



Etude Rhône Phase 4. Lot 3a.
Influence de l'évolution thermique naturelle et anthropique sur la diversité fonctionnelle des macroinvertébrés au travers de l'étude des traits bio-écologiques.

Rapport final V.2 - Septembre 2012

Céline JEZEQUEL & Jean-François FRUGET



Application de la Recherche A L'Expertise des Pollutions

Domaine Scientifique de la Doua - Bât. du CEI - 66, Bld Niels Bohr - BP 52132 - 69603 Villeurbanne cedex

SOMMAIRE

Résumé

1	Introduction.....	6
2	Contexte et objectifs	6
2.1	Les Traits Biologiques	6
2.2	Contexte de l'étude	7
2.3	Objectifs de l'étude	8
3	Matériel et méthode	10
3.1	Localisation des sites étudiés	10
3.2	Méthodologie de collecte des données	12
3.3	Traitement des données	12
3.3.1	Généralités.....	12
3.3.2	Les profils écologiques.....	13
3.3.3	L'analyse de Co-inertie	13
4	Résultats	13
4.1	A l'échelle du fleuve Rhône	13
4.1.1	Approche taxonomique.....	13
4.1.2	Approche fonctionnelle : les profils bio-écologiques	18
4.1.3	Approche fonctionnelle : les analyses de Co-inertie	26
4.1.4	Conclusion sur l'évolution des peuplements à l'échelle du Rhône	31
4.2	Approche par tronçon : Haut Rhône, Rhône Moyen et Bas Rhône	32
4.2.1	Le Haut Rhône (site de Bugey)	32
4.2.2	Le Rhône Moyen (site de Saint-Alban)	40
4.2.3	Le Bas Rhône (sites de Cruas et Tricastin)	48
5	Conclusion	56
6	Bibliographie.....	58

Annexes

RESUME

Depuis plus de 30 ans, les études menées pour évaluer l'impact des rejets thermiques des centrales nucléaires (CNPE) installées sur le Rhône permettent un suivi à long terme de l'évolution de l'hydrosystème. Une synthèse de ces travaux (Etude Rhône Phase 3 ou ERP3 - Bady & Fruget, 2006 ; Daufresne et al., 2007) montrent que les peuplements de macroinvertébrés du Rhône-Moyen et du Bas-Rhône se modifient en profondeur suite à la crue de novembre 2002 puis à la canicule de l'été 2003 et à l'arrivée d'espèces exotiques, tandis que le Haut Rhône évolue progressivement vers un peuplement caractéristique de zones aval des cours d'eau. Cette évolution se fait graduellement, essentiellement en relation avec certains événements hydroclimatiques particuliers.

Ces études portent sur l'aspect taxonomique des données (i.e. évolution des espèces rencontrées). Si le présent travail s'inscrit dans cette continuité afin de valider ou d'infirmer les conclusions énoncées dans les précédentes études (ERP3), il vise également à étudier les changements faunistiques des macro-invertébrés sous l'angle des traits biologiques et écologiques.

L'objectif est donc, à l'aide d'une approche systémique, (i) d'évaluer les effets biologiques de l'évolution thermique sur l'hydrosystème Rhône et les stratégies d'adaptation des peuplements associées, (ii) de différencier ces effets des autres causes et origines (débit, aménagement et gestion du fleuve,...), (iii) d'identifier des métriques (espèces, traits) en lien avec la température.

Pour cela, 1500 relevés unitaires, issus d'un échantillonnage de la macrofaune benthique par substrat artificiel entre 1979 et 2010 sur 3 tronçons de fleuve et 4 sites nucléaires (Bugey sur le Haut-Rhône, Saint-Alban sur le Rhône-Moyen, Cruas et Tricastin sur le Bas-Rhône), ont été analysés. 3 stations sont échantillonnées à chaque site (amont, rejet ou son aval immédiat, aval après mélange). Les résultats sont regroupés en 3 périodes temporelles issues de l'ERP3 (1979-1987 ; 1988-2002 ; 2003-2010). L'analyse statistique de ces données (AFC pour l'aspect systématique et Co-inertie pour les traits bio-écologiques) a été réalisée sur les valeurs moyennes annuelles des 3 tronçons, soit 400 relevés x 222 taxons et 22 traits.

Il ressort de la présente étude que les traits bio-écologiques sur le fleuve Rhône permettent de mieux comprendre l'évolution des peuplements de macro-invertébrés au cours des trente dernières années ainsi que l'impact des différents événements hydro-climatiques. Si les deux premières décennies de suivi ont vu une amorce d'évolution des peuplements, la crue de novembre 2002, puis la canicule de l'été 2003, s'avèrent être des tournants, par l'arrivée de nombreuses espèces exotiques (pouvant devenir invasives en raison de leur abondance) et le réchauffement global des eaux.

Ainsi, la dérive progressive et la tendance à une uniformisation des peuplements de macro-invertébrés à l'échelle du Rhône notée en 2006 se poursuit et s'accroît. Cela se traduit particulièrement par la dérive d'une macrofaune d'eau fraîche, de cours supérieur de réseau hydrographique (Plécoptères *Chloroperla* et *Protonemura* sur le Haut Rhône) vers une macrofaune de zones plus aval et thermophile (Trichoptères *Hydroptilidae*, Plécoptères *Leuctridae* sur le Haut Rhône), l'ajout de taxons plutôt limnophiles tels que les Mollusques *Hydrobiidae* et *Planorbidae* (sur l'ensemble des secteurs) et l'apparition de divers taxons invasifs (*Corbicula*, *Dikerogammarus*, *Hypania*, en particulier, sur les 3 secteurs, *Jaera* en aval de Lyon).

Chaque tronçon du Rhône possède ses propres particularités et réagit différemment aux pressions qu'il rencontre. Cependant, on observe au cours du temps une tendance vers une uniformisation des peuplements à l'échelle du Rhône. Plus on remonte le cours d'eau vers l'amont, moins cette tendance est accentuée.

Le Bas Rhône (Cruas-Tricastin) et le Rhône Moyen (Péage-de-Roussillon – Saint-Alban) subissent fortement l'influence des espèces invasives et un effet thermique progressif sur la période 2003-2010. Le peuplement du Rhône Moyen se rapproche au cours du temps du profil bio-écologique du Bas Rhône. A l'échelle des deux sites, les conditions écologiques évoluent sur les stations aval vers un milieu plus courant, à substrat plus grossier et à trophie moins chargée.

Si, d'un point de vue taxonomique, le Haut Rhône (Bugey) subit moins fortement l'influence des espèces invasives mais semble essentiellement répondre à l'évolution du contexte hydro-climatique, d'un point de vue traits il voit son peuplement se rapprocher des profils bio-écologiques des zones plus aval sur la période post 2003. Un effet rejet apparaît visible à travers la présence d'espèces plus résistantes à des variations de température et un décalage temporel entre les stations rejet et amont/aval.

De façon identique à l'aspect taxonomique, l'évolution thermique du fleuve se traduit par une uniformisation des modalités bio-écologiques, donc une moins grande variété du peuplement, et une part plus importante des espèces eurhythmes, à priori plus résistantes à des changements brutaux de température. C'est particulièrement vrai pour les stations rejet qui se caractérisent par une plus grande uniformité de leurs profils et de leurs peuplements. L'effet thermique semble ainsi limiter la mise en place d'un peuplement varié et évoluant avec les conditions du milieu. Certains de ces secteurs sont d'autant plus impactés (Bugey).

De nombreuses modalités étant communes aux espèces méditerranéennes et aux espèces invasives, il est difficile de distinguer la part de chacune. Cela montre bien la relative complexité des milieux aquatiques et la difficulté de distinguer un effet sur l'autre à partir de la seule étude des traits biologiques et de s'affranchir de l'aspect systématique.

Chaque communauté échantillonnée peut être décrite par son profil bio-écologique. Les modifications potentielles et/ou l'évolution de ce profil au cours du temps servent alors de base à un outil de diagnostic.

Si la thermie n'est pas le seul facteur de « forçage » dans l'évolution des peuplements macrobenthiques du Rhône français au cours des 30 dernières années, elle semble malgré tout être le principal facteur explicatif avec l'hydrologie et les grands épisodes de crues notamment. Ces derniers sont en effet le plus souvent à l'origine de l'arrivée de nouveaux taxons tandis que la thermie favorise leur implantation durable. Toutefois, cela ne doit pas faire oublier, même si il est plus difficilement quantifiable, le rôle de l'évolution positive de la qualité physico-chimique (oxygène dissous et nutriments) des eaux au cours des années 1980 et au début des années 1990, l'évolution de la dynamique fluviale du Haut Rhône avec la mise en service progressive de l'ensemble des barrages CNR durant les années 1980, l'influence de la gestion hydraulique du Haut Rhône et des éclusées énergétiques associées.

A la vue des différents résultats, quelques traits « réagissent » plus spécifiquement sur à peu près l'ensemble du fleuve et pourraient ainsi servir de « sentinelles ». Ce sont :

- Traits biologiques : la durée du cycle de vie (< ou > 1 an) et le nombre de générations annuelles ;

- Traits physiologiques : le degré de trophie ;

- Traits écologiques : la température (psychophilie vs eurythermie), la position sur le continuum longitudinal et le préférendum vis-à-vis du substrat (grossier vs meuble).

La définition de métriques exclusivement en lien avec la température apparaît difficile. En effet, au vu de la forte imbrication phylogénique des groupes faunistiques d'appartenance de nombreux taxons natifs ou invasifs (mode de dispersion, nombre de générations, type de reproduction chez les Insectes vs les Crustacés), un travail plus restrictif, sur un nombre plus restreint de taxons et de traits s'avère nécessaire. Cet objectif restera toutefois complexe car la compétition entre les espèces natives et/ou invasives se surajoute aux effets du milieu (débit, température).

1 Introduction

Depuis plus de 30 ans, les nombreuses études menées pour évaluer l'impact des rejets thermiques des centrales nucléaires (CNPE) installées sur le Rhône permettent un suivi à long terme de l'évolution de l'hydrosystème, que ce soit à partir des suivis réglementaires annuels de chaque site ou bien de différents travaux de synthèse.

Jusqu'à maintenant, ces études portaient sur l'aspect taxonomique des données (i.e. évolution des espèces rencontrées). Si le présent travail s'inscrit dans cette continuité afin de valider ou d'infirmer les conclusions énoncées dans les précédentes études (travaux de *Bady & Fruget, 2006* et *Daufresne et al., 2007*, en particulier), il vise également à étudier les changements faunistiques des macro-invertébrés sous l'angle des traits biologiques et écologiques.

Les études récentes ont en effet montré que les sites de Saint-Alban, Cruas et Tricastin (Rhône Moyen et Bas Rhône) voient leur peuplement se modifier en profondeur suite à la crue de novembre 2002 puis à la canicule de l'été 2003 et à l'arrivée d'espèces exotiques (pouvant devenir invasives en raison de leur abondance), tandis que le site de Bugey (Haut Rhône) évolue progressivement vers un peuplement caractéristique de zones aval des cours d'eau (*Bady & Fruget, 2006 ; Daufresne et al., 2007*).

Le Rhône réagit ainsi prioritairement aux conditions de milieu (débit et température). A l'échelle locale, on décèle l'effet des rejets thermiques à travers deux critères : une plus grande part des espèces eurythermes et une uniformisation des modalités de certains traits biologiques et écologiques, ce qui semble indiquer l'installation d'un peuplement moins varié et moins sensible aux variations des conditions du milieu.

