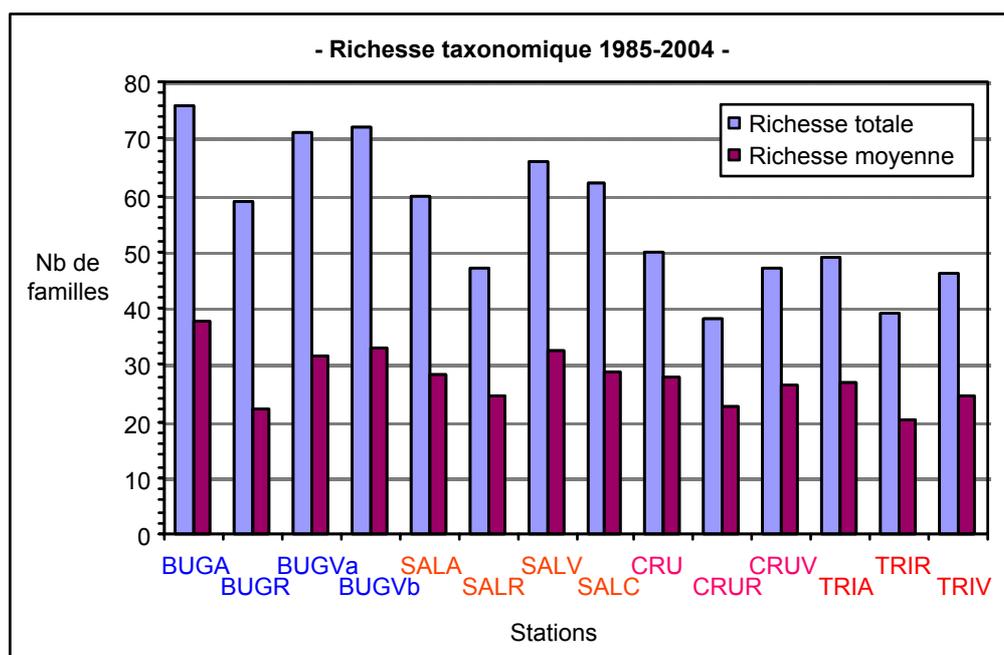


Figure 2. Comparaison de la richesse taxonomique totale et moyenne annuelle aux différentes stations d'échantillonnage. Code des stations voir Figure 1. Niveau taxonomique homogénéisé à la famille.

Tableau 2. Liste des espèces d'invertébrés exotiques invasifs rencontrés sur le Rhône Français. La date de première capture s'entend pour une apparition postérieure au début du suivi.

	Espèces	Origine	Première capture à Saint-Alban
Cnidaires	<i>Cordylophora caspia</i> *	Ponto-caspien	
	<i>Craspedacusta sowerbyi</i>	Asie	
Bryozoaires	<i>Pectinatella magnifica</i>	Amérique du Nord	
	<i>Urnatella gracilis</i> *	Ponto-caspien	2005
Turbellariés	<i>Dugesia tigrina</i>	Amérique du Nord	
Polychètes	<i>Hypania invalida</i> *	Ponto-caspien	2002
Oligochètes	<i>Branchiura sowerbyi</i>	Asie	
Gastéropodes	<i>Gyraulus parvus</i> *	Amérique du Nord	1997
	<i>Lithoglyphus naticoides</i> *	Ponto-caspien	1995
	<i>Menetus dilatatus</i>	Amérique du Nord	
	<i>Physa acuta</i>	Méditerranéen	
	<i>Potamopyrgus antipodarum</i>	Nouvelle Zélande	
Bivalves	<i>Corbicula fluminea</i>	Asie	1993
	<i>Dreissena polymorpha</i>	Ponto-caspien	
Crustacés	<i>Atyaephyra desmarestii</i>	méditerranéen	2000
	<i>Corophium curvispinum</i> *	Ponto-caspien	2002
	<i>Crangonyx pseudogracilis</i> *	Amérique du Nord	1995
	<i>Dikerogammarus villosus</i> *	Ponto-caspien	1999
	<i>Gammarus tigrinus</i> *	Amérique du Nord	1995
	<i>Gammarus roeseli</i>	Balkans	
	<i>Hemimysis anomala</i> *	Ponto-caspien	2003
	<i>Orchestia cavimana</i>	Ponto-caspien	
	<i>Orconectes limosus</i>	Amérique du Nord	
<i>Pacifastacus leniusculus</i> **	Amérique du Nord		
<i>Procambarus clarkii</i> *	Amérique du Nord		

(* = espèce absente du Haut-Rhône ; ** = espèce seulement présente sur le Haut-Rhône).

Un phénomène marquant de l'évolution des peuplements d'invertébrés du Rhône au cours des 20 dernières années est l'apparition de plusieurs espèces exotiques invasives à partir du milieu des années

1990, voire du début des années 2000 (Tableau 2). Ceci correspond à la mise en service de la liaison à grand gabarit Rhin-Main-Danube qui a mis en connexion les bassins du Danube et du Rhin, ce dernier étant relié à celui du Rhône par le Doubs et le canal Freyssinet Saône-Rhin. La propagation rapide de ces espèces est grandement facilitée par la navigation et les aménagements fluviaux qui ont modifié les conditions hydrauliques et physiques. La figure 3 présente, à titre d'exemple, l'implantation et l'extension des Corbicules (*Corbicula fluminea*) à St-Alban.

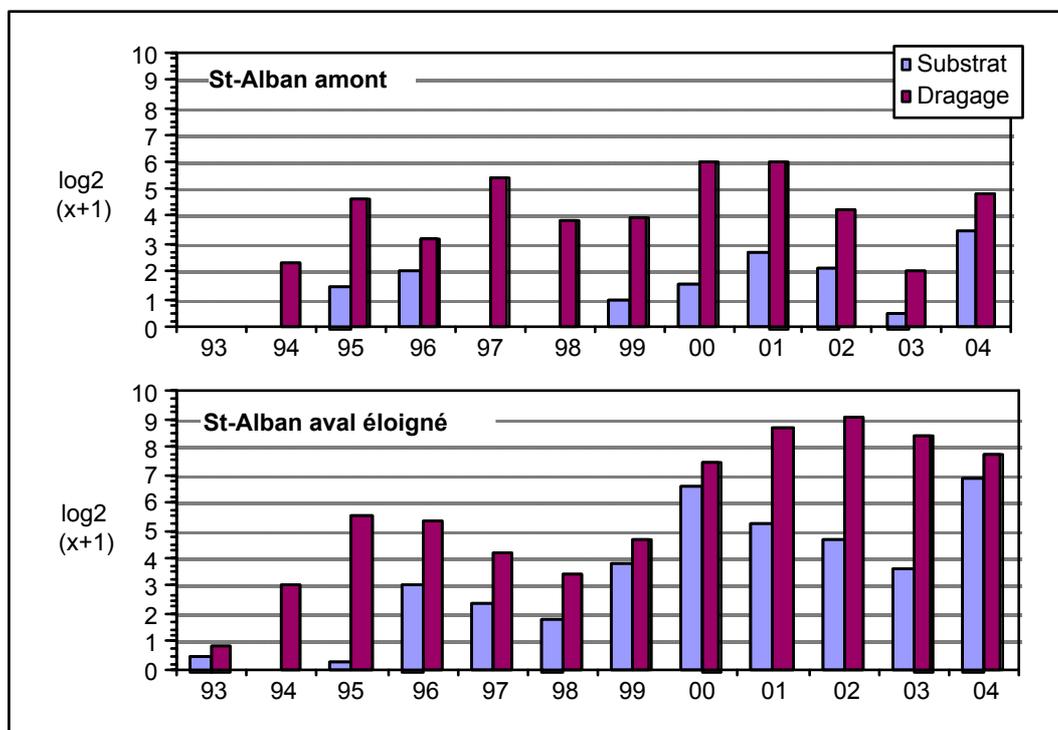


Figure 3. Evolution des effectifs (exprimés en $\log_2(x+1)$) de *Corbicula fluminea* à St-Alban dans les substrats artificiels rivulaires et les dragages du chenal des stations « amont » et « aval éloigné ». Le sédiment du chenal de la station amont est de type limon tandis que celui de la station aval éloigné est de type galets-graviers.

L'abondance de *C. fluminea* est logiquement supérieure dans les prélèvements directs par dragage du chenal que par la colonisation passive des substrats artificiels rivulaires. Toutefois, l'accroissement des effectifs au long de la chronique est bien réel quelle que soit la technique d'échantillonnage, tout comme la différence entre les deux types d'habitat du chenal : plusieurs dizaines d'individus dans le substrat limoneux de la station amont, plusieurs centaines dans le type plus grossier galets-graviers de la station « aval éloigné ».

3.1.2-Analyses séparées

Les histogrammes des valeurs propres sont structurés différemment d'une station à l'autre (Figure 2), avec de 1 à 3 valeurs propres dominantes. Le premier axe de chacune des analyses apparaît distinct des autres axes (39.09 à 58.74 % de l'inertie totale). Les analyses séparées des stations sont relativement de bonne qualité et tendent à montrer une ressemblance de structure temporelle, mais elles ne permettent pas une comparaison directe entre les différentes analyses. L'emploi des méthodes K-tableau permettra une synthèse des typologies séparées.

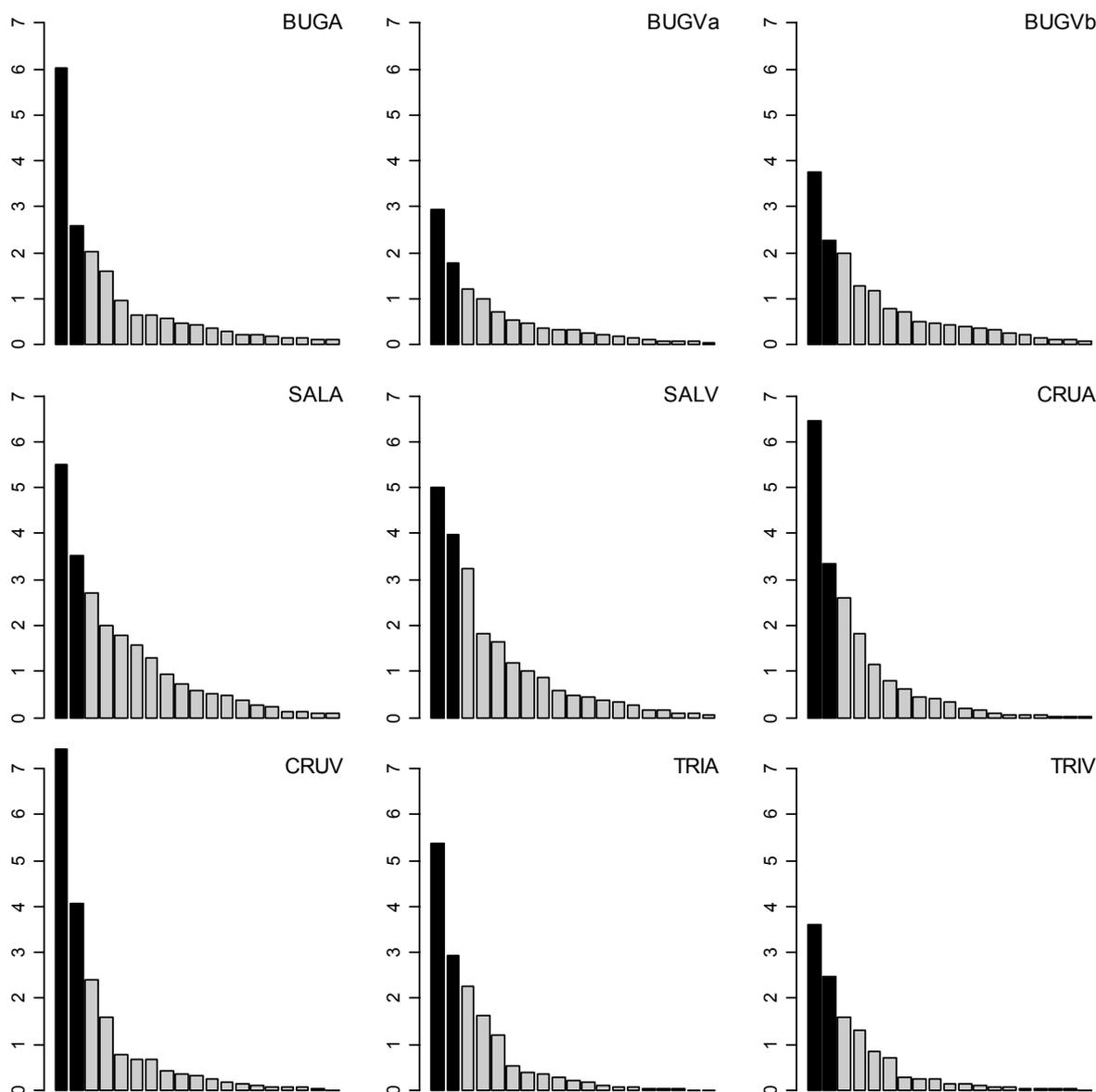


Figure 2. Représentation des histogrammes des valeurs propres des 9 analyses en composantes principales réalisées sur les tableaux log-transformés. Les structures temporelles s’expriment sur 1 à 3 axes.

3.1.3-Reproductibilité des patrons temporels

Le coefficient RV est l’équivalent entre deux tableaux d’une corrélation entre deux variables. Il utilise alors la co-inertie entre des tableaux pris deux à deux (Figure 3). Cet indice permet donc de mesurer la ressemblance de deux typologies (Blanc et al. 1998, Chessel 1999).

L’histogramme des valeurs propres de l’interstructure de l’analyse STATIS montre un premier axe nettement distinct des autres qui justifie la poursuite de l’analyse (Figure 3). L’observation des coordonnées fournit une typologie des 14 tableaux (Figure 3). On remarque que les stations de Cruas et Tricastin sont très proches.

L’axe 1 est orienté dans le sens d’une dérive progressive de 1985 vers 2004 (Figure 3), mais il indique principalement la séparation entre les années 2003-2004 et les autres années. La chronologie des dates est mieux respectée sur l’axe 2. A partir de ces dernières dates, la variabilité interannuelle exprimée par l’axe 1 se réduit. Toutefois, l’axe 2 permet une séparation assez nette de ces années en respectant

l'ordre chronologique. On constate en particulier la position « pivot » des années 1992-1993 dans cette transition. On remarque par la suite un phénomène de stabilisation de l'évolution de la structure temporelle des communautés de macroinvertébrés entre les années 1995 et 2001. A partir de l'année 2002, on observe de nouveaux changements importants et continus de la structure faunistique (Figure 3).

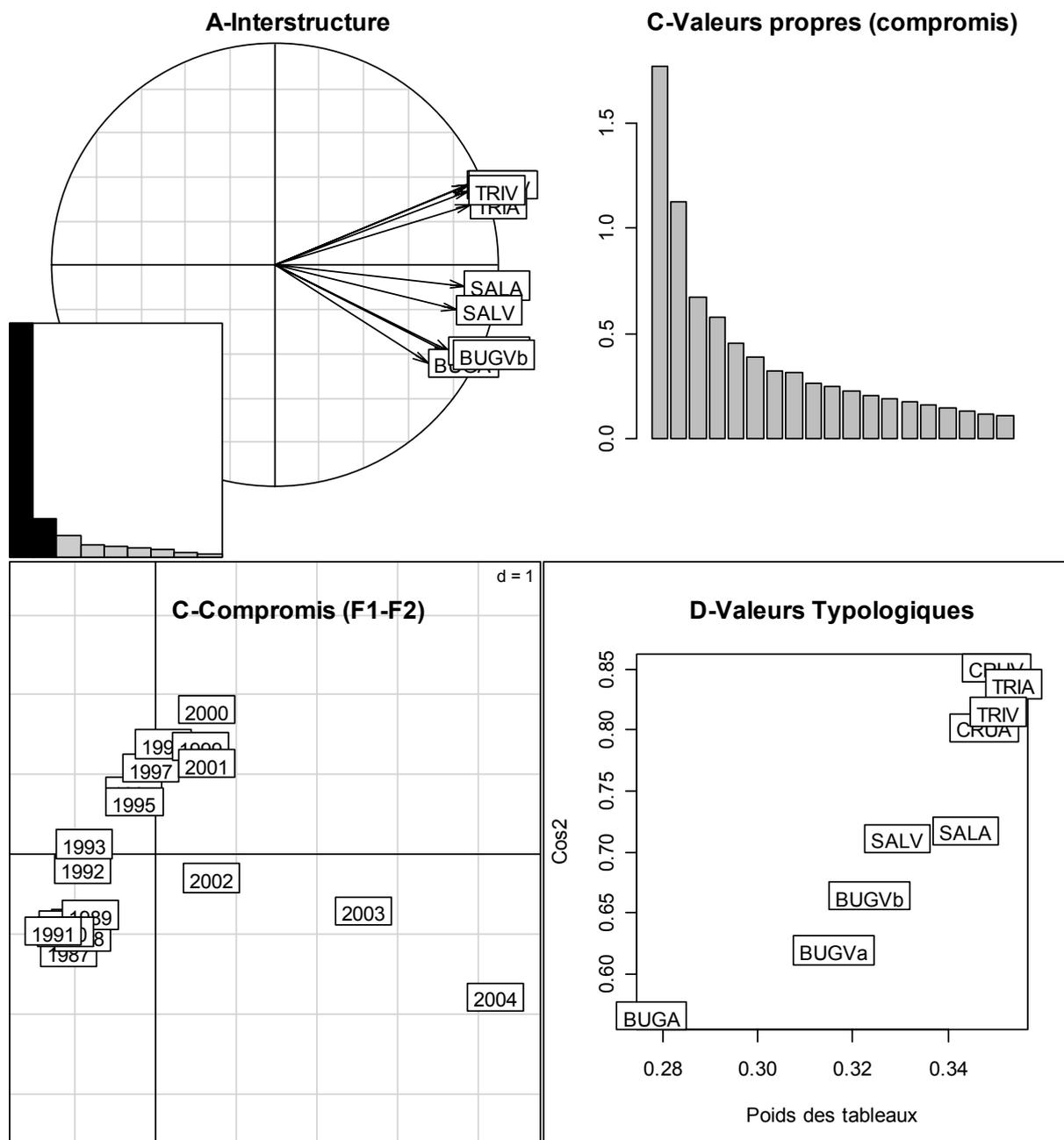


Figure 3. Description de l'interstructure et du compromis de l'analyse du K-tableaux par la méthode STATIS : A- représentation des coordonnées des 9 sites sur le premier plan factoriel de l'interstructure ; B- valeurs propres associées à l'analyse du compromis ; C- représentation des 20 dates sur le premier plan factoriel du compromis ; D- valeurs typologiques associées à chaque tableau.

Les structures temporelles des stations implantées au niveau des sites Cruas et de Tricastin sont très voisines (Tableau 3). En effet, les coefficients RV entre les tableaux sont systématiquement supérieurs à 0.780. Les stations en amont et en aval de la centrale de Saint-Alban présentent également des structures temporelles proches l'une de l'autre.

Tableau 3. Matrice des coefficients RV et Cos^2 entre les opérateurs et le compromis issus de l'analyse STATIS des 9 tableaux faunistiques. Le terme poids correspond au poids des tableaux utilisés lors du calcul du compromis.

coefficients RV	BUGA	BUGVa	BUGVb	SALA	SALV	CRUA	CRUV	TRIA	TRIV	poids	cos2
BUGA	1.000									0.278	0.565
BUGVa	0.665	1.000								0.316	0.619
BUGVb	0.614	0.697	1.000							0.323	0.664
SALA	0.486	0.652	0.734	1.000						0.344	0.717
SALV	0.524	0.617	0.730	0.736	1.000					0.329	0.711
CRUA	0.463	0.543	0.546	0.676	0.608	1.000				0.348	0.802
CRUV	0.488	0.552	0.548	0.673	0.589	0.902	1.000			0.350	0.851
TRIA	0.538	0.586	0.562	0.670	0.628	0.780	0.819	1.000		0.354	0.838
TRIV	0.447	0.563	0.563	0.677	0.636	0.812	0.811	0.874	1.000	0.351	0.815

3.1.4-Déformations des patrons temporels

Les dynamiques temporelles intra-stationnelle sont été traitées par l'analyse de co-inertie multiple (ACOM). Les carrés de covariance (cov2) sont sensiblement équivalents (Tableau 4). Les deux variables auxiliaires participent toutes les deux à l'élaboration de la structure temporelle synthétique.

Tableau 4. Statistiques associées à l'analyse de co-inertie multiple. Cos2, Cov2, RV.

station	axe	cos2	cov2	RV
BUGA	1	0.618	0.132	0.632
	2	0.826	0.199	
BUGVa	1	0.767	0.173	0.778
	2	0.843	0.123	
BUGVb	1	0.801	0.188	0.727
	2	0.848	0.117	
SALA	1	0.894	0.208	0.743
	2	0.857	0.121	
SALV	1	0.858	0.185	0.790
	2	0.77	0.133	
CRUA	1	0.894	0.295	0.881
	2	0.889	0.128	
CRUV	1	0.924	0.348	0.872
	2	0.841	0.16	
TRIA	1	0.918	0.308	0.897
	2	0.911	0.165	
TRIV	1	0.949	0.28	0.911
	2	0.872	0.112	

Les coefficients RV mesurent la corrélation entre la représentation de référence et les représentations individuelles associées à chacun des tableaux. On constate que les représentations de sites localisés sur le Bas-Rhône sont plus proches de la représentation de référence. Le site le plus différent est le site amont de Bugey (BUGA) (Figure 4). Il s'agit du site le plus naturel. On verra par la suite qu'il présente également quelques taxons qui lui sont particuliers.

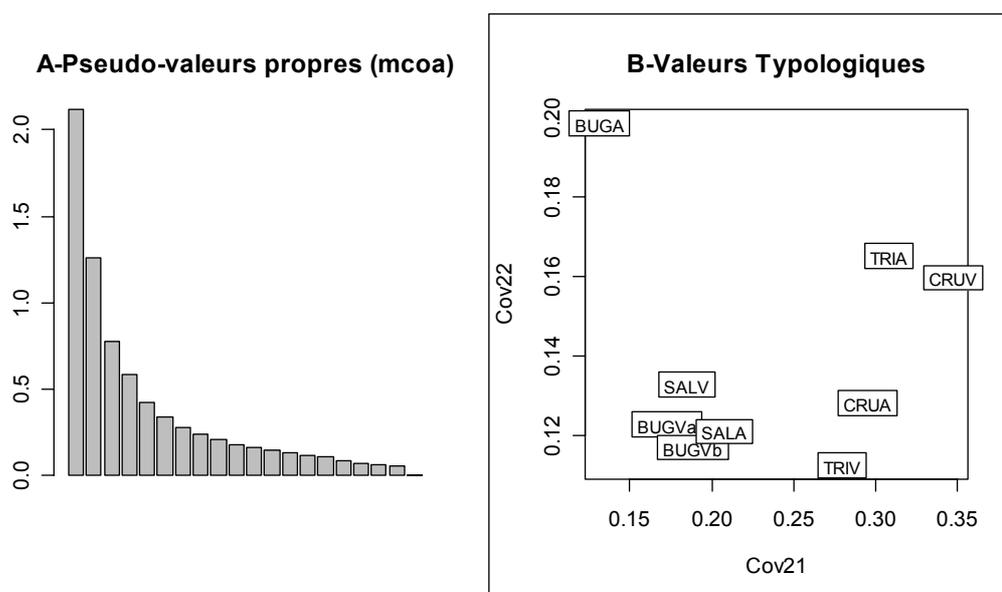


Figure 4. Description de la structure de la représentation de référence par les pseudo-valeurs propres(A) et des valeurs typologiques associées à chacun des tableaux (B).

La représentation du premier plan factoriel du compromis montre l'existence d'une forte structure temporelle commune aux stations du Rhône en début de chronique. On observe un premier changement de composition entre les années 1990 et 1991 sur l'ensemble des stations. Cette structure temporelle peut être en partie expliquée par les variations hydroclimatiques. Il apparaît assez nettement que la période de faibles débits des années 1989-1990, qui s'est prolongée jusqu'au début de l'année 1993, a eu un impact important sur la composition des communautés. Cette période correspond à l'apparition d'organismes potamo-lénitiques (en particulier les Ecnomidae avec l'espèce *Ecnomus tenellus* ; Fruget et al. 1999). Ceci a été favorisé par la structure physique propre au Rhône aménagé à l'origine du ralentissement de la vitesse du courant favorisant également ces organismes potamo-lénitiques (Fruget 1991 et 1992).

Une seconde évolution importante se produit en 1993-1994. Elle correspond à l'apparition des Corbiculidae (*Corbicula fluminea* sur le Rhône) au cours de la même période sur l'ensemble des sites, qui évoluent de façon semblable suite aux grandes crues de l'hiver 1993-1994. En effet, au cours des dix dernières années, les représentants de cette famille ont commencé à s'implanter sur l'ensemble des grands cours d'eau d'Europe (ex. Moselle, Rhin depuis 1987, Saône et Rhône à partir des années 1993-1994) (Bachmann et al., 1997; Rajagopal et al., 2000). Par la suite, les années 1995 à 2001 sont marquées par une certaine stabilité et peu de différences inter-annuelles sur le plan faunistique. A partir de 2002, puis progressivement jusqu'en 2004, on observe à nouveau des changements importants de la structure des peuplements de macroinvertébrés.

La projection des années sur le plan formé par les deux premières variables auxiliaires montre une bonne cohérence entre chaque tableau-site et le tableau de référence (Figure 5). La station de Bugey localisée en amont du CNPE est la station présentant les plus forts écarts et montre une qualité de projection plus faible (Figure 5, $RV = 0,632$). Les carrés des corrélations (Cos^2) sont élevés pour les deux composantes (entre 0,618 et 0,949 pour la première composante et entre 0,770 et 0,911 pour la seconde, Tableau 4).

Malgré quelques écarts, aucune structure ne contredit la structure de référence. Les écarts les plus importants sont ceux constatés entre les années 1987 et 1992. A partir de 1995, les écarts à la structure de référence se réduisent sensiblement. Les années 1995 à 1998 restent très stables dans l'ensemble des stations. A partir des années 2000-2001, on observe une modification importante de la structure des organismes sur l'ensemble des sites (Figure 5).

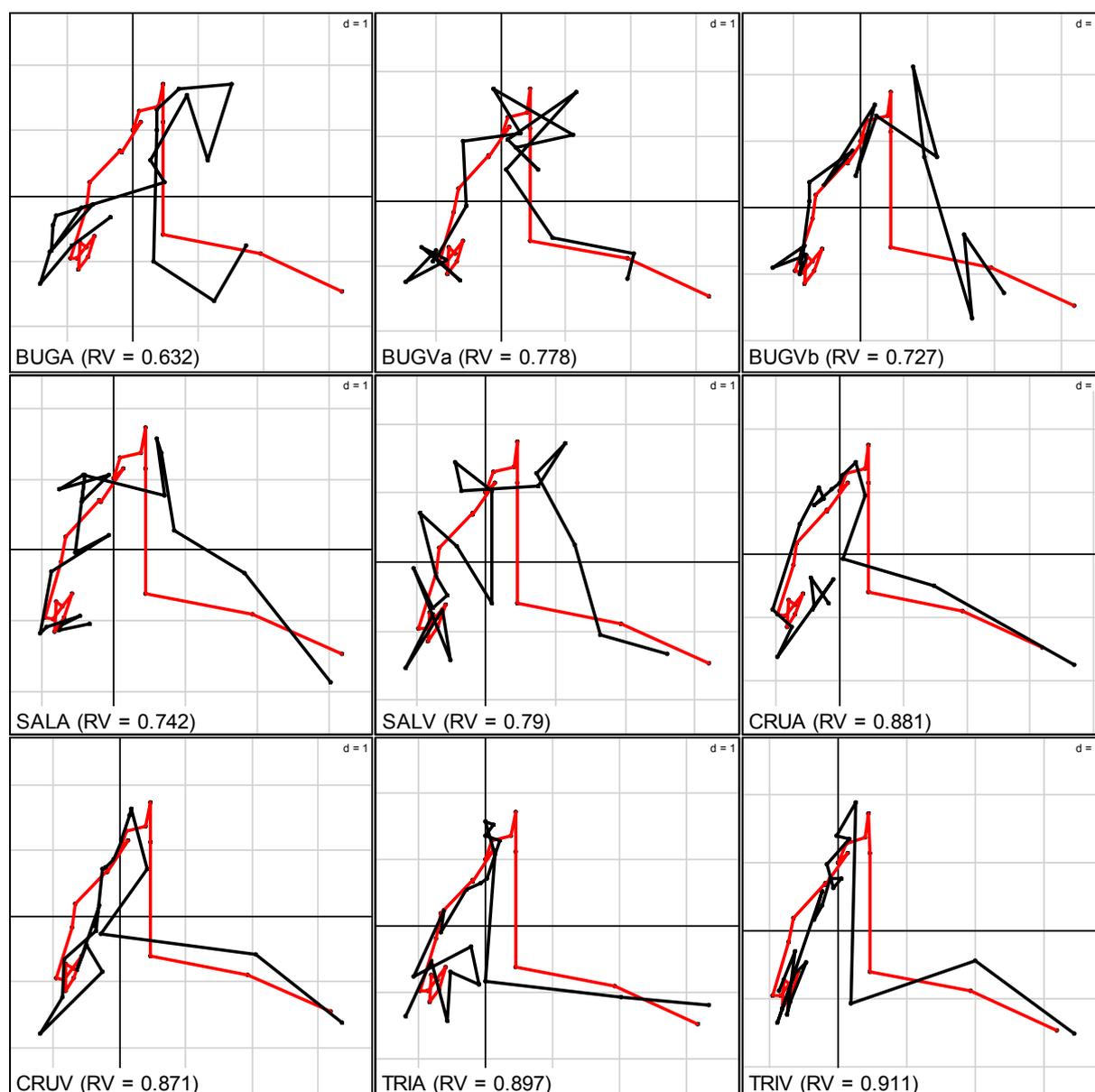


Figure 5. Représentations des axes 1 et 2 des coordonnées de chacun des tableaux sur le plan factoriel de référence. Les droites rouges et noires correspondent respectivement à la structure de référence et à la structure de chaque tableau. La valeur du coefficient RV entre les représentations des tableaux et la représentation de la référence est indiquée entre parenthèses.

On distingue ainsi **trois périodes** dans l'évolution des caractéristiques biologiques : de 1985 à 1991, de 1991 à 2001 et de 2002 jusqu'à 2004. Durant la première période les structures des communautés restent particulièrement stables. La seconde période apparaît comme une période de changement à l'intérieur de ces structures. Ce changement est graduel en dépit d'une dérive plus accentuée entre 1993 et 1994 (particulièrement remarquable sur l'axe F1 de la structure de référence). Puis une dérive marquée de la structure des communautés (visible sur l'axe 2 de la structure de référence) se produit entre 2001 et 2002. Deux autres dérives secondaires (plus spécifiquement visibles sur l'axe F1) apparaissent par la suite, entre 2002 et 2003 et entre 2003 et 2004.

La **première période** (1985-1991) identifiée par l'ACOM est principalement caractérisée par la présence des Trichoptères Rhyacophilidae et des Plécoptères Chloroperlidae aux sites amont (Bugey, stations 1-3) et par celle des Mollusques Valvatidae et Physidae aux sites médian et aval (Figure 6) et Bithyniidae à Tricastin.

La **deuxième période** se caractérise par un accroissement des Corbiculidae sur tous les sites. Les abondances des Ephémères Baetidae et des Trichoptères Ecnomidae augmentent également dans les sites 1 à 3 et 4 à 9 respectivement, tout comme celle des Mollusques Sphaeriidae à Bugey amont (1-2), St-Alban et Tricastin (4-5 et 8-9) et des Aselles à St-Alban. Durant cette période, certaines familles comme les Physidae et les Dugesiidae tendent tout d'abord à accroître leurs effectifs aux stations les plus aval (Tricastin, stations 7-9), puis leur abondance diminue à ces stations mais augmente aux stations plus amont (station 5 tout d'abord, puis stations 1-4 par la suite).

Enfin, une **troisième période** se met en place à partir des années 2001-2002. Les fortes modifications de la structure faunistique constatées depuis cette date s'expliquent principalement par :

- une augmentation des Crustacés Gammaridae sur les sites médian et aval (stations 4 à 9) avec l'installation de l'espèce invasive *Dikerogammarus villosus* ;
- l'augmentation des Ancyliidae à Cruas et Tricastin (stations 6-9), des Heptageniidae et des Ceratopogonidae à différentes stations (excepté St-Alban pour le premier et Cruas pour le second) ;
- une baisse des Baetidae et des Ancyliidae à Bugey (1-3) et des Asellidae à St-Alban (4-5).

Les dérives secondaires 2002-2003 et 2003-2004 sont la conséquence :

- d'un accroissement des Hydroptilidae et d'une baisse des Glossiphoniidae sur tous les sites ;
- d'une diminution des effectifs des Erpobdellidae aux stations médianes et aval (4-9) ;
- d'un accroissement des Physidae et Dugesiidae à Bugey ;
- d'une augmentation des effectifs de Caenidae et Ferrissidae de St-Alban à Tricastin (4-9) et d'une forte chute de ceux des Asellidae à St-Alban et Cruas (4-7) ;
- d'un fort développement d'espèces invasives appartenant aux familles des Atyidae, Ampharetidae et Mysidae aux sites médian et aval (St-Alban à Tricastin).

Par ailleurs, on constate que de nombreuses familles (non représentées ici) n'interviennent que faiblement dans la structuration temporelle. Il s'agit généralement de taxons rares, voire accidentels, appartenant en particulier aux Planipennes et aux Plécoptères ou bien de taxons spécifiques d'un site.

Il existe donc un **renouvellement des familles** au cours des vingt années de chronique biologique (Figure 6). Ce phénomène est observable sur l'ensemble des sites et se manifeste par un **glissement temporel** dans la composition des communautés. Ces résultats nous conduisent à une situation où la structure temporelle est spatialement stable, mais de nombreuses familles présentent des distributions temporelles très instables entre stations. On constate également que chacune des communautés de macroinvertébrés enregistre des événements temporels similaires sur la base de modifications dans les compositions taxonomiques, avec des délais relatifs à la localisation des sites. Les trois stations du Haut-Rhône se différencient également des autres stations par des richesses plus élevées et des proportions de familles d'insectes plus importantes. On remarque aussi que la structure faunistique de ces trois stations semblent être moins affectée par les conditions environnementales particulières de l'année 2003 (épisode caniculaire très important).