2 Contexte et objectifs

2.1 Les Traits Biologiques

L'approche des traits Biologiques se base sur le **concept de River Habitat Template** (RHT, *Townsend et Hildrew, 1994 ; Southwood, 1977*) fondé sur les interactions entre les conditions d'habitat et les peuplements de macro-invertébrés. Leur distribution sur un tronçon de cours d'eau résulte des interactions entre les variables biotiques et abiotiques tels que le substrat, les ressources trophiques et/ou la compétition. Les traits rassemblent les connaissances liées à la biologie des espèces et leur plus ou moins grande affinité pour certaines caractéristiques de l'habitat (*Tachet et al., 2000*).

Plusieurs études ont confirmé que la plus ou moins grande variabilité de l'habitat (exemple de la sécheresse) favorise certains traits (tels que la taille des œufs et les pontes) similaires à ceux prédits par le RHT (*Statzner et al., 1997 ; Townsend et al., 1997*).

Les traits s'avèrent donc être un outil pertinent pour évaluer l'impact d'une pression. En tout, près de 22 traits rassemblent l'ensemble des informations qualitatives et quantitatives associées à la biologie, la

physiologie et l'écologie des macro-invertébrés benthiques (près de 472 taxons sont renseignés dans le *Tachet et al., 2000*).

Usseglio-Polatera et al., 2000 ont structuré l'information biologique à travers (1) la description du cycle biologique (taille maximale, durée du cycle vital, nombre de cycles/an, stades aquatiques) ; (2) la résistance et résilience potentielle des organismes (formes de résistance, de dispersion et de locomotion) ; (3) les aspects physiologiques et comportementaux (respiration, reproduction, mode d'alimentation et type de nourriture). L'information écologique a été codée selon (1) la distribution spatiale (longitudinale, transversale, altitudinale, région biogéographique) ; (2) le type de milieu colonisé (substrat, courant, salinité, température, pH, degré de trophie, saprobie).

La méthode de codage flou (*Chevenet et al., 1994*) permet d'organiser les informations biologiques et environnementales pour mettre en évidence le lien entre les taxons et chacun des traits. Une note d'affinité est attribuée à chaque modalité des 22 traits, ce qui permet d'établir des profils bio-écologiques (de 0 « aucune affinité » à 5 « forte affinité »). Pour donner le même poids à toutes les modalités, la somme des notes d'affinité des variables d'une modalité est ramenée à 1. Ce codage permet la combinaison de sources diverses d'information biologique et de prendre en compte les variations des traits au cours du développement des taxons (*Chevenet et al., 1994*). Il a été montré à l'échelon national (*Charvet et al., 2000*) et européen (*Statzner et al., 2004*) la relative stabilité des traits selon un gradient environnemental alors que la composition taxonomique de ces mêmes sites variait.

2.2 Contexte de l'étude

L'étude thermique globale du Rhône - Relations entre la thermie et la biologie en 2006 (Etude Rhône Phase 3 ou ERP3 - *Carrel et al., 2006*) a abouti à plusieurs conclusions en ce qui concerne l'étude des macro-invertébrés : présence d'un gradient longitudinal avec une différenciation nette entre le Haut Rhône et le Bas Rhône, dérive temporelle nette avec une évolution vers des espèces d'eau chaudes et lentes au détriment des espèces d'eau froides et rapides, pas de différences significatives entre les peuplements entre l'amont et l'aval des rejets thermiques. Le principal moteur des changements de peuplements s'avère être le changement climatique.

En ce qui concerne plus spécifiquement les macroinvertébrés, l'Etude Rhône Phase 3 (*Bady & Fruget, 2006*), montre que les peuplements du Rhône Moyen et du Bas Rhône se modifient en profondeur suite à la crue de novembre 2002 puis à la canicule de l'été 2003 et à l'arrivée d'espèces invasives, tandis que le Haut Rhône évolue progressivement vers un peuplement caractéristique de zones aval des cours d'eau. Cette évolution se fait graduellement, essentiellement en relation avec certains événements hydroclimatiques particuliers (Figure 1).

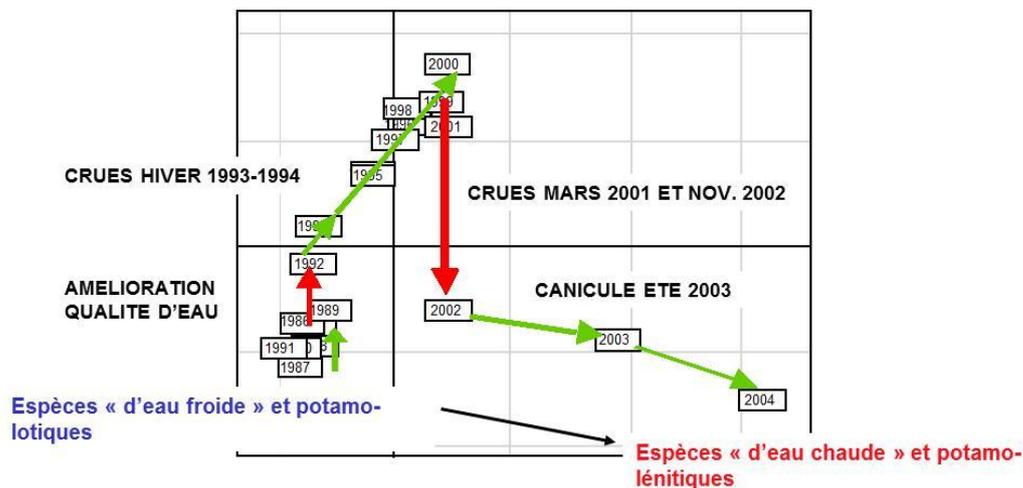


Figure 1 : Synthèse de l'évolution temporelle des peuplements de macroinvertébrés du Rhône entre 1985 et 2004 (ERP3 – Bady & Fruget, 2006).

2.3 Objectifs de l'étude

Si le présent travail s'inscrit dans la continuité des précédentes études (ERP3), afin de valider ou d'infirmer les conclusions énoncées à cette époque, il vise également, à l'aide d'une approche systémique, (i) à **évaluer les effets biologiques** de l'évolution thermique sur l'hydrosystème Rhône et les stratégies d'adaptation des peuplements associées, (ii) à **différencier ces effets** des autres causes et origines (débit, aménagement et gestion du fleuve,...), (iii) à **identifier des métriques** (espèces, traits d'histoire de vie) en lien avec la température.

Outre l'aspect taxonomique, l'objectif de ce travail est d'étudier les changements faunistiques des macroinvertébrés sous l'angle des **traits bio-écologiques** afin de voir si ceux-ci confirment les tendances énoncées auparavant à partir de la systématique des espèces et s'ils permettent distinguer un effet rejet thermique non visible par la seule étude des peuplements.

Plusieurs études ont été menées récemment sur la réponse des **traits biologiques** à divers types de pression (Statzner et al., 2008 ; Statzner et Beche, 2010 ; Bonada et al., 2007). Les résultats les plus significatifs et pertinents dans le cadre de cette étude, issus de ces travaux, ont été synthétisés (réponse au réchauffement climatique, traits caractéristiques des espèces invasives, de l'eutrophisation du milieu, traits issus de la perte de dynamique fluviale). Les deux autres catégories de traits (physiologie et écologie) n'ont pas été considérées par ces auteurs.

Un tableau rassemblant les **espèces invasives** relevées sur le Rhône a également été réalisé avec une moyenne de **leurs traits biologiques et écologiques** pour distinguer leurs caractéristiques à partir des travaux de Tachet et al., 2000 et de com. pers. de C. Piscart et S. Méricoux.

Ces tableaux (Tableaux I et II) peuvent être utilisés comme base d'**hypothèses d'évolution des traits** sur les sites étudiés.

Tableau I. Synthèse bibliographique de l'évolution des traits biologiques face à divers types de pression (Statzner et al., 2008 ; Statzner et Beche, 2010 ; Bonada et al., 2007).

Trait	Catégorie	Changement climatique *		Espèces invasives caractérisées par	eutrophisation	Dyna fluviale***
		évolution	réponse à			
Taille maximale en mm	<2,5	++	perturb hydro**			--
	2,5-5	++	perturb hydro			--
	5-10					
	10-20					
	20-40	++	perturb hydro	++		++
	40-80	++	perturb hydro			++
	>80			++		
Cycle vital (durée)	<1an	++	perturb hydro			--
	>1an			++		++
Nb générations/an	<1	--		--		
	1					
	>1	++	réchauffement eau			--
Stade Aquatique	œuf					
	larve	--		--		
	nymphe			--		
	adulte	++	assec	++		
Reproduction	ovoviviparité	++	perturb hydro	++		
	œufs isolés et libres					
	œufs isolés et fixés					
	pontes fixées					
	pontes libres				++	
	pontes endophytes					
	pontes terrestres	++	assec	--		
	reproduction asexuée	++	perturb hydro		++	
parthogenèse						
Dispersion	aquatique passive	--		++		
	aquatique active			++		
	aérienne passive					
	aérienne active	++	assec	--		
Forme de Résistance	œufs, gemmules, coques			--		
	cocons	++	assec		++	
	logette contre dessiccation					
	diapause ou quiescence	++	assec	+		
	aucune	--				
Type de nourriture	sédiments fins, microorganismes					
	débris <1mm					
	débris végétaux >1mm	--		+		
	microphytes vivants	++	eutrophisation			
	macrophytes vivants	++	eutrophisation			
	animaux morts >1mm					
	microinvertébrés vivants					
	macroinvertébrés vivants			-		
vertébrés						
Mode d'alimentation	absorption à travers les téguments					
	mangeur de sédiments fins				++	
	broyeur	--				
	racleur, brouteur	++	eutrophisation	+		
	filtreur			++		
	perceur (algivore ou prédateur suceur)			--		
	prédateur (découpeur ou avaleur)					
parasite						
Respiration	tégument	--			++	
	branchies	++	moins d'O2	++		
	plastron	++	moins d'O2			
	stigmates (respiration aérienne)	++	moins d'O2			
	vésicules hydrostatiques			--		

++	Favorisé
--	Défavorisé

* Traits liés aux cours d'eau de type Méditerranéen (assec et crues, forte température)

** perturb hydro : crues et assecs

*** La mise en place des aménagements a entraîné une simplification de la mosaïque fluviale, de la diversité d'habitats

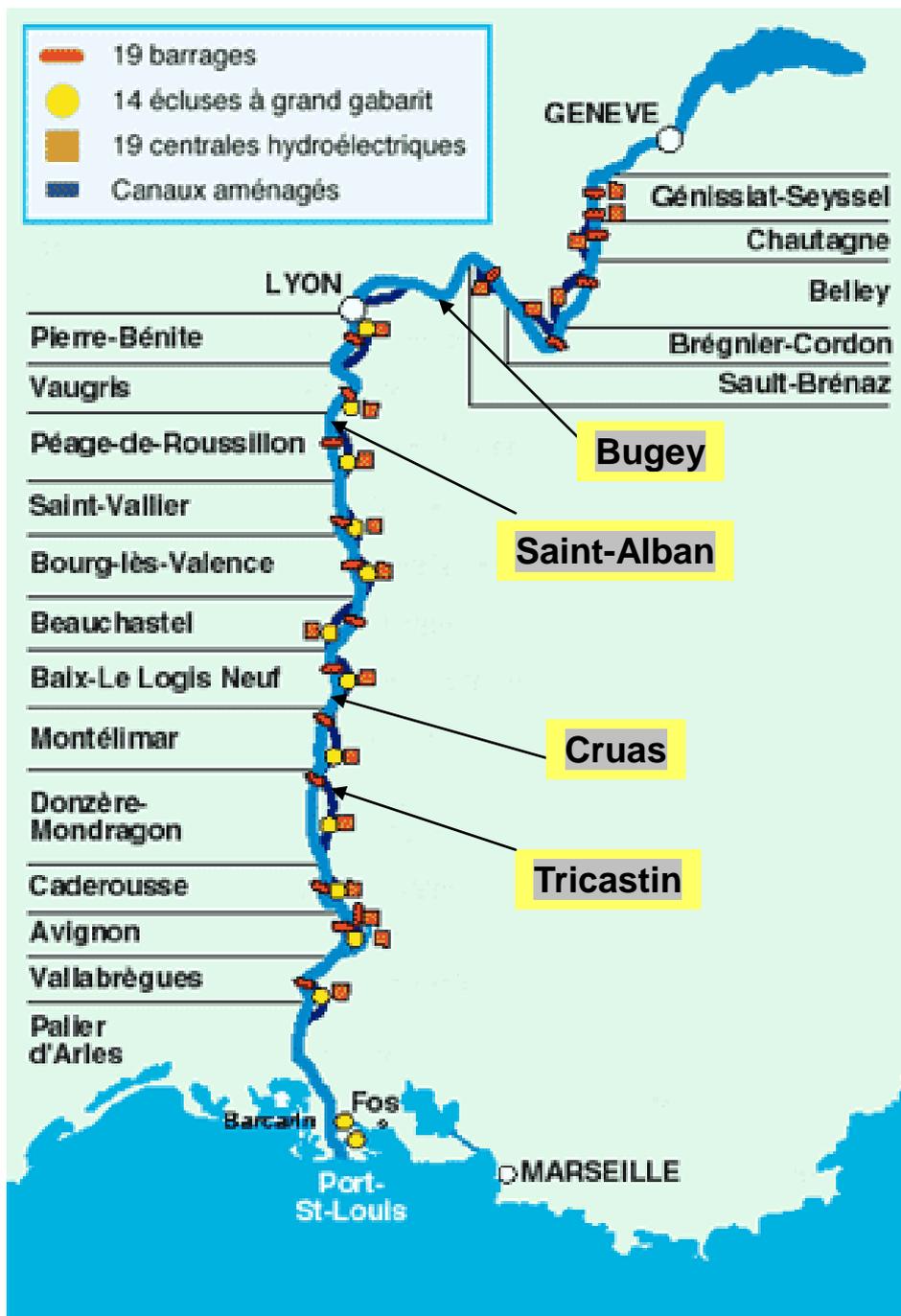


Figure 2 : Localisation des sites échantillonnés et aménagement hydroélectrique général du Rhône de Genève à la Méditerranée. Une carte précise de chaque site se trouve dans l'annexe 1 à la fin de ce document.

¹ Le Haut Rhône correspond à la portion de fleuve comprise entre la frontière Suisse et la confluence avec la Saône, le Rhône Moyen à celle entre les confluences de la Saône et de l'Isère et le Bas Rhône à celle entre l'Isère et l'amont du delta.

Trois stations sont échantillonnées sur chacun des sites : amont rejet dénommé « amont » ; rejet, ou son aval immédiat, globalisés sous « rejet » ; aval éloigné du rejet dénommé « aval rejet » (voir localisation en annexe 1)

3.2 Méthodologie de collecte des données

L'étude est basée sur les prélèvements effectués à l'aide de la méthode des « **Substrats Artificiels** » sur une chronique de plus de **30 ans** (1979-2010). Cela concerne plus de **1500 replicats**, les relevés étant globalement effectués selon une dynamique saisonnière (4 relevés par an à chaque saison).

Cette méthode « Substrat consiste à introduire dans le milieu une niche écologique vide qui sera colonisée par la faune (aussi bien celle en place que celle en dérive) (khalaf & Tachet, 1980). La composition des substrats artificiels doit se rapprocher le plus possible des types de supports naturellement présents dans le milieu à échantillonner. Si la méthode ne permet pas d'établir des effectifs par unité de surface (l'unité est ici le substrat artificiel en tant que tel), sa robustesse est assurée par sa reproductibilité (plus de 1500 replicats en 30 années d'échantillonnage dans le cas présent).

Les substrats artificiels utilisés dans la présente étude sont de deux types :

- d'une part des substrats type CTGREF, dits substrats « Verneaux », composés d'un empilement de disques de ciment garnis de brosses synthétiques (sites de Bugey, Cruas et Tricastin) ;
- d'autre part des substrats de type IBGA, initialement mis au point dans le cadre du suivi du site de Saint-Alban (type mixte ficelle sisal – cailloux) et utilisés dorénavant dans les réseaux de suivi des grands cours d'eau et des rivières profondes des Agences de l'Eau.

Ces données sont actuellement archivées sous la forme d'une base de données sous Access, la « BD invertébrés centrales Rhône », gérée par l'ARALEP à partir des fichiers régulièrement fournis par M.C. Roger (Irstea Lyon – site de Bugey), J. Dessaix (ARALEP – site de Saint-Alban) et G. Archambaud (Irstea Aix-en-Provence – sites de Cruas et Tricastin).

3.3 Traitement des données²

3.3.1 Généralités

Au vu du grand nombre de relevés, **3 tranches temporelles** ont été considérées, correspond, par souci d'homogénéité, à celles définies dans le lot 1 de cette Etude Rhône Phase 4 et correspondant sensiblement au découpage issu des analyses des études précédentes (*Bady & Fruget, 2006 ; Daufresne et al., 2007*) :

- 1979-1987 : mise en service des ouvrages hydroélectriques et nucléaires ;

² Les analyses et figures correspondantes ont été réalisées avec le logiciel ade4 sous R.

- 1988-2002 : amélioration de la qualité de l'eau, succession de grandes crues et augmentation de la température ;
- 2003-2010 : période post-canicule de 2003 avec confirmation de la tendance d'hausse des températures et arrivée de nouvelles espèces invasives.

Les abondances des taxons sont transformées en $\log(x+1)$ afin de réduire les disparités entre taxons à faible et fort effectif. Des AFC seront réalisés pour visualiser l'évolution taxonomique des peuplements.

3.3.2 Les profils écologiques

Sur la base du tableau des relevés faunistiques et du tableau des affinités des taxons pour chaque modalité de trait, le profil bio-écologique stationnel en pourcentage peut être calculé par date de prélèvement et par station. L'abondance de chaque taxon est multipliée par la note d'affinité des modalités de trait. Puis pour chaque modalité, la somme des affinités est effectuée. Des histogrammes permettent ensuite de représenter la distribution des fréquences relatives. Ces profils bio-écologiques à l'échelle de la station et pour chaque trait permettent d'observer quelles modalités varient à la fois dans le temps et dans l'espace. L'analyse va porter sur les profils bio-écologiques moyens de chaque tronçon et sur des boîtes à moustache pour évaluer la variabilité intra-profil.

3.3.3 L'analyse de Co-inertie

L'analyse de Co-inertie (*Chevenet et al., 1994*) est utilisée pour étudier les relations entre traits bio-écologiques et structures faunistiques. Il s'agit de coupler le tableau faunistique de départ contenant les abondances des taxons avec le tableau des traits bioécologiques contenant les notes d'affinité des taxons pour les variables. La structure commune qui permet ce couplage est la liste des taxons, en ligne. Le principe de la Co-inertie est d'effectuer une ordination séparée de 2 tableaux pour trouver un axe qui maximise l'inertie de chaque tableau. Puis une recherche d'axes de Co-inertie qui maximise le carré de la covariance est réalisée. Une représentation graphique est ensuite possible, permettant de visualiser les grands modèles de fonctionnement.

4 Résultats

4.1 A l'échelle du fleuve Rhône

4.1.1 Approche taxonomique

Une **analyse factorielle des correspondances** (AFC) a été réalisée sur l'ensemble des relevés (soit plus de **1500 relevés**) et sur les relevés moyens par an (moyenne de l'abondance par taxon sur l'ensemble des relevés de l'année, soit près de 400 relevés). Les mêmes tendances ressortent, de ce fait, dans un souci de clarté, la seconde représentation est choisie.

Les taxons présentant une occurrence de 1 et/ou des effectifs inférieurs à 5 ont été enlevés de l'analyse pour éviter un poids trop important des taxons rares, ce qui laisse 222 taxons inclus dans l'analyse. Le niveau de détermination retenu est **l'espèce chaque fois que cela a été possible, à défaut le genre**, en particulier pour de nombreuses chroniques sur Cruas et Tricastin. Par ailleurs, les Diptères sont le plus souvent déterminés à la famille ou à la sous-famille. La liste faunistique de ces taxons figure en annexe de ce document.

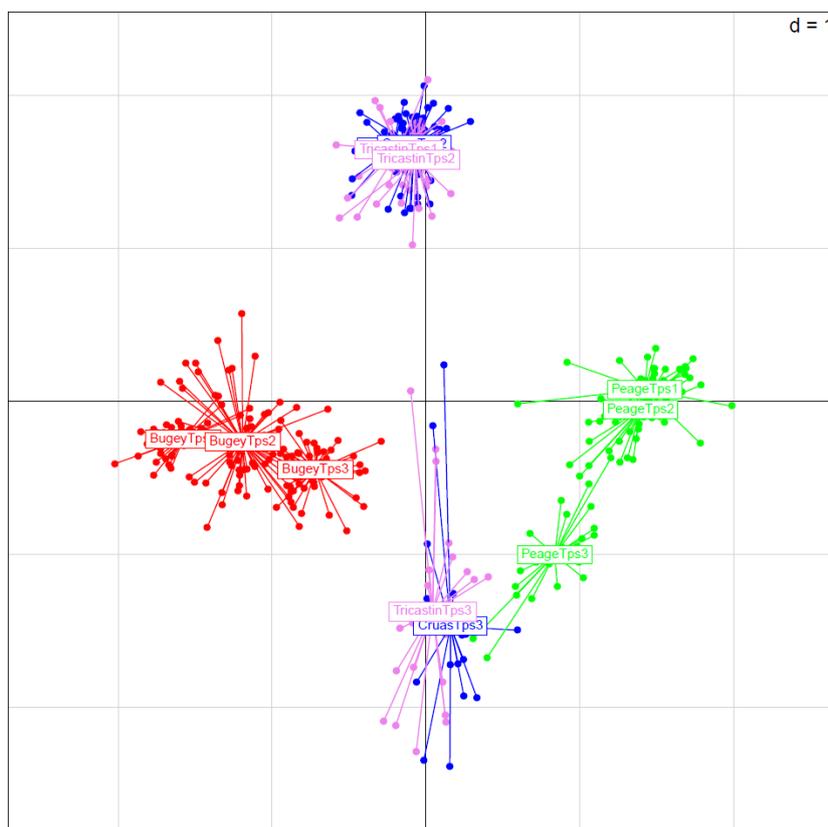


Figure 3 : Evolution des sites du Rhône sur le premier plan factoriel de l'AFC.