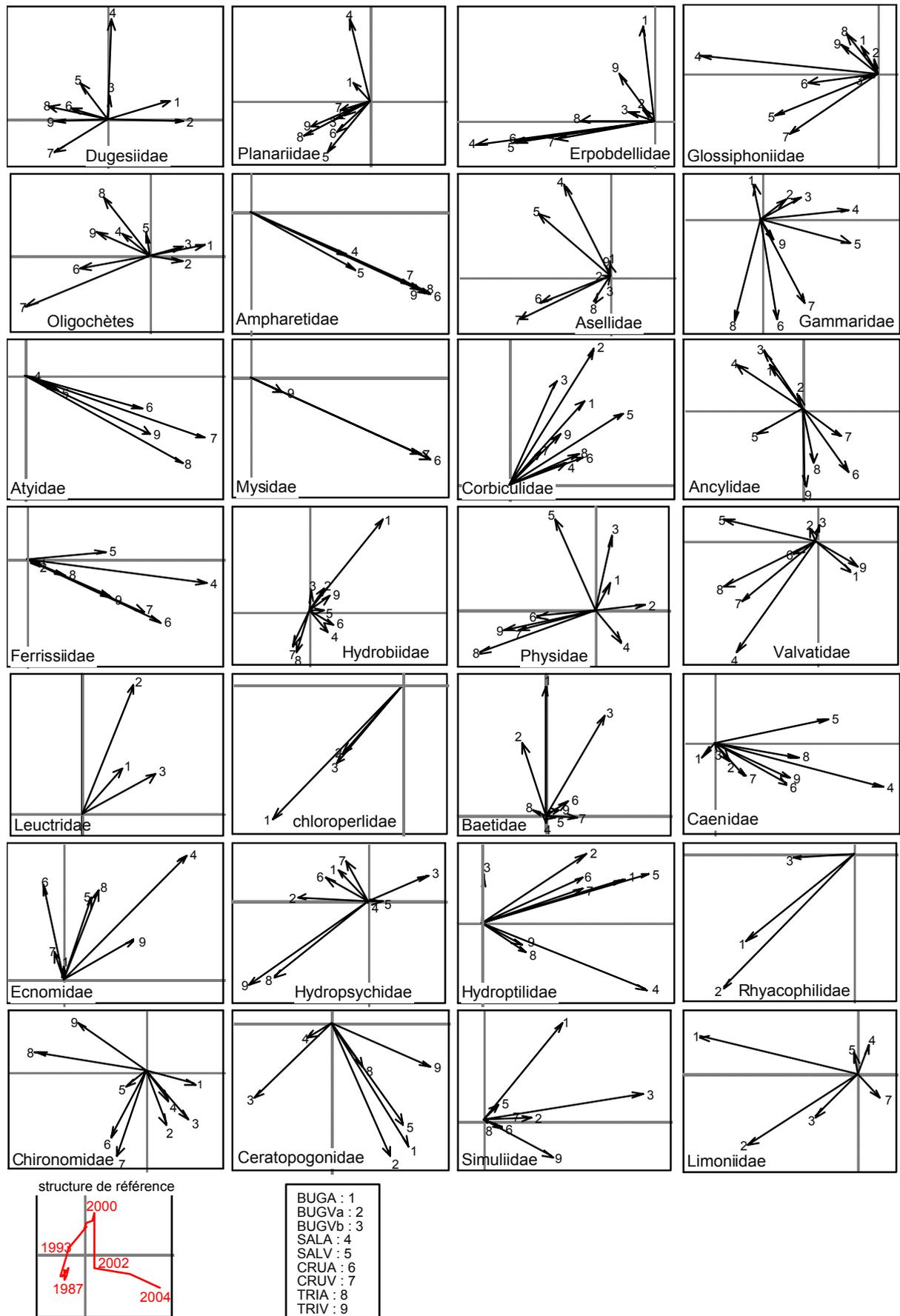


Figure 6. Représentation des coordonnées des variables issues de l'analyse de co-inertie multiple pour chaque station pour les familles de macroinvertébrés les plus représentatives.

3.2-Données physico-chimiques

L'ACOM est utilisée pour établir un **état physico-chimique de référence** du Rhône entre 1985 et 2004 à partir des variables physico-chimiques décrites précédemment (cf § 2.3.1). Les histogrammes des valeurs propres indiquent que les structures sont résumées sur 1 à 3 valeurs propres (51.8 à 69.2 % de l'inertie totale) (Figure 7).

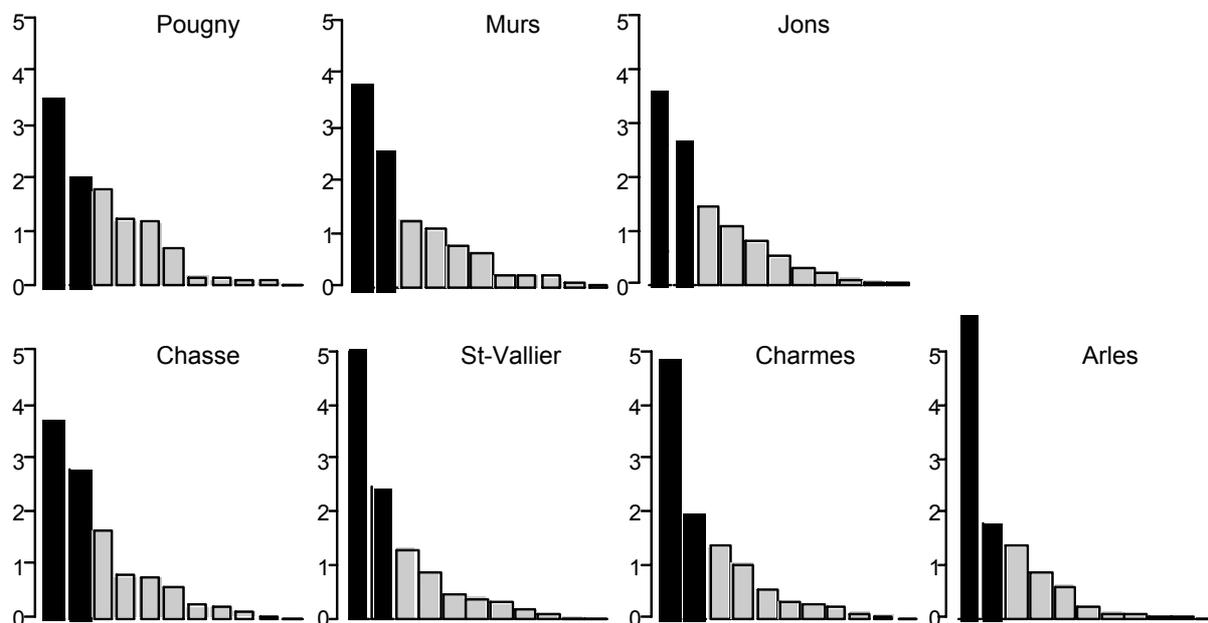


Figure 7. Représentation des histogrammes des valeurs propres des 9 analyses en composantes principales réalisées sur les tableaux physico-chimiques. Les structures temporelles s'expriment sur 1 à 3 axes.

Tableau 5. Statistiques associées à l'analyse de co-inertie multiple. Cos2, Cov2, RV.

Station	Axe	Cov2	Cos2	RV
Arles	1	0.476	0.913	0.7744
	2	0.127	0.821	
Charmes	1	0.412	0.934	0.8941
	2	0.167	0.883	
Chasse	1	0.32	0.95	0.9551
	2	0.251	0.973	
Jons	1	0.313	0.936	0.9048
	2	0.218	0.897	
Murs	1	0.312	0.894	0.8923
	2	0.215	0.896	
Pougny	1	0.226	0.844	0.7783
	2	0.178	0.807	
St-Vallier	1	0.43	0.954	0.9367
	2	0.212	0.936	

Les analyses permettent de distinguer **deux périodes principales** (Figure 8) : de 1985 à 1991 et de 1992 à 2004. La première période correspond à une diminution globale des teneurs en phosphates (-

0.21 +/- 0.12 mg/l), ammoniacque (-0.17 +/- 0.07 mg/l), nitrites (-0.04 +/- 0.06 mg/l) et DBO₅ (-1.43 +/- 0.92 mg/l). Parallèlement, on observe une augmentation des teneurs en oxygène dissous (+0.79 +/- 0.29 mg/l et +6.03 +/- 3.08%) et du pH (+0.11 +/- 0.11). En dépit d'une tendance positive de la température, les contraintes thermiques n'apparaissent pas particulièrement significatives lors de cette période. Par contre, les évolutions mesurées lors de la seconde période sont principalement pilotées par ce paramètre (négativement corrélé à l'oxygène dissous), en particulier à partir de l'année 1995. Par la suite, les années 2000 (en particulier 2003) sont caractérisées par des conductivités élevées et des températures importantes. Toutefois, au cours de ces dernières années, on constate également une amélioration de la qualité de l'eau.

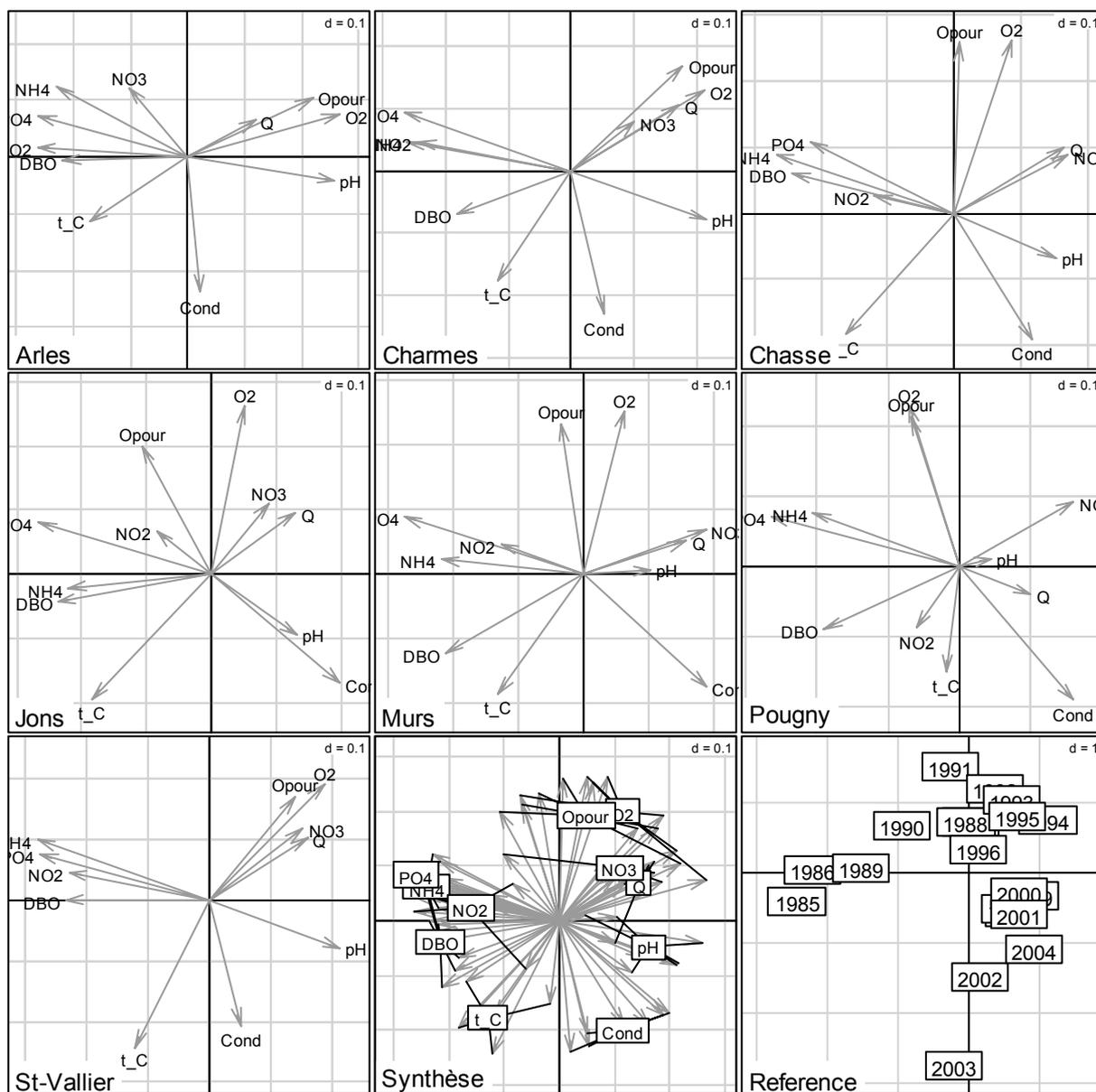


Figure 8. Représentation des coordonnées des variables issues de l'analyse de co-inertie multiple pour chacun des sites de prélèvement.

De la même manière que la faune, et malgré quelques écarts, aucune structure stationnelle particulière ne contredit la structure de référence (Figure 9).

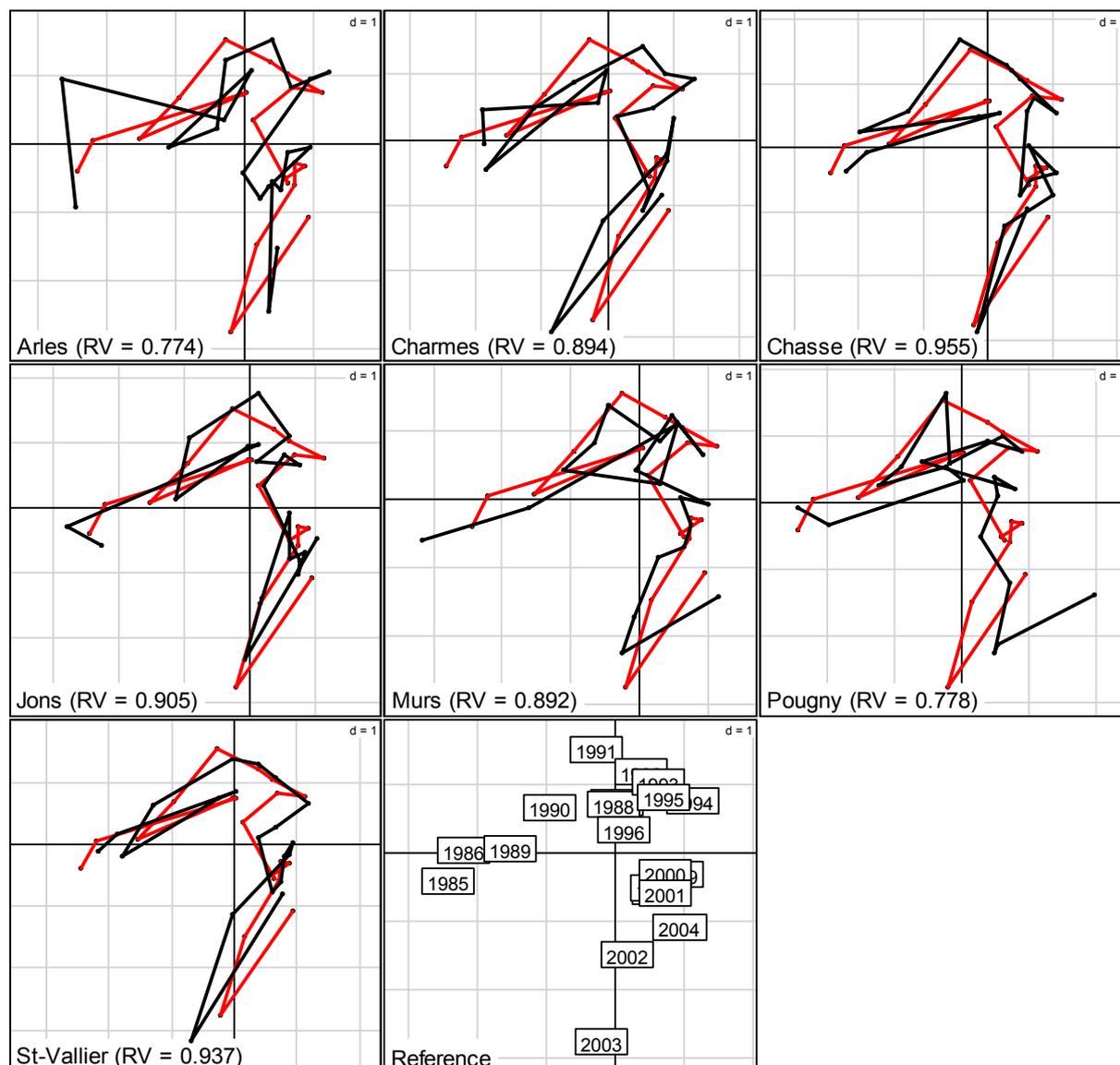


Figure 9. Représentations des axes 1 et 2 des coordonnées de chacun des tableaux sur le plan factoriel de référence. Les droites rouges et noires correspondent respectivement à la structure de référence et à la structure de chaque tableau. La valeur du coefficient RV entre les représentations des tableaux et la représentation de la référence est indiquée entre parenthèses.

3.3-Données thermiques

La structure des tableaux s’expriment sur 1 à 3 valeurs propres (Figure 10). Le premier axe de chacune des analyses apparaît distinct des autres axes (44.80 à 50.92 % de l’inertie totale).

La représentation des années issue de l’analyse simultanée des tableaux de mesures des caractéristiques thermiques du Rhône est très représentative de l’ensemble des stations. En effet, on observe peu de déviation entre la référence issue de l’ACOM et les représentations des différents tableaux (Figure 11). Cette ressemblance est confirmée par les valeurs de coefficients RV comprises entre 0.864 et 0.971 (Tableau 6). On constate également que les valeurs de cosinus carré (= coefficient de corrélation) entre la référence et la projection des tableaux sur le plan de référence sont très élevées (de 0.824 à 0.989 pour les deux premier axe). Les événements et les **variations thermiques** sont donc **communs à l’ensemble des stations**.

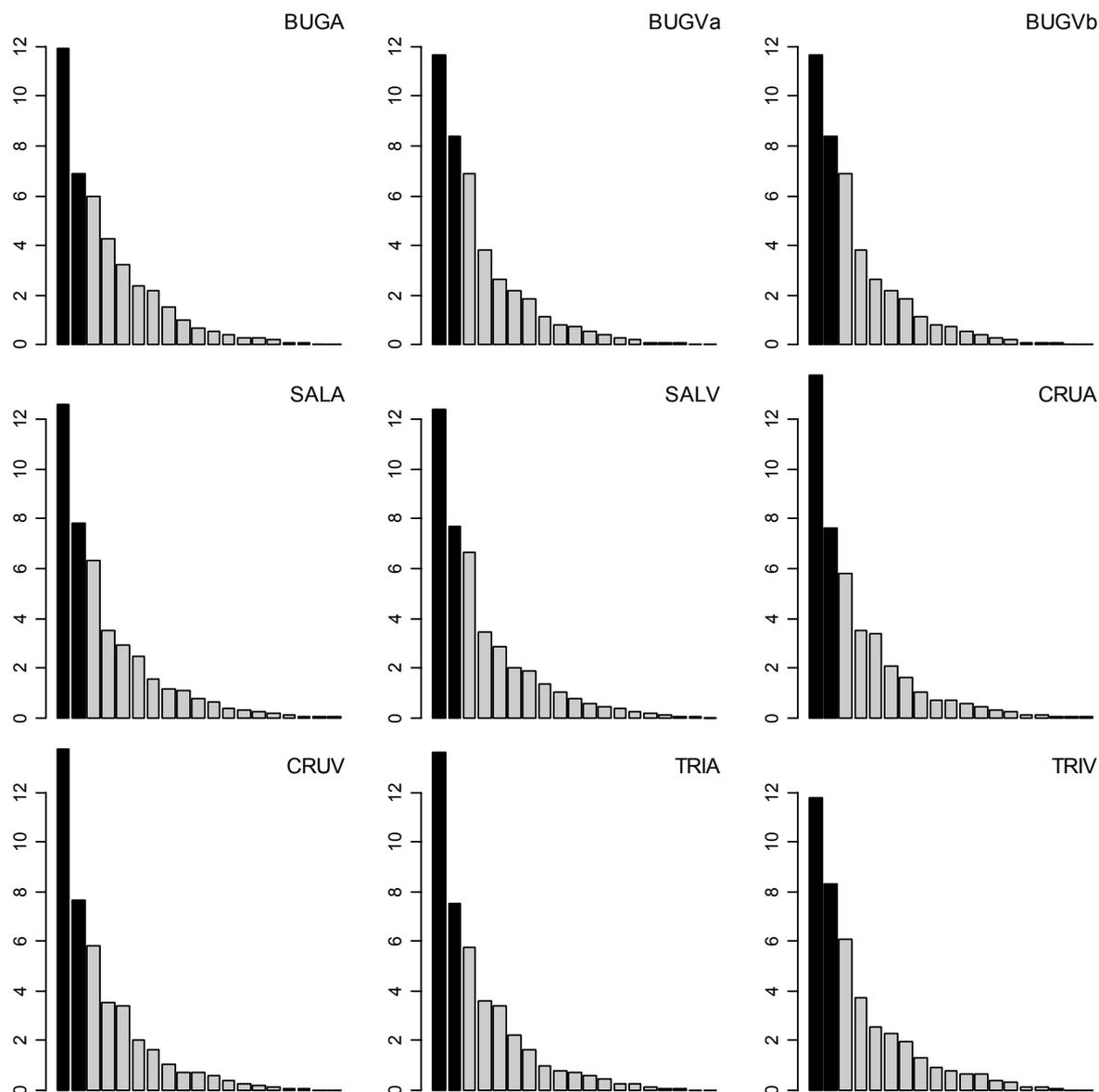


Figure 10. Représentation des histogrammes des valeurs propres des 9 analyses en composantes principales réalisées sur les tableaux thermiques. Les structures temporelles s’expriment sur 1 à 3 axes.

Tableau 6. Statistiques associées à l’analyse de co-inertie multiple. Cos2, Cov2, RV.

Station	Axe	Cov2	Cos2	RV
BUGA	1	0.237	0.888	0.864
	2	0.126	0.824	
BUGVa	1	0.269	0.981	0.9193
	2	0.16	0.864	
BUGVb	1	0.269	0.981	0.9193
	2	0.16	0.864	
SALA	1	0.293	0.985	0.9661
	2	0.176	0.935	
SALV	1	0.286	0.976	0.9331
	2	0.151	0.905	
CRUA	1	0.321	0.986	0.9655
	2	0.171	0.943	

CRUV	1	0.321	0.986	0.9655
	2	0.171	0.943	
TRIA	1	0.319	0.989	0.9708
	2	0.168	0.951	
TRIV	1	0.259	0.953	0.9262
	2	0.159	0.881	

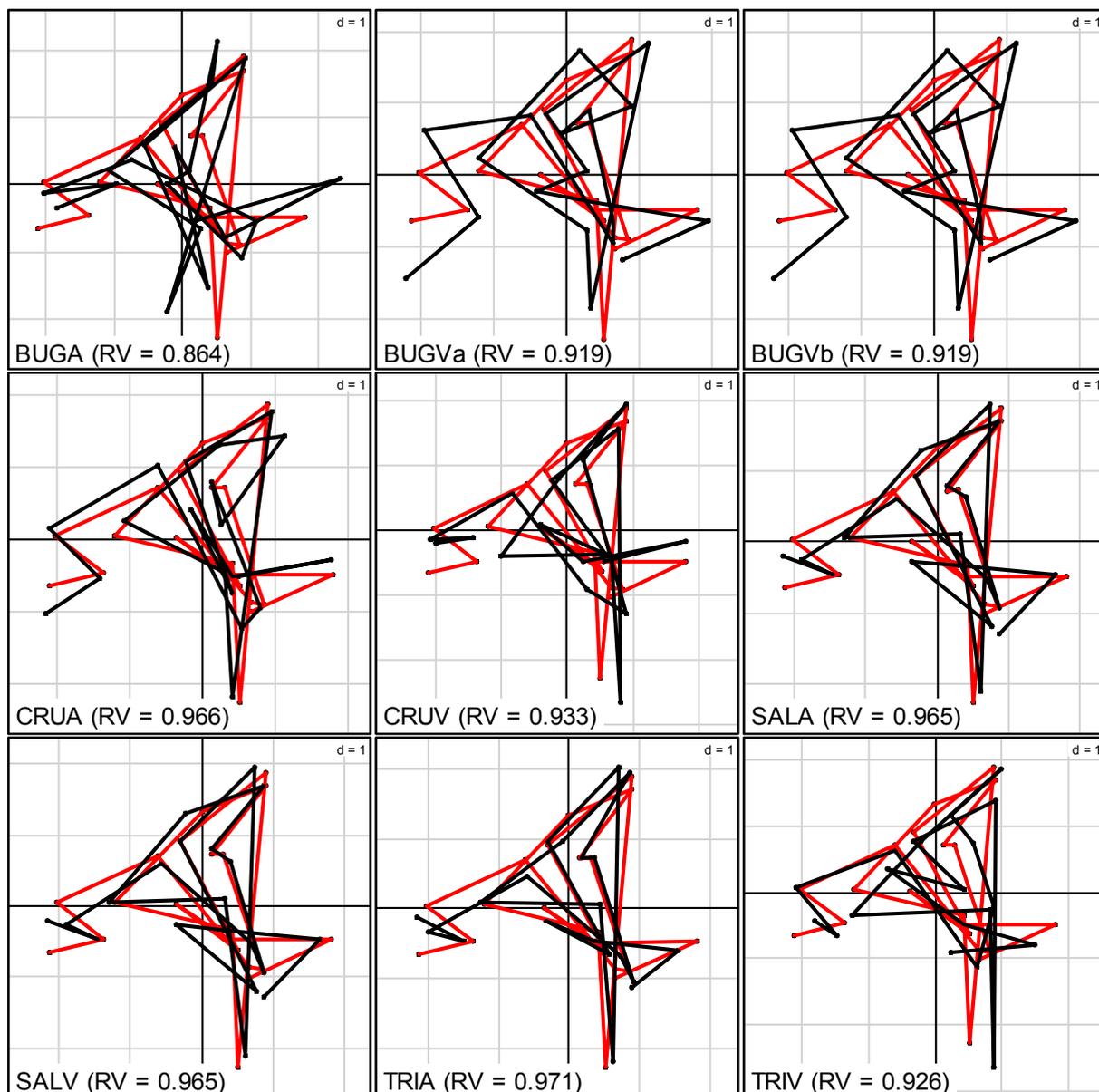


Figure 7. Représentations des axes 1 et 2 des coordonnées de chacun des tableaux sur le plan factoriel de référence. Les droites rouges et noires correspondent respectivement à la structure de référence et à la structure de chaque tableau. La valeur du coefficient RV entre les représentations des tableaux et la représentation des références est indiquée entre parenthèses.

L'examen de la représentation du compromis associée à l'ACOM des tableaux de variables thermiques montre qu'il existe des variations thermiques importantes d'une années à l'autre. L'analyse des plans factoriels et des poids des variables (Tableau 6) permet de séparer les années en **trois groupes** :

- Les premières années de la chronique (1985-1987), les années 1991-1993, 2000 et 2002 sont caractérisées par des conditions thermiques relativement stables et ne présentent pas d'événement particulier (Figure 11).
- Les années 1988, 1994-1995, 1999, 2001 sont caractérisées par des températures plus faibles, et sont souvent liées à des conditions hydrologiques très variables (cf § 3.4-Données hydrologiques).
- Les années 1989-1990, 1996, 1997 et 2003-2004 présentent des températures moyennes élevées. On observe en particulier la place tout particulière de l'année 2003, suite à l'importante période de canicule durant l'été.

3.4-Données hydrologiques

L'essentiel de l'information est exprimé sur les deux premier axes des ACP des tableaux hydrologiques (90.6 à 92.4%, Tableau 8). L'analyse de co-inertie multiple des caractéristiques hydrologiques montre qu'il existe peu de variabilité hydrologique intra-stationnelle. En effet, les coefficients RV entre la référence et les quatre tableaux sont supérieurs à 0.95. Les stations de Ternay, Valence, Viviers et Caderousse présentent donc des variations hydrologiques annuelles similaires (Tableau 7, Figure 12). Les événements hydrologiques importants sont observés sur l'ensemble des stations de mesures.

Tableau 7. Statistiques associées à l'analyse de co-inertie multiple. Cos2, Cov2, RV.

Station	Axe	Cov2	Cos2	RV
Ternay	1	0.701	0.985	0.9559
	2	0.188	0.957	
Valence	1	0.733	0.995	0.9761
	2	0.162	0.958	
Vivier	1	0.743	0.996	0.9872
	2	0.166	0.982	
Caderousse	1	0.757	0.996	0.9628
	2	0.153	0.94	

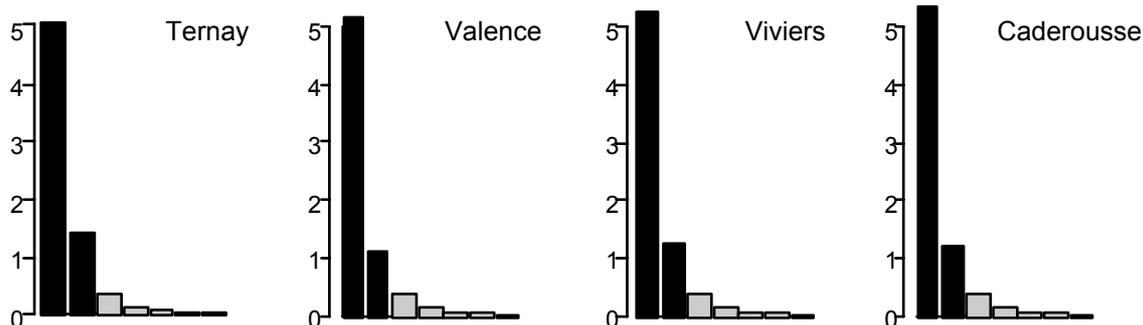


Figure 12. Représentation des histogrammes des valeurs propres des 9 analyses en composantes principales réalisées sur les tableaux hydrologiques. Les structures temporelles s'expriment sur 1 à 3 axes.

On peut classer les années en **trois groupes** (Figures 13 et 14) :

- Les années 1989, 1990, 1996, 1997, 2003 et 2004 sont caractérisées par une faible hydrologie avec par exemple, un nombre de jours inférieurs au quantile 10% moyen élevés et des débits moyens et médians plus faible. L'année 1989 est l'année qui présentent les plus faibles valeurs de débits moyens, médians, etc.
- Le second groupe incluant les années 1988, 1993-1995, 1999, 2001, 2002 est caractérisé par de fortes variations hydrologiques.
- Les autres années (1985-1987, 1991-1992 et 2000) ne présentent pas de caractéristique hydrologique particulière. Il s'agit d'années relativement stables.

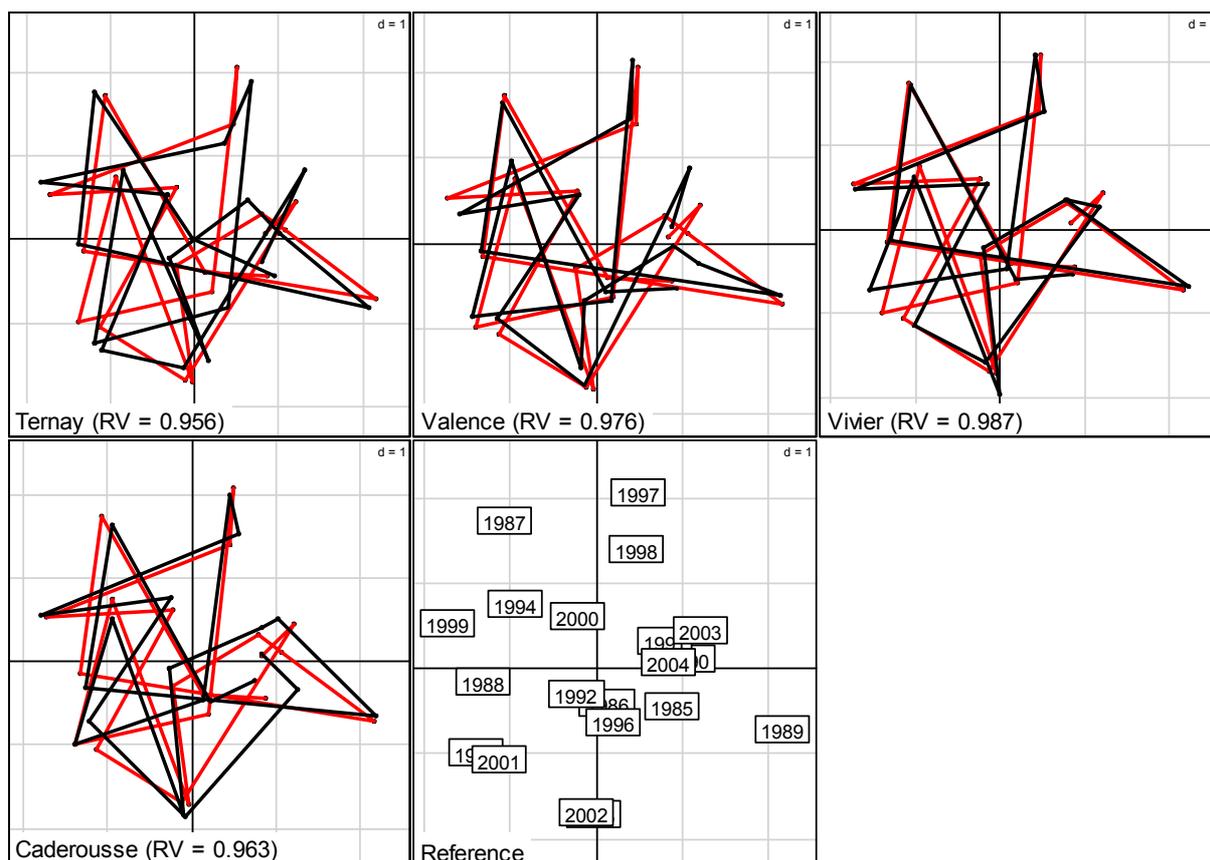


Figure 13. Représentations des axes 1 et 2 des coordonnées de chacun des tableaux sur le plan factoriel de référence. Les droites rouges et noires correspondent respectivement à la structure de références et la structure de chaque tableau. Le valeur du coefficient RV entre les représentations des tableaux et la représentation des références est indiquée entre parenthèse.