L'analyse oppose sur le premier axe les tronçons Haut Rhône et Rhône Moyen³ tandis que les deux sites du Bas Rhône, **Cruas et Tricastin**, se superposent. Comme ils possèdent le **même peuplement de base et la même évolution temporelle** (Figure 3), ils seront **par la suite regroupés sous la dénomination de Bas Rhône**.

L'éboullis des valeurs propres (Figure 4) montre que les axes F1 et F2 expliquent respectivement 10,7% et 9,2%, le premier plan factoriel représente donc près de 20% de l'inertie totale du tableau analysé. Dès le quatrième axe factoriel, on descend en dessous des 5% de l'inertie totale.

Le premier axe F1 discrimine les trois sites spatialement indiquant un peuplement foncièrement différent le long du Rhône tandis que le second axe F2 montre une évolution temporelle vers une uniformisation du peuplement plus ou moins prononcée pour chaque site.

³ Appelé « Mi Rhône » sur les figures pour des raisons de lisibilité.

Le Haut Rhône apparaît comme le site ayant la plus grande diversité taxonomique.

La crue de novembre 2002, puis la canicule de l'été 2003, semblent marquer une étape dans l'évolution du peuplement sur le Bas Rhône et le Rhône Moyen. Si ce dernier présente une évolution plutôt linéaire, une vraie rupture apparaît sur le Bas Rhône en 2003 puis post-2003. Le Haut Rhône suit également cette tendance bien que l'évolution soit beaucoup moins marquée.

On se dirigerait donc petit à petit vers une uniformisation des peuplements à l'échelle du fleuve postérieurement à 2003.

L'analyse plus en détails des taxons montre la forte influence des taxons invasifs arrivés récemment tel que les crustacés *Jaera istri* (Jaeist), *Chelicorophium curvispinum* (Checur) ou le polychète *Hypania invalida* (Hypinv). On peut également noter l'arrivée d'une nouvelle espèce exotique, le crustacé *Limnomysis benedeni* (Limben) en 2009-2010 sur le Bas Rhône et le Rhône Moyen (encore en faibles effectifs).

La correspondance du codage des taxons utilisé dans les figures se trouve en annexe 2 avec la liste des taxons.

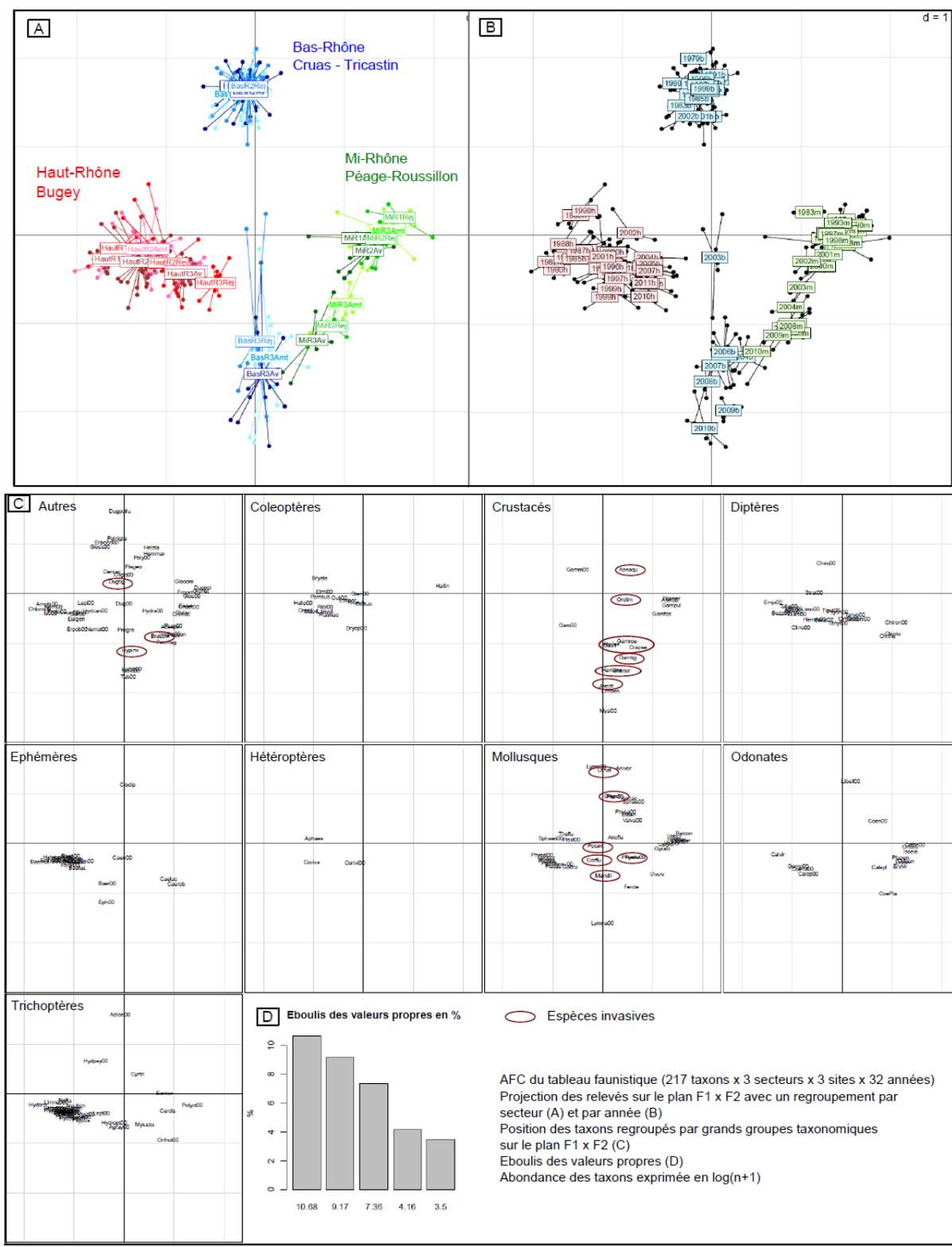


Figure 4 : AFC du tableau faunistique (222 taxons x 3 sites x 32 années). Projections des relevés sur le plan F1xF2 avec regroupement par station (A) et par année (B). Position des taxons regroupés par grands groupes taxonomiques et indication des taxons invasifs sur le plan F1xF2 (C). Eboulis des valeurs propres (D). Correspondance des codes des taxons en annexe, Amt = Amont, Rej = Rejet, Av = Aval

La figure 5 ci-dessous présente une vision synthétique de cette analyse générale sous l'angle taxonomique avec les différentes dérives temporelles identifiées.

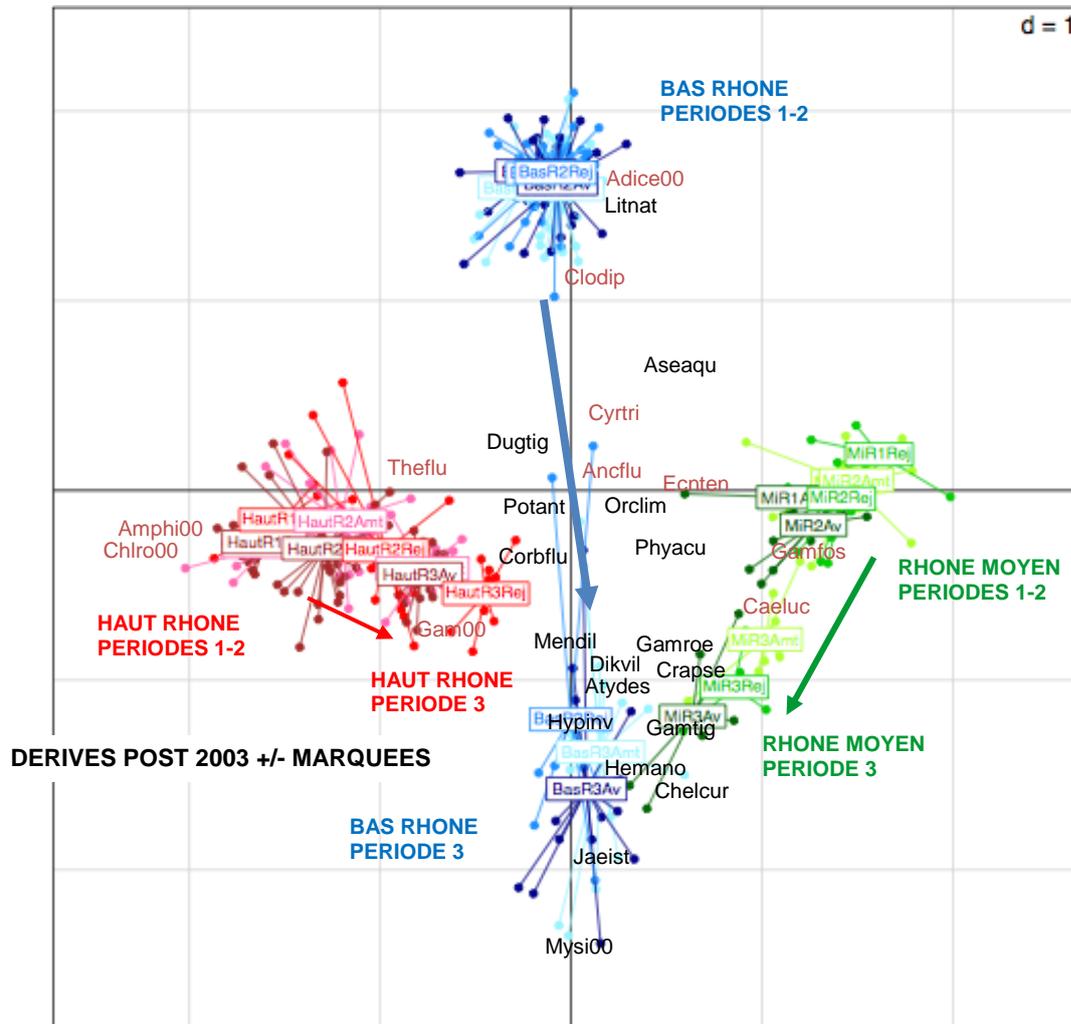


Figure 5 : AFC du tableau faunistique (222 taxons x 3 sites x 32 années). Projection des relevés sur le plan F1x2 avec regroupement par station et projection des taxons les plus contributifs à la structuration spatio-temporelle.

4.1.2 Approche fonctionnelle : les profils bio-écologiques

4.1.2.1 Approche globale par tronçon

Lorsque l'on réalise les profils bio-écologiques moyens par station du Rhône, quatre principaux traits permettent de distinguer un effet temporel sur le Rhône Moyen et le Bas Rhône : le nombre de générations, le mode de respiration, le mode de reproduction et la distribution longitudinale.

Le Haut Rhône présente lui une grande stabilité temporelle au niveau de ses profils bio-écologiques.

Le Trait « nombre de générations » (Figure 6) reste stable sur le Haut Rhône avec une dominance permanente d'espèces d'une à plus d'une génération par an. Il évolue sur le Rhône Moyen et le Bas Rhône suite à la crue de novembre 2002 et à la canicule de 2003 d'une configuration à base d'espèces de une à plus d'une génération par an vers une configuration où les espèces de plus d'une génération par an dominant (modalité favorisée par le réchauffement des eaux et caractéristique des espèces invasives).