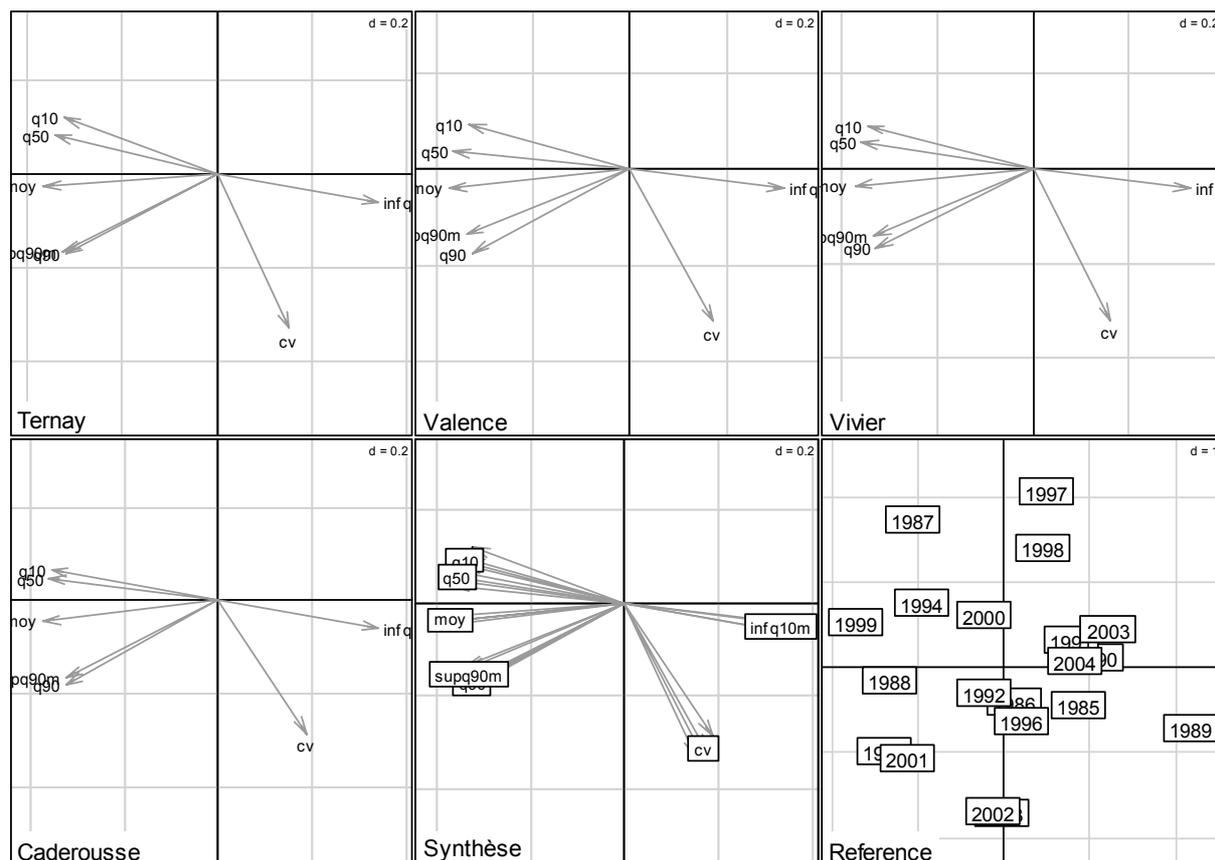


Figure 14. Représentation des coordonnées des variables hydrologiques issues de l’analyse de co-inertie multiple pour chacun des sites de prélèvement.

3.5-Cohérences entre les représentations de référence

La concordance entre les différents compromis issus des ACOM est mesurée par des coefficients RV (Figure 15). Chacun des tests est associé à un test de permutation. La série de tests montre clairement que la structure temporelle de la faune est liée aux conditions physico-chimiques de l’eau ($RV = 0.6581$, $p\text{-value} = 0.001$). En revanche, elle n’est pas directement rattachée aux conditions thermiques ($RV = 0.2152$, $p\text{-value} = 0.149$) et hydrologiques ($RV < 0.1$, $p\text{-value} = 0.1$) prises isolément. Toutefois, l’influence des conditions thermiques et hydrologiques est sous-jacente : celles-ci sont en effet significativement corrélées aux conditions physico-chimiques ($RV = 0.3150$, $p\text{-value} = 0.016$) et influencent ces dernières au travers des processus de dilution/concentration (débit) ou via l’oxygène dissous (couplage positif ou négatif avec la température).

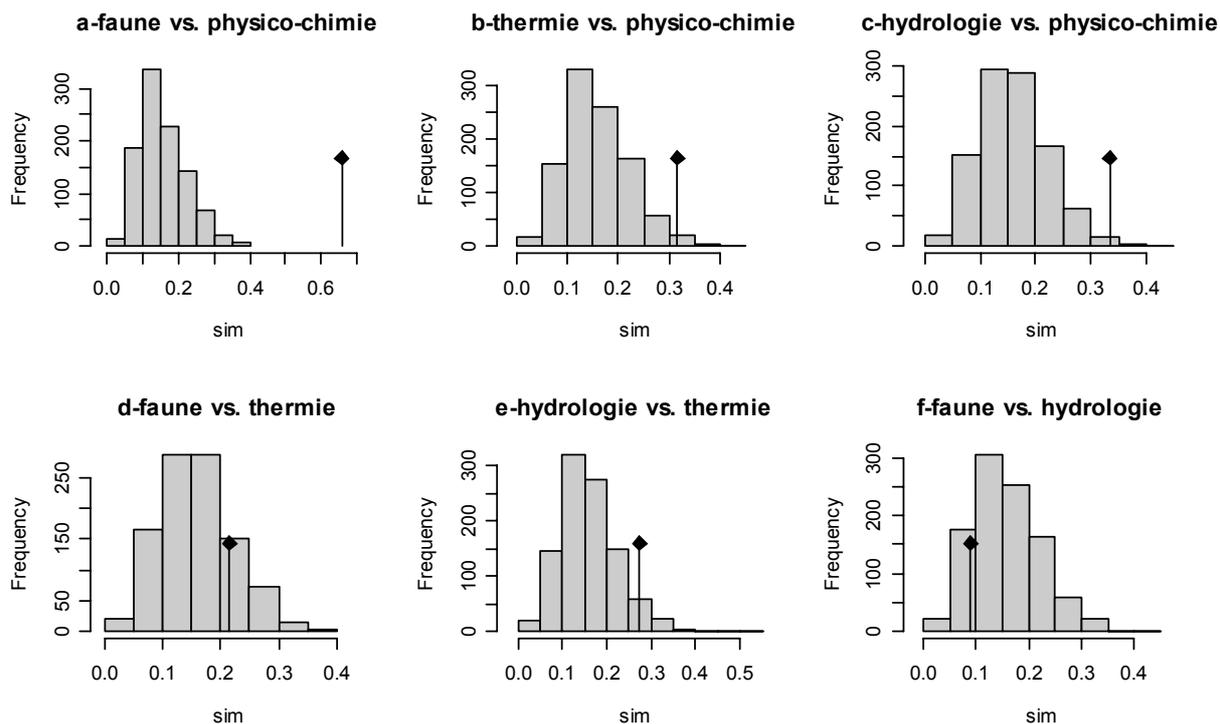


Figure 15. Simulation pour les trois tests RV associés aux confrontations entre les représentations de référence des structure temporelles de la faune, des conditions thermiques et physico-chimiques.

Les structures physiques et biologiques peuvent être comparées afin d'apprécier la concordance ou non des évolutions. Pour cela, les analyses précédentes (ACOM) fournissent une représentation moyenne de la faune et de la physico-chimie. Les deux tableaux ainsi obtenus, qui décrivent le fonctionnement global du fleuve (ou fonctionnement moyen) peuvent alors être comparés au travers des projections procustes (Gower, 1971 et 1975) (Figure 16). Le test « protest » (Jackson, 1995), test très proche du test du coefficient RV (Dray et al., 2003), fait ressortir un lien fort et significatif entre les tableaux (valeur observée = 0.7921, $p = 0.001$), synonyme d'une relation nette entre les changements temporels enregistrés dans les conditions biologiques et physico-chimiques du Rhône. La projection procuste met particulièrement en évidence de fortes similitudes des patrons temporels entre 1990 et 2001 (Figure 16). Le lien entre les deux dynamiques paraît un peu moins marqué entre 1985 et 1989. Cela traduit sans doute le décalage entre les évolutions environnementales et la stabilité biologique constatée. Il en va de même entre 2002 et 2004 où le lien est également moins marqué : on observe dans ce cas un nouveau décalage lié à une dérive biologique progressive alors qu'on n'a pas de réelle dérive environnementale.

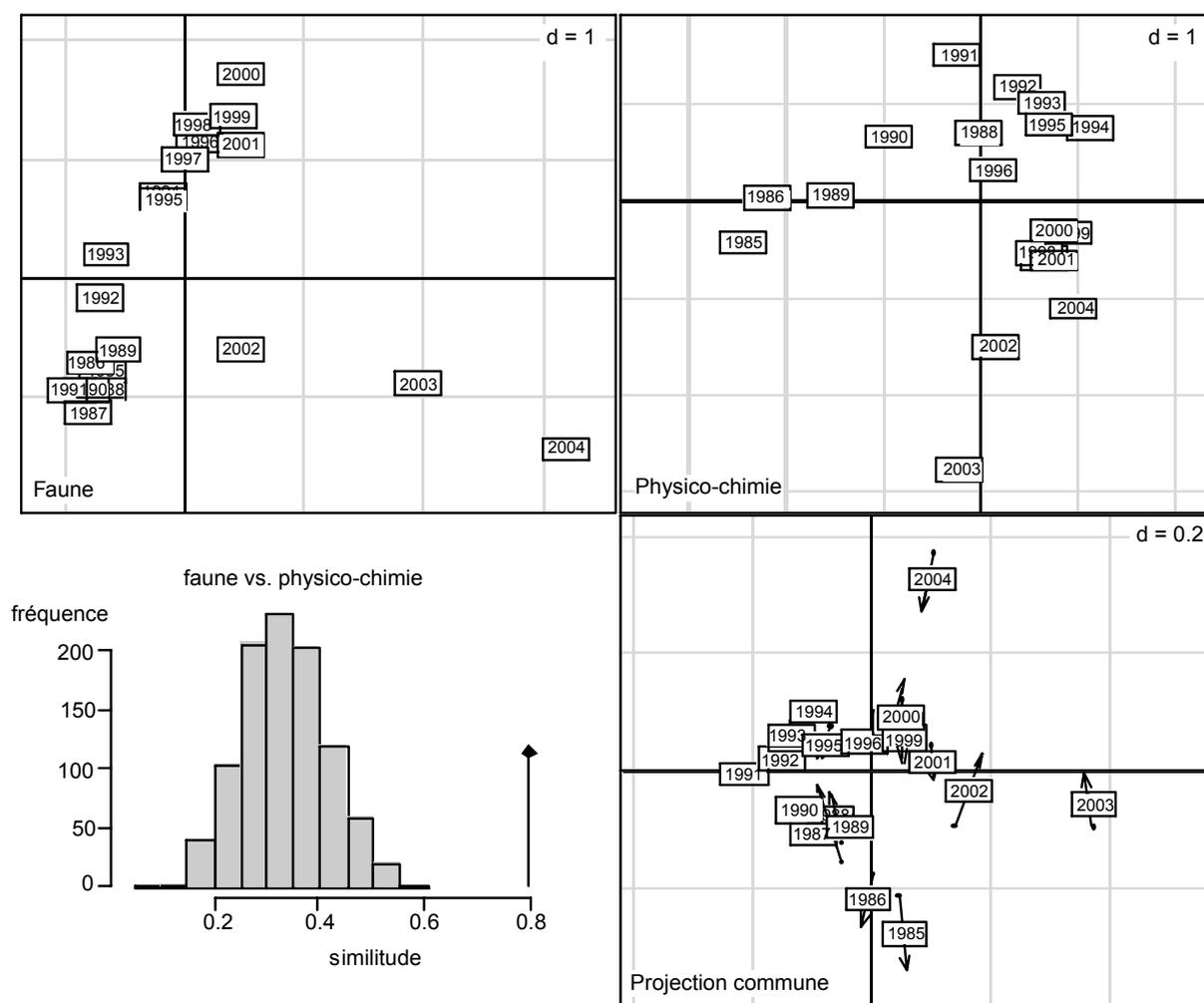


Figure 16. Coordonnées des années sur le plan vectoriel commun issu de la projection procustéenne des références biologiques et environnementales (physico-chimie). Les flèches indiquent l'écart entre les deux structures de référence. Les deux analyses individuelles (en haut) sont figurées à titre de rappel.

4-Synthèse

Les **conditions environnementales** révèlent une amélioration de la qualité physico-chimique au long de la chronique (diminution de la DBO5, de PO4, NH4 et NO2). Les années 1985, 86, 89 (fortes concentrations en PO4, NH4, DBO5) s'opposent à la période 2000-2004 (conductivités et températures élevées). D'un point de vue thermique, les années se divisent en trois groupes selon les conditions thermiques (températures moyennes faibles, stables et élevées). Les événements et variations thermiques sont communs à l'ensemble des stations. Trois groupes d'années sont également distingués pour l'hydrologie selon son niveau (faible hydrologie, stabilité hydrologique et fortes variations hydrologiques).

De son côté, la **macrofaune** enregistre un glissement temporel de la composition des communautés et un renouvellement des familles est enregistré au cours de la chronique. Il est observable sur l'ensemble des sites avec un décalage relatif à leur localisation. Ainsi, la **structure temporelle** de la macrofaune est **spatialement stable** à l'échelle du fleuve, en dépit de l'instabilité de certaines familles entre les stations. Si elle n'apparaît pas directement rattachée à l'évolution des conditions thermiques et hydrologiques prises isolément, mais plus **liée aux conditions physico-chimiques** de l'eau (qualité), ces deux paramètres interviennent malgré tout de manière sous-jacente au travers de différents phénomènes influençant largement la qualité de l'eau. Si les peuplements d'invertébrés ont

progressivement évolué depuis le courant des années 1990, les **modifications enregistrées après 2002 sont les plus marquées** de la chronique d'étude. Elles persistent en 2004, soulignant la force de la contrainte subie mais aussi la **faible résilience** des peuplements d'invertébrés à l'évolution thermique des dernières années. Un tel pattern d'évolution a été noté de la même manière pour les peuplements de Mollusques de la Saône par Mouthon & Daufresne (2006) qui l'ont clairement relié à l'évolution graduelle des conditions thermiques.

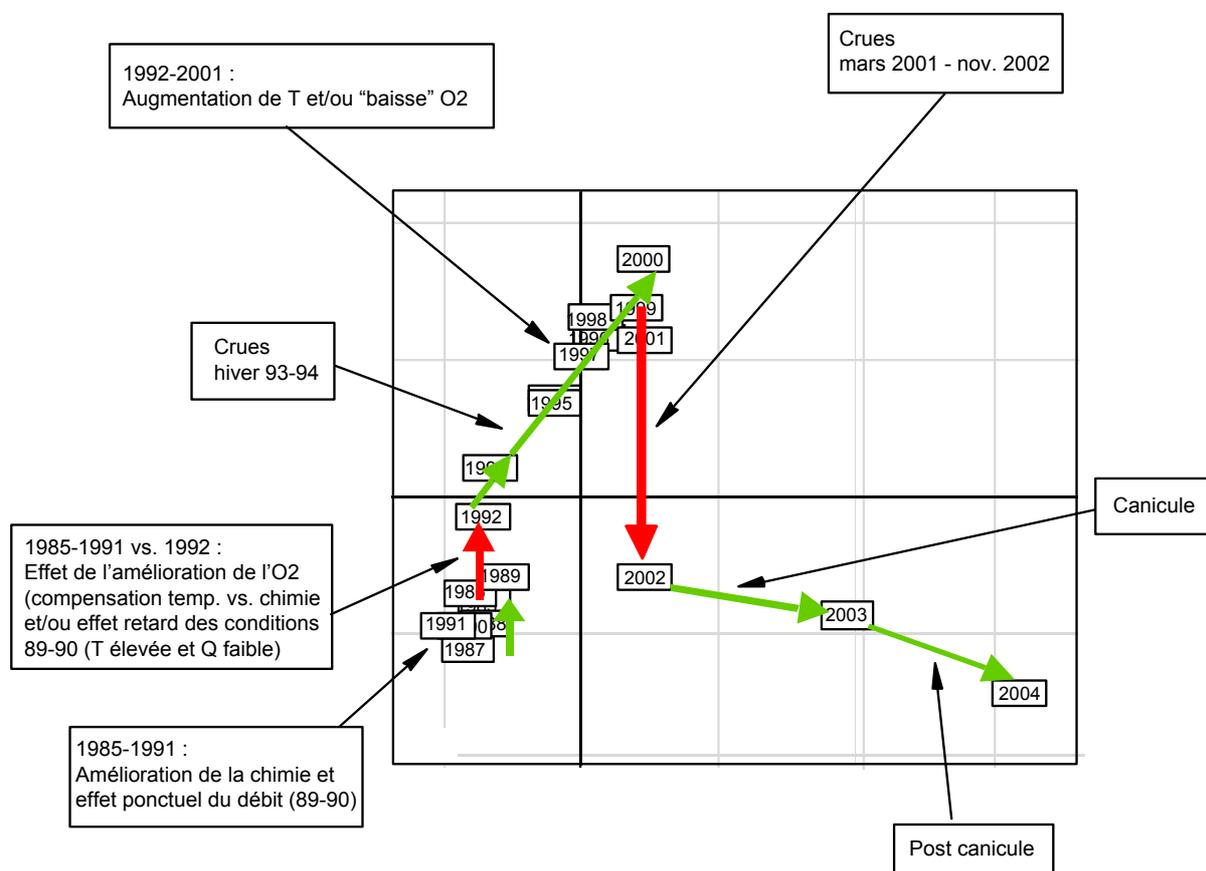


Figure 17. Facteurs confondants projetés sur le plan factoriel de l'analyse faunistique.

La figure 17 résume ces différentes évolutions :

(1) **1985-1991** : Pas de lien clair entre les évolutions environnementales et biologiques. Tout se passe comme si l'amélioration de la qualité de l'eau compensait les perturbations éventuelles (augmentation de la température et/ou influence de l'hydrologie).

- (1bis) **dérive 1991-1992** : Deux explications possibles : (i) soit un effet de l'oxygène dissous (le basculement d'O₂ est très clairement apparu à cette période) ; (ii) soit un effet retard de l'amélioration de la qualité des eaux et des périodes plus chaudes de 1989-1990.

(2) **1992-2001** : Les évolutions biologiques et environnementales sont liées d'après nos résultats. La question de l'influence de la **dérive thermique** peut être posée.

- (2bis) **dérive interne 1993-1994** : Influence très claire des épisodes de **crue** de l'hiver 93-94. Ces crues sont toutefois moins marquées sur le Haut-Rhône (période de retour 10-20 ans), voire sur le Rhône Moyen (i.e. St-Alban) qu'en aval de la confluence de l'Isère.

- (2ter) **dérive 2001-2002** : **Crues** très importantes en mars 2001 et novembre 2002 (période de retour 20-50 ans sur le Bas-Rhône et 10-20 ans sur le Haut-Rhône). Ces événements sont en intensité aussi forts que les précédents.

(3) 2002-2004 : Dérive progressive 2002-2003 et 2003-2004 avec les épisodes de **canicule** et post canicule. **C'est l'événement qui entraîne le plus de modification de structure.** Cette dérive progressive est plus marquée que celle de la période intermédiaire, la véritable cassure étant 2001-2002 (crues de mars 2001 et novembre 2002).

En résumé, la première période **1985-1991** semble marquée par une variabilité chimique et hydrologique (c'est le pattern temporel le plus marqué durant cette période), tandis que la structure des peuplements est parallèlement très peu marquée. A partir de **1992-2002** on entre ensuite dans une dérive temporelle des conditions environnementales qui semble plus liée à la thermie, avec une évolution sans doute peu marquée des autres paramètres (en tout cas en relatif). C'est à partir de cette période que les peuplements évoluent le plus. Enfin, à partir de **2003**, on enregistre l'effet canicule et post-canicule.

D'un **point de vue biologique**, les changements enregistrés (diminution globale des Glossiphoniidae, chute des Erpobdellidae et Asellidae aux stations médianes et aval, accroissement général des Caenidae, Heptageniidae et Hydroptilidae) tendent à refléter la sensibilité relative de ces familles aux conditions extrêmes de température et de faible hydrologie. Il est également important de noter que la période de canicule et post canicule se traduit par le développement d'une seconde vague d'espèces exotiques invasives (*Atyaephyra desmarestii*, *Hypania complanata* et *Hemimysis anomala* appartenant respectivement aux familles des Atyidae, Ampharetidae et Mysidae) sur le Rhône Moyen et le Bas-Rhône (stations 4-9) et de taxons ubiquistes et tolérants comme les Dugesiiidae sur le Haut-Rhône.

5-Discussion

On observe des **évolutions temporelles très homogènes le long du fleuve**. Cela prouve que les **évolutions observées sont peu dépendantes des aménagements**. Ce qui ne veut toutefois pas dire que ces aménagements n'ont pas joué un rôle précédemment, les peuplements en début de chronique n'ayant certainement rien à voir avec des peuplements « naturels » (cf. Fruget, 1991 et 1992 ; Dessaix et al., 1995). Les **évolutions homogènes** observées à l'échelle de la communauté et leurs liens avec les conditions environnementales sont **peu dépendantes des pressions site-spécifiques** (centrales, aménagements).

Cette étude a toutefois permis de montrer des **évolutions similaires malgré des différences de compositions** : il ne faut **pas opposer les taxons spécifiques à un site par rapport aux autres**. Ces différences sont importantes et des taxons qui peuvent paraître marginaux peuvent tirer fortement l'étude. La proximité des patterns en étude multi-sites, malgré des compositions de peuplements différentes, confirme que ces **évolutions, même de taxons mineurs, ont une signification écologique globale**. Cette proximité sous-entend des **patterns écologiques communs forts**.

Cette étude focalise sur des patterns communs, elle est donc **plus centrée sur la description de patterns que sur leur interprétation biologique**, i.e. on étudie simultanément des **modifications relatives des peuplements**. Ceci sous-entend évidemment que les peuplements ne sont pas les mêmes partout et qu'une même modification relative de structure ne va pas se traduire par des modifications homogènes au niveau des familles (accroissement à un endroit, décroissance à un autre). Ça sous-entend aussi qu'une modification qui peut paraître importante au niveau d'un site, peut l'être nettement moins en multi-sites. On **perd ainsi de la précision dans la descriptions des patterns locaux** et donc également dans l'explication de ces patterns en terme biologique. On est ainsi vite confronté à la connaissance des taxons et à la non-connaissance des **traits relatifs** (c'est-à-dire des traits par rapport à leurs voisins), notre synthèse se situant par ailleurs au niveau taxonomique de la famille, qui n'est pas le plus informatif dans ce cadre...

6-Conclusion

Nous avons mis en évidence une **dérive des températures** sur la période considérée parallèlement à d'autres **événements ponctuels importants** (amélioration qualité d'eau, crues et canicule). Tous les événements ont joués un rôle. L'amélioration de la qualité d'eau semble avoir ralenti les phénomènes de dérive en début de période et les crues ont entraîné des dérives secondaires dans une dérive plus globale liée au réchauffement graduel. Ceci confirme bien le rôle clé tenu par l'**hydroclimatologie** en tant que **facteur de contrôle** des différents peuplements précédemment mis en évidence (Fruget et al., 2001). Ces épisodes perturbateurs successifs agissent comme des **mécanismes de réinitialisation** des séquences successioneuses et/ou colonisatrices et nos observations sont bien en accord avec le concept de perturbation/diversité et la théorie des perturbations moyennes (Reice, 1985 ; Connell, 1978 ; Ward & Stanford, 1983) : à un niveau intermédiaire de perturbation, tant les espèces colonisatrices que les espèces résidentes sont présentes. Ce modèle témoigne d'un degré élevé d'interactions biotiques.

Les crues ont deux effets antagonistes : apport d'espèces en provenance de l'amont (dérive) d'une part, exportation vers l'aval et/ou élimination de certaines espèces d'autre part, créant ainsi des places vides pour d'autres occupants.

L'effet thermique est principalement illustré par l'évolution de la répartition de la crevette *Atyaephyra desmarestii*, d'origine méditerranéenne, donc plutôt eurytherme, voire thermophile, qui a profité du réchauffement graduel pour « remonter » le fleuve : cantonnée en début de chronique et au début des années 1990 au delta (Fruget et al., 1995) et à différents affluents en aval de Valence (Berrahou, 1993), elle n'était que très faiblement et ponctuellement présente dans le Rhône en aval de l'aménagement de Donzère-Mondragon (Berrahou, op. cit.).

Ainsi, **dans le contexte de changement climatique, les événements hydroclimatiques extrêmes (crues, canicule) ont entraîné systématiquement l'installation de taxons invasifs ubiquistes et résistants** (*Corbicula* post 1993, *Dikerogammarus* post 2001, *Atyaephyra-Hypania-Hemimysis* post canicule), **ainsi que de quelques taxons potamo-lénitiques** comme *Ecnomus* sur le Bas-Rhône et *Dugesia* et *Potamopyrgus* sur le Haut-Rhône. Plus généralement, ce type d'événements extrêmes provoque le développement d'espèces ubiquistes, tolérantes et exotiques qui tirent avantage de l'évolution des conditions environnementales et thermiques. Un phénomène similaire a été mis en évidence sur le Rhin et la Moselle avec l'augmentation des concentrations en chlorures et de la température moyenne de l'eau (Bij de Vaate, 1993 et 1994 ; Bachmann et al., 1997 ; Kelleher et al., 1998).

D'un point de vue méthodologique, un double besoin de **standardisation** est apparu, d'une part des **modes d'échantillonnage**, d'autre part des **limites de détermination** (le niveau de la famille ne permet pas de discriminer certains phénomènes, telle que l'apparition du Gammare invasif *Dikerogammarus villosus*, par exemple).

Dans le futur, une étude à partir des seuls traits biologiques (i.e. sans distinction taxonomique) s'avérerait intéressante avec la **modélisation** de certains d'entre eux, ainsi que celle de quelques genres pour lesquels ces traits sont bien connus. Ces traits et/ou genres pourraient ensuite être mis en vis-à-vis de différents scénarios d'évolution climatique et/ou scénarios de rejet de CNPES.

7-Références

Bachmann V., Usseglio-Polatera P., Cegielka E., Wagner P., Poinssaint J. & J.C. Moreteau. 1997. Premières observations sur la coexistence de *Dreissena polyorpha*, *Corophium curvispinum* et *Corbicula* spp. dans la Moselle. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **344-345**:373-384.

- Bady P., Dolédec S., Dumont B. & J.F. Fruguet. 2004. Multiple co-inertia analysis: a tool for assessing synchrony in the temporal variability of aquatic communities. *Comptes Rendus Biologies*, **327**: 29-36.
- Bij de Vaate, A. 1994. Long-term changes in the macroinvertebrate fauna of the River Ijssel, The Netherlands. *Vehr. Internat. Verein. Limnol.* **25 (3)**: 1563-1567.
- Bij de Vaate A. 1993. Exotic and aquatic macroinvertebrates in the Dutch part of the River Rhine: causes and effects. In Van Dijk G.M. & Marteiijn E.C.L. (Eds), *Ecological rehabilitation of the rivers Rhine and Meuse*, Institute for Inland Water Management and Waste Water Treatment, Lelystad, 27-29.
- Blanc L., Chessel D. & S. Dolédec. 1998. Etude de la stabilité temporelle des structures spatiales par analyses d'une série de tableaux de relevés faunistiques totalement appariés. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **348**:1-21.
- Berrahou A. 1993. *Répartition longitudinale des macroinvertébrés benthiques du Rhône français et sa relation avec les principaux affluents*. Thèse de Doctorat, Université Lyon 1, 133 p. + annexes.
- Cattaneo F., Lamouroux N., Breil P. & H. Capra. 2002. The influence of hydrological and biotic processes on brown trout population dynamics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **59 (1)**: 12-22.
- Chessel D. 1999. Mesures de la corrélation entre tableaux. Documentation de la programmation ADE-4 "Analyses multivariées et expression graphique des données environnementales". Université Lyon I. <http://pbil.univ-lyon1.fr/pub/mac/ADE/ADE4/DocThemPDF/Thema5E.pdf>.
- Chessel D. & M. Hanafi. 1996. Analyses de la co-inertie de K nuages de points. *Revue de Statistique Appliquée* **44**: 35-60.
- Connell J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*. **199** : 1302-1310.
- Coquet R., Troxler L. & G. Wipff. 1996. The STATIS method: characterization of conformational states of flexible molecules from molecular dynamics simulations in solution. *Journal of Molecular Graphics* **14**: 206-212.
- Decaens T. & J.-P. Rossi. 2001. Spatio-temporal structure of earthworm community and soil heterogeneity in a tropical pasture. *Ecography* **24**:671-682.
- Dray S, Chessel D. & J. Thioulouse. 2003a. Co-inertia analysis and linking of ecological tables. *Ecology* **48**:3078-3089.
- Dray S, Chessel D. & J. Thioulouse. 2003b. Procrustean co-inertia analysis for the linking of multivariate data sets. *Ecosciences* **10**:110-119.
- Dessaix J., Fruguet J.F., Olivier J.M. & J.L. Beffy. 1995. Changes of the macroinvertebrate communities in the dammed and by-passed sections of the French Upper Rhône after its regulation. *Regulated Rivers: Research & Management*. **10 (2-4)**: 265-279.
- Escouffier Y. 1973. Le traitement des variables vectorielles. *Biometrics* **29**:750-760.
- Freeman M., Crawford M., Barrett J., Facey D., Flood M., Hill J., Stouder D. & G. Grossman. 1988. Fish assemblage stability in a Southern Appalachian stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **45**:1949-1958.
- Fruguet J.-F. 1992. Ecology of the lower Rhône after 200 years of human influence: a review. *Regulated Rivers: Research & Management*. **7 (3)**:233-246.
- Fruguet J.-F. 1991. The impact of river regulation on the lotic macroinvertebrate communities of the lower Rhône, France. *Regulated Rivers: Research & Management*. **6 (4)**:241-255.
- Fruguet, J. F., M. Centofanti, Dessaix J., Olivier J.M., Druart J.C. & P.-J. Martinez. 2001. Temporal and spatial dynamics in large rivers: example of a long-term monitoring of the middle Rhone River. *Annales de Limnologie*. **37(3)**: 237-251.
- Fruguet J.-F., Centofanti M., Dessaix J., Olivier J.M., Druart J.C. & P.-J. Martinez. 1999. Synthèse des dix premières années de suivi hydrobiologique du Rhône au niveau de la centrale nucléaire de Saint-Alban (France). *Hydroécologie Appliquée* **11**:29-69.
- Fruguet J.F., Tachet H. & D. Pont. 1995. *Structure of macroinvertebrate communities in the Rhône river delta area*. In: Abstracts of the First International Symposium on the Ecology of Large Rivers. Krems (Autriche), 04/1995.
- Gaertner J.-C., Chessel D. & J. Bertrand. 1998. Stability of spatial structures of demersal assemblages : a multitable approach. *Aquatic Living Resources* **11**:75-85.

- Gower J.C. 1971. *Statistical methods of comparing different multivariate analyses of the same data*. In: Hodson F.R., Kendall D.G. & P. Tautu (Eds). *Mathematics in the archaeological and historical sciences*. University Press, Edinburgh, pp 138-149.
- Gower J.C. 1975. Generalized procustes analysis. *Psychometrika* **40**:33-51
- Guerrero L., Romero A. & J. Tous. 2001. Importance of Generalised Procustes Analysis in sensory characterisation of virgin olive oil. *Food Quality and Preference* **12**:515-520.
- Hansen M. & C. Ramm. 1994. Persistence and stability of fish community structure in a southwest New York stream. *American Midland Naturalist* **132**:52-67.
- Jackson D.A. 1995. PROTEST: a PROcustean randomization TEST of community environment concordance. *Ecosciences* **2**:297-303.
- Kelleher, B., Bergers P.J.M., Van den Brink F.W.B., Giller P.S., Van der Velde G. and Bij de Vaate A. 1998. Effects of exotic amphipod invasions on fish diet in the Lower Rhine. *Archiv für Hydrobiologie*. **143**(3), 363-382.
- Lavit C., Escoufier Y., Sabatier R. & P. Traissac. 1994. The ACT (STATIS method). *Computational Statistics and Data Analysis* **18**:97-119.
- Martin N., Molimard P., Spinnler H. E. & P. Schlich. 2000. Comparaison of odour sensory profiles performed by two independant trained panels following the same descriptive analysis procedures. *Food Quality and Preference* **11**:487-495.
- Mouthon J. & M. Daufresne. 2006. Effects of the 2003 heatwave and climatic warning on mollusc communities of the Saône, a large lowland river, and of its two main tributaries (France). *Global Change Biology*. **11**: 1-9.
- Meyners M., Kunert J. & E. Qannari. 2000. Comparing generalized procustes analysis and statis. *Food Quality and Preference* **11**:77-83.
- Rajagopal S., Van der Velde G. & A. Bij de Vaate. 2000. Reproductive of the Asiatic clams *Corbicula fluminalis* and *Corbicula fluminea* in the river Rhine. *Archiv für Hydrobiologie* **149**:403-420.
- Reice S. R. 1985. Experimental disturbance and the maintenance of species diversity in a stream community. *Oecologia*. **67**: 90-97.
- Thioulouse J., & D. Chessel. 1987. Les analyses multitableaux en écologie factorielle:1- De la typologie de fonctionnement par l'analyse triadique. *Acta Oecologica* **8**:463-480.
- Ward J.V. & J.A. Stanford. 1983. *The intermediate-disturbance hypothesis: an explanation for biotic diversity patterns in lotic ecosystems*. In Fontaine T.D. & Bartell S.M. (Eds), *Dynamics of lotic ecosystems*, Ann Arbor Science Publ., Ann Arbor (USA), 347-356.

**Lot 2.2 : Etude des relations entre les variables
d'environnement et les peuplements piscicoles à
l'échelle du fleuve**

Lot 2.2.1 : Synthèse des suivis piscicoles des sites rhodaniens 1984 - 2004

I. Introduction

Depuis la mise en service des quatre centres nucléaires de production électrique installés sur le cours du Rhône, un suivi des peuplements piscicoles est assuré par des campagnes pluriannuelles de pêches électriques. Ces suivis ont débuté en 1979 au droit de Bugey (pk -44), en 1982 à Saint-Alban/Saint-Maurice l'Exil (pk 48), en 1983 à Cruas-Meyssse (pk 148) et 1980 à Tricastin (pk 184).

Le protocole de suivi a été élaboré au niveau de chaque site, les caractéristiques méthodologiques sont de ce fait sensiblement différentes d'un site à l'autre, néanmoins les données issues de ces suivis peuvent être analysées globalement sans contraintes particulières.

Le jeu de données ainsi obtenu permet de décrire, à des échelles temporelles variables allant de la saison à des comparaisons pluriannuelles sur une durée de plus de 20 ans, les caractéristiques des peuplements étudiés et leurs fluctuations.