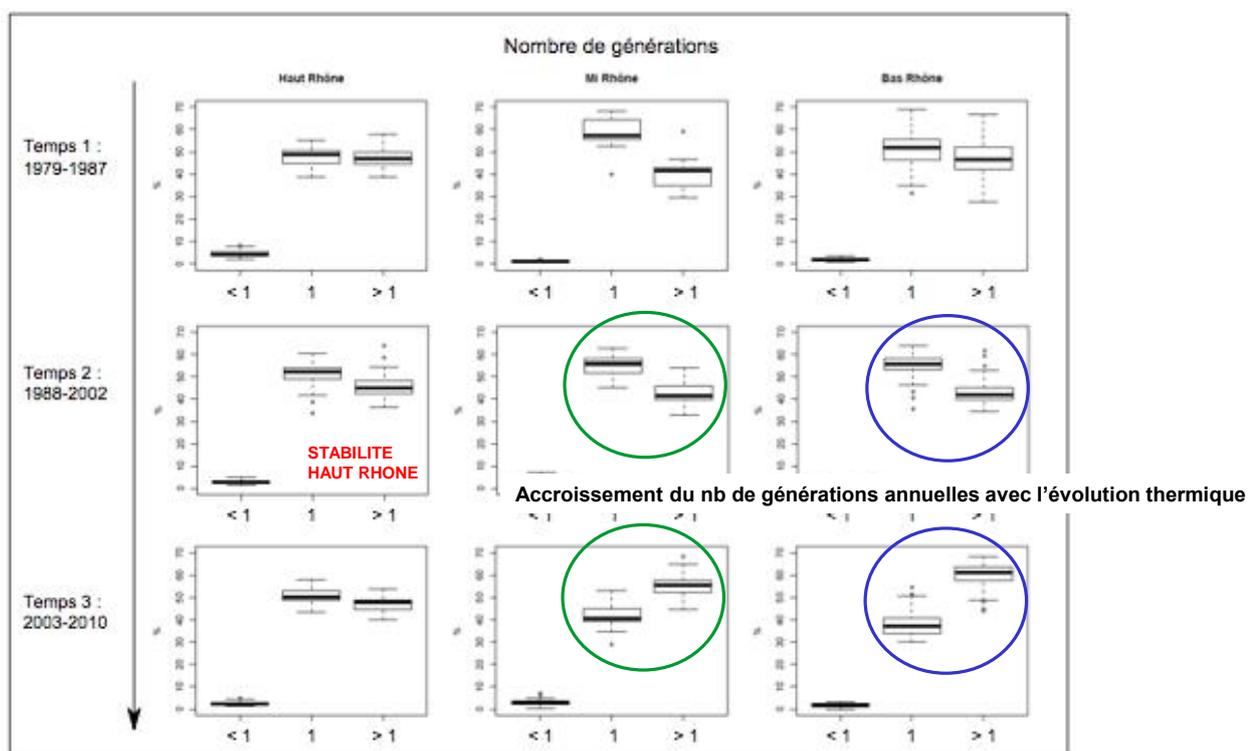


Figure 6 : Profils moyens par site du trait nombre de générations. Légende : moins d'une par an, une par an, plus d'une par an

Le trait « mode de respiration » (Figure 7) reste également globalement stable sur le Haut Rhône avec une dominance d'espèces respirant à partir de téguments et de branchies. La part de cette dernière modalité tend à diminuer au cours du temps. Sur le Rhône Moyen et le Bas Rhône, la proportion des espèces respirant à partir de téguments diminue suite à la canicule de 2003 au profit de ceux respirant à partir de branchies, qui deviennent même dominants sur le Bas Rhône. Cette configuration peut traduire une

diminution du taux d'oxygène dans le milieu, signe indirect d'un réchauffement de l'eau. D'autre part, le mode de respiration par branchies est plus fréquent chez les espèces invasives (de l'ordre de 60% au lieu de 30% chez les espèces natives, *Statzner et al., 2008*).

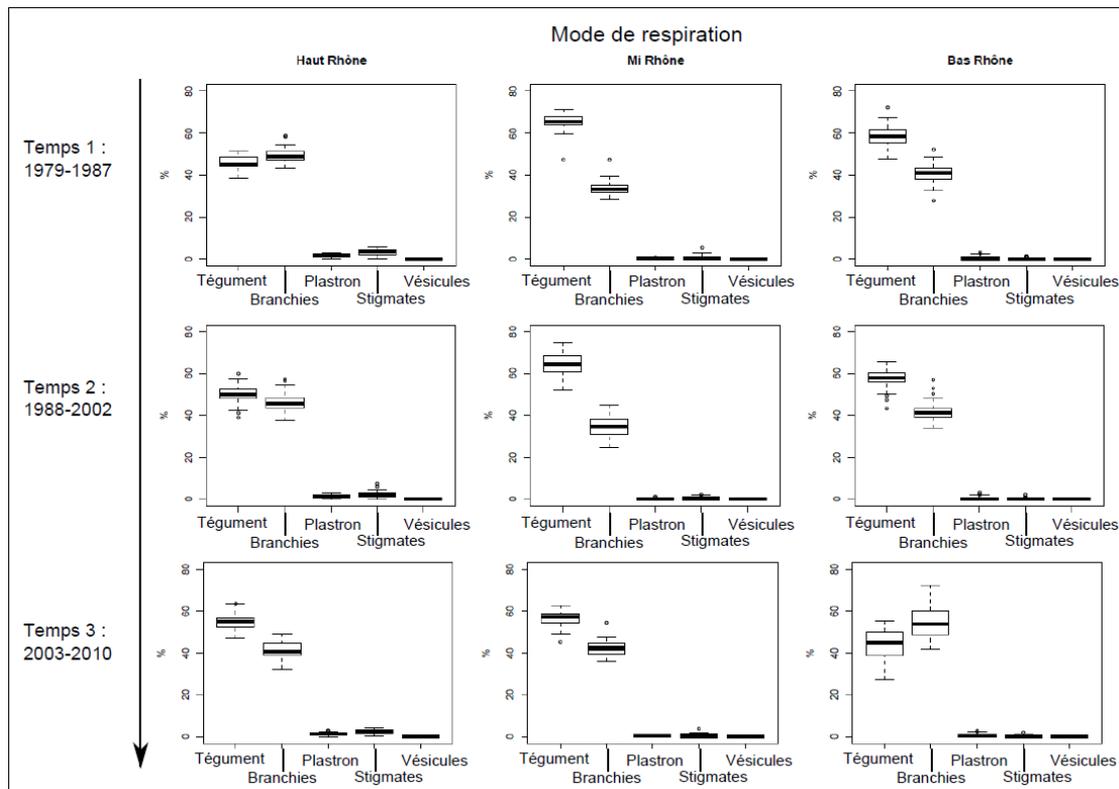


Figure 7 : Profils moyens par site du trait mode de respiration. Légende : tégument, branchies, plastron, stigmates (respiration aérienne), vésicules hydrostatiques.

Le mode de reproduction (Figure 8) reste stable sur Haut Rhône avec une dominance des pontes fixées. Sur le Rhône Moyen et le Bas Rhône, on observe un changement progressif de dominance au cours du temps des pontes fixées vers l'ovoviviparité. Ce caractère est plus fréquent chez les espèces invasives (de l'ordre de 60% au lieu de moins de 10% chez les espèces natives, *Statzner et al., 2008*) tandis que la modalité pontes fixées est plus fréquent chez les espèces natives (de l'ordre de 50% au lieu de 30% chez les espèces invasives, *Statzner et al., 2008*). La modalité ovovivipare est également plus fréquente dans les milieux méditerranéens (*Bonada et al., 2007*) et pourrait indiquer un réchauffement des eaux.

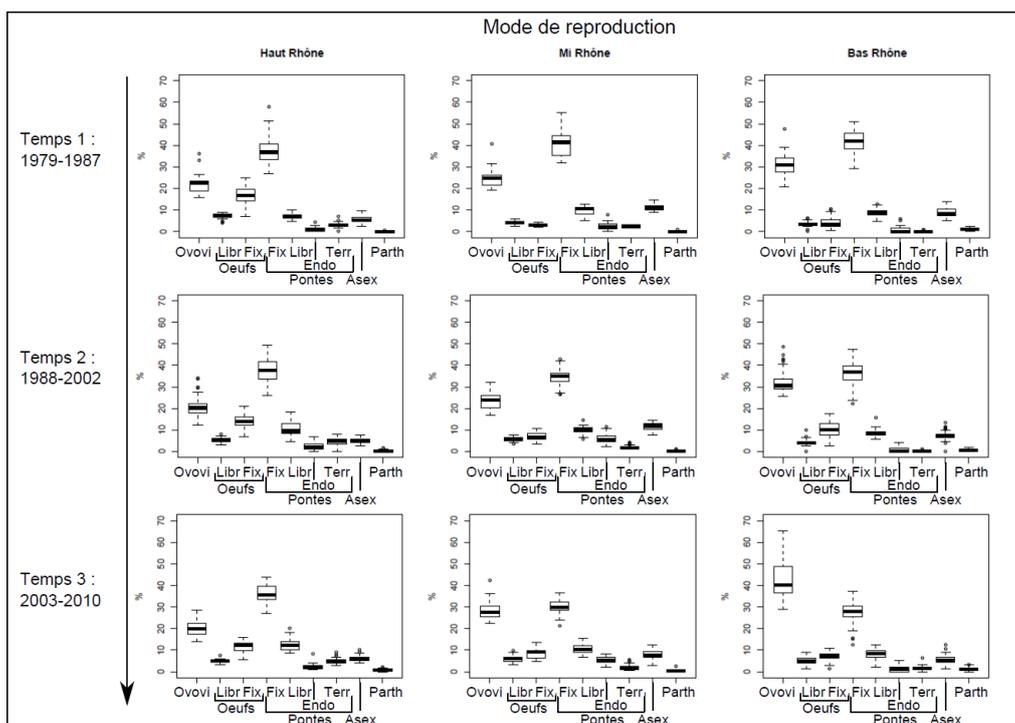


Figure 8 : Profils moyens par site du trait mode de reproduction. Légende : ovoviviparité/soins aux jeunes, œufs isolés libres, œufs isolés fixés, pontes cimentées ou fixées, pontes endophytes, pontes terrestres, reproduction asexuée, parthénogenèse.

Le trait « distribution longitudinale » (Figure 9) évolue postérieurement à 2003 sur les trois tronçons avec une augmentation de la part des espèces caractéristiques des milieux « épipotamon » et « métapotamon ». Si l'évolution est plus mesurée sur le Haut Rhône, ces modalités se distinguent clairement sur le Rhône Moyen et le Bas Rhône. L'augmentation de la part d'espèces caractéristiques des zones aval sur les parties plus en amont du cours d'eau peut traduire un réchauffement des eaux mais également l'arrivée d'espèces invasives.