Le but de cette synthèse partielle est de mettre en évidence les principales différences existant entre les sites et de caractériser de manière globale les évolutions majeures du peuplement.

II. Données disponibles

Les données sont extraites des chroniques piscicoles issues de campagnes pluriannuelles de pêches électriques réalisées dans le cadre contractuel du suivi hydrobiologique des CNPE de Bugey, Saint-Alban/Saint-Maurice-l'Exil, Cruas-Meyssse et Tricastin. Une extension vers l'aval des échantillonnages depuis 1987 complète ce jeu de données sur la retenue de Caderousse où se trouve le site de Marcoule (pK 210) (Figure 1).

Le jeu de données initial comporte 1542 pêches (une pêche est le résultat d'un échantillonnage effectué dans une station donnée à une date donnée) et 41 espèces (Tableau 1).

Le tableau traité ne contient plus les données de la station Bugey5 (rejet thermique), de la section court-circuitée de Péage-de-Roussillon et du plan d'eau de Saint-Pierre-de-Boeuf (secteur de Saint-Alban). Pour des raisons d'homogénéité des dates d'échantillonnage, seules les données collectées de juillet 1984 à mai 2005 ont été prises en compte. Afin de faciliter l'interprétation des résultats et en raison de l'importance numérique des juvéniles de l'année dans les échantillons, les résultats sont exprimés par « année biologique », les effectifs sont alors comptabilisés sur une durée de 1 an, du 1^{er} juillet de l'année n au 30 juin de l'année n+1.

Les espèces dont l'occurrence totale est inférieure à 5% ont été écartées de l'analyse. Les 27 espèces conservées sont indiquées en gras dans le Tableau 1. Parmi ces espèces, certaines sont des indicateurs typologiques importants comme l'ombre commun, uniquement échantillonné en amont de Lyon, ou l'alose du Rhône, exclusivement capturée sur la partie aval du Bas-Rhône.

L'objectif de cette analyse étant de mettre en évidence les grands traits de la structure spatio-temporelle des peuplements étudiés, les effets stationnels et saisonniers ont été délibérément éliminés en moyennant les données par secteur et par année biologique (Tableau 2).

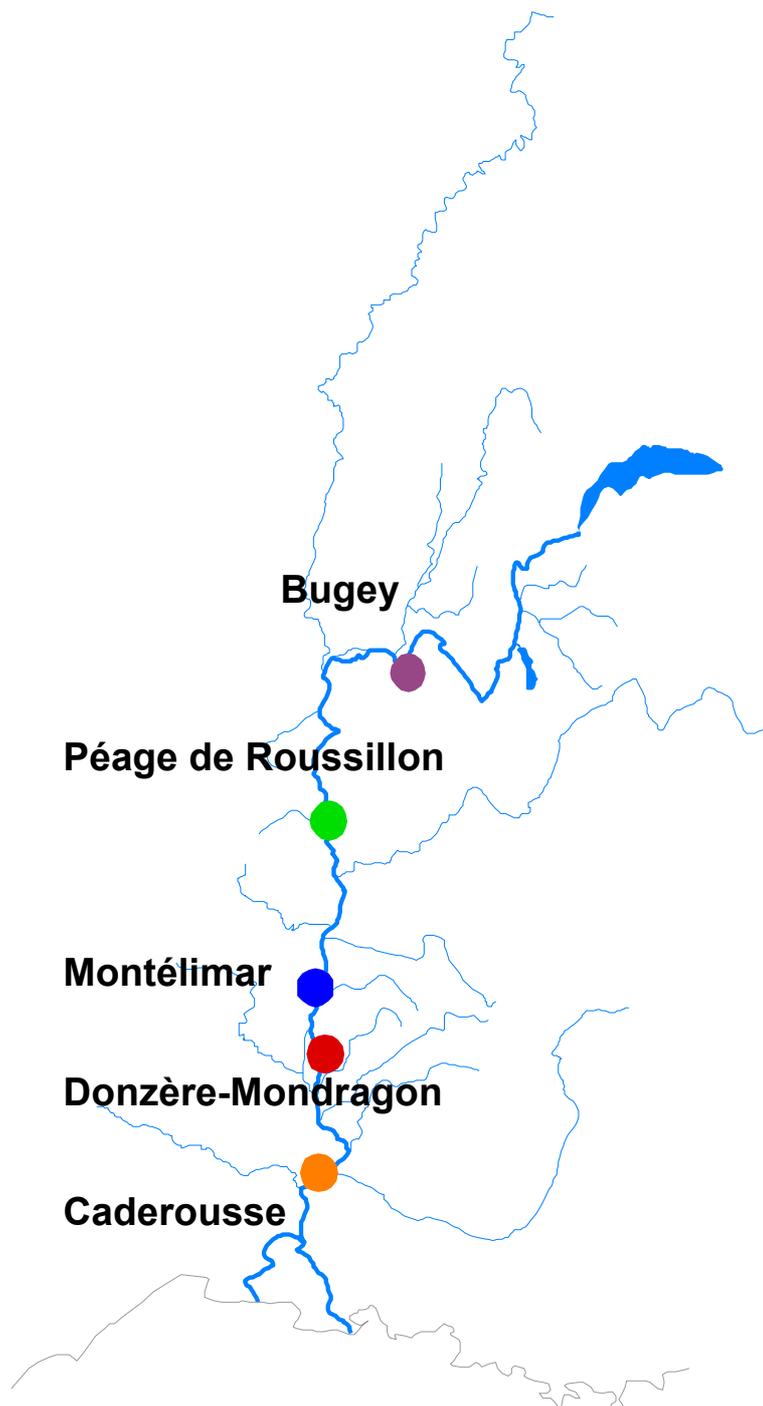


Figure 1 : Localisation des stations d'étude.

Tableau 1- Liste des espèces capturées, en gras les espèces conservées pour l'analyse.

Famille - nom latin	nom commun	Code
Petromyzontidae		
<i>Lampetra planeri</i>	Lamproie de Planer	LPP
Anguillidae		
<i>Anguilla anguilla</i>	Anguille	ANG
Clupeidae		
<i>Alosa fallax rhodanensis</i>	Alose du Rhône	ALR
Cyprinidae		
<i>Leuciscus cephalus</i>	Chevaine	CHE
<i>Leuciscus leuciscus</i>	Vandoise	VAN
<i>Alburnoides bipunctatus</i>	Spirlin	SPI
<i>Barbus barbatus</i>	Barbeau fluviatile	BAF
<i>Alburnus alburnus</i>	Ablette	ABL
<i>Gobio gobio</i>	Goujon	GOU
<i>Rutilus rutilus</i>	Gardon	GAR
<i>Chondrostoma nasus</i>	Hotu	HOT
<i>Leuciscus (Telestes) souffia</i>	Blageon	BLN
<i>Phoxinus phoxinus</i>	Vairon	VAI
<i>Abramis bjoerkna</i>	Brème bordelière	BRB
<i>Tinca tinca</i>	Tanche	TAN
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	Rotengle	ROT
<i>Rhodeus sericeus</i>	Bouvière	BOU
<i>Pseudorasbora parva</i>	Pseudorasbora	PSR
<i>Cyprinus carpio</i>	Carpe commune	CCO
<i>Abramis brama</i>	Brème commune	BRE
<i>Chondrostoma toxostoma</i>	Toxostome	TOX
<i>Carassius carassius</i>	Carassin commun	CAS
<i>Leucaspis delineatus</i>	Able de Heckel	ABH
<i>Carassius gibelio</i>	Carassin argenté	CAG
<i>Carassius auratus</i>	Carassin doré	CAA
Balitoridae		
<i>Barbatula barbatula</i>	Loche franche	LOF
Siluridae		
<i>Silurus glanis</i>	Silure	SIL
Ictaluridae		
<i>Ameiurus melas</i>	Poisson chat	PCH
Esocidae		
<i>Esox lucius</i>	Brochet	BRO
Salmonidae		
<i>Salmo trutta</i>	Truite commune	TRF
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	Truite arc en ciel	TAC
<i>Thymallus thymallus</i>	Ombre commun	OBR
Lotidae		
<i>Lota lota</i>	Lote de rivière	LOT
Gasterosteidae		
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	Epinoche	EPI
Percidae		
<i>Perca fluviatilis</i>	Perche commune	PER
<i>Stizostedion lucioperca</i>	Sandre	SAN
<i>Gymnocephalus cernuus</i>	Grémille	GRE
Centrarchidae		
<i>Lepomis gibbosus</i>	Perche soleil	PES
<i>Micropterus salmoides</i>	Achigan à grande bouche	BBG
Blenniidae		
<i>Salaria fluviatilis</i>	Blennie fluviatile	BLE
Cottidae		
<i>Cottus gobio</i>	Chabot	CHA

Tableau 2 – Nombre de pêches réalisées par secteur et par année biologique.

SECTEUR	1	2	3	4	5	Total
Année biologique	Bugey	Péage	Montélimar	Donzère	Caderousse	Nb pêches
1984	25	9	2	2	2	40
1985	22	12	6	4		44
1986	19	12	4	4	2	41
1987	20	12	8	8	4	52
1988	15	12	8	8	6	49
1989	27	12	8	8	9	64
1990	28	12	9	8	10	67
1991	28	12	8	8	9	65
1992	20	12	8	8	7	55
1993	28	12	9	8	4	61
1994	26	12	8	6	4	56
1995	21	12	8	4	2	47
1996	13	12	8	4	4	41
1997	28	12	6	4	4	54
1998	25	12	8	4	4	53
1999	27	12	8	4	4	55
2000	20	12	8	4	4	48
2001	28	12	8	4	4	56
2002	21	12	8	4	3	48
2003	27	12	8	4	4	55
2004	7	12	8	6	5	38
Total	475	249	156	114	95	1083

III. Analyse des données

Vingt-sept espèces ont été conservées pour l'analyse.

Les effectifs par pêche (ramenés à 20 minutes de pêche pour les sites de Bugey, Cruas, Tricastin et Marcoule ; et correspondant à 20 échantillons ponctuels d'abondance pour le site de Saint-Alban) ont été moyennés par secteur et année biologique (1984-2004).

Le tableau traité comporte 104 lignes (abondances moyennes par an et par secteur) et 27 espèces. Les données sont ensuite transformées en $\text{Log}(\text{abondance}+1)$ et analysées par une Analyse en Composantes Principales centrée par espèce.

Afin de présenter les informations essentielles, les résultats reprennent deux analyses complémentaires ; l'analyse inter-secteurs avec mise en évidence des différences majeures entre les secteurs, et l'analyse intra-secteurs pour la mise en évidence de l'évolution temporelle au sein de chaque secteur et comparaison de ces structures (DOLEDEC & CHESSEL, 1989).

Les analyses et la plupart des graphiques ont été réalisés avec le logiciel ADE-4 (THIOULOUSE et al., 1997).

IV. Résultats

L'inertie inter-secteurs (ACP) du tableau traité représente 41% de l'inertie liée à l'effet spatial, l'inertie intra-secteurs représente 59%.

1. Analyse inter-secteurs

L'effet secteur est statistiquement significatif (test de permutation).

Les résultats exprimés sur les deux premiers axes de l'analyse (87% de l'inertie) sont présentés sur la Figure 2.

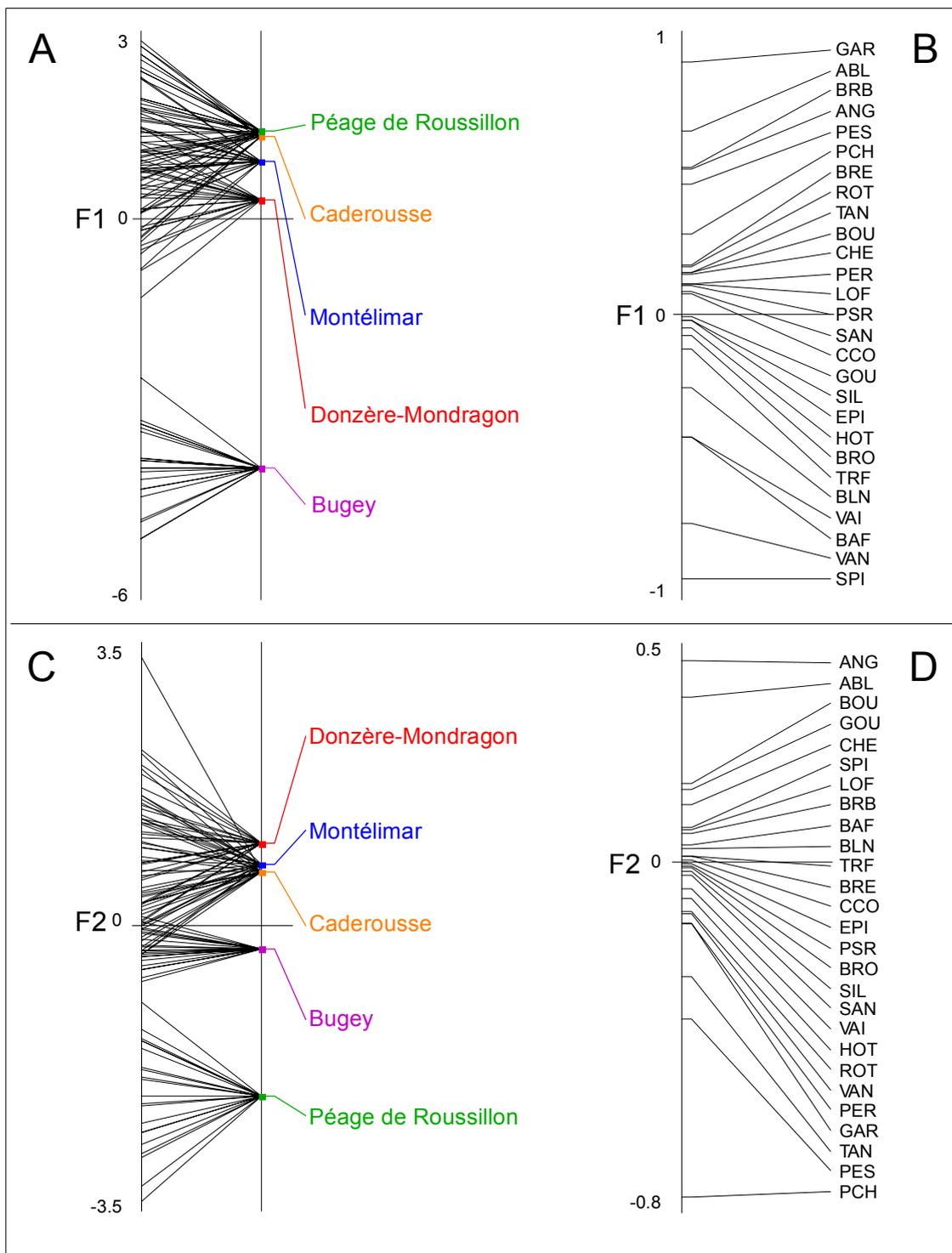


Figure 2 – Représentation des résultats de l'analyse inter-secteurs. A, coordonnées factorielles des pêches sur l'axe 1 de l'ACP, les centres de gravité des secteurs ont été représentés ; B, coordonnées factorielles des 27 espèces sur le premier axe de l'ACP ; C, coordonnées factorielles des pêches sur l'axe 2 de l'ACP, les centres de gravité des secteurs ont été représentés ; D, coordonnées factorielles des 27 espèces sur le deuxième axe de l'ACP.

Le premier axe de l'analyse oppose le site de Bugey aux quatre sites du Bas-Rhône, mettant en évidence une rupture typologique entre le Haut-Rhône et le Bas-Rhône. Le peuplement du site

de Bugey est caractérisé par cinq espèces dont les abondances et les occurrences sont nettement plus importantes que dans les autres sites : le spirilin, la vandoise, le barbeau fluviatile, le vairon et le blageon. Les espèces thermophiles et lénotophiles apparaissent comme représentatives des sites du Bas-Rhône (gardon, ablette, brème bordelière, perche-soleil, poisson-chat, brème commune, rotengle et tanche), l'anguille est également beaucoup plus largement échantillonnée dans le Bas-Rhône que dans le Haut-Rhône.

Le deuxième axe de l'analyse oppose le secteur de Péage-de-Roussillon aux autres sites du Bas-Rhône. Le poisson-chat dont les effectifs ont fortement augmenté dans la retenue de Péage-de-Roussillon depuis 1995 est principalement responsable de ce phénomène. Les effectifs d'anguille sont plus important dans les sites situés plus au sud, et ce en raison du nombre croissant d'obstacles à la migration au fur et à mesure que l'espèce poursuit ses déplacement vers l'amont. De fort effectifs d'ablettes capturés ponctuellement à Caderousse expliquent également l'ordination des sites sur cet axe.

2. Analyse intra-secteurs

Cette analyse a pour objectif de décrire les principales caractéristiques de l'évolution temporelle pendant les 21 années d'études du peuplement piscicole au sein de chaque secteur.

L'essentiel de l'information est portée par le premier axe de l'analyse (43% de l'inertie). Les résultats sont exprimés sur la Figure 3.

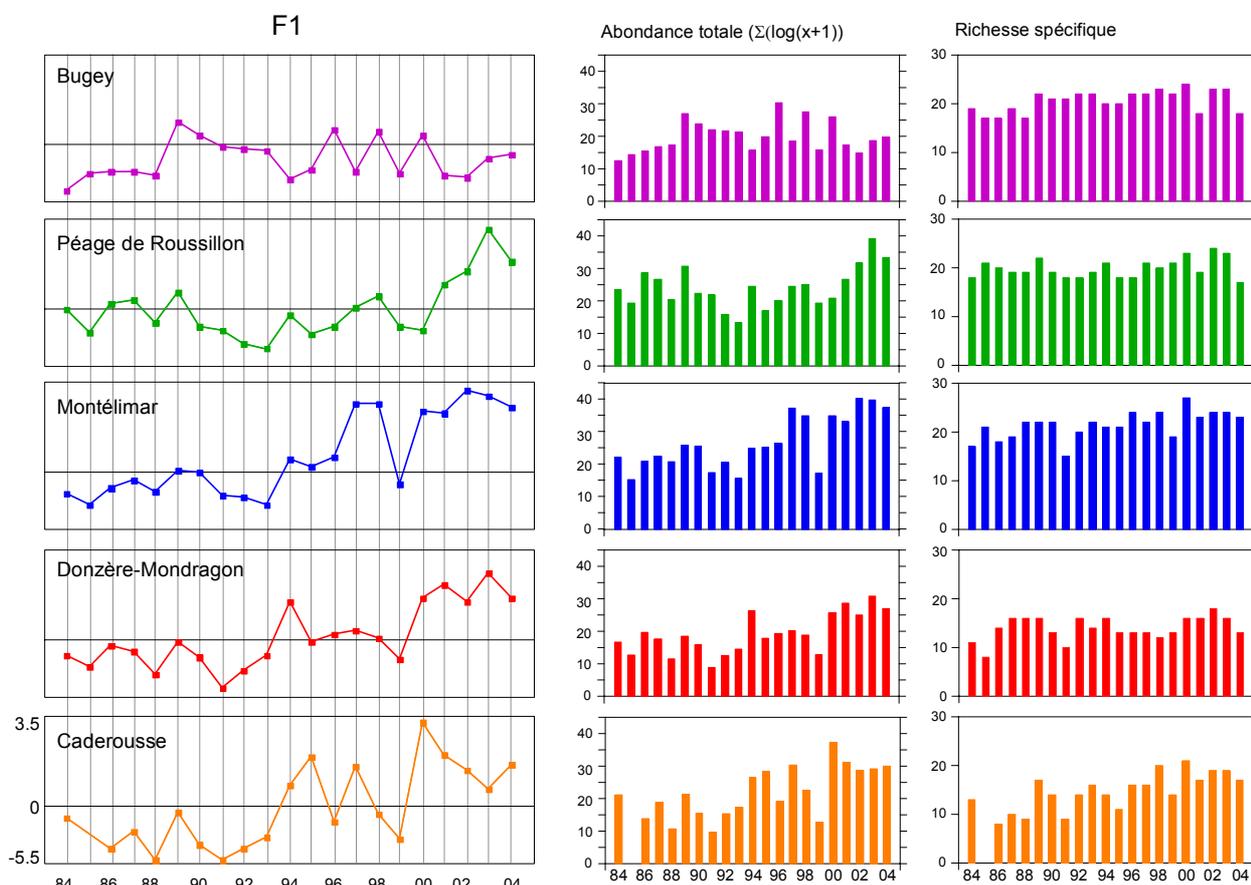


Figure 3 - Interprétation du premier axe de l'ACP intra-secteurs. A gauche : représentation fonctionnelle des coordonnées factorielles des lignes du tableau (année-secteur) sur le premier axe de l'analyse. A droite : représentation de l'abondance moyenne annuelle des effectifs par pêche exprimées en log (x+1), et représentation de la richesse totale par secteur et par an.

L'évolution des coordonnées factorielles des relevés (à gauche sur la Figure 3) montre :

- une nette augmentation à Bugey en 1989 suivi d'une période d'oscillations parfaitement corrélées avec les abondances de poissons, la richesse spécifique a elle aussi augmentée en 1989 ;

- une évolution quasi-synchrone pour les trois premiers sites du Bas-Rhône avec une nette augmentation des abondances après 1994
- une évolution en dents de scie à Caderousse, également due à des variations d'abondance, les caractéristiques locales de l'habitat potentiellement dégradées par l'aménagement du Rhône permettent sans doute d'expliquer ce résultat.

La richesse spécifique est relativement élevée à Bugey, Péage-de-Roussillon et Montélimar, les valeurs sont plus faibles à l'aval de Montélimar.

Le deuxième axe de l'analyse (13% de l'inertie) oppose principalement l'ablette et le gardon et ces résultats non commentés ici sont décrits et interprétés dans la partie intitulée « La variabilité hydro-climatique et son rôle sur la reproduction des poissons Cyprinidae ».

Le troisième axe (8% de l'inertie) oppose l'évolution temporelle de Bugey à celle de Péage-de-Roussillon. Les trois autres sites du Bas-Rhône montrent une évolution intermédiaire (Figure 4).

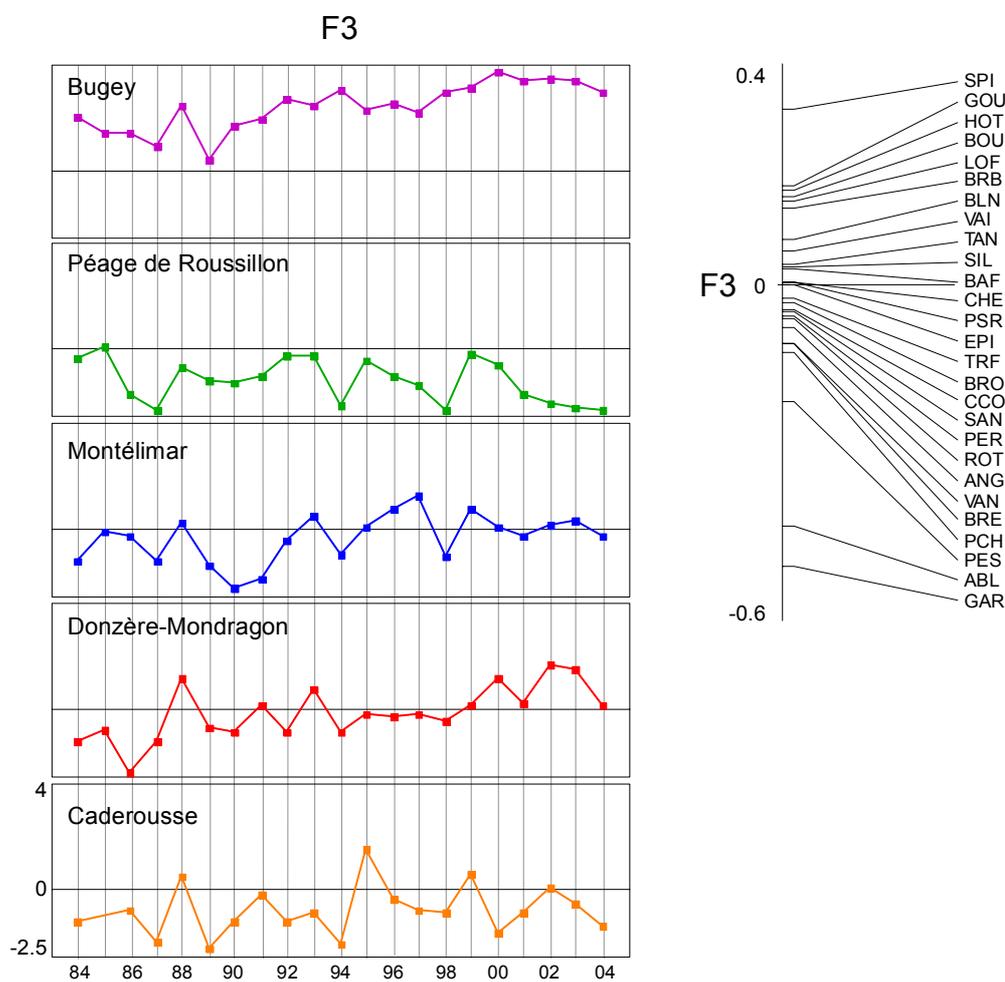


Figure 4 - Interprétation du troisième axe de l'ACP intra-secteurs. A gauche : représentation fonctionnelle des coordonnées factorielles des lignes du tableau (année-secteur) sur le troisième axe de l'analyse. A droite : coordonnées factorielles des 27 espèces sur le troisième axe de l'ACP.

A cette échelle d'analyse (effectifs par espèce toutes tailles confondues) la principale caractéristique de l'évolution du secteur de Bugey est représentée par l'augmentation progressive des effectifs de spiralins et de brèmes bordelières (Figure 5) associée à une importante diminution des captures de vandoises et dans une moindre mesure de celles de goujons et de barbeaux (Figure 6).

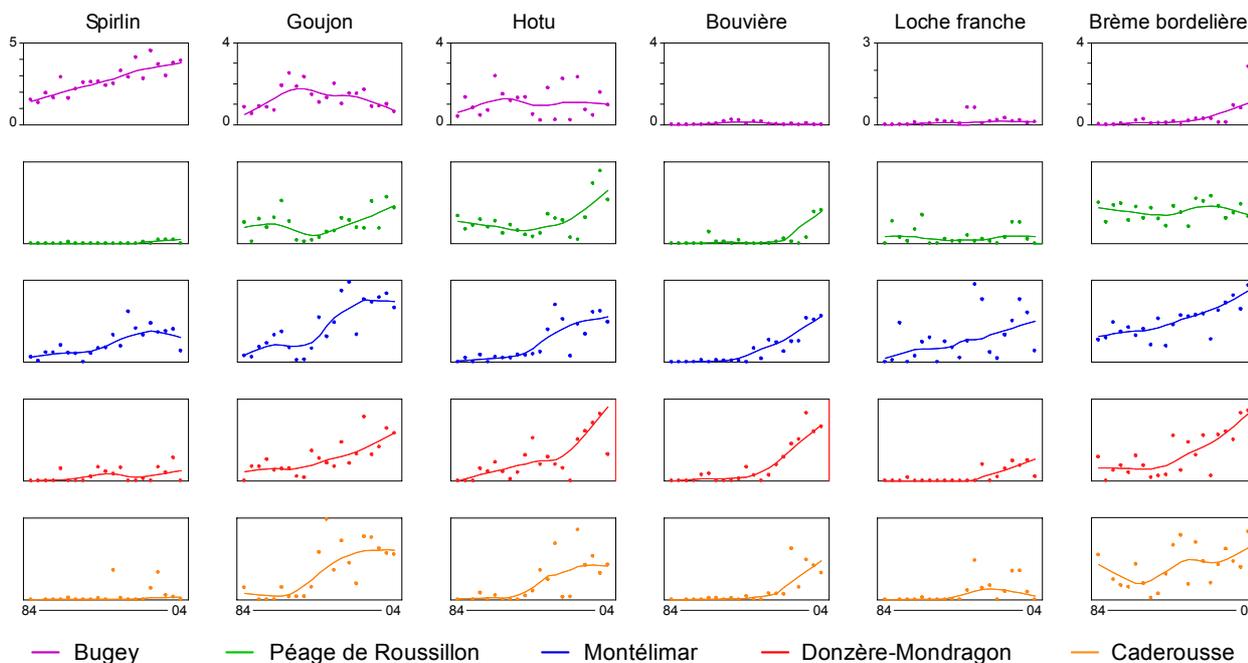


Figure 5 – Evolution entre 1984 et 2004 des abondances moyennes annuelles par secteur exprimées en $\log(x+1)$, les points représentent les données brutes et les traits continus les données lissées (fonction LOWESS).

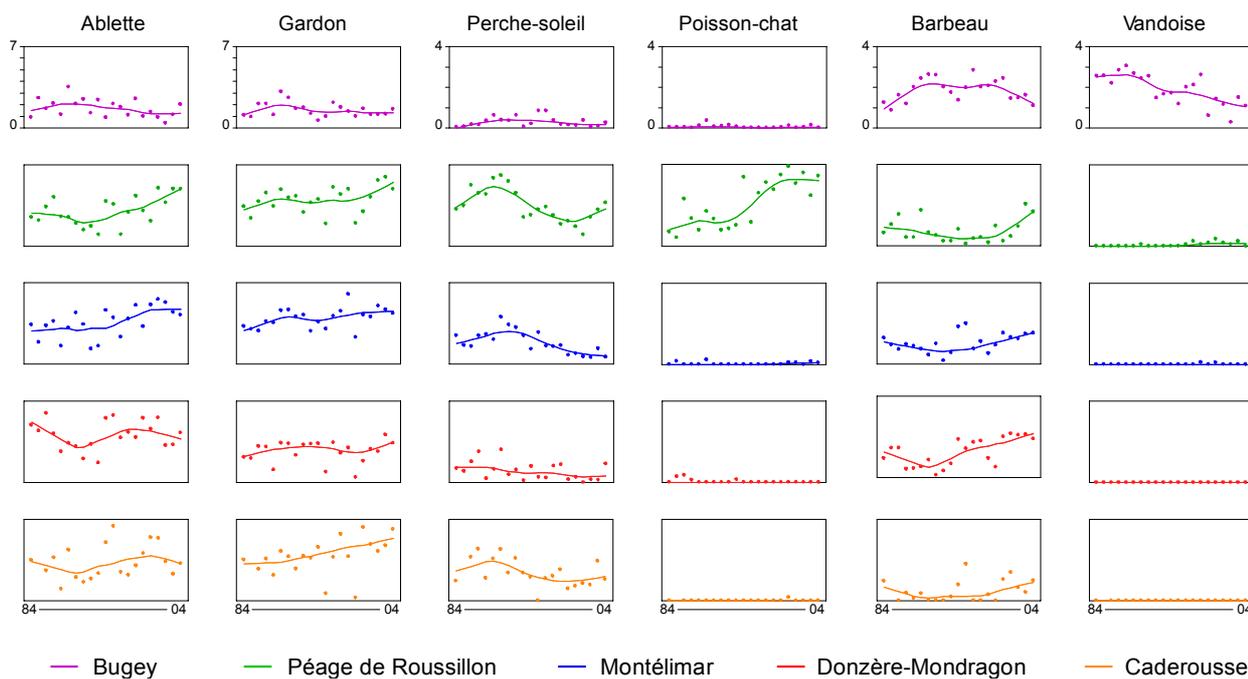


Figure 6 - Evolution entre 1984 et 2004 des abondances moyennes annuelles par secteur exprimées en $\log(x+1)$, les points représentent les données brutes et les traits continus les données lissées (fonction LOWESS).

D'une manière générale, les différents secteurs du Bas-Rhône montrent une augmentation progressive des abondances de nombreuses espèces (ablette, gardon, goujon, barbeau, hotu, bouvière) à partir de 1994. Certaines espèces comme le spirilin, la loche franche et la brème bordelière ont également augmenté la taille de leurs populations dans les secteurs de Cruas et Tricastin, ce qui explique le fait que la structure de peuplement de ces secteurs se rapproche à certaines dates de celles du secteur de Bugey, ce phénomène n'a pas été enregistré à Péage-de-Roussillon. Par contre, dans ce dernier

secteur, les populations de poisson-chat et de perche-soleil montrent une augmentation de leurs effectifs dans les échantillons et constituent la particularité de ce secteur (Figure 5 et Figure 6).

V. Conclusions

Cette analyse très descriptive de l'évolution des peuplements de poissons échantillonnés dans les secteurs de Bugey, Saint-Alban/Saint-Maurice l'Exil, Cruas, Tricastin et Marcoule permet de replacer les évolutions locales dans un contexte plus général. L'existence d'une typologie Haut-Rhône - Bas-Rhône très marquée et reposant sur des communautés dominées par des groupes d'espèces différents en amont et en aval de Lyon n'interdit pas la mise en évidence d'une évolution temporelle au sein de chaque secteur. A cette échelle d'observation et en utilisant comme variables biologiques les espèces tous âges confondus, la principale caractéristique de l'évolution du peuplement au droit de Bugey sur la période 1984-2004 se caractérise par une nette diminution des effectifs de vandoises, une régression plus récente des effectifs de goujons et de barbeaux fluviatiles et une nette augmentation sur toute la période des effectifs de spirilins.

Au niveau du Bas-Rhône, l'augmentation générale des effectifs capturés à partir de 1994 constitue le fait le plus marquant, ce phénomène est à mettre en relation avec les événements hydrologiques de fin 1993 – début 1994 qui ont eu pour effet de lessiver les sédiments fins du Rhône et très probablement d'éliminer en grande partie les polluants associés aux sédiments sablo-limoneux. Ces observations seront discutées plus en détail dans la partie intitulée « La variabilité hydro-climatique et son rôle sur la reproduction des poissons Cyprinidae ». La structure des peuplements des deux stations situées en aval de la confluence avec l'Isère (Montélimar et Donzère-Mondragon) se sont modifiées à la suite de ces grandes crues et les abondances relatives de nombreuses espèces dont des espèces rhéophiles et lithophiles (hotu, barbeau, spirilin) se sont très nettement accrues. Ces changements sont un peu moins marqués dans le secteur de Péage-de-Roussillon où le poisson-chat et la perche-soleil montrent une augmentation de leurs effectifs au cours des dernières années.

Ces résultats sont en accord avec ceux de DAUFRESNE et BOET (2005) obtenus à l'échelle nationale. Néanmoins, ces résultats soulignent d'une part la limite d'interprétation des résultats imposée par la pertinence des variables biologiques prises en compte (effectifs par espèce) et la nécessité de traiter et d'analyser les données par grands groupes de sites afin de bien identifier les problématiques locales et de s'affranchir des différences typologiques importantes d'autre part.

VI. Bibliographie

- DAUFRESNE, M. & BOET, P. (2005): Evolution temporelle de la structure des peuplements piscicoles des grands fleuves français. EDF - Cemagref, Antony, 19 p.
- DOLEDEC, S. & CHESSEL, D. (1989): Rythmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique. II. Prise en compte et élimination d'effets dans un tableau faunistique. - Acta Oecologica - Oecol. gener. **10**: 207-232.
- THIOULOUSE, J., DOLEDEC, S., CHESSEL, D. & OLIVIER, J.M. (1997): ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. - Statistics and Computing **7**: 75-83.

Lot 2.2.2 : La variabilité hydro-climatique et son rôle sur la reproduction des poissons Cyprinidae

1982-2004

I. Introduction

La température des eaux continentales en zone tempérée varie généralement entre 0 et 30°C. Les poissons indigènes sont adaptés à ces changements saisonniers. Ils peuvent également s'adapter physiologiquement aux fluctuations de courte durée en dehors des amplitudes normales, voire se déplacer dans les milieux ouverts afin d'éviter des conditions momentanément défavorables. D'une manière générale, chaque espèce utilise des "espaces thermiques préférentiels" dans lesquels se déroulent les diverses phases du cycle de vie.

Les poissons étant des vertébrés ectothermes, ils ont par nature des activités métaboliques et comportementales extrêmement dépendantes de la température ; les plus notables étant celles associées aux **périodes de reproduction**. Sous nos latitudes, les poissons et d'autres organismes vivants, ont un cycle reproductif contrôlé à la fois par les changements de photopériode et de température. Cette saisonnalité des variables climatiques assure un fonctionnement synchrone des processus biologiques dans le milieu aquatique, et ainsi un emboîtement d'événements favorables pour le regroupement des géniteurs, la ponte, la dispersion des œufs, la survie des larves et leur croissance, et finalement pour le recrutement annuel. De plus, les mêmes habitats de reproduction pouvant être exploités par différentes espèces, le succès de la ponte et de l'incubation est donc dépendant de la succession temporelle des activités de reproduction des différentes espèces. La réalisation de ces conditions optimales est une interaction complexe entre des variables environnementales périodiques et hautement prédictives, tels que la durée du jour et la thermique, et d'autres facteurs, abiotiques et biotiques, nettement moins prévisibles (MANN, 1995). Par exemple, alors que le régime des vents peut conditionner la survie des larves dans un milieu lacustre (PONTON & GERDEAUX, 1987), en eau courante la variabilité hydrologique devient un élément clef du succès de la reproduction (BISCHOFF & WOLTER, 2001; CATTANEO et al., 2001; CATTANEO et al., 2002). Cependant, l'influence des événements hydrologiques sur le succès de reproduction des différentes espèces est encore mal identifiée.

L'action synergique ou antagoniste des facteurs écologiques façonne la constitution des classes d'âge successives, se traduit par de larges fluctuations interannuelles des effectifs de jeunes poissons (GRENOUILLET et al., 2001), et au sein des populations de Cyprinidés par la dominance de quelques classes d'âge exceptionnelles pendant plusieurs années (MANN, 1991). La production des classes dominantes est souvent synchrone chez plusieurs espèces, pouvant être observée dans des habitats distincts et sur de vastes échelles spatiales, ce qui conforte le rôle fondamental des conditions climatiques (LEHTONEN & LAPPALAINEN, 1995). Ces classes dominantes apparaissent si la croissance des jeunes recrues est supérieure à la moyenne. Elle s'explique lorsqu'une température printanière et estivale élevée réduit la durée des phases embryonnaire et larvaire, accélère le développement somatique et minimise la vulnérabilité des juvéniles par une taille plus importante en début de période froide (MILLS & MANN, 1985).

Dans le contexte fluvial aménagé du Bas-Rhône, le suivi pluriannuel (1982-2004) des assemblages piscicoles dans quatre secteurs répartis sur 150 kilomètres permet d'aborder la variabilité régionale du recrutement des espèces et le rôle des principaux facteurs abiotiques responsables de ces fluctuations. L'analyse concerne la structure des peuplements de Cyprinidés d'âge 0+ tels qu'ils peuvent être appréhendés en fin d'été. Le but de ce travail est de comprendre l'évolution temporelle des facteurs synthétiques descripteurs des changements structurels du peuplement cyprinicole en regard des conditions thermiques et hydrologiques pendant la période de reproduction.

II. Données disponibles

Les données thermiques utilisées sont celles enregistrées par les stations de mesure de la température installées par EDF en regard du fonctionnement des centrales thermiques de la vallée du Rhône. Les sites concernés par cette étude sont ceux de **Saint-Alban/Saint-Maurice-l'Exil**, **Cruas-Meyssse**, **Tricastin** et **Aramon** (Figure 1). (Voir synthèse sur le régime thermique du Fleuve).

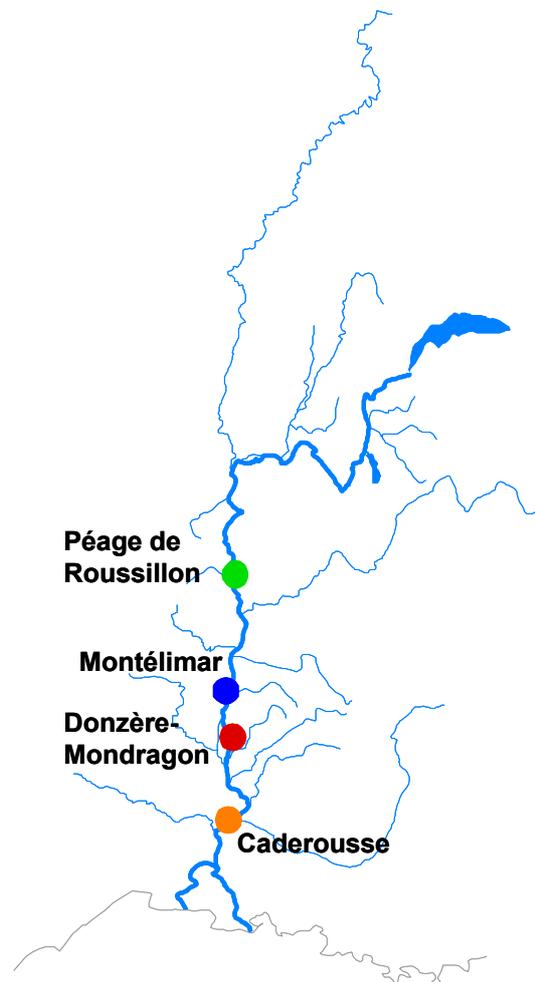


Figure 1 : Localisation des stations d'étude.

Seules quatre chroniques de relevés sont utilisées (1982-2004), elles concernent les stations situées en amont des centres nucléaires de Saint-Alban/Saint-Maurice-l'Exil, Cruas-Meyssse et Tricastin, et de la centrale thermique d'Aramon.

Les données hydrologiques (1982-2004) sont les débits moyens journaliers relevés à Ternay, Valence, Viviers ; les débits à Caderousse sont calculés en sommant les débits du Rhône à Viviers et de l'Ardèche à Sauze-Saint Martin.

Les données piscicoles sont extraites des chroniques piscicoles issues de campagnes pluriannuelles de pêches électriques réalisées dans le cadre contractuel du suivi hydrobiologique des CNPE de Saint-Alban/Saint-Maurice-l'Exil (pK 48) depuis 1982, Cruas-Meyssse (pK 148) depuis 1983, Tricastin (pK 184) depuis 1982. Une extension vers l'aval des échantillonnages depuis 1987 complète ce jeu de données sur la retenue de Caderousse où se trouve le site de Marcoule (pK 210). Les stations de pêche choisies pour caractériser le peuplement piscicole de chaque secteur sont situées sur le chenal principal du fleuve. Les stations implantées au droit des rejets thermiques ont été exclues. Les analyses portent sur des effectifs moyens corrigés par secteur : aménagement de **Péage-de-Roussillon** (CNPE de St-Alban, 3 stations), retenue de **Montélimar** (CNPE de Cruas-

Meysse, 2 stations), canal de **Donzère-Mondragon** (CNPE du Tricastin, 2 stations) et retenue de **Caderousse** (2 stations). Le jeu de données comporte 85 campagnes (couples secteurs-dates) de pêches électriques.

En l'absence de chroniques de captures des larves puis des juvéniles au cours du printemps et de l'été, seules ont été retenues les pêches électriques de fin d'été et 20 espèces appartenant à la famille des Cyprinidés. Un tableau regroupant les effectifs de poissons nés au cours de l'année (âge 0+) a été réalisé à partir d'une analyse des distributions en classes de taille de chaque espèce par secteur.

III. Analyse des données

La mise en évidence de variations spatiales et temporelles, de grandes périodes plus homogènes, de points singuliers ou de successions d'événements constitue un préalable indispensable à l'explication de la variabilité biologique par des facteurs hydroclimatiques. Cela suppose le choix de variables physiques synthétiques susceptibles de caractériser au mieux le rôle des principaux facteurs abiotiques sur le phénomène écologique étudié.

L'analyse des chroniques thermiques et hydrologiques a été réalisée à partir d'un choix de variables synthétiques ayant pour finalité l'étude conjointe de la variabilité physique et de la variabilité biologique. L'objectif est d'isoler des paramètres physiques susceptibles de rendre compte de l'influence des facteurs thermiques et hydrologiques sur le succès de la reproduction des espèces de cyprinidés.

Les variables thermiques conservées dans cette étude sont issues du traitement des données thermiques (voir synthèse sur le régime thermique du fleuve). Elles correspondent à la période allant de l'hiver précédant la reproduction à la période estivale (date du maximum thermique). Ces descripteurs ont été calculés pour chaque station après lissage annuel et inter-annuel des températures moyennes journalières par séries de Fourier.

Treize variables parmi celles de l'analyse du régime thermique ont été conservées :

- un premier groupe de 4 variables indicatives de la **précocité ou du retard d'un seuil thermique donné**, traduites par un nombre de jours écoulés depuis le 1^{er} janvier jusqu'au passage du seuil thermique et correspondant à 4 dates ;

- Cm** Jour de l'année pour le minimum
- C12s** Jour de l'année pour le seuil printanier 12°C
- C18** Jour de l'année pour le seuil 18°C
- CMx** Jour de l'année pour le maximum annuel

- un deuxième groupe de 3 variables donnant la durée en jours entre deux seuils successifs soit 3 périodes ;

- D1** Durée en jours entre le minimum et le seuil printanier 12°C
- D2** Durée en jours entre le seuil printanier 12°C et le seuil 18°C
- D3** Durée en jours entre le seuil 18°C et le seuil du maximum annuel

- un troisième groupe de 3 variables équivalentes à des cumuls de degrés-jours ; somme des écarts thermiques journaliers pour chaque période entre les courbes lissées interannuelle et annuelle ;

- S1** Somme des écarts thermiques pour D1
- S2** Somme des écarts thermiques pour D2
- S3** Somme des écarts thermiques pour D3

- le dernier groupe de 3 variables permet de caractériser l'hétérogénéité thermique au cours de chaque période ; ce sont les coefficients de corrélations entre les valeurs brutes et les valeurs lissées, soit 3 valeurs [**r1**, **r2**, **r3**].

Les variables hydrologiques permettent de caractériser le débit moyen et l'importance des événements hydrologiques au cours de plusieurs périodes.

Elles sont calculées pour quatre périodes successives

- la **période 0** est comprise entre le jour du 12°C automnal de l'année (n-1) et celui du minimum de l'année (n), elle prend en compte l'hiver précédant la reproduction,
- la **période 1** est comprise entre le minimum et le seuil printanier 12°C,
- la **période 2** est comprise entre le seuil printanier 12°C et le seuil 18°C,
- la **période 3** est comprise entre le seuil 18°C et le maximum annuel.

Les variables hydrologiques sont les suivantes :

- **Qm_i** égal au débit moyen de la saison thermique / débit moyen interannuel,
- **Qjx_i** égal au débit maximal de la saison thermique/ débit moyen interannuel,
- **DM_i** correspondant au rapport Qjx_i à la médiane historique à 90 jours (durée moyenne autocorrélation des débits).

L'analyse porte donc sur 12 variables : **Qm0, qjx0, DM0, qm1, qjx1, DM1, qm2, qjx2, DM2, qm3, qjx3** et **DM3**.

Le tableau traité comporte 92 lignes (4 sites x 23 relevés annuels) et 25 variables (13 variables thermiques et 12 variables hydrologiques). Ce tableau a été traité par une Analyse en Composantes Principales normée (ACPn).

Quatorze variables biologiques (espèces) ont été prises en compte dans ce travail. Six espèces ont été écartées de l'analyse. Il s'agit de deux espèces introduites pendant la période considérée : le carassin argenté - *Carassius auratus gibelio* et le pseudorasbora - *Pseudorasbora parva* (Tableau 1), et de quatre espèces dont l'occurrence totale sur 73 pêches est inférieure à 10 : le vairon - *Phoxinus phoxinus*, la vandoise - *Leuciscus leuciscus*, le toxostome - *Chondrostoma toxostoma* et l'able de Heckel – *Leucaspis delineatus*. Le tableau final comprenant les effectifs des 14 espèces a été étudié par une Analyse en Composantes Principales centrée par colonnes après transformation des effectifs [$\ln(x + 1)$]. Le Tableau 2 présente la liste des espèces et les codes utilisés sur les figures.

Tableau 1 - Date de première capture des deux espèces récemment apparues dans le Bas-Rhône.

Espèce	Péage	Montélimar	Donzère	Caderousse
<i>Carassius gibelio</i>	1991	1990	1992	1989
<i>Pseudorasbora parva</i>	1989	1989	1991	1990

Tableau 2 - Liste des espèces de cyprinidés capturés, en gras les espèces conservées pour l'analyse.

Espèces	Nom vernaculaire	Code
<i>Rutilus rutilus</i> (L., 1758)	Gardon	Gar
<i>Leuciscus leuciscus</i> (L., 1758)	Vandoise	Van
<i>Leuciscus cephalus</i> (L., 1758)	Chevaine	Che
<i>Telestes souffia</i> (Risso, 1827)	Blageon	Bln
<i>Phoxinus phoxinus</i> (L., 1758)	Vairon	Vai
<i>Scardinius erythrophthalmus</i> (L., 1758)	Rotengle	Rot
<i>Leucaspis delineatus</i> (Heckel, 1843)	Able de Heckel	Abh
<i>Tinca tinca</i> (L., 1758)	Tanche	Tan
<i>Alburnus alburnus</i> (L., 1758)	Ablette	Abl
<i>Alburnoïdes bipunctatus</i> (Bloch, 1782)	Spirilin	Spi
<i>Abramis bjoerkna</i> (L., 1758)	Brème bordelière	Brb
<i>Abramis brama</i> (L., 1758)	Brème commune	Bre
<i>Chondrostoma nasus</i> (L., 1758)	Hotu	Hot
<i>Chondrostoma toxostoma</i> (Vallot, 1837)	Toxostome	Tox
<i>Rhodeus sericeus</i> (Bloch, 1785)	Bouvière	Bou
<i>Gobio gobio</i> (L., 1758)	Goujon	Gou
<i>Pseudorasbora parva</i> (Chlegel, 1842)	Pseudorasbora	Psr
<i>Barbus barbus</i> (L., 1758)	Barbeau fluviatile	Baf
<i>Cyprinus carpio</i> (L., 1758)	Carpe commune	Cco
<i>Carassius gibelio</i> (Bloch, 1782)	Carassin argenté	Cag

L'analyse conjointe des données hydro-thermiques et biologiques a été réalisée à l'aide d'une analyse de co-inertie (Chessel et Mercier, 1993 ; Dolédec et Chessel 1994) qui a pour objectif de rechercher la structure commune aux deux tableaux.

Les analyses et la plupart des graphiques ont été réalisés avec le logiciel ADE-4 (THIOULOUSE et al., 1997).

IV. Résultats

1. Analyse des données hydro-thermiques et résultats

Les deux premiers axes de l'ACP décrivent 48% de l'inertie totale du tableau (F1 : 33%, F2 : 15%). L'information est donc partiellement « diluée » sur les différents axes principaux de l'analyse, ce qui indique des corrélations plus ou moins marquées ou plus ou moins nombreuses entre les variables avec existence de combinaisons particulières et probablement assez peu répétitives.

Le cercle des corrélations F1 x F2 montre les principales corrélations entre les variables (*Figure 2B*). Le **premier axe** met en évidence les caractéristiques principales de l'hydrologie et de la thermique du Rhône en opposant les paramètres thermiques comme **C12**, **C18**, **CM** et **D1** d'une part et **S1**, **S2**, **S3** et **D3** d'autre part. A ces caractéristiques thermiques sont associées des conditions hydrologiques particulières. Des dates relativement tardives d'apparition des seuils **C12**, **C18**, et dans une moindre mesure **CM** et **Cm**, ainsi que des durées importantes de **D1** sont associées à des valeurs **qm1**, **qjx1** et surtout **qm2** et **qjx2** élevées, témoignant du rôle majeur de l'hydrologie sur la thermique. De forts débits en période printanière (température inférieure à 18°C) ont pour conséquence une élévation plus lente de la température de l'eau. Le profil temporel du premier axe (F1) est similaire sur l'ensemble des sites avec un effet plus marqué (lié à **S1**, **S2**, **S3**, **D3**) à Caderousse (*Figure 2C*). La figure 2C montre également un décalage pour certaines années entre la courbe de Péage-de-Roussillon et celles de Montélimar et de Donzère, mettant en évidence l'influence de l'Isère, un affluent alpin et froid, sur le régime thermique du Rhône. Le **deuxième axe** est plus difficile à interpréter, mettant principalement en opposition (corrélation négative) l'existence de période de débit estival élevé (**qjx3**) et un coefficient **r3** important traduisant un écart thermique par rapport à la courbe interannuelle lissée. La figure 2C montre un bon synchronisme entre les différents sites pour le facteur 2 de l'ACPn.

Cette analyse met en évidence les corrélations majeures entre les différents facteurs thermiques et hydrologiques, mettant particulièrement en évidence les effets des débits élevés (débits moyens ou crues) sur le régime thermique, une augmentation de débit se traduisant généralement par un retard dans l'augmentation de la température de l'eau ou une déviance par rapport à la courbe de référence interannuelle.

2. Analyse des données piscicoles et résultats

Les résultats de l'ACP centrée par espèces du tableau 85 relevés x 14 espèces (0+) sont les suivants :

- le premier axe de l'analyse décrit 60% de la variabilité du jeu de données, le deuxième 15%,
- l'effet inter-sites (4 classes correspondants aux 4 sites d'étude) n'est pas significatif, ce qui signifie que l'essentiel de la variabilité est d'origine temporelle, les deux premiers axes de l'analyse mettent en évidence les caractéristiques de cette variabilité (*Figure 3*).
- la carte factorielle des espèces montre le rôle prépondérant de huit espèces (le gardon, l'ablette, le chevaine, le hotu, le goujon, la brème bordelière, la bouvière et le barbeau fluviatile) ; la projection des six espèces exclues de l'analyse en variables supplémentaires (LEBART *et al.*, 1997, p. 42) montre que leurs abondances respectives restent relativement faibles au cours de la période étudiée, les investigations futures devraient permettre de suivre en détail l'évolution des deux espèces exotiques récemment recensées dans le Bas-Rhône.

Le **premier axe** traduit les fluctuations temporelles des effectifs et de la richesse spécifique au sein des peuplements de chaque secteur (*Figure 3CD* & *Figure 4*). Il décrit l'extrême variabilité interannuelle du recrutement au cours de cette chronique, le fort recrutement chez de nombreuses espèces pour les années **1986**, **1989**, puis à **partir de 1994 sur la plupart des sites**. La *Figure 4D* montre une augmentation très nette de la richesse spécifique dans les pêches après 1993 et, à l'exception de l'année 1999 dans les trois sites aval, une relative stabilité de ce paramètre vers des valeurs élevées. Cependant des différences entre sites existent et les richesses les plus importantes (entre 1994 et 2004) sont enregistrées à Montélimar.

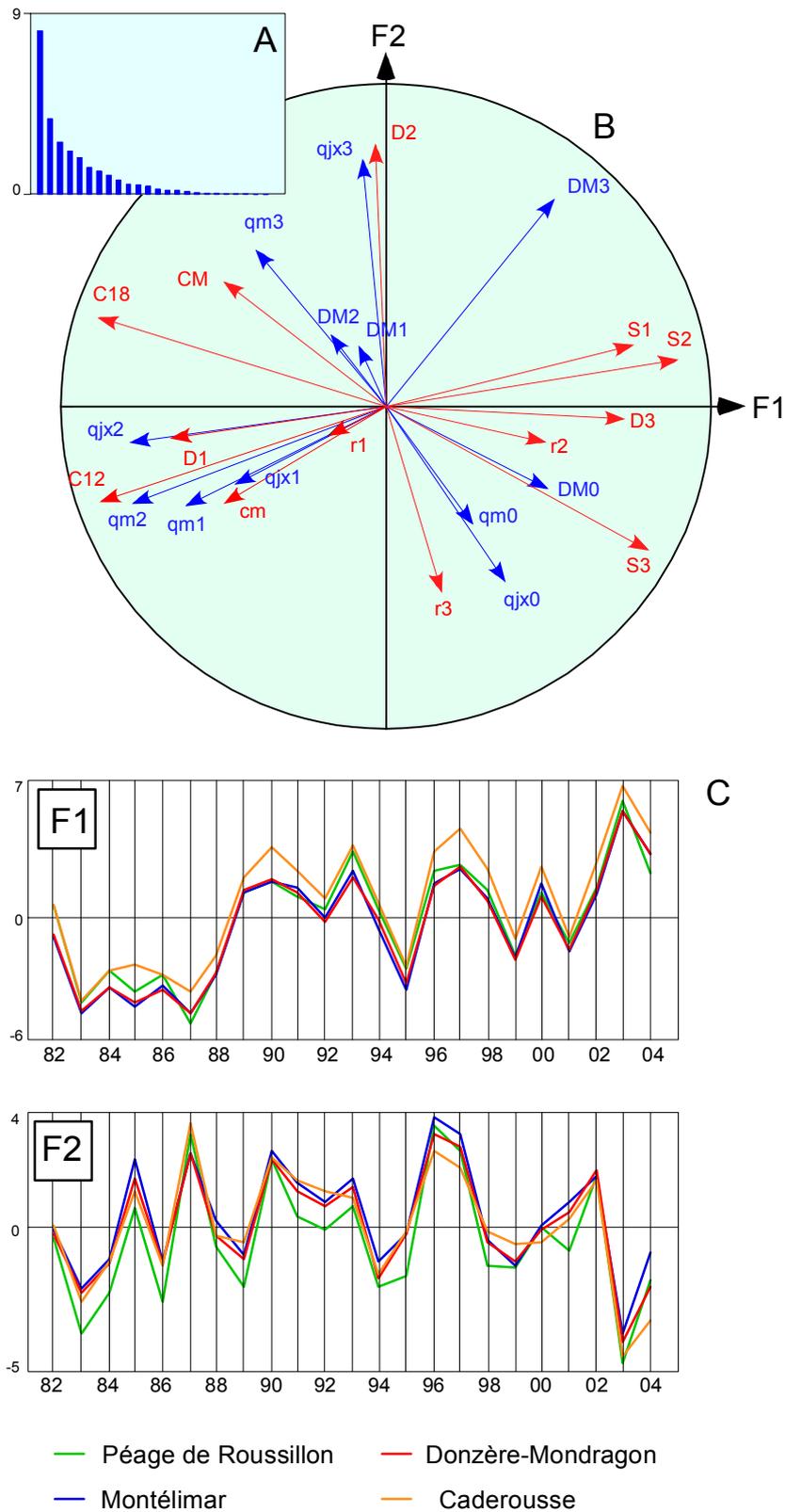


Figure 2 - Analyse en Composantes Principales normée du tableau comportant 92 lignes et 25 variables. A : graphes des valeurs propres, B : cercle des corrélations (plan 1-2 des variables), en bleu les variables hydrologiques, en rouge les variables thermiques, C : représentation fonctionnelle des coordonnées factorielles des années pour chaque site.

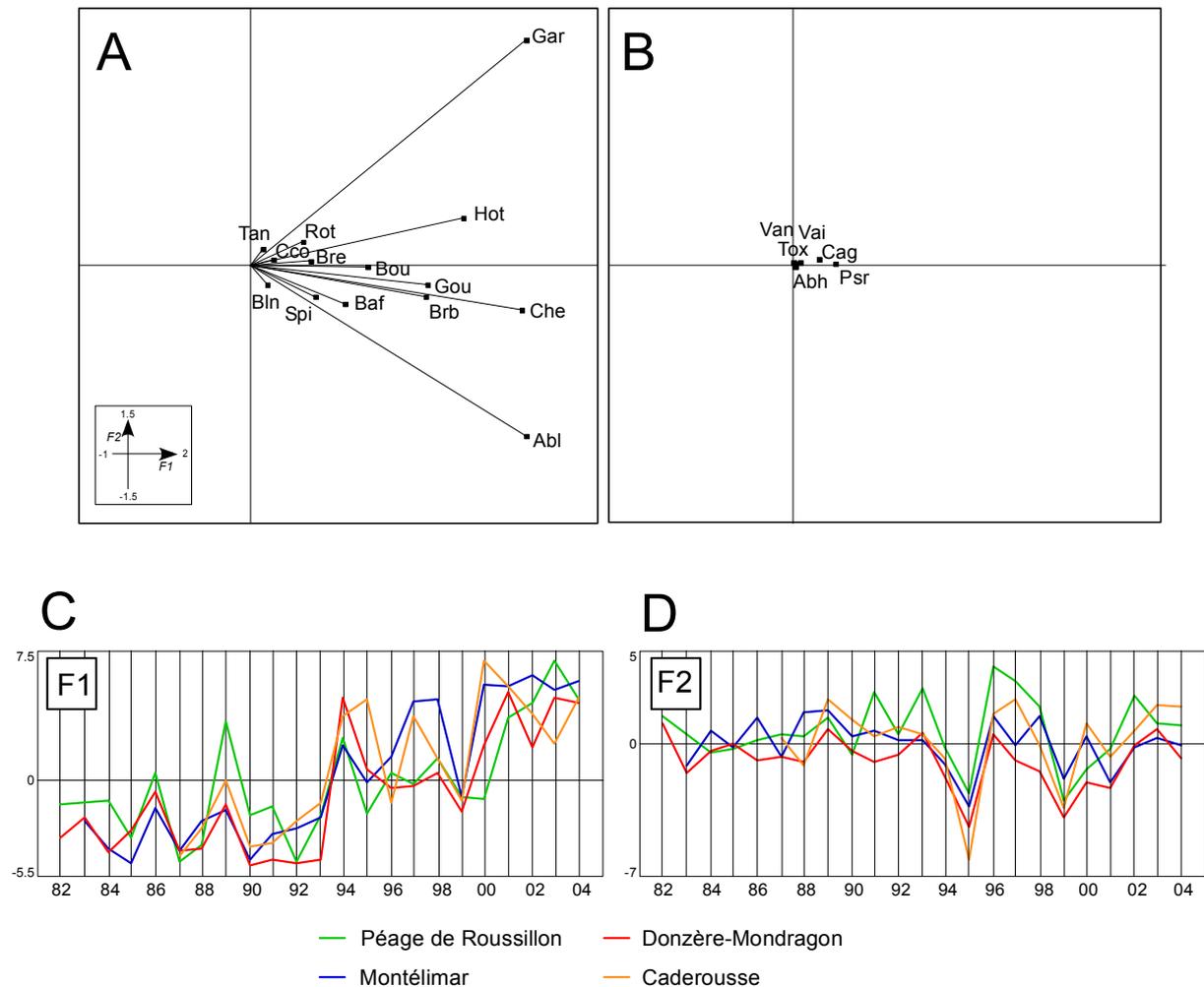


Figure 3 : Résultats de l'ACP centrée par espèce du tableau 85 relevés x 14 espèces (poissons 0+). A : carte factorielle des espèces (plan F1 - F2), B : projection en colonnes supplémentaires des 6 espèces exclues de l'analyse (plan F1-F2), C : représentation fonctionnelle des coordonnées factorielles des relevés (couples station-année) sur le premier axe de l'analyse, D : représentation fonctionnelle des coordonnées factorielles des relevés (couples station-année) sur le deuxième axe de l'analyse.

Le deuxième axe permet d'interpréter plus finement les informations apportées par l'axe 1. Il oppose le gardon (coordonnée positive) et l'ablette (coordonnée négative) ; le gardon est légèrement associé au hotu et l'ablette est partiellement associée à quelques espèces rhéophiles comme le blageon, le spirin et le barbeau. L'évolution des coordonnées factorielles des pêches sur cet axe met en évidence deux années particulières 1995 et 1999. L'interprétation de l'axe 1 indique que les effectifs capturés en 1995 sont relativement faibles dans les 3 sites amont et qu'il n'en est pas de même à Caderousse où l'ablette domine largement dans les captures faites à cette date. De même, les effectifs capturés en 1999 ont été relativement faibles dans tous les sites mais les effectifs de l'ablette ont été relativement importants à Donzère et Caderousse. L'axe 2 de l'ACP discrimine les années pour lesquelles le succès de reproduction de la majorité des espèces, et en particulier du gardon, a été assez médiocre, à l'exception de l'ablette dans des sites particuliers.

L'examen des données met également en évidence une alternance entre un peuplement dominé par des espèces léniophiles (dont la plus représentative est le gardon) et un peuplement dans lequel la proportion d'espèces rhéophiles augmente (hotu, blageon, spirin, barbeau). Le phénomène s'accroît à compter de 1994 sur les trois secteurs en aval sur le Bas-Rhône. La mise en évidence d'un changement d'état du système entre 1993 et 1994 trouve son explication dans l'étude des chroniques hydrologiques. **Au cours de l'hiver 1993-1994, deux crues majeures ont été enregistrées sur le Bas-Rhône, avec des valeurs moyennes journalières atteintes à Viviers de 7420 et 6910 m3/s.** Elles constituent un épisode bref mais remarquable, un " reset event " postérieur

à l'aménagement industriel de la vallée du Rhône. Elles ont entraîné de considérables bouleversements des dépôts sédimentaires et de la charge alluviale, un important nettoyage et le renouvellement des caractéristiques originales du substrat. Le suivi des transports de matières en suspension témoigne de ces changements (PONT et al., 2002).

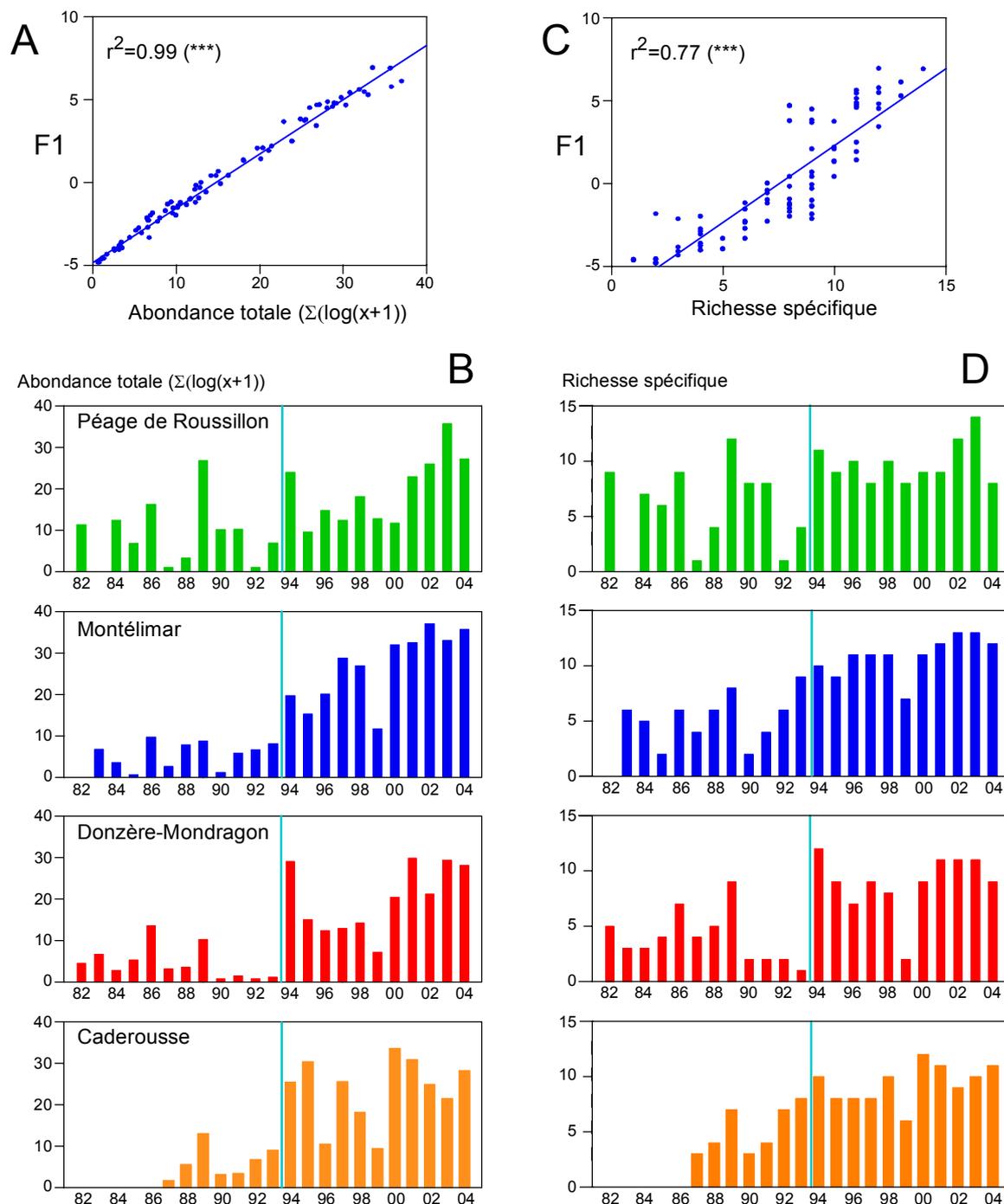


Figure 4 : Interprétation du premier axe de l'ACP. A : corrélation entre le premier axe de l'analyse et l'abondance totale des effectifs par pêche exprimés en $\log(x+1)$, B : représentation de l'abondance totale de 0+ par pêche et par site, C : corrélation entre le premier axe de l'analyse et la richesse spécifique par pêche, D : représentation de la richesse totale par pêche et par site.