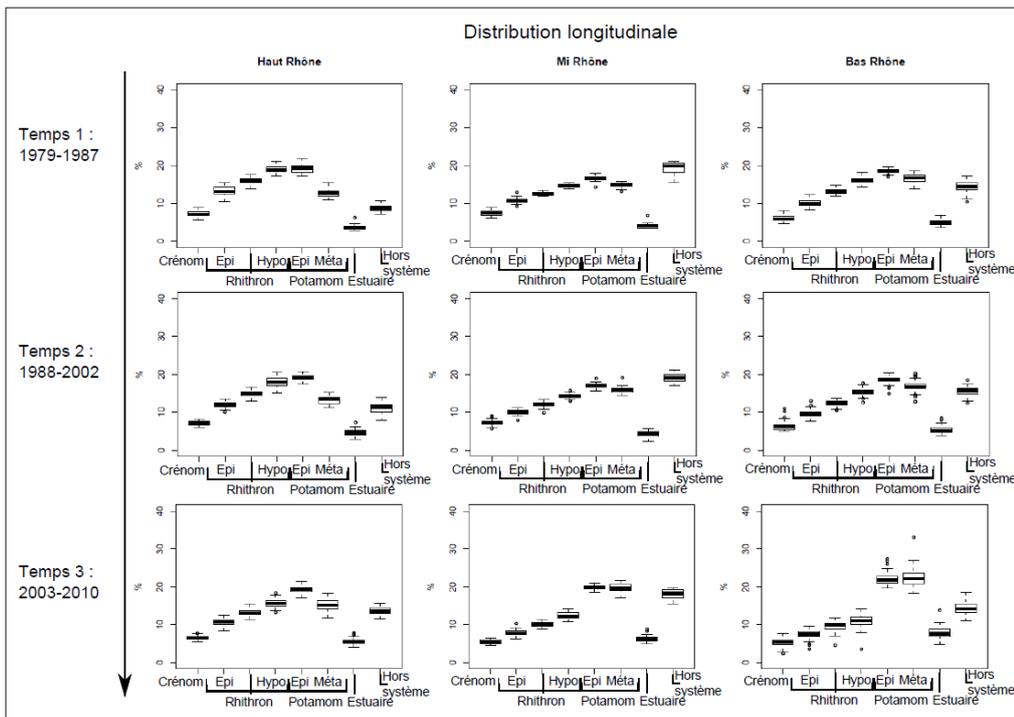


Figure 9 : Profils moyens par site du trait distribution longitudinale. Légende : crénom, épirhithron, rhithron, hyporhithron, épipotamon, métapotamon, estuaire, hors hydrosystème fluvial.

L'ensemble des traits analysés semblent donc montrer une vraie **évolution du peuplement sur le Rhône Moyen et le Bas Rhône suite à la crue de novembre 2002 puis à la canicule de l'été 2003**. Les **caractères spécifiques** des espèces invasives et des espèces de milieu méditerranéen deviennent dominant au détriment de caractères plus spécifiques aux espèces natives. Par contre, le **Haut Rhône se distingue par la relative stabilité de ses traits** au cours du temps.

4.1.2.2 Approche « Effet de site »

Les profils bio-écologiques moyens effectués à l'échelle de la station ne permettent pas de distinguer un effet de site entre l'amont et l'aval d'un rejet thermique (évolution des traits inférieure à 5%). La représentation sous forme de boîte à moustache montre également cette relative stabilité des peuplements. Certains traits répondent cependant mieux que d'autres, tels que le mode d'alimentation et le mode de respiration.

Le trait mode d'alimentation évolue peu sur le Haut Rhône au cours du temps (Figure 10) mais a plutôt tendance à s'uniformiser. Il se rapproche des profils observés sur le Rhône Moyen et le Bas Rhône avant 2003, soit une dominance de la modalité racleur. Un petit effet rejet s'observe avant 1987 à travers une plus grande variabilité de la modalité filtreur sur cette station.

Sur le **Rhône Moyen** (Figure 11), on note une diversification et une uniformisation des profils au cours du temps. Postérieurement à 2003, les 5 modes d'alimentations principaux représentent chacun 20% du

peuplement. Sur l'ensemble des périodes, l'effet rejet se traduit par une moins grande variabilité des différentes modalités d'alimentation du peuplement.

Sur le **Bas Rhône** (Figure 12), l'effet du rejet se fait plus sentir que sur les autres sites et de manière différente pour chaque tranche temporelle même si les modalités racleur et broyeur restent dominants. On observe d'abord une augmentation de la variabilité de la part des prédateurs sur la première tranche temporelle, puis de celle des filtreurs sur la seconde tranche temporelle. Suite à la crue de novembre 2002 puis à la canicule de 2003, on assiste à une uniformisation du peuplement.

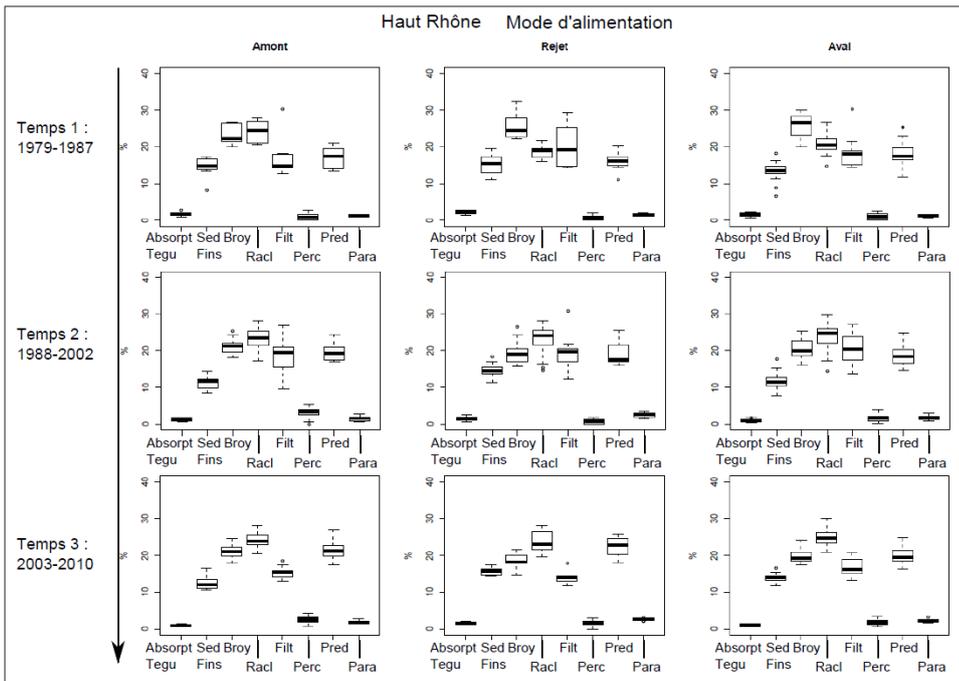


Figure 10 : Boîtes à moustache du trait mode d'alimentation sur le Haut Rhône. Légende : absorption à travers les téguments, mangeur de sédiments fins, broyeur, racleur/brouteur, filtreur, perceur (algivore ou prédateur suceur), prédateur (découpeur ou avaleur), parasite.

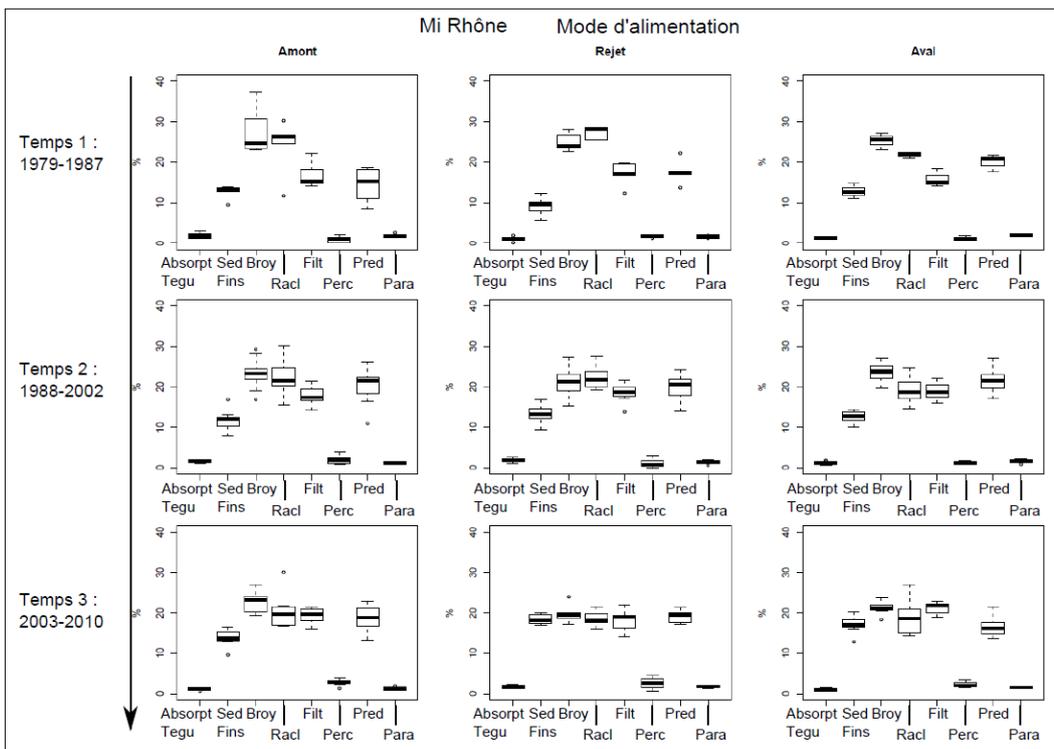


Figure 11 : Boîtes à moustache du trait mode d'alimentation sur le Mi Rhône. Légende : absorption à travers les téguments, mangeur de sédiments fins, broyeur, racleur/brouteur, filtreur, perceur (algivore ou prédateur suceur), prédateur (découpeur ou avaleur), parasite.

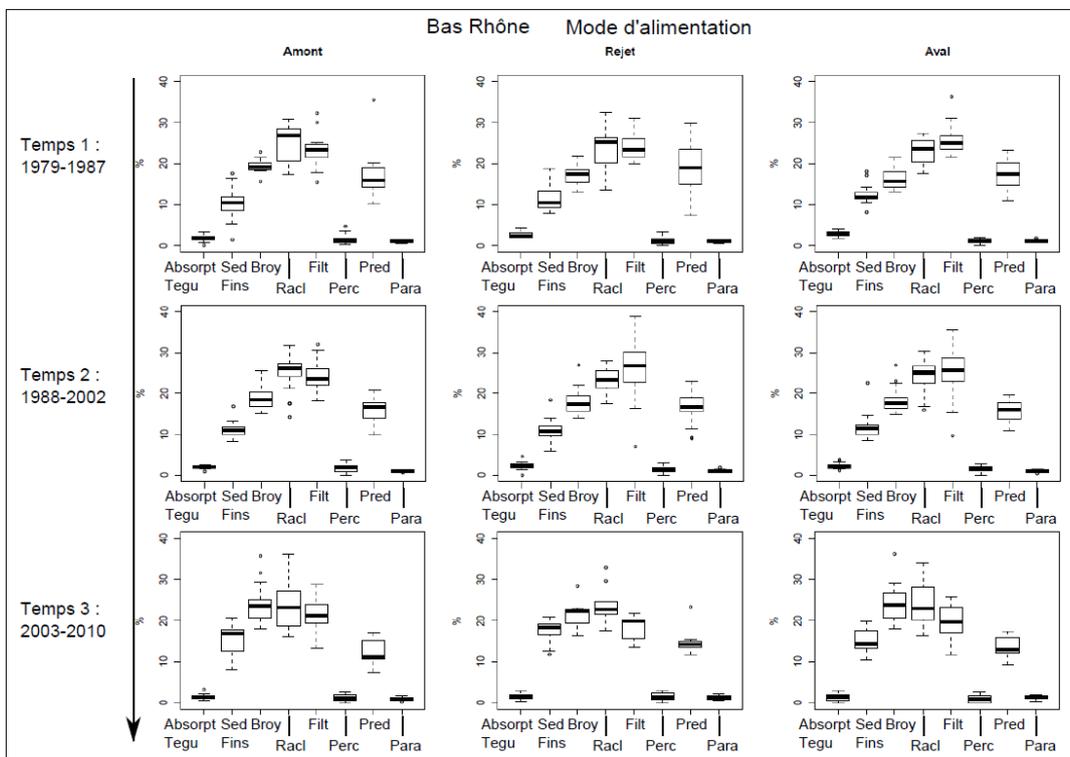


Figure 12 : Boîtes à moustache du trait mode d'alimentation sur le Bas Rhône. Légende : absorption à travers les téguments, mangeur de sédiments fins, broyeur, racleur/brouteur, filtreur, perceur (algivore ou prédateur suceur), prédateur (découpeur ou avaleur), parasite.