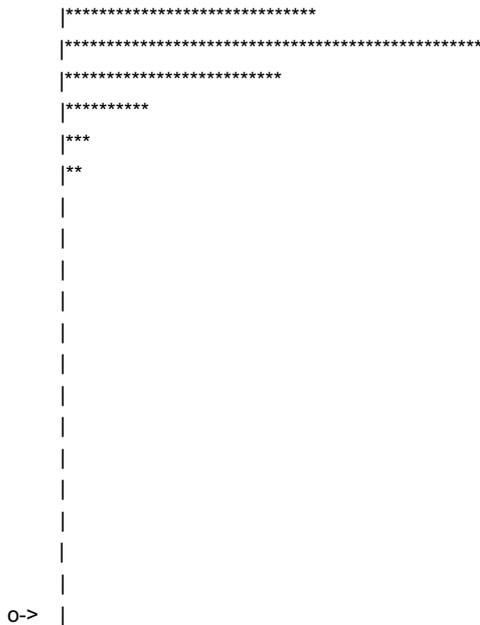
3. Analyse conjointe de la variabilité hydro-thermique et de la variabilité biologique.

Le couplage des deux tableaux a été réalisé avec une analyse de co-inertie (CHESSEL et MERCIER, 1993 ; DOLEDEC et CHESSEL 1994). L'analyse recherche la structure commune aux deux tableaux analysés précédemment, ces deux tableaux portant sur les mêmes relevés. Le principe de base est la recherche d'axes de co-inertie maximisant la covariance entre les coordonnées des projections des relevés (lignes = relevés annuels entre 1982 et 2004) de chacun des 2 tableaux, respectivement dans l'espace des 25 variables thermiques et hydrologiques et des 14 espèces de poissons. L'analyse de co-inertie a pour objectif l'optimisation du produit de la corrélation et des variances.

Résultats de l'analyse de co-inertie

L'existence d'une co-structure entre les deux tableaux est validée grâce à un test de Monte-Carlo au cours duquel on réalise 1000 analyses de co-inertie pour un appariement aléatoire des deux tableaux. Le résultat du test est le suivant :

```
number of random matching: 1000 Observed: 38.148720
Histogramm: minimum = 2.886564, maximum = 38.148720
number of simulation X<Obs: 1000 (frequency: 1.000000)
number of simulation X>=Obs: 0 (frequency: 0.000000)
```



La valeur d'inertie observée est symbolisée par o->, elle est nettement supérieure aux valeurs obtenues par randomisation, ce qui indique que les deux structures (faunistique et physique) sont significativement liées.

La relation entre les analyses d'inertie séparées (ACP centrée par colonne du tableau poissons et ACP normée du tableau hydrologie-thermie) et l'analyse de co-inertie est visualisée graphiquement à l'aide de la projection des axes d'inertie (axes 1 et 2) des analyses séparées sur le plan des axes de co-inertie des deux tableaux respectifs (Figure 5).

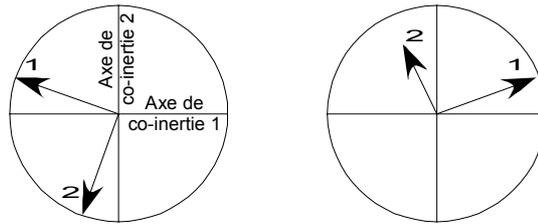


Figure 5 : Projection des deux premiers axes d'inertie des analyses séparées (poissons à gauche, hydrologie-thermie à droite) sur les axes de co-inertie.

La figure 5 met en évidence la correspondance entre les axes 1 et 2 des analyses séparées (avec les rotations qui s'imposent), autrement dit, le plan 1-2 de la co-inertie du tableau « poissons » est à peu près le plan 1-2 d'inertie de l'analyse initiale de ce tableau, il en est de même pour le tableau « hydrologie-thermie ». Les inerties projetées sur le plan 1-2 de co-inertie sont voisines des inerties projetées sur le plan 1-2 des analyses séparées. Les corrélations entre les coordonnées des relevés des deux tableaux sur les axes 1 et 2 de co-inertie sont de 0.62, ce qui met en évidence qu'une partie seulement de la structure des deux tableaux est commune.

La carte factorielle des espèces (Figure 6) rappelle celle obtenue lors de l'ACP initiale, le premier facteur décrivant les variations d'abondance globale et mettant en évidence les principales espèces concernées par le succès de la reproduction (gardon, hotu, chevaine, ablette, brème bordelière, goujon, bouvière). Le deuxième facteur décrit principalement les variations d'abondance de l'ablette.

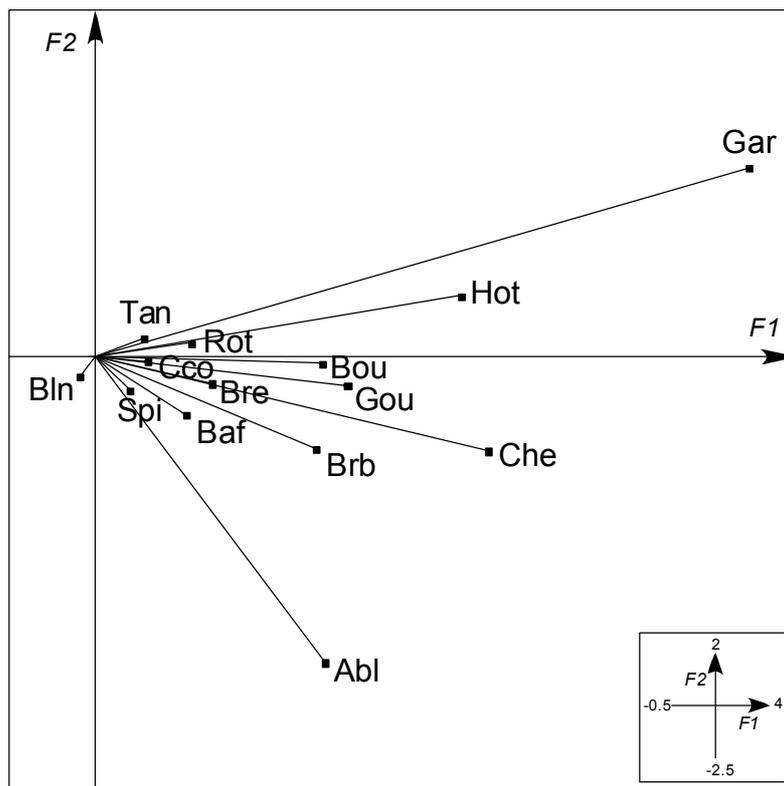


Figure 6 : Carte factorielle des espèces dans le plan 1-2 de l'analyse de co-inertie (axe 1 : 82.7% de l'inertie, axe 2 : 13.8 % de l'inertie).

La projection des variables physiques dans le plan 1-2 de l'analyse de co-inertie (Figure 7) met en évidence une opposition sur le premier axe de deux groupes de variables :

- un premier groupe (coordonnées positives sur le premier axe) formé de quatre variables thermiques importantes : **S3**, **D3**, **S2** et **S1**, de 3 variables hydrologiques **qm0**, **qjx0** et **DM0**, auxquelles il est possible d'ajouter deux variables **r2** et **r3** de moindre importance ;
- un deuxième groupe (coordonnées négatives sur le premier axe) principalement caractérisé par les variables thermiques **C12**, **C18** et **D1**, dans une moindre mesure **CM**, et les variables hydrologiques **qjx2**, **qm3**, **DM1** et **qjx3**.

Les variables thermiques apparaissent comme très structurantes.

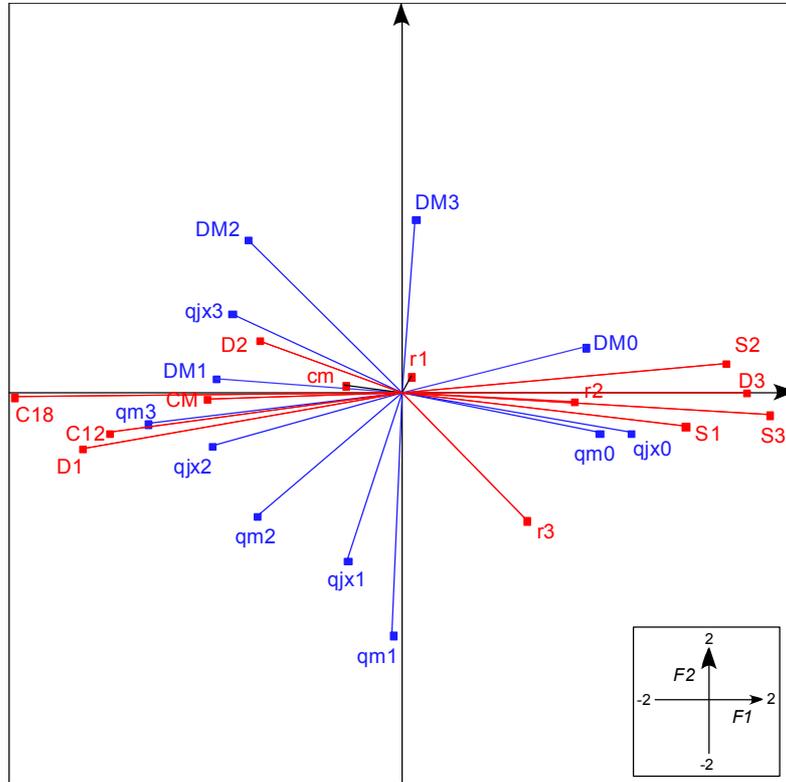


Figure 7 : Carte factorielle des variables physiques dans le plan 1-2 de l'analyse de co-inertie.

La Figure 8 montre que les paramètres thermiques **C12**, **C18**, **CM** et **D1** d'une part, **S1**, **S2**, **S3** et **D3** d'autre part ont des évolutions inverses, traduisant les changements climatiques énoncés dans l'étude du régime thermique du fleuve. Le basculement de tendance est marqué après 1989 et l'analyse de co-inertie met en évidence son rôle important dans l'augmentation des effectifs de juvéniles de l'année capturés en fin d'été. Des valeurs élevées (supérieures à la moyenne) des variables hydrologiques **qm3**, **qjx3**, **qjx2** et **DM2**, caractérisant les débits et l'instabilité hydrologique lorsque les températures sont supérieures à 12°C (période de reproduction et de croissance des larves de la majorité des espèces étudiées) sont inversement corrélées aux cumuls de degré-jours sur cette même période (**S1**, **S2**, **S3**). Les variables **qm0**, **qjx0** et **DM0** de la période hivernale précédant la reproduction sont associées aux variables **S1**, **S2**, **S3** et **D3**. Cette relation est d'interprétation difficile : il est possible que les événements hydrologiques de l'hiver n'aient aucune influence sur le succès de reproduction, plus dépendant des conditions hydro-thermiques printanières et estivales, mais il est également possible que les fortes crues hivernales aient un effet rénovateur des habitats de reproduction des espèces rencontrées. Il se peut également que ces corrélations ne soient pas interprétables d'un point de vue écologique.

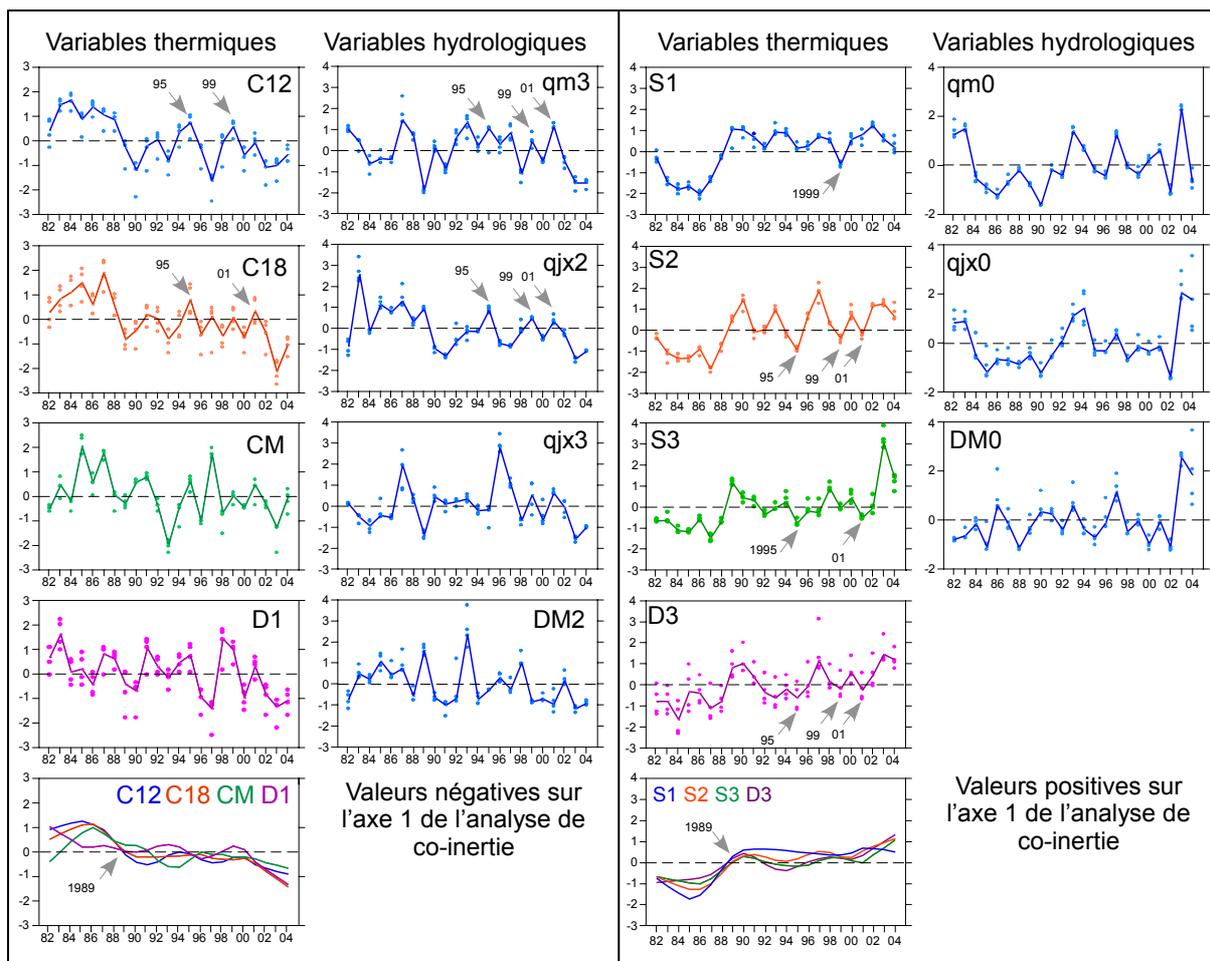


Figure 8 : Evolution des valeurs normalisées des paramètres thermiques et hydrologiques caractérisant le premier axe de l'analyse de co-inertie entre 1982 et 2004. Pour chaque paramètre, les valeurs pour chacun des 4 secteurs sont représentées sous forme d'un point. La courbe passe par le point moyen calculé pour chaque année. Les courbes superposées pour les paramètres **C12**, **C18**, **CM**, **D1**, **S1**, **S2**, **S3**, **D3** sont des courbes lissées (moyenne pondérée sur 3 points voisins).

Le facteur 2 oppose les paramètres hydrologiques **qm1**, **qjx1** et le coefficient **r3** au paramètre **DM3**.

Des débits moyens élevés et de forts débits pendant les périodes 1 (du minimum au seuil printanier 12°C) et 2 (du seuil 12 au seuil 18°C) exprimée par les variables **qm1**, **qjx1**, **qm2** et l'existence d'une stabilité thermique en période chaude (**r3**, t°C>18°C) semblent favoriser la reproduction des alettes et la croissance des juvéniles de cette espèce (Figure 7 et Figure 9).

De telles conditions hydrologiques (débits élevés et crues) au début du printemps sont généralement défavorables à la reproduction de la plupart des espèces étudiées (perturbation du frai, survie des œufs et des larves). L'ablette se reproduit lorsque la température de l'eau est assez chaude (supérieure à 15°C) ; espèce capable de pontes fractionnées, elle assure une ou plusieurs cohortes annuelles malgré une perturbation hydrologique au moment d'une ponte. Une augmentation en fin d'été des effectifs capturés ou de la proportion d'ablettes juvéniles peut être le résultat de conditions hydro-thermiques défavorables au début du printemps ayant compromis le succès de la reproduction des autres espèces. Ce phénomène a été constaté en 1995, avec un effet très marqué à Caderousse. A l'opposé, de forts débits au cours de la période comprise entre le seuil thermique 18°C et la date du maximum estival (**DM3** et partiellement **DM2**) (Figure 7 et Figure 10) semblent compromettre le succès de reproduction de l'ablette.

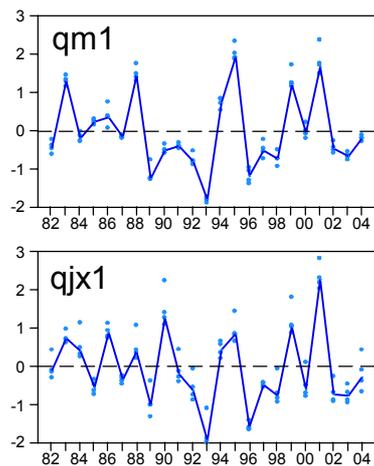


Figure 9 : Evolution des valeurs normalisées des paramètres hydrologiques **qm1** (débit moyen de la période entre le minimum thermique et le seuil 12°C / débit interannuel) et **qjx1** (débit maximal de la période entre le minimum thermique et le seuil 12°C / débit interannuel) entre 1982 et 2004.

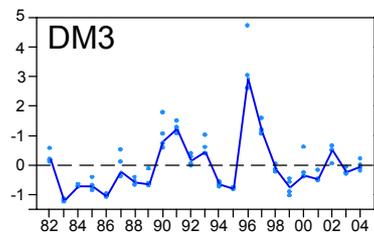


Figure 10 : Evolution des valeurs normalisées du paramètre hydrologique **DM3** (débit maximal de la période entre le seuil 18°C et le maximum thermique / médiane historique à 90 jours) entre 1982 et 2004.

Le premier axe de l'analyse de co-inertie décrit une part très importante de la variabilité. La Figure 11 montre une représentation des relevés positionnés par les coordonnées factorielles sur cet axe (relevés vus par les variables hydrologiques et thermiques et vus par l'assemblage piscicole). Sur cette représentation graphique, les relevés sont positionnés autour des centres de gravité des années afin de mettre en évidence la structure temporelle. Elle permet d'identifier deux groupes distincts de relevés :

- des années « froides » (en bleu sur la Figure 11) de 1982 à 1988 auxquelles s'ajoutent 1992, 1995 et 1999 et 2001 dont les caractéristiques hydro-thermiques se rapprochent de celles enregistrées avant 1989,
- des années plus « chaudes » (en orange sur la Figure 11) caractérisées par des seuils thermiques (12°C, 18°C) plus précoces, une augmentation des écarts thermiques au cours des 3 périodes (**S1**, **S2**, **S3**), et deux années exceptionnelles 2003 et 2004 marquées par des caractéristiques thermiques estivales particulières (figurées en rouge sur la Figure 11).

L'ordination sur l'axe des ordonnées permet de classer les relevés en fonction de leur contenu faunistique (abondance et diversité) et montre que pour des caractéristiques hydro-thermiques voisines, la structure de l'assemblage de poissons étudié peut être différente selon les années, mettant en lumière la complexité de la réponse écologique des poissons à la variabilité environnementale.

Par exemple, les résultats des pêches de 2001 sont très différents de ceux obtenus en 1982, 1992 ou 1999 alors que les caractéristiques hydro-thermiques sont voisines. Il en est de même pour les pêches de 2002 et celles effectuées en 1990 ou 1991. Il existe une part de variabilité dans la réponse écologique mesurée, à savoir le succès de la reproduction de 14 espèces de cyprinidés, inexplicable par les variables thermiques et hydrologiques choisies. L'axe des ordonnées discrimine clairement les relevés effectués avant 1994 et ceux effectués à partir de 1994 (à l'exception des

années 1995 et 1999 citées plus haut). Ce phénomène est exprimé différemment sur la Figure 11 où chaque relevé est positionné à la fois par les variables hydro-thermiques et par ses caractéristiques faunistiques.

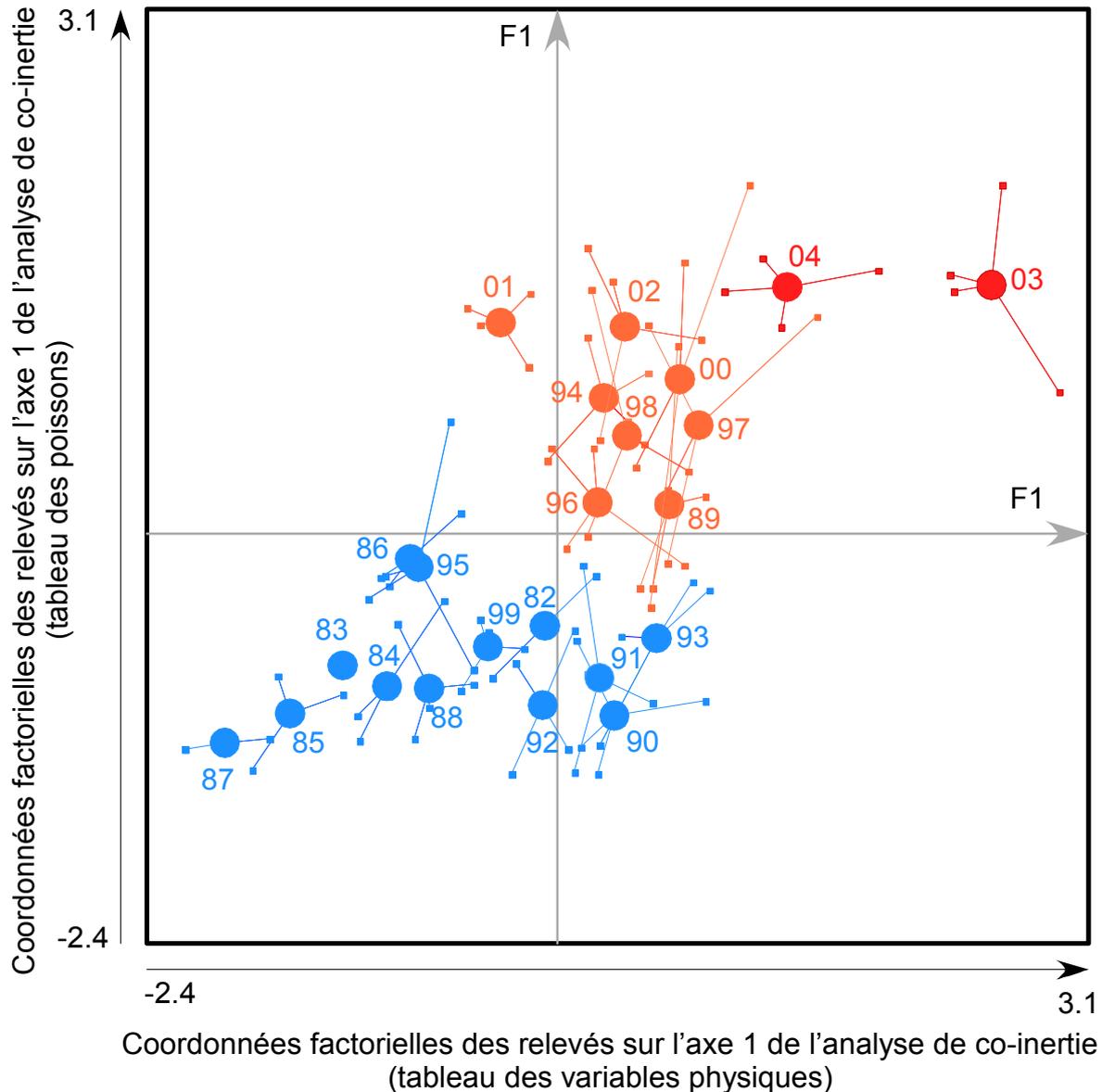


Figure 11 : Représentation des centres de gravités des années « biologiques » dans le plan F1 (coordonnées factorielles sur l'axe 1 des relevés vus par les variables hydrologiques et thermiques) F1 (coordonnées factorielles sur l'axe 1 des relevés vus par l'assemblage piscicole).

La Figure 12 montre la concordance des structures décrites par les variables physiques et par les poissons. La longueur des flèches est proportionnelle à l'écart existant entre les deux structures et ces écarts sont globalement différents d'un secteur à l'autre, celui de Caderousse montrant les plus fortes discordances. Les spécificités des années 1995 (très forte abondance de l'ablette) et 2001 sont particulièrement visibles sur cette figure. Le changement de structure faunistique constaté à Cruas après 1994 est également mis en évidence : lorsque les conditions climatiques sont réunies pour assurer le succès de la reproduction, les espèces sont plus nombreuses après 1994 que lors de la période 1982-1993. Si le contexte hydro-climatique influe largement sur le succès de la reproduction (position des relevés dans les cercles), ce dernier dépend également des caractéristiques biologiques des espèces (température de reproduction, ponte fractionnée ou non, etc...), des caractéristiques

locales des frayères et des nurseries (qualité physico-chimique de l'eau et du substrat, nature des habitats disponibles, etc ...) et des interactions inter- et intra-spécifiques.

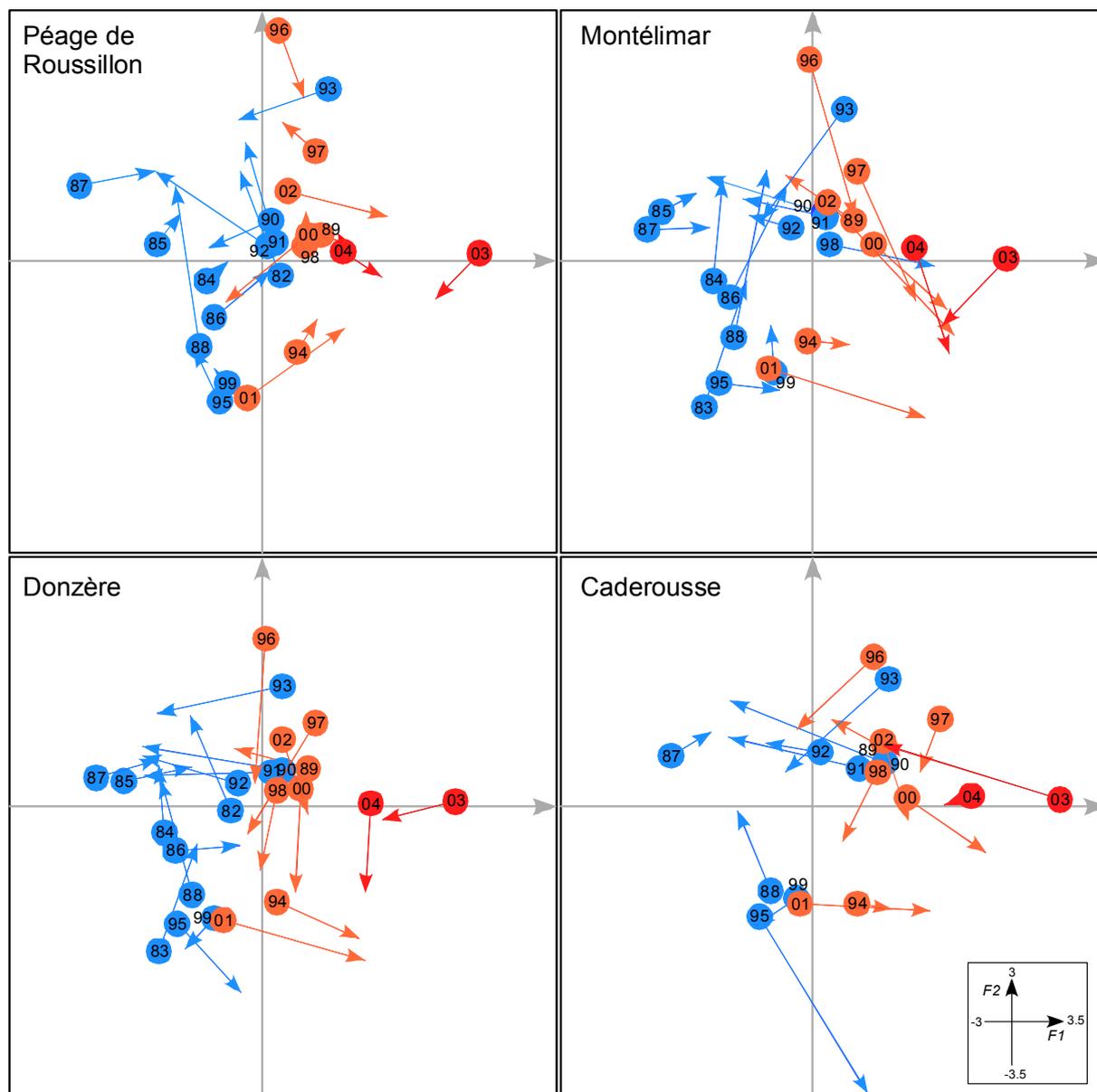


Figure 12 : Projection simultanée des relevés (couples site-année) dans le plan 1-2 de l'analyse de co-inertie : le point portant un cercle avec une indication de l'année donne la position du relevé vue à travers les variables hydro-thermiques, le point à l'extrémité de la flèche donne la position vue par l'assemblage piscicole. Afin de faciliter la lecture, la carte factorielle a été fragmentée en 4 (1 graphique par secteur).

V. Conclusions

Bien que la température de l'eau soit enregistrée depuis plus d'un siècle dans quelques grands cours d'eau, en Autriche notamment (WEBB & NOBILIS, 1994, 1995; WEBB, 1996), l'existence de séries longues et de haute qualité pour l'analyse de tendance sont rares. Les données collectées sur l'axe rhodanien présentent un intérêt majeur, à la fois par leur durée et le nombre de stations implantées sur un seul cours d'eau. Ces chroniques sont tout à fait d'actualité en regard des conséquences du changement climatique sur les ressources vivantes des eaux continentales (BEAMISH, 1995). Elles peuvent être associées aux chroniques hydrologiques, disponibles également sur le fleuve depuis longtemps. Une des difficultés majeures réside dans le choix des variables synthétiques calculées à partir de ces chroniques, en effet la synthèse et la mise en

évidence des caractéristiques majeures du régime thermique et du régime hydrologique peut être réalisée en utilisant des variables et des techniques particulières mais dont l'efficacité a été testée et reconnue. Le couplage avec des mesures biologiques réalisées ponctuellement au cours du temps pose le problème de la recherche de variables physiques synthétiques qui rendent compte de l'évolution des caractéristiques thermiques et hydrologiques mais doivent également se révéler pertinente pour tenter d'expliquer l'évolution des variables biologiques mesurées. Cette étape constitue une vraie difficulté et les exemples dans la littérature sont assez rares. De plus, si l'analyse du régime thermique met en évidence des évolutions progressives sur le moyen terme, l'hydrologie présente souvent un caractère aléatoire tant en ce qui concerne le moment où l'événement se produit que l'amplitude et la durée de la variation de débit. Ces événements peuvent avoir, selon la saison à laquelle ils se produisent, des conséquences importantes sur le succès de la reproduction des poissons. Le couplage des données hydro-thermiques et biologiques nécessite donc la recherche de structures communes entre les deux types de variables et nécessite d'accepter le fait de ne pas être en mesure d'interpréter l'ensemble des résultats produits par l'analyse. L'analyse de co-inertie a permis de mettre en évidence le rôle déterminant du débit sur le régime thermique et l'influence synergique de ces deux paramètres physiques sur le succès de reproduction. Les analyses réalisées ont montré l'importance du changement thermique observé au cours des 25 dernières années. Le réchauffement prématuré des eaux au printemps et les températures printanières et estivales élevées, lorsque l'hydrologie est relativement faible et stable, favorisent le succès de reproduction des espèces étudiées. Lorsque le débit montre des variations importantes au cours de la période de reproduction, la stratégie de reproduction de l'ablette, espèce à ponte fractionnée, lui permet d'assurer un succès de reproduction convenable.

Les analyses ont également mis en évidence, conjointement aux modifications de régime thermique, le rôle majeur des grandes crues de 1993-1994. Ces événements hydrologiques exceptionnels ont très certainement contribué à une nette amélioration de la qualité des habitats aquatiques, en particulier du substrat (par décolmatage et lessivage des polluants), un facteur important pour la reproduction des espèces rhéophiles et lithophiles.

Ces résultats montrent les limites du jeu de données utilisé. Des résultats plus précis nécessiteraient la mise en place d'un suivi très pointu de la chronique d'apparition des premières larves dans le milieu et le suivi de la croissance des larves et juvéniles dans leur habitat afin de montrer le rôle respectif de la température et de l'hydrologie dans le succès de reproduction des cyprinidés des secteurs étudiés. De plus, les données disponibles ne nous permettent pas de rechercher le rôle éventuel des sections court-circuitées connectées aux stations de pêches prospectées. Une étude plus complète englobant des stations localisées dans les Vieux-Rhône apporterait sans doute des compléments d'information intéressants.

Le succès de la reproduction des cyprinidés, favorisé à la fois par des températures printanières et estivales élevées, par la prolongation des périodes chaudes et par la relative stabilité hydrologique et modicité des débits instaurées dans un contexte « chaud », ne doit pas laisser présumer une augmentation parallèle du recrutement parmi les autres classes d'âge. En effet, l'analyse effectuée ne prend pas en compte les poissons ayant franchi le cap du premier hiver. Ces résultats ne donnent donc aucune indication sur la relation entre le succès de reproduction et le recrutement dans les populations. Un éventuel accroissement du stock de géniteurs consécutif à l'augmentation du succès de reproduction enregistré à partir de 1994 n'a donc pas encore été démontré. Les effets à long terme des observations réalisées au cours des dix dernières années ne sont donc pas prévisibles, la poursuite des suivis permettra sans doute de répondre à ces interrogations.

VI. Bibliographie

BARAS, E. & PHILIPPART, J.C. (1999): Adaptive and evolutionary significance of a reproductive thermal threshold in *Barbus barbus*. - J. Fish Biol. **55**: 354-375.

BEAMISH, R.J. (Ed.) (1995): Climate change and Northern fish populations. - Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences 121, National Research Council of Canada, Ottawa, 739 pp.

BISCHOFF, A. & WOLTER, C. (2001): The flood of the century on the River Oder: effects on the 0+ fish community and implications for floodplain restoration. - Regul. Rivers 17: 171-190.

CARREL, G., OLIVIER, J.M., POIREL, A. & BREIL, P. (2003): Variabilité inter-annuelle de la reproduction des poissons Cyprinidae dans le Rhône à l'aval de Lyon : rôle de la température. - In: PONT, D. (Ed.), Conséquences potentielles du changement climatique sur les biocénoses aquatiques et riveraines françaises. Rapport Final programme GICC-Aquabio, MEDD, Paris, pp. 94-108.

CATTANEO, F., CARREL, G., LAMOUREUX, N. & BREIL, P. (2001): Relationship between hydrology and cyprinid reproductive success in the Lower Rhône at Montélimar, France. - Arch. Hydrobiol. 151: 427-450.

CHESEL, D. & MERCIER, P. (1993): Couplage de triplets statistiques et liaisons espèces-environnement. In : Biométrie et Environnement. Lebreton, J.D. & Asselain, B. (Eds.) Masson, Paris. 15-44.

DESAIN, B. & POIREL, A. (2004): Etude thermique du Rhône - Phase 2 - Rapport final. - D4161/RAP/2004-00314-A. EDF - DTG - Dpt Surveillance - Branche Environnement aquatique, Grenoble, 88 p.

DOLEDEC, S. & CHESEL, D. (1994): Co-inertia analysis: an alternative method for studying species-environment relationships. *Freshwater Biology* : 31, 277-294.

GRENOUILLET, G., HUGUENY, B., CARREL, G., OLIVIER, J.M. & PONT, D. (2001): Large-scale synchrony and inter-annual variability in roach recruitment in the Rhône River: the relative role of climatic factors and density-dependent processes. - *Freshwat. Biol.* **46**: 11-26.

KECKEIS, H., KAMLER, E., BAUER-NEMESCHKAL, E. & SCHNEEWEISS, K. (2001): Survival, development and food energy partitioning of nase larvae and early juveniles at different temperatures. - *J. Fish Biol.* **59**: 45-61.

LAUTERS, F. & POIREL, A. (2001a): Description statistique des longues séries de mesure de température de l'eau sur le Rhône et ses grands affluents (période 1977-1999). EDF - Département Surveillance Eau & Ouvrages - Branche Environnement, Grenoble, 28 p.

LAUTERS, F. & POIREL, A. (2001b): Description statistique des longues séries de mesure de température de l'eau sur le Rhône et ses grands affluents (période 1977-1999) - Annexes. EDF - Département Surveillance Eau & Ouvrages - Branche Environnement, Grenoble, 150 p.

LEBART L., MORINEAU A. & PIRON M. (1997) : Statistique exploratoire multidimensionnelle. Dunod 2^{ème} Ed. Paris. 439 p.

POIREL, A. (2004): Etude thermique du Rhône - Phase 1 - Complément d'étude. Extension des résultats à la période 2000-2003. - D4161/RAP/2004-00135-A. EDF - DTG - Dpt Surveillance - Branche Environnement aquatique, Grenoble, 60 p.

POIREL, A., CARREL, G. & OLIVIER, J.M. (2001): Illustration de la complémentarité des chroniques environnementales dans l'étude d'un hydrosystème fluvial : régime thermique et peuplements piscicoles du Rhône., Scientifiques & décideurs. Agir ensemble pour une gestion durable des systèmes fluviaux. Agence de l'Eau Rhône Méditerranée Corse, Lyon, France - Web: http://www.eaurmc.fr/lyon-fleuves-2001/page_html/p_somme_alelier4.html. ALABASTER, J.S. & LLOYD, R. (1982): Water quality criteria for freshwater fish. - Butterworths, London.

CATTANEO, F., LAMOUREUX, N., BREIL, P. & CAPRA, H. (2002): The influence of hydrological and biotic processes on brown trout (*Salmo trutta*) population dynamics. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59: 12-22.

DOLEDEC, S. & CHESEL, D. (1994): Co-inertia analysis: an alternative method for studying species-environment relationships. - *Freshwat. Biol.* 31: 277-294.

GRENOUILLET, G., HUGUENY, B., CARREL, G., OLIVIER, J.M. & PONT, D. (2001): Large-scale synchrony and inter-annual variability in roach recruitment in the Rhône River: the relative role of climatic factors and density-dependent processes. - *Freshwat. Biol.* 46: 11-26.

LEHTONEN, H. & LAPPALAINEN, J. (1995): The effects of climate on the year-class variations of certain freshwater fish species. - In: BEAMISH, R.J. (Ed.), *Climate Change and Northern Fish Populations*. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences, Ottawa, pp. 37-44.

MANN, R.H.K. (1991): Growth and production. - In: WINFIELD, I.J. & NELSON, J.S. (Eds), *Cyprinid Fishes. Systematics, biology and exploitation*. Fish and fisheries Series 3. Chapman & Hall, London, pp. 456-482.

MANN, R.H.K. (1995): Natural factors influencing recruitment success in coarse fish populations. - In: HARPER, D.M. & FERGUSON, A.J.D. (Eds), *The ecological basis for river management*. John Wiley & Sons Ltd, Chichester, pp. 339-348.

MILLS, C.A. & MANN, R.H.K. (1985): Environmentally-induced fluctuations in year-class strength and their implications for management. - *J. Fish Biol.* 27: 209-226.

POIREL, A., CARREL, G. & OLIVIER, J.M. (2001): Illustration de la complémentarité des chroniques environnementales dans l'étude d'un hydrosystème fluvial : régime thermique et peuplements piscicoles du Rhône., *Scientifiques & décideurs. Agir ensemble pour une gestion durable des systèmes fluviaux*. Agence de l'Eau Rhône Méditerranée Corse, Lyon, France - Web: http://www.eaurmc.fr/lyon-fleuves-2001/page_html/p_somme_alelier4.html.

PONT, D., SIMONNET, J.P. & WALTER, A.V. (2002): Medium-term changes in suspended sediment delivery to the ocean: Consequences of catchment heterogeneity and river management (Rhône River, France). - *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 54: 1-18.

PONTON, D. & GERDEAUX, D. (1987): La population de gardons (*Rutilus rutilus* (L.)) du lac Léman en 1983-85. Structure en âge, déterminisme du recrutement, analyse de la croissance. - *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 305: 43-53.

RICHTER, B.D., BAUMGARTNER, J.V., BRAUN, D.P. & POWELL, J. (1998): A spatial assessment of hydrologic alteration within a river network. - *Regul. Rivers* 14: 329-340.

RICHTER, B.D., BAUMGARTNER, J.V., POWELL, J. & BRAUN, D.P. (1996): A method for assessing hydrologic alteration within ecosystems. - *Conserv. Biol.* 10: 1163-1174.

THIOULOUSE, J., DOLEDEC, S., CHESSEL, D. & OLIVIER, J.M. (1997): ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. - *Statistics and Computing* 7: 75-83.

WEBB, B.W. (1996): Trends in stream and river temperature. - *Hydrol. Processes* 10: 205-226.

WEBB, B.W. & NOBILIS, F. (1994): Water temperature behaviour in the River Danube during the twentieth century. - *Hydrobiologia* 291: 105-113.

WEBB, B.W. & NOBILIS, F. (1995): Long term water temperature trends in Austrian rivers. - *Hydrol. Sci.* 40: 83-96.

VII. Liste des tableaux

Tableau 1 - Date de première capture des deux espèces récemment apparues dans le Bas-Rhône.

Tableau 2 - Liste des espèces de cyprinidés capturés, en gras les espèces conservées pour l'analyse.

VIII. Liste des figures

Figure 1 : Localisation des stations d'étude.

Figure 2 - Analyse en Composantes Principales normée du tableau comportant 92 lignes et 25 variables. A : graphes des valeurs propres, B : cercle des corrélations (plan 1-2 des variables), en bleu les variables hydrologiques, en rouge les variables thermiques, C : représentation fonctionnelle des coordonnées factorielles des années pour chaque site.

Figure 3 : Résultats de l'ACP centrée par espèce du tableau 85 relevés x 14 espèces (poissons 0+). A : carte factorielle des espèces (plan F1 - F2), B : projection en colonnes supplémentaires des 6 espèces exclues de l'analyse (plan F1-F2), C : représentation fonctionnelle des coordonnées factorielles des relevés (couples station-année) sur le premier axe de l'analyse, D : représentation fonctionnelle des coordonnées factorielles des relevés (couples station-année) sur le deuxième axe de l'analyse.

Figure 4 : Interprétation du premier axe de l'ACP. A : corrélation entre le premier axe de l'analyse et l'abondance totale des effectifs par pêche exprimés en $\log(x+1)$, B : représentation de l'abondance totale de 0+ par pêche et par site, C : corrélation entre le premier axe de l'analyse et la richesse spécifique par pêche, D : représentation de la richesse totale par pêche et par site.

Figure 5 : Projection des deux premiers axes d'inertie des analyses séparées (poissons à gauche, hydrologie-thermie à droite) sur les axes de co-inertie.

Figure 6 : Carte factorielle des espèces dans le plan 1-2 de l'analyse de co-inertie (axe 1 : 82.7% de l'inertie, axe 2 : 13.8 % de l'inertie).

Figure 7 : Carte factorielle des variables physiques dans le plan 1-2 de l'analyse de co-inertie.

Figure 8 : Evolution des valeurs normalisées des paramètres thermiques et hydrologiques caractérisant le premier axe de l'analyse de co-inertie entre 1982 et 2004. Pour chaque paramètre, les valeurs pour chacun des 4 secteurs sont représentées sous forme d'un point. La courbe passe par le point moyen calculé pour chaque année. Les courbes superposées pour les paramètres C12, C18, CM, D1, S1, S2, S3, D3 sont des courbes lissées (moyenne pondérée sur 3 points voisins).

Figure 9 : Evolution des valeurs normalisées des paramètres hydrologiques qm1 (débit moyen de la période entre le minimum thermique et le seuil 12°C / débit interannuel) et qjx1 (débit maximal de la période entre le minimum thermique et le seuil 12°C / débit interannuel) entre 1982 et 2004.

Figure 10 : Evolution des valeurs normalisées du paramètre hydrologique DM3 (débit maximal de la période entre le seuil 18°C et le maximum thermique / médiane historique à 90 jours) entre 1982 et 2004.

Figure 11 : Représentation des centres de gravités des années « biologiques » dans le plan F1 (coordonnées factorielles sur l'axe 1 des relevés vus par les variables hydrologiques et thermiques) F1 (coordonnées factorielles sur l'axe 1 des relevés vus par l'assemblage piscicole).

Figure 12 : Projection simultanée des relevés (couples site-année) dans le plan 1-2 de l'analyse de co-inertie : le point portant un cercle avec une indication de l'année donne la position du relevé vue à travers les variables hydro-thermiques, le point à l'extrémité de la flèche donne la position vue par l'assemblage piscicole. Afin de faciliter la lecture, la carte factorielle a été fragmentée en 4 (1 graphique par secteur).

Lot 2.2.3 : Principaux effets des réchauffements thermiques décelés sur les peuplements de poissons du fleuve Rhône.

- (1) Un nouveau régime thermique s'est instauré sur le Rhône au cours de la dernière décennie, avec une hausse de la température décelable à partir de 1987-1989 (fig. 1) : les périodes de réchauffement printanier de l'eau se sont modifiées, tant en précocité qu'en valeur et les températures estivales sont devenues plus chaudes. Les différences de régime comparées entre les périodes [1977-1987] et [1988-1999] s'enregistrent principalement entre les mois de mars et août. Elles ne sont plus décelables à partir de septembre (Poirel et al., 2001). En termes de fréquences classées, la différence est très importante en période printanière et estivale puisque la courbe 50% de [1977-1987] correspond à la courbe 90% de [1988-1999]. Les écarts dépassent les 2°C notamment en été. Ce schéma s'observe sur toutes les stations du Rhône, y compris sur les affluents et résulte d'une évolution corrolaire des températures de l'air.
- (2) Si l'augmentation des températures n'a pas modifié nettement la forme du profil longitudinal, ce réchauffement a accentué les écarts amont/aval. Ainsi, la différence observée sur une variable caractéristique de période chaude (TMNA5 : température du mois le plus chaud de période de retour 5 ans) entre Pougny (pK - 186) et Aramon (pK 257) passe de + 3.6 à + 4.4°C entre les deux périodes (Carrel et al., in GICC Aquabio Pont et al., 2003).
- (3) L'année 2003 a quant à elle enregistré des records de température, exacerbant le régime décrit ci-avant : ainsi à Bugey, la température du Rhône a atteint la valeur maximale journalière de 26,4 °C en amont du site en août pour un percentile 50 de 23,6 °C et un percentile 90 de 25,5°C (données EDF, suivi canicule renforcé 2003).
- (4) Pour bien analyser les conséquences biologiques de ces changements thermiques, il faut d'abord tenter d'identifier les mécanismes en jeu. Ceux-ci sont complexes, d'autant plus que différents facteurs agissent de concert avec la température sur la dynamique biologique : parmi eux l'hydrologie, qui régit la dynamique fluviale et la disponibilité en habitats, l'oxygène dissous et la chimie de l'eau.
- (5) L'exemple des poissons est illustratif : en tant que vertébrés poïkilothermes ou ectothermes (qui ne régulent pas la température interne de leur corps), ils ont une physiologie entièrement dépendante de la température de leur milieu, qui « règle » leur activité métabolique et avec la photopériode synchronise les périodes de reproduction. Le recrutement annuel, garant de la pérennité des espèces, dépend donc étroitement du bon déroulement des phases de maturation des géniteurs qui précèdent de plusieurs mois la reproduction, de leur regroupement sur les habitats de reproduction, de la ponte, du développement embryonnaire, de l'éclosion et de la dispersion des larves, de leur nutrition et de leur croissance, toutes phases où la température joue un rôle direct (métabolisme réalisé dans un optimum thermique différent selon les espèces) ou indirect (effet sur la ressource trophique, sur l'oxygène dissous ou sur la sensibilité à d'éventuels polluants). Toutes les espèces sont dotées de stratégies de vie

propres ; elles ont également des préférences thermiques différentes, ce qui explique entre autres la succession longitudinale des poissons dans les cours d'eau. Par conséquent, un nouveau régime thermique peut en favoriser certaines, créer des désordres à d'autres, voire en éliminer certaines si elles ne tolèrent plus une température estivale trop élevée.

Les réactions possibles sont de diverses natures :

- Résistance ou mise à profit :
 - croissance continue et rapide des jeunes de l'année, parvenant à une taille avantageuse à l'automne : il a été démontré par Mills et Mann (1985), que des 0+ (poissons de l'année) de cyprinidés plus grands à l'automne avaient plus de chances de survie hivernale, grâce à leurs réserves supérieures et peut-être aussi à la possibilité de mieux échapper à leurs prédateurs ou, nageant mieux (la vitesse de nage est fonction de la longueur), d'accéder à plus de ressources et plus d'habitats,
 - évitement actif des zones chaudes non tolérées par recherche de refuges thermiques plus propices, soit dans des afférences phréatiques plus fraîches, soit dans des affluents, soit plus à l'amont à condition que la migration ne soit pas rendue impossible par un obstacle infranchissable,
 - extension des périodes de ponte favorables pour les espèces thermophiles à ponte étalée (maturation progressive des ovocytes) ou fractionnée (pontes multiples dans une même année, par exemple chez la perche soleil, la bouvière, la brème bordelière, le vairon).

- Désordres :
 - Initiation de la maturation des géniteurs puis blocage physiologique pouvant aller jusqu'à l'atrésie folliculaire des ovules et la mort des reproducteurs femelles, en cas de réchauffement précoce suivi d'un refroidissement brusque au printemps (phénomène connu par exemple chez le brochet),
 - décalages des périodes de ponte, avec déphasages éventuels entre éclosion des alevins et présence de nourriture adéquate,
 - resserrement temporel des éclosions de plusieurs espèces et concurrence pour l'habitat et la nourriture,
 - réduction des périodes de développement embryonnaire et éclosion des jeunes à des tailles et masses plus faibles, moins aptes à survivre,
 - arrêt de croissance estivale pour les adultes, pouvant se traduire par une perte énergétique avec pour conséquences une moindre allocation de ressources pour la reproduction suivante et des réserves insuffisantes pour la période hivernale.

La description des mécanismes possibles en réponse à toute une phénologie d'événements de nature abiotique ou biotique nous fait comprendre la grande variabilité de recrutement mesurée chez les poissons. Compte tenu de la nature des suivis en vigueur sur le Rhône et de leur pas de temps, seules des grandes tendances peuvent être décelées.

- (6) Les communautés de poissons du Rhône ont réagi à l'élévation tendancielle de température moyenne annuelle, enregistrée surtout au cours de la dernière décennie. La structure des peuplements (proportion relative des différentes espèces entre 1980 et 2004) a évolué au profit des espèces plus thermophiles et au détriment des espèces d'eau plus froide. Ainsi dans le secteur de Bugey, Daufresne et al. (2003, 2005) ont bien montré que le chevesne et le barbeau remplaçaient progressivement la vandoise (fig. 2), ce phénomène se confirmant pour les macroinvertébrés, les genres *Athricops*, *Potamopyrgus* se substituant à *Chloroperla*, *Protoneumura*. Ces tendances sont significativement corrélées aux variables thermiques.
- (7) Cette évolution est plus marquée dans le Rhône à l'amont de Lyon qu'à l'aval (fig. 2 et fig. 3). L'explication la plus plausible est qu'en raison de la zonation longitudinale naturelle des peuplements très fortement liée à la température, les communautés aval sont déjà majoritairement constituées d'espèces plus thermophiles. Ces résultats sont à nuancer par grand bief du Rhône (entité regroupant un secteur d'ancien Rhône court-circuité, le Rhône chenalisé courant et le Rhône chenalisé influencé par une retenue). Ainsi les images du peuplement du bief de Saint Alban essentiellement réalisées dans la retenue de Péage de Roussillon ne traduisent pas d'évolution temporelle nette (peuplement à dominance de gardon) ; celles de Cruas/Montélimar montrent une évolution graduelle de 1983 à 1991, puis une rupture en 1994 attribuée à l'influence majeure de deux crues de fréquence rare survenue en octobre 1993 et janvier 1994. Cattaneo et al. (2001) pensent que ces crues ont eu un effet bénéfique sur la restauration du substrat grossier du tronçon court-circuité, rendu à nouveau propice pour les espèces à reproduction lithophile (barbeau, hotu). Il n'est pas non plus impossible que ces crues aient permis une recolonisation du bief par des sujets de ces espèces ayant dévalé de l'amont. A Tricastin/Donzère-Mondragon, le peuplement a évolué graduellement vers une composition dominée par des espèces de petite taille adulte comme la bouvière ou le spirilin.
- (8) L'épisode caniculaire de 2003 a été suivi par une année 2004 moins chaude, mais à très faible hydraulité. A la suite de ces deux périodes, le peuplement de poissons présents au niveau du secteur de Bugey a conservé une structure qui s'est progressivement installée depuis la fin des années 1980. Elle est caractérisée par une richesse spécifique de 21 à 24 espèces, 18 d'entre elles étant systématiquement présentes depuis 1996¹, qui ne compte plus une espèce d'eau froide comme l'ombre commun, et qui est dominée en nombre par le spirilin (40 %) et le chevesne (20 %) et en biomasse par le chevesne (44 %).
- (9) L'effet du rejet d'eau chaude du Bugey peut être décrit qualitativement :

La discrimination entre groupes de stations non influencées et influencées par le rejet est le fait :

- du spirilin, de l'ablette et dans une moindre mesure du silure qui sont capturés en plus forte proportion dans les stations influencées,
- du chevaine et du goujon, plus capturés dans les stations non influencées.

¹ ce sont la truite fario, le vairon et la loche franche, espèces représentant plutôt les zones amont des cours d'eau ; les deux premières ont des exigences thermiques assez froides. Vient ensuite le cortège des espèces de cyprinidés rhéophiles, vandoise, goujon, chevesne, blageon, hotu, barbeau fluviatile et spirilin puis les carnassiers perche et brochet et enfin des espèces plus thermophiles gardon, ablette, tanche, brème bordelière, ces deux dernières espèces colonisant des biotopes plus lenticules. Ce bloc de 18 espèces compte aussi l'épinoche et la perche soleil. Depuis 1997, 3 autres espèces s'ajoutent à cette composition de base, le rotengle, le silure et le pseudorasbora, ces deux dernières en situation de colonisation sur le bassin.

Mais la variabilité intersaisonnière et interstationnelle des captures est telle que ces différences qualitatives assez souvent observées ne sont pas statistiquement démontrées.

En comparant pendant toute la durée du suivi (1979-2004) les pourcentages relatifs de contribution à la biomasse totale de 6 espèces, vandoise, chevaine, barbeau, hotu, brochet et truite, pour les stations amont (1, 2 et 3), ils constituent de 81 à 98 % de la biomasse selon les années, et seulement entre 40 et 71 % depuis 2001 dans les stations influencées (5, 6D, et 7).

Des différences d'habitat entre l'amont et l'aval du rejet, un mélange thermique des eaux qui ne s'effectue qu'après la confluence de l'Ain, des périodes de rémission thermique dues aux phénomènes de gouttes froides (Poirel et al., 2003) sont autant de facteurs qui peuvent expliquer que les effets constatés semblent bien tolérés surtout à l'échelle du peuplement de poissons du bief compris entre Sault-Brenaz et Jons.

- (10) A l'avenir, en plus de la surveillance de l'évolution des effets des réchauffements thermiques (global et lié aux centrales), il faudra être particulièrement attentif aux effets d'une fréquence d'occurrence des débits très bas, voisins de 200 m³/s, qui semble en progression et qui pourrait avoir des répercussions quantitatives négatives sur le stock de poissons du fleuve, en « tirant » vers le bas le volume d'habitat pour toute la faune aquatique.
- (11) Enfin, compte tenu de la complexité décrite, avec la forte liaison entre débits et températures, la mémoire du système qui a emprunté différentes trajectoires selon les biefs, les interactions biologiques entre cohortes d'une même espèce et entre différentes espèces, il nous semble important à l'avenir de développer un travail conséquent sur l'intégration des connaissances acquises dans un modèle de dynamique de peuplement. Ceci afin d'être en mesure de tester de façon rétrospective si les hypothèses retenues sont solides au regard des données observées, et pour simuler de nouveaux scénarios prospectifs de changement.

Références

- Carrel G., Olivier J.M., Poirel A. and Breil P.** (2003). Variabilité inter-annuelle de la variabilité inter-annuelle de la reproduction des poissons Cyprinidae dans le Rhône à l'aval de Lyon: rôle de la température. In Conséquences potentielles du changement climatique sur les biocénoses aquatiques et riveraines françaises. Edited by D. PONT. Rapport Final programme GICC-Aquabio, MEDD, Paris, pp. 94-108.
- Cattanéo F., G. Carrel, N. Lamouroux, P. Breil** (2001). "Relationship between hydrology and cyprinid reproductive success in the lower Rhône at Montélimar, France." *Archiv für Hydrobiologie* 151(3): 427-450.
- Daufresne M., Roger M.C., Capra H. and Lamouroux, N.** (2003). Long-term changes within the invertebrate and fish communities of the Upper Rhône River: effects of climatic factors. *Global Change Biology*. 10: 124-140.
- Daufresne M., Renault O.** (accepté). Population fluctuations, regulation, and limitation in stream-living brown trout. *Oikos*.
- Mills C.A. and R. H.K. Mann** (1985). "Environmentally-induced fluctuations in year-class strength and their implications for management." *Journal of Fish Biology* 27(Suppl. A): 209-226.
- Poirel A., Carrel G. and Olivier J.M.** (2001). Illustration de la complémentarité des chroniques environnementales dans l'étude d'un hydrosystème fluvial: régime thermique et peuplements piscicoles du Rhône. Scientifiques & décideurs. Agir ensemble pour une gestion durable des systèmes fluviaux, Lyon, France - Web: http://www.eaurmc.fr/lyon-fleuves-2001/page_html/p_somme_alelier4.html.
- Poirel A. et Khalanski M.** (2003). Le Bugey. Mesures effectuées de juillet à septembre 2003. Groupe suivi d'impact Rhône 2010. E.D.F., 9 pages.
- Pont D. Coord.** (2003). Programme GICC – AQUABIO: Conséquences potentielles du changement climatique sur les biocénoses aquatiques et riveraines françaises. Lyon, UMR CNRS 5023. Ecologie des Hydrosystèmes Fluviaux. Université Lyon I, CEMAGREF UR Qualité et fonctionnement hydrologique des systèmes aquatiques: 382 p.

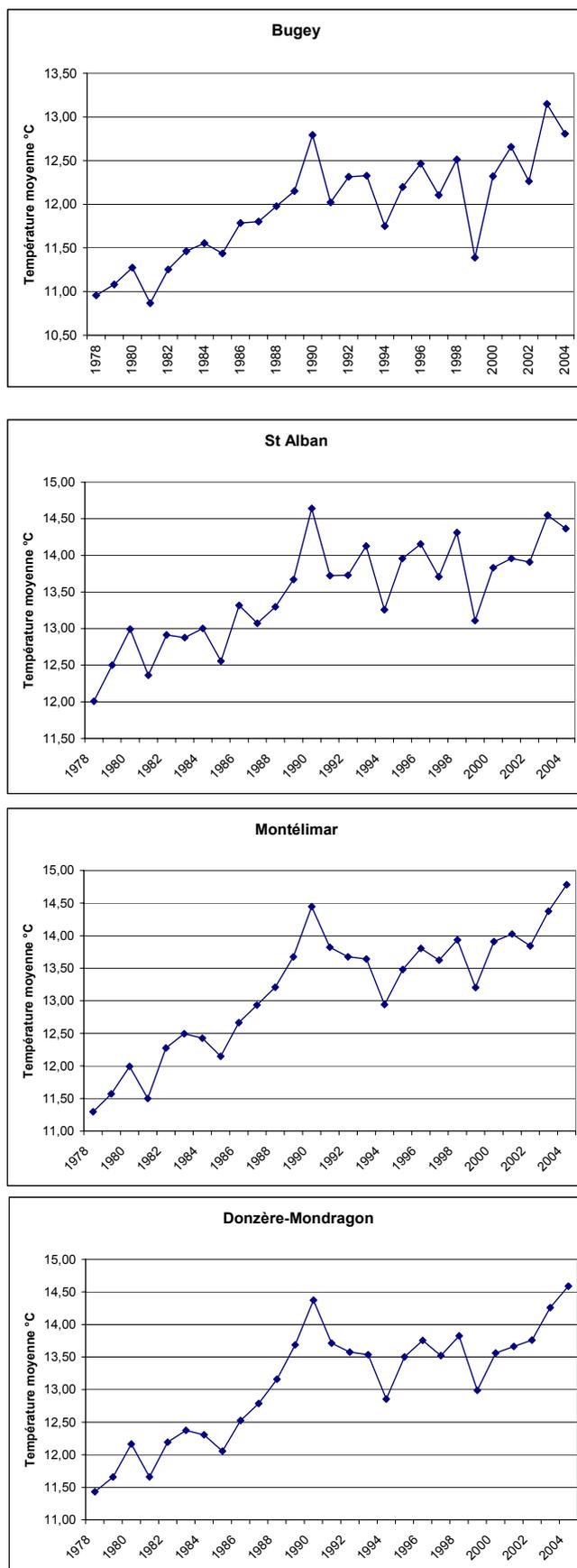


Figure 1. Evolution des températures moyennes annuelles de l'eau du Rhône pour les 4 sites de Bugey (pK - 45), St Alban (pK 47), Montélimar (pK 143) et Donzère-Mondragon (pK 181). Période 1978-2004.

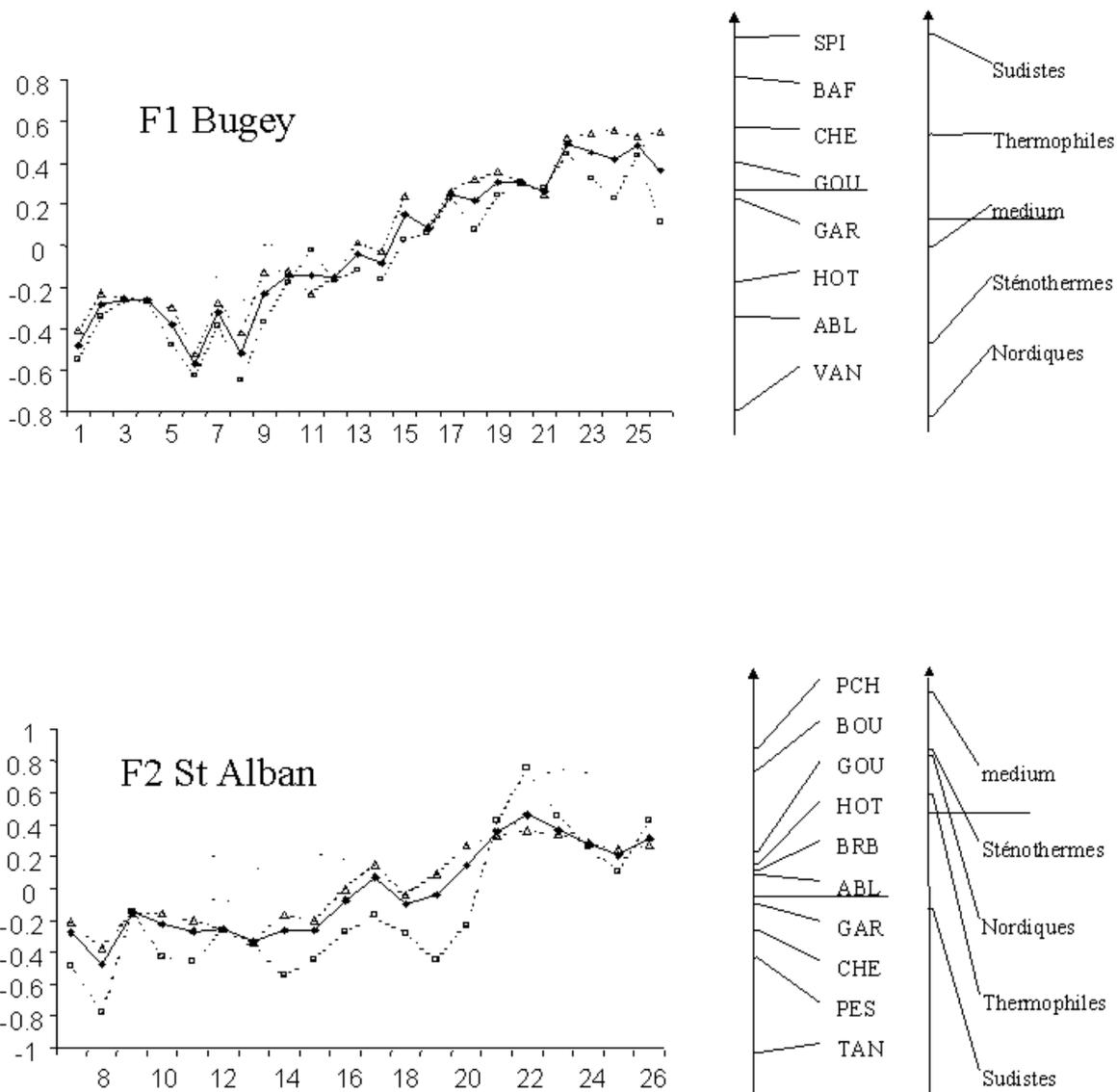


Figure 2. Chroniques des coordonnées factorielles des échantillons (moyennées pour toutes les stations) et contribution des espèces sur les axes des AFC réalisées sur les données des différents sites. L'interprétation des axes en terme de traits écologiques est donnée. Les évolutions sont également représentées pour les stations situées en amont des CNPE (carrés ouverts) et en aval des CNPE (triangles ouverts), extraits de Daufresne et Boët (2005). Bugey (1979-2003) ; St Alban (1985-2003) ; Cruas (1983-2003) ; Tricastin (1982-2003)

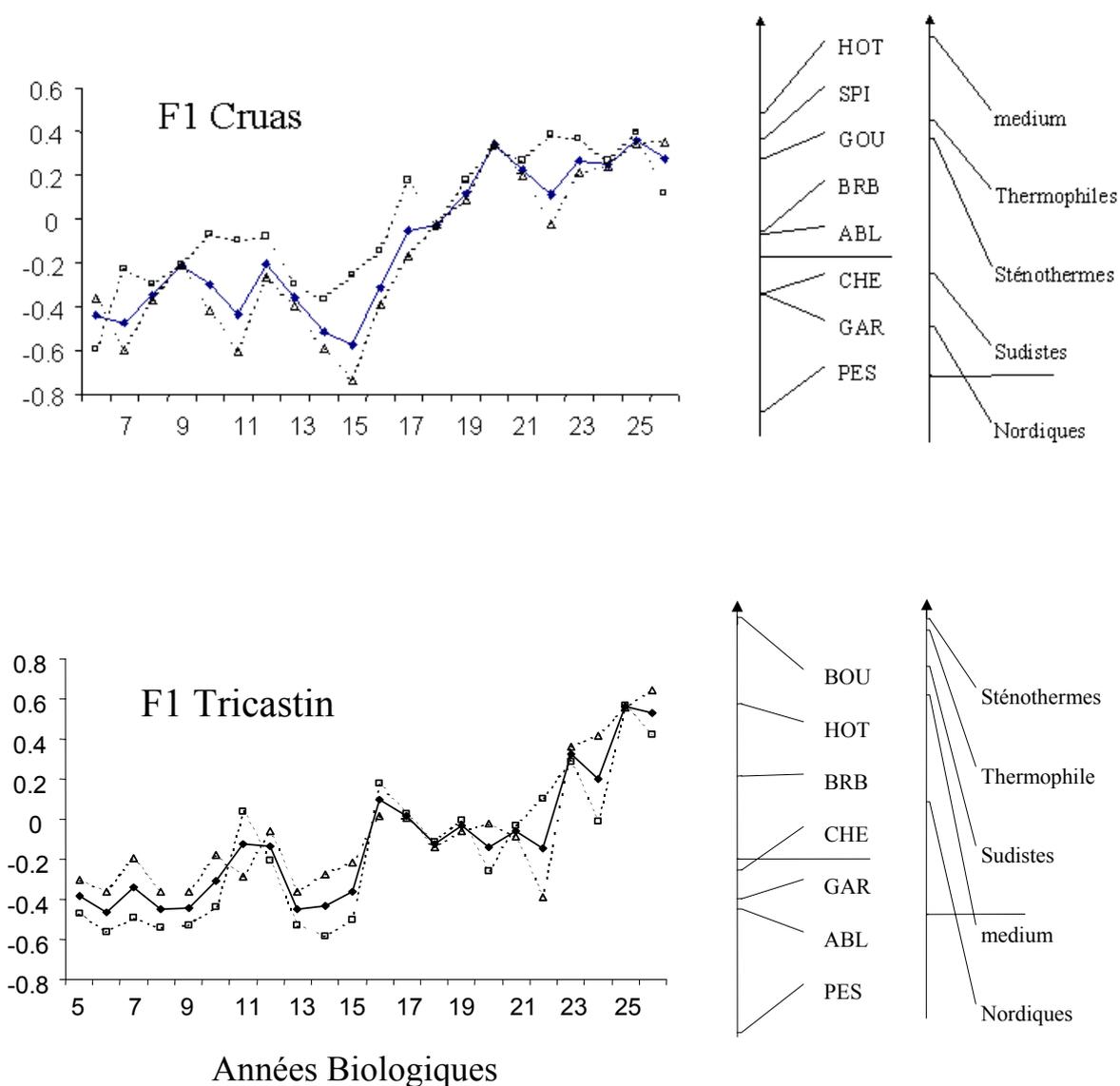


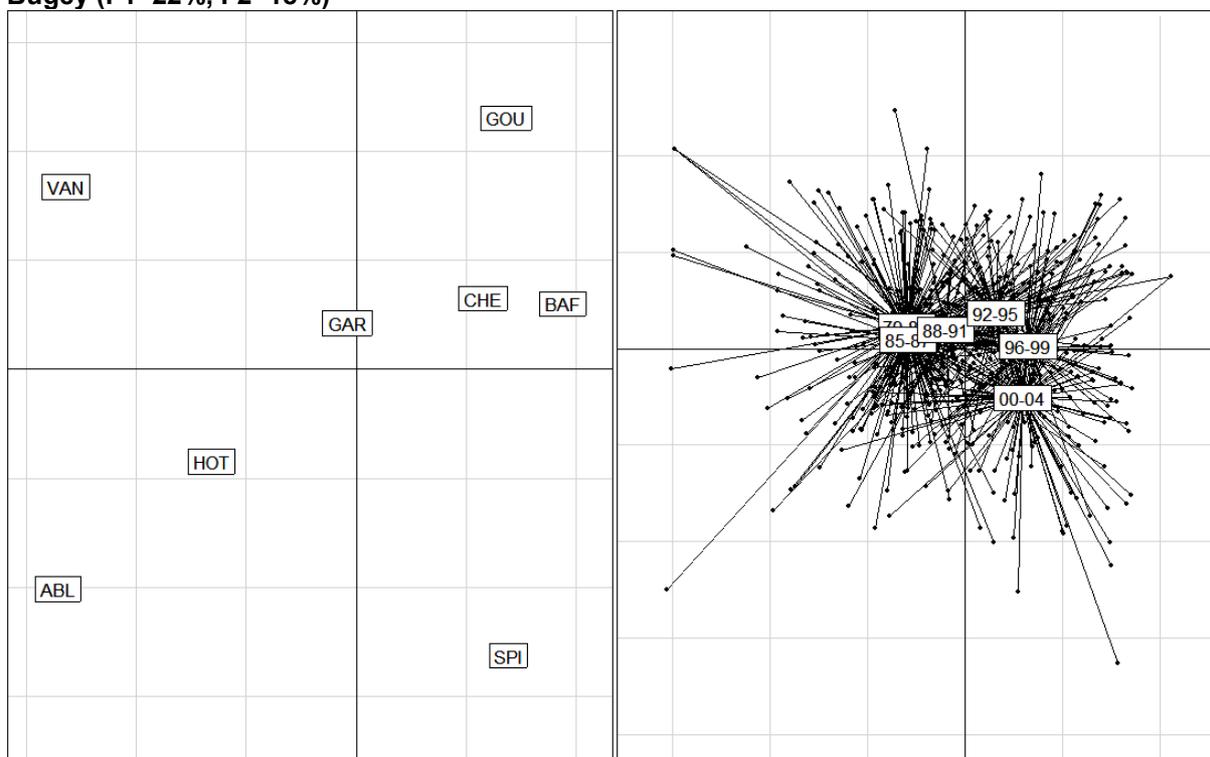
Figure 2 (suite). Chroniques des coordonnées factorielles des échantillons (moyennées pour toutes les stations) et contribution des espèces sur les axes des AFC réalisées sur les données des différents sites. L'interprétation des axes en terme de traits écologiques est donnée. Les évolutions sont également représentées pour les stations situées en amont des CNPE (carrés ouverts) et en aval des CNPE (triangles ouverts), extraits de Daufresne et Boët (2005). Bugey (1979-2003) ; St Alban (1985-2003) ; Cruas (1983-2003) ; Tricastin (1982-2003)

Annexe. Classement par Daufresne et Boët (2005) des préférences thermiques des principales espèces pêchées sur les sites projetées en facteurs explicatifs à droite des figures 2 (d'après Philippart 1977, Küttel et al. 2002).