En ce qui concerne le mode de respiration, un effet de site apparaît sur le Haut Rhône (Figure 13) postérieurement à 2003 avec une augmentation de la part de la modalité Tégument (essentiellement présente chez les Spongiaires, Cnidaires, Turbellariés, microcrustacés) au détriment de la modalité Branchies (essentiellement présente chez les macrocrustacés, Insectes).

Sur le Rhône Moyen, on n’observe pas de vrai effet de site (Figure 14).

Sur le Bas Rhône (Figure 15), le même effet de site observé sur le Haut Rhône est présent avant 1987. Suite à la canicule, on observe une uniformisation du profil sur la station rejet vers une dominance égale des modalités Tégument et Branchies tandis que sur les sites amont et aval, la modalité Branchies tend à dominer. La modalité Branchies étant caractéristique des espèces invasives ou se développant en contexte de déficit d’oxygène, il semble que ne soit pas le cas pour la station rejet sur le Bas Rhône.

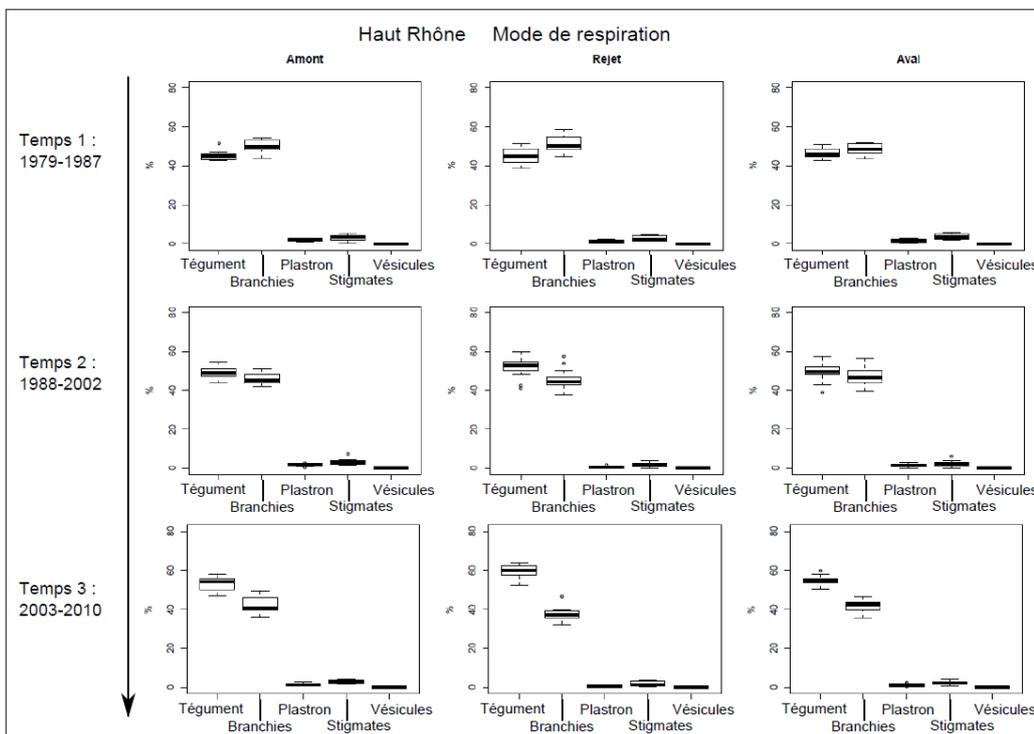


Figure 13 : Boîtes à moustache du trait mode de respiration sur le Haut Rhône.

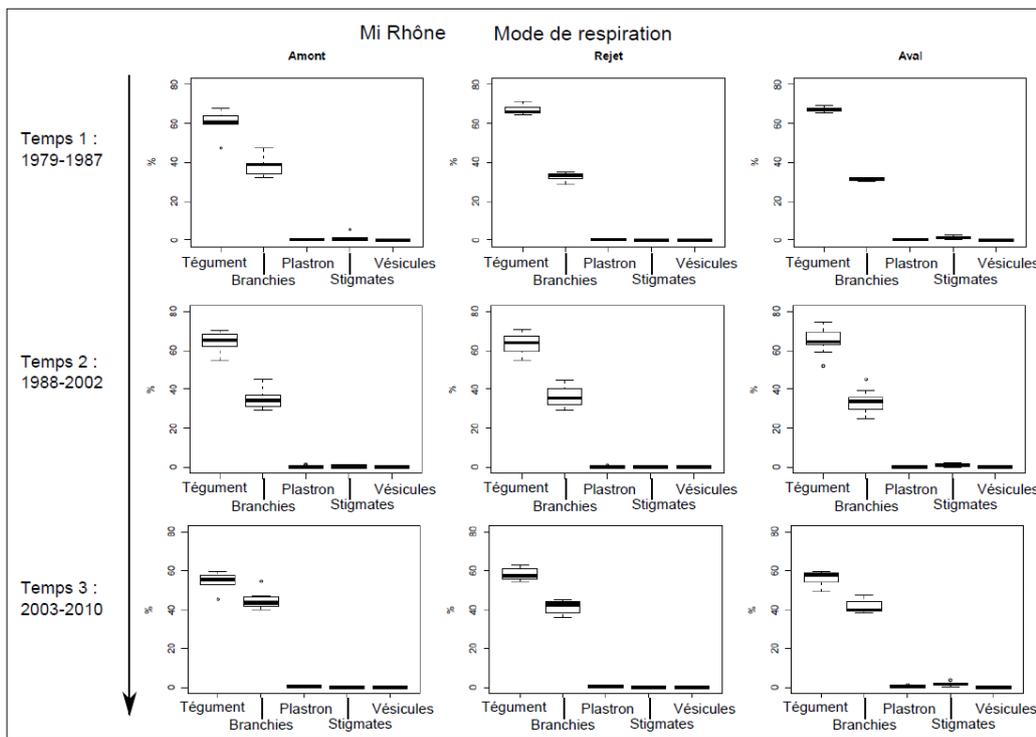


Figure 14 : Boites à moustache du trait mode de respiration sur le Rhône Moyen.

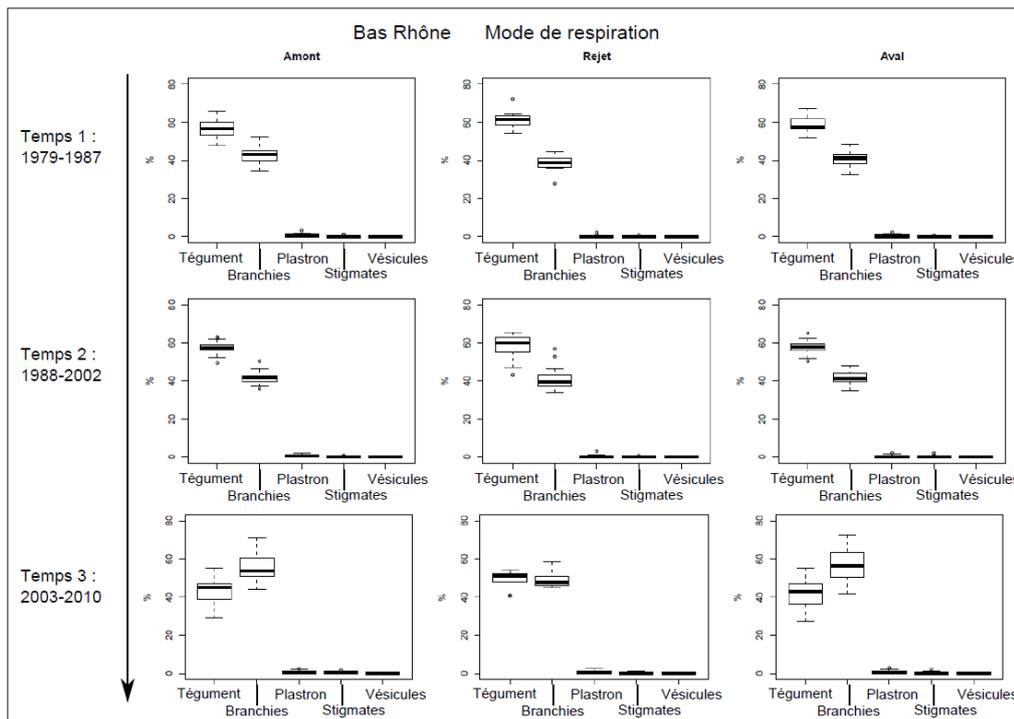


Figure 15 : Boites à moustache du trait mode de respiration sur le Rhône Moyen.

Un rejet thermique dans le milieu semble donc avoir un effet local sur les peuplements notamment postérieurement à 2003. On assiste à une uniformisation des modalités sur les trois tronçons du Rhône sur les traits mode d'alimentation et de respiration. Pour aller plus loin, des analyses de Co-inertie sont menées.

4.1.3 Approche fonctionnelle : les analyses de Co-inertie

4.1.3.1 Co-inertie sur les Traits Biologiques

Selon l'éboullis des valeurs propres (Figure 16), le premier axe factoriel représente 35% de la variance et le second 25%. Le premier plan factoriel représente ainsi près de 60% de l'inertie totale. Le premier axe oppose le Rhône Moyen et le Bas Rhône au Haut Rhône, tandis que le second axe traduit plutôt l'évolution temporelle des deux premiers.

Le secteur Haut Rhône reste assez stable dans le temps avec un peuplement composé d'individus ayant un cycle vital inférieur à 1 an, une dispersion de type aérienne active ou passive, une reproduction à base de pontes terrestres-libres et d'œufs isolés/fixés, une forme de résistance sous forme d'œufs/coques et un stade aquatique dominé par les larves-nymphes.

Les deux secteurs aval sont assez proches sur les deux premières tranches temporelles. Ils présentent un peuplement à base d'individus ayant un mode d'alimentation filtreur-racleur-prédateur, une dispersion de type aquatique active, une reproduction sous forme de pontes fixées-endophytes et asexuée, un mode de résistance à base de logettes-diapause et une respiration à base de tégument.

Une **rupture apparaît post-2003** sur le **Rhône Moyen** et surtout sur le **Bas Rhône** au niveau du peuplement, qui devient composé d'individus ayant plusieurs générations par an, une reproduction de type ovovivipare, une respiration à base de branchies. Ces modalités sont des caractères à la fois d'espèces invasives et de milieux méditerranéens (indices de réchauffement des eaux).