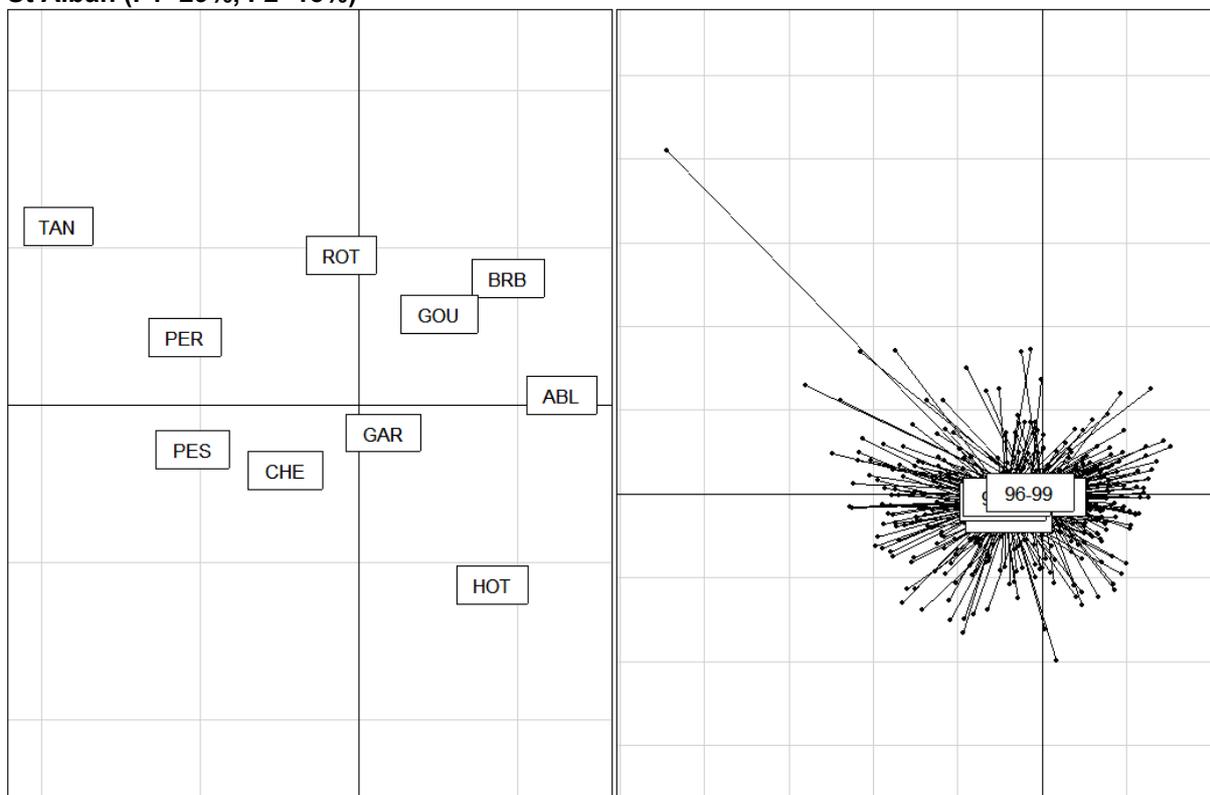
Espèce	sténotherme	thermophile
Ablette	0.25	0.75
Barbeau	0.25	0.75
Bouvière	0.25	0.75
Brème bordelière	0	1
Brème	0	1
Brochet	0.75	0.25
Chevaine	0.75	0.25
Gardon	0.25	0.75
Goujon	0.75	0.25
Hotu	1	0
Poisson chat	0	1
Perche	0.75	0.25
Perche soleil	0.75	0.25
Rotengle	0	1
Silure	0	1
Spirilin	0.25	0.75
Tanche	0	1
Vandoise	1	0

Figure 3. Analyse factorielle des correspondances des effectifs des principales espèces de poissons de 4 sites du Rhône : Bugey, Saint Alban, Montélimar et Donzère. Années de 1979 à 2004 par groupe de 4 ans.

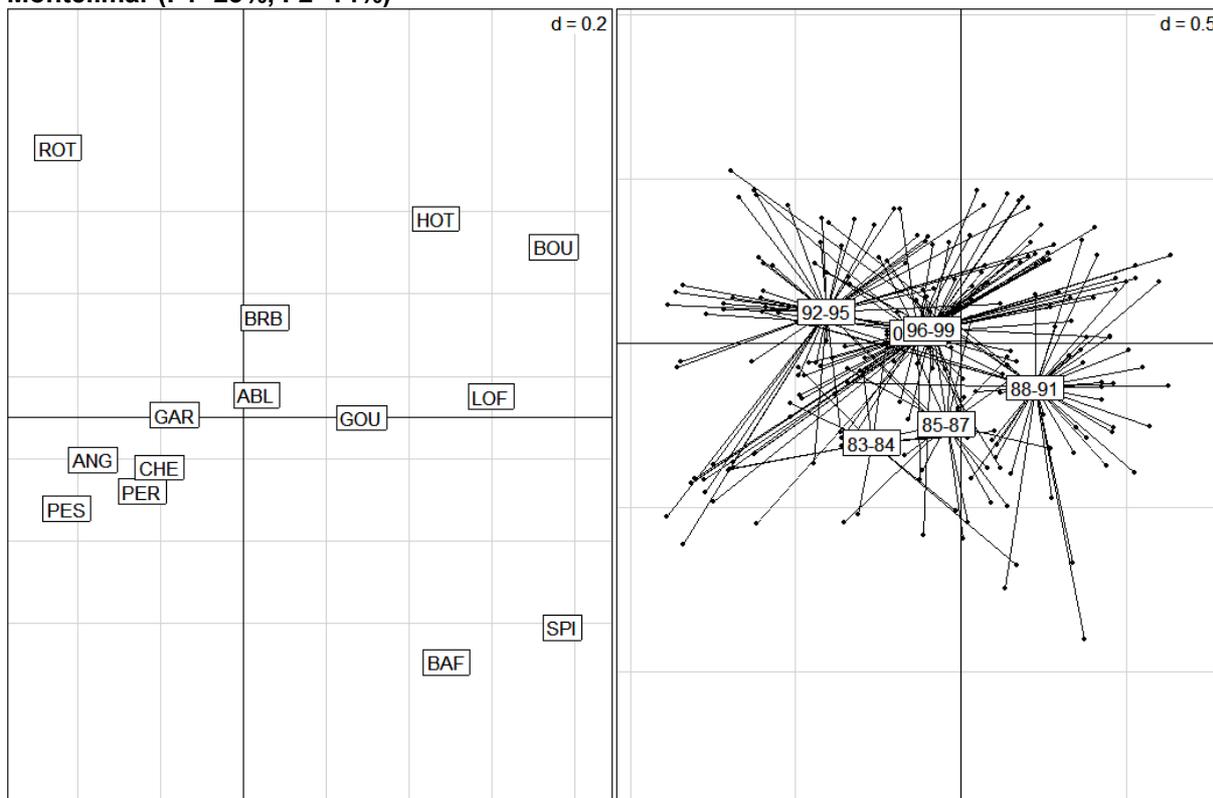
Bugey (F1=22%, F2=18%)



St Alban (F1=29%, F2=13%)



Montélimar (F1=23%, F2=14%)



Donzère-Mondragon (F1=23%, F2=15%)

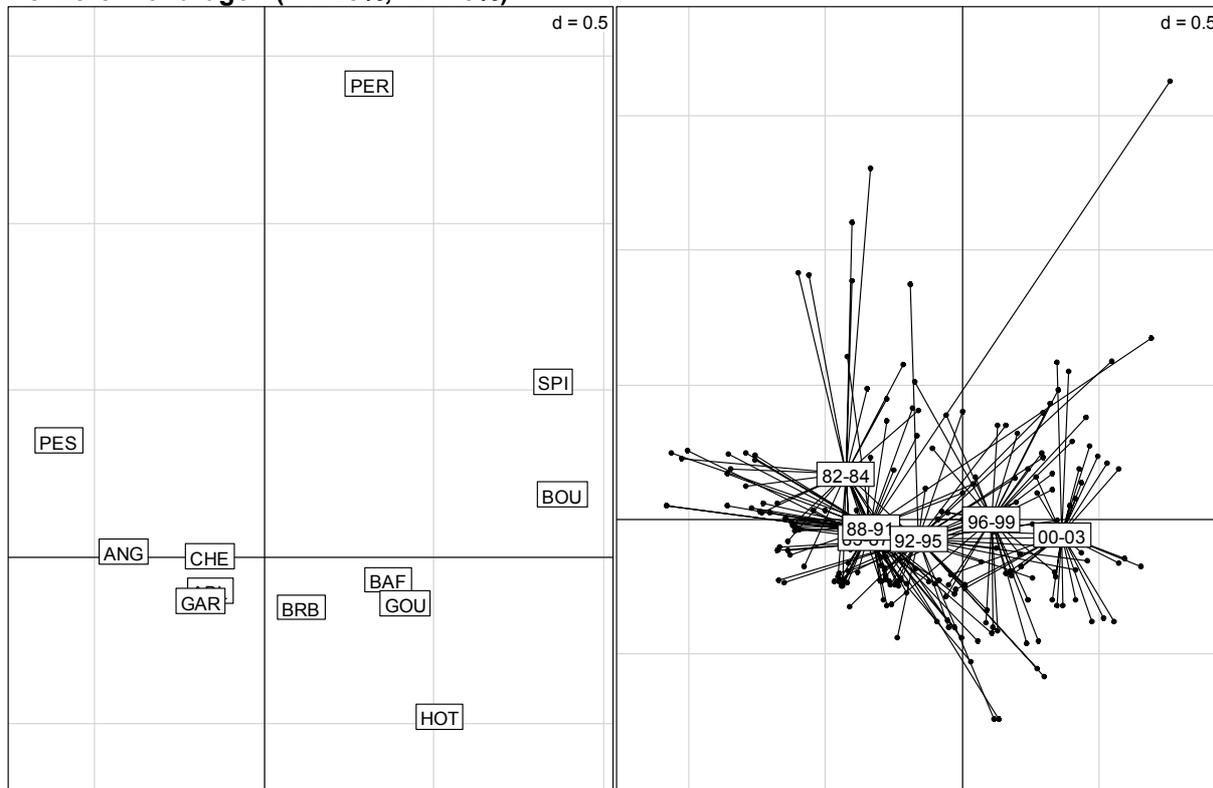
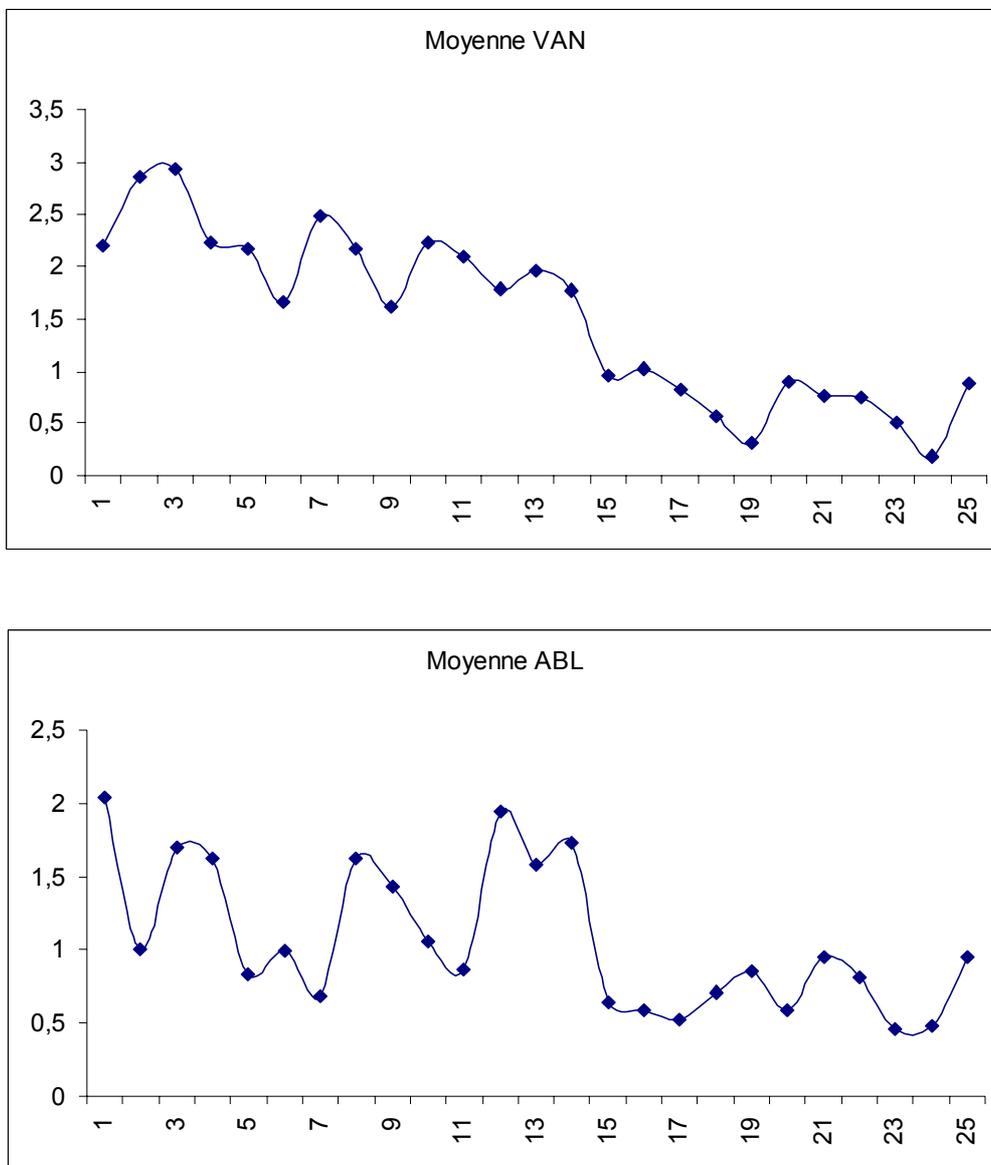
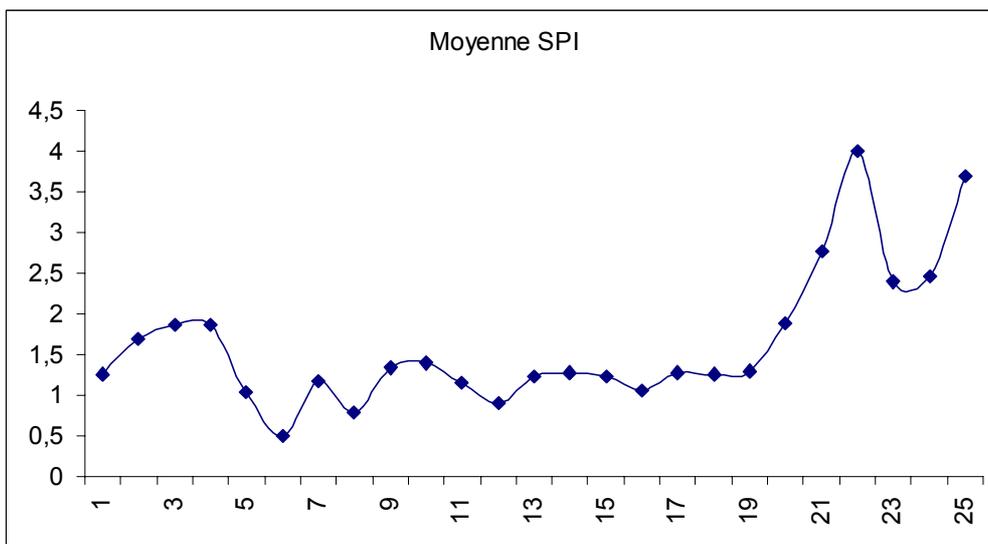
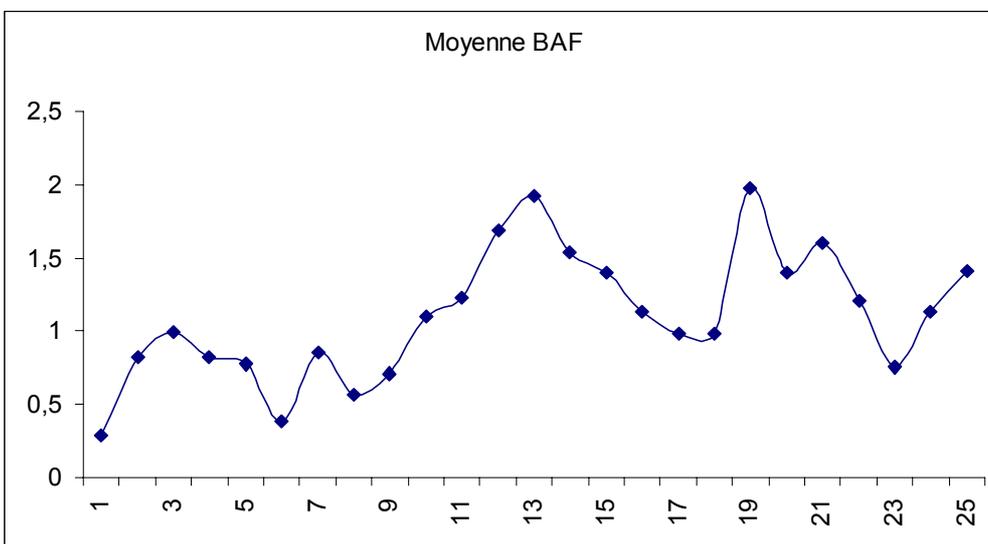
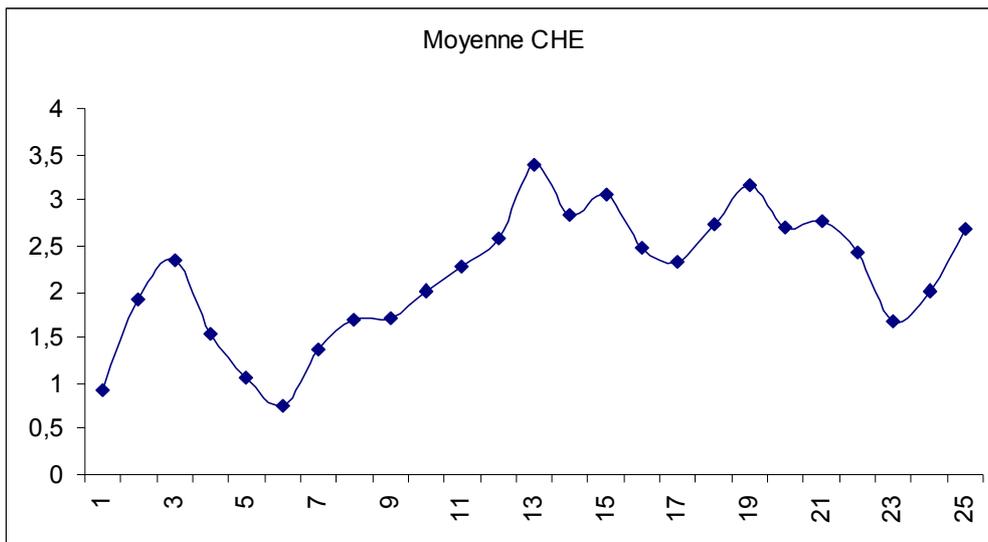


Figure 4. Rhône, site du Bugey (1979-2004). Evolution temporelle des effectifs des principales espèces structurant le peuplement. Années en abscisse et $\ln(\text{eff} + 1)$ par CPUE de 20 mn en ordonnées.





Lot 2.3 : Etude globale des relations biocénose/température de l'eau

I. Introduction

Cette note décrit de manière très synthétique les acquis majeurs des études réalisées dans le cadre de « l'étude thermique globale du Rhône Phase 3 » en mettant en évidence, dans la mesure du possible, les éventuelles convergences, divergences ou complémentarités des informations liées à l'analyse de l'influence du régime thermique sur les compartiments biologiques étudiés.

II. Synthèse des conclusions

1. Peuplements piscicoles

L'analyse globale des données piscicoles recueillies de Bugey à Caderousse montre que les communautés étudiées ont toutes subi une évolution importante entre 1984 et 2004 et que cette évolution peut être analysée en regard de l'évolution concomitante du régime thermique du fleuve.

Cette analyse générale réalisée sur les effectifs capturés par espèce (c'est-à-dire sur des variables biologiques intégrant tous les stades de développement) met en évidence des évolutions temporelles distinctes entre le Haut-Rhône et le Bas-Rhône. Le secteur de Bugey montre principalement (1) le déclin progressif des captures de vandoises, d'ablettes, et accessoirement de goujons et de barbeaux, et (2) une augmentation significative et régulière depuis 15 ans des effectifs de spirilins (espèce signalée comme thermophile). Les quatre sites du Bas-Rhône montrent (1) une augmentation générale des effectifs à partir de 1994 et (2) une augmentation notable et concomitante de la richesse spécifique (avec une réapparition des espèces rhéophiles et l'arrivée de trois espèces introduites) dans les secteurs de Cruas et Tricastin.

Ces tendances différentes, fonction de la localisation des sites d'étude, s'expliquent en partie par la différence typologique importante entre le Haut-Rhône et le Bas-Rhône. S'il est incontestable que le changement de régime thermique du fleuve joue un rôle important dans l'évolution locale des peuplements de poissons, les modifications à long terme engendrées par l'aménagement hydroélectrique du Haut-Rhône et les variations de débit liées au mode de gestion des ouvrages ont une influence non négligeable sur l'évolution des communautés, en particulier en amont de Lyon.

Sur le Bas-Rhône, l'analyse détaillée de la variabilité temporelle du succès de reproduction des 14 espèces de cyprinidés étudiées a montré l'influence conjointe du régime thermique et de l'hydrologie sur le succès de reproduction et la quantité de juvéniles présents en fin d'été. Cette étude a permis la mise en évidence des conjonctures débit-température favorables au printemps et en début d'été. L'évolution récente des caractéristiques hydro-climatiques du Rhône (précocité de l'augmentation de la température de l'eau associée à une stabilité de l'hydrologie, élévation des maxima thermiques) favorise la

reproduction de la plupart des espèces de cyprinidés et la croissance des juvéniles. Ce phénomène a été particulièrement marqué en 2003.

L'analyse de ces chroniques a également révélé le rôle majeur des grandes crues d'octobre 1993 et janvier 1994. Bien qu'aucune mesure spécifique sur la qualité de l'habitat, et en particulier du substrat, n'ait été réalisée avant et après ces crues, l'augmentation des effectifs de juvéniles d'espèces lithophiles très exigeantes sur la qualité du substrat et de l'oxygénation pour leur reproduction représente une observation indirecte (résultante) des effets « positifs » de ces épisodes hydrologiques.

Par ailleurs, trois espèces introduites au cours de la période d'étude : le carassin argenté, le pseudorasbora et le silure, semblent nettement favorisées par une thermique élevée.

Les analyses des jeux de données existants ont également souligné les limites des stratégies d'échantillonnage élaborées pour les suivis réguliers des CNPE. L'interprétation des résultats conduit à des hypothèses concernant la biologie des populations des sites étudiés (analyse détaillée des modalités de maturation des cellules sexuelles et influence de la température, modalités de croissance des individus en relation avec les paramètres hydrologiques et thermiques, disponibilité des habitats et conséquence sur la structure en taille des populations). De telles constatations suggèrent une meilleure identification et définition des problématiques liées à l'influence des facteurs hydro-climatiques sur les peuplements ou les populations et éventuellement la mise au point de stratégies d'échantillonnage adaptées. Par exemple, les interprétations des données analysées montrent la nécessité d'affiner les résultats concernant le lien entre les variables hydro-thermiques et le succès de reproduction des cyprinidés en suivant l'apparition des cohortes et leur évolution au cours du printemps.

2. Le macrobenthos

La macrofaune enregistre un glissement temporel de la composition des communautés avec un renouvellement des familles au cours de la chronique. Il est observable sur l'ensemble des sites avec un décalage relatif à leur localisation. Si les peuplements d'invertébrés ont d'abord évolué progressivement depuis le courant des années 1990, les modifications se sont accélérées depuis 2002. Elles sont confirmées en 2004, soulignant la force de la contrainte subie mais aussi la faible résilience des peuplements d'invertébrés à l'évolution thermique des dernières années.

Les changements enregistrés (diminution globale des Glossiphoniidae, chute des Erpobdellidae et Asellidae aux stations médianes et aval, i.e. de St-Alban à Tricastin, accroissement général des Caenidae, Heptageniidae et Hydroptilidae) tendent à refléter la sensibilité relative de ces familles aux conditions extrêmes de température et de faible hydrologie. La période de canicule et post canicule se traduit par le développement d'une seconde vague d'espèces exotiques invasives (*Atyaephyra desmarestii*, *Hypania complanata* et *Hemimysis anomala* appartenant respectivement aux familles des Atyidae, Ampharetidae et Mysidae) sur le Rhône Moyen et le Bas-Rhône (St-Alban-Cruas-Tricastin) et de taxons ubiquistes et tolérants comme les Dugesiiidae sur le Haut-Rhône.

Dans le contexte de changement climatique, les événements hydroclimatiques extrêmes (crues, canicule) ont entraîné systématiquement l'installation de taxons invasifs ubiquistes et résistants

(*Corbicula* post 1993, *Dikerogammarus* post 2001, *Atyaephyra-Hypania-Hemimysis* post canicule), ainsi que de quelques taxons potamo-lénitiques comme *Ecnomus* et *Caenis* sur le Bas-Rhône et *Dugesia* et *Potamopyrgus* sur le Haut-Rhône.

Ainsi, la crevette *Atyaephyra desmarestii*, d'origine méditerranéenne, donc plutôt eurytherme, voire thermophile, a profité du réchauffement graduel pour « remonter » le fleuve : cantonnée en début de chronique et au début des années 1990 au delta et à différents affluents en aval de Valence, elle n'était que très faiblement et ponctuellement présente dans le Rhône en aval de l'aménagement de Donzère-Mondragon.

III. Convergence, divergence et complémentarité des informations

1. Convergence

Les espèces eurytopes (à large spectre de préférences) sont systématiquement favorisées par les conditions hydro-climatiques actuelles.

2. Divergence

Pour la période considérée et en ne prenant pas en compte la colonisation récente par les espèces invasives, la structure des peuplements d'invertébrés du Bas-Rhône semble peu affectée par l'évolution des paramètres thermiques sur la période 1985-2004. Toutefois l'arrivée massive de certains taxons (ex. *Dikerogammarus*) pourrait à terme entraîner des modifications de composition faunistique au sein des peuplements (une étude plus spécifique des populations de Crustacés débute actuellement).

La structure des peuplements de poissons s'est modifiée au cours du temps au niveau du site de Bugey. Les modifications de structure de peuplement sur le Bas-Rhône résultent des grandes crues de 1993-1994, ces changements sont nettement perceptibles par la mesure du succès de reproduction, en particulier pour les espèces lithophiles. Les grands épisodes de crues observés entre 1994 et 2004 n'ont pas induit de changements comparables à ceux de 1993-94 mais pourraient avoir maintenu les effets positifs du remaniement. Ces modifications des caractéristiques du peuplement ne sont perceptibles et réellement identifiables que sur le moyen-terme.

3. Complémentarité

Les changements importants des caractéristiques du régime thermique sont reflétés aussi bien par les peuplements d'invertébrés que par les poissons, l'absence de causes de changements liés à la disponibilité de la ressource trophique (abondances des invertébrés) permet de conclure à des causes d'origine abiotique (habitats et variables hydro-climatiques). Les observations et conclusions sont valables du site de Bugey au site de Tricastin (phénomène général).

4. Incertitudes

Suite aux analyses effectuées et en raison de la nature et de la qualité (au sens propre) des données collectées dans le cadre des suivis réguliers, certaines questions ne peuvent être abordées.

Les principales raisons sont les suivantes :

- toutes les analyses s'inscrivent dans une mesure des effets de la thermique sur une échelle de temps interannuelle, les données étant collectées avec un pas de temps saisonnier défini pour appréhender les changements majeurs de structures,

- les mesures concernent des caractéristiques générales des peuplements (identification à l'espèce si possible, taille individuelle pour les poissons) qui ne permettent pas d'apporter des réponses ponctuelles à des événements exceptionnels comme une hausse marquée de température en été (ex. été 2003). Une étude précise complémentaire (écophysiologie, biochimie) de la réponse des organismes au stress thermique pourrait probablement être envisagée afin de fournir des « outils » dédiés au monitoring en période de crise caniculaire (ex : 2003). Par ailleurs, il serait intéressant de compléter cette connaissance par une investigation en des sites sélectionnés portant sur le comportement spatial des poissons en période de forte température : subissent-ils ou évitent-ils les zones les plus chaudes ? trouvent-ils des refuges thermiques ?, quelles distances parcourent-ils ? réintègrent-ils ensuite leur l'habitat initial quand les conditions thermiques redeviennent plus en accord avec leurs exigences ?. La technologie pour étudier ces questions existe : elle consiste à recourir à un marquage individuel radiotéléométrique, à l'instar par exemple de ce qui est pratiqué pour connaître la migration des saumons à différents stades de leur vie. Ce type de données est d'autant mieux mis en valeur que l'hydrodynamique du secteur de cours d'eau et donc la mosaïque des habitats sont connues avec suffisamment de finesse (couverture bathymétrique et modèle hydraulique du secteur),

- les données biologiques précises relatives aux caractéristiques biologiques des espèces : traits d'histoire de vie liés en particulier à la reproduction, paramètres physiologiques (croissance, coefficient de condition, histologie, etc...) n'ont jamais été collectées dans le Rhône dans le contexte du changement climatique. Une étude à partir des seuls traits biologiques (i.e. sans distinction taxonomique) s'avérerait intéressante avec la modélisation de certains d'entre eux, ainsi que celle de quelques genres et/ou espèces pour lesquels ces traits sont bien connus. Ces traits et/ou niveaux systématiques pourraient ensuite être mis en vis-à-vis de différents scénarios d'évolution climatique et/ou scénarios de rejet de CNPE, ce qui nécessite là encore un couplage avec l'hydrodynamique du cours d'eau.

- la mise en évidence d'effets spécifiques de la variabilité thermique et hydrologique à des échelles temporelles plus fines (saison de reproduction et de croissance des juvéniles de poissons et des invertébrés) nécessiterait l'élaboration et la mise en œuvre de stratégies d'échantillonnage adaptées à ces problématiques.

Si les acquis des données existantes ont permis de mettre en évidence certaines caractéristiques de l'évolution de l'hydrosystème au cours des 25 dernières années, les remarques énoncées plus haut soulignent la nécessité de définir précisément les objectifs d'éventuelles thématiques développées spécifiquement en regard de l'évolution thermique du fleuve ; et ce avec une fréquence de situations « de crise », qui risque d'augmenter dans le contexte du changement global.