Au niveau de l'effet de site, on remarque que les stations sous l'influence des rejets thermiques se discriminent par rapport aux stations amont et aval. Sur le Haut Rhône, les stations rejet quel que soit la période tirent la distribution vers celle observée sur le Rhône Moyen et le Bas Rhône. L'effet rejet est moins présent sur le Rhône Moyen et le Bas Rhône mais tend à être plus important sur la période 2003-2010, les trois stations se distinguant alors clairement.

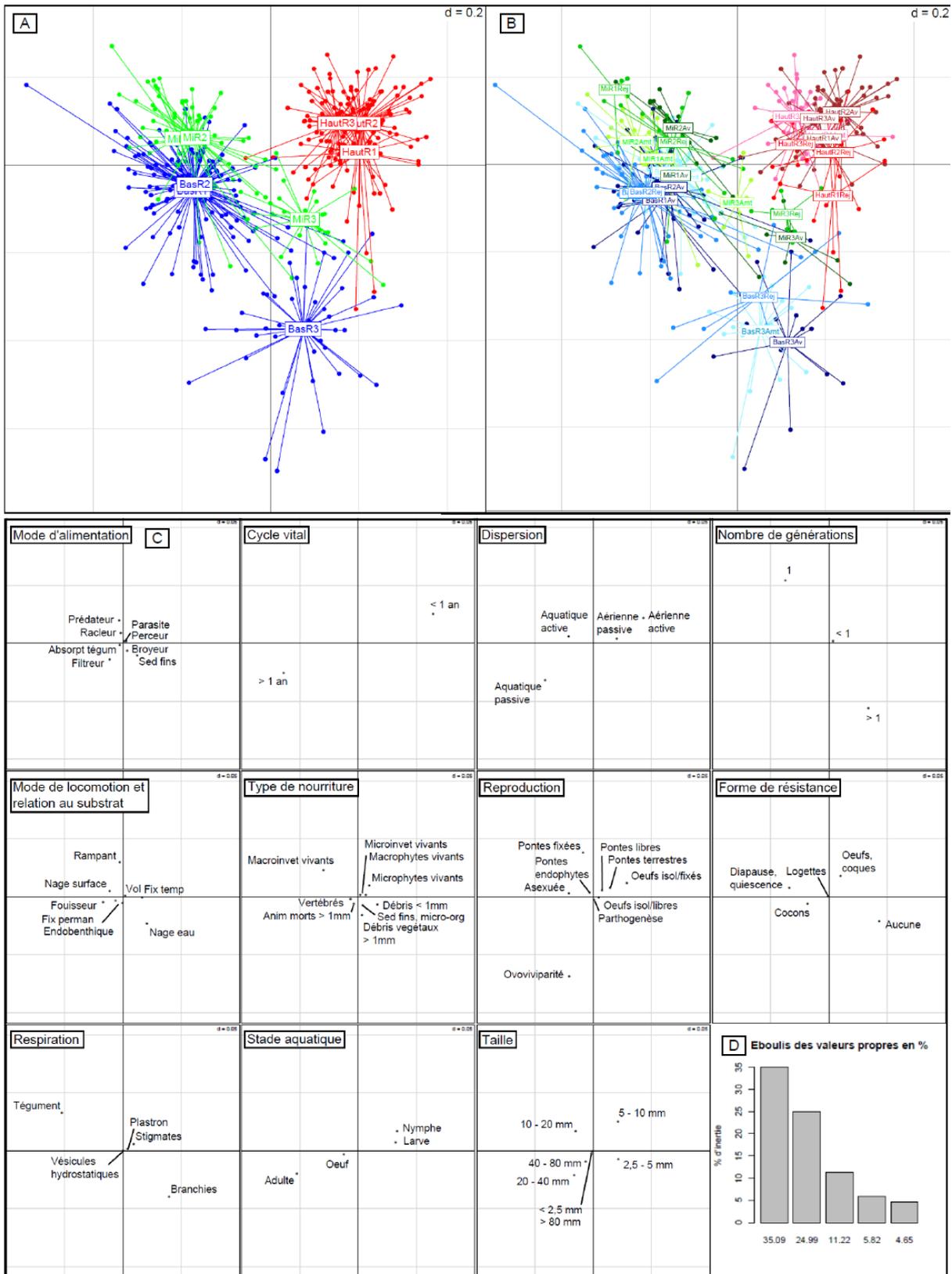


Figure 16 : Analyse de Co-inertie sur les Traits Biologiques. Projection des relevés sur le plan F1x2 avec regroupement par site (A) et station Amt : Amont, Rej : Rejet, Av : Aval (B). Position des modalités des Traits Biologiques sur le plan F1 x F2 avec indication des modalités caractéristiques des taxons invasifs en marron (C). Eboulis des valeurs propres en % (D).

4.1.3.2 Co-inertie sur les Traits Ecologiques

Selon l'éboullis des valeurs propres (Figure 17), le premier axe factoriel représente 71% de la variance et le second 10%. Le premier plan factoriel représente ainsi plus de 80% de l'inertie totale. Le premier axe oppose le Haut Rhône au Rhône Moyen et au Bas Rhône tandis que le second axe traduit plutôt une évolution temporelle différente pour les trois tronçons sur la période 2003-2010.

Le Haut Rhône sur les deux premières tranches temporelles se caractérise par des individus psychrophiles, vivant préférentiellement dans des zones amont des cours d'eau, en altitude et en courant moyen à rapide sur un substrat plutôt grossier.

Le Bas Rhône et le Rhône Moyen présentent les mêmes caractéristiques soit un **peuplement eurytherme de zone aval** des cours d'eau à faible courant (plaine, étangs/marais), composé de sédiments fins et de macrophytes.

La **dimension longitudinale** entre le Haut Rhône et les deux tronçons aval se traduit notamment par l'opposition des modalités des traits altitude (alpin/montagnard et plaine), saprobie (xéno-oligosaprobe et bêta-alphasaprobe), salinité (eau douce et eau saumâtre), température (psychrophile et eurytherme), degré de trophie (oligo-mésotrophe et eutrophe), distribution longitudinale (épi-hyporhithron et métapotamon) et transversale (chenal et étang).

Les trois secteurs évoluent postérieurement à 2003 vers un autre type de peuplement. Le Haut Rhône et le Rhône Moyen se rapprochent de la configuration observée sur le Bas Rhône avant la canicule, tandis que le Bas Rhône évolue vers un autre type de peuplement. Il se trouve alors caractérisé par des espèces thermophiles de zone extrême aval (métapotamon-estuaire). Tout semble indiquer une accentuation de l'effet thermique postérieurement à 2003.

L'effet de site est moins présent que sur les traits biologiques. Cependant, on peut noter le décalage sur le Haut Rhône entre les stations amont et aval vs rejet, et sur le Rhône Moyen entre les stations amont et rejet vs aval. Ces stations rejet sur le Haut Rhône et aval sur le Rhône Moyen se rapprochent d'un peuplement caractéristique de zones plus aval du cours d'eau, celui du Bas Rhône.

Les résultats de l'analyse de co-inertie générale sont synthétisés sur la figure 18, montrant les différentes dérives temporelles et les traits bio-écologiques les plus contributifs.

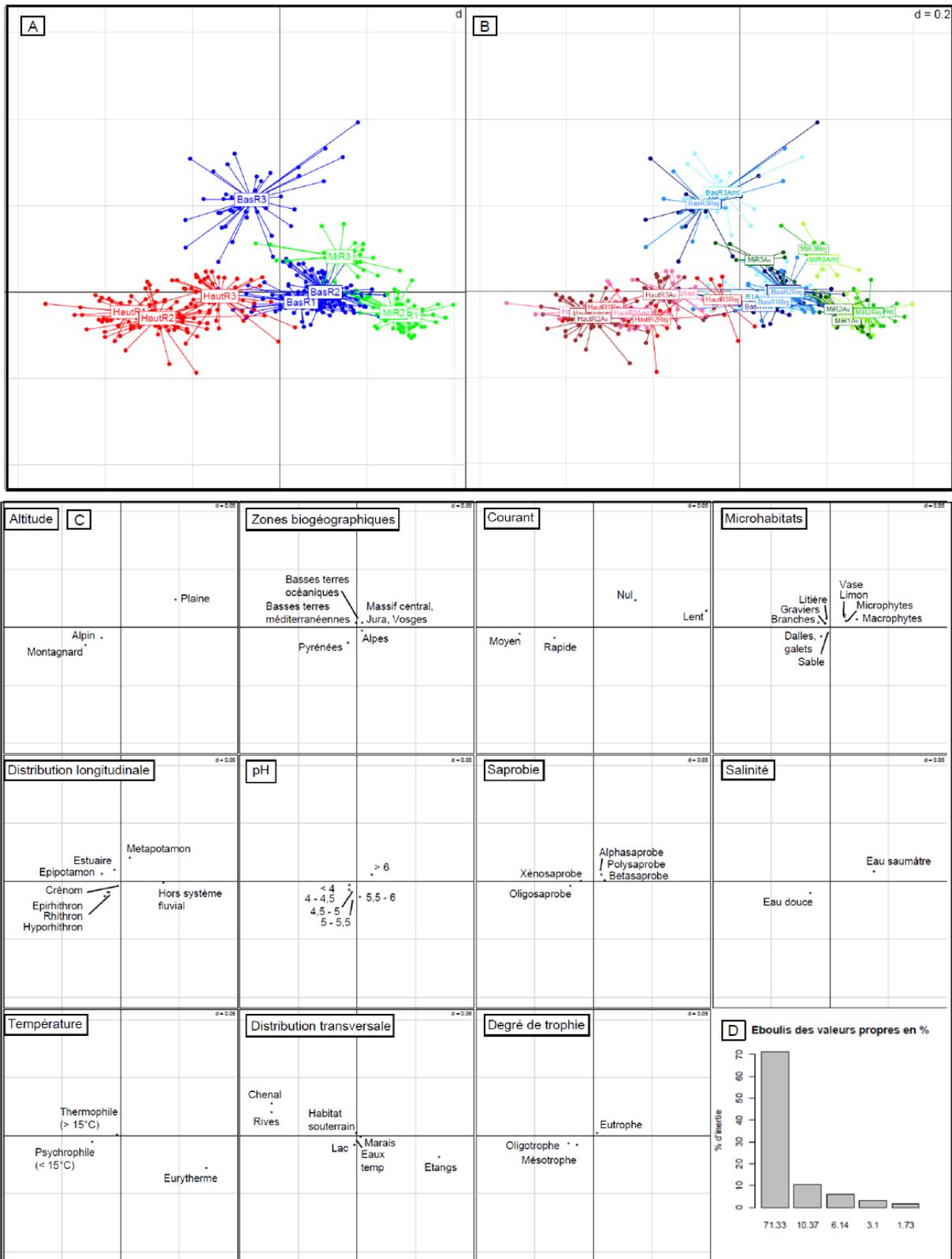


Figure 17 : Analyse de Co-inertie sur les Traits Ecologiques. Projection des relevés sur le plan F1xF2 avec regroupement par site (A) et station Amt : Amont, Rej : Rejet, Av : Aval (B). Position des modalités des Traits Biologiques sur le plan F1 x F2 avec indication des modalités caractéristiques des taxons invasifs en marron (C). Eboulis des valeurs propres en % (D).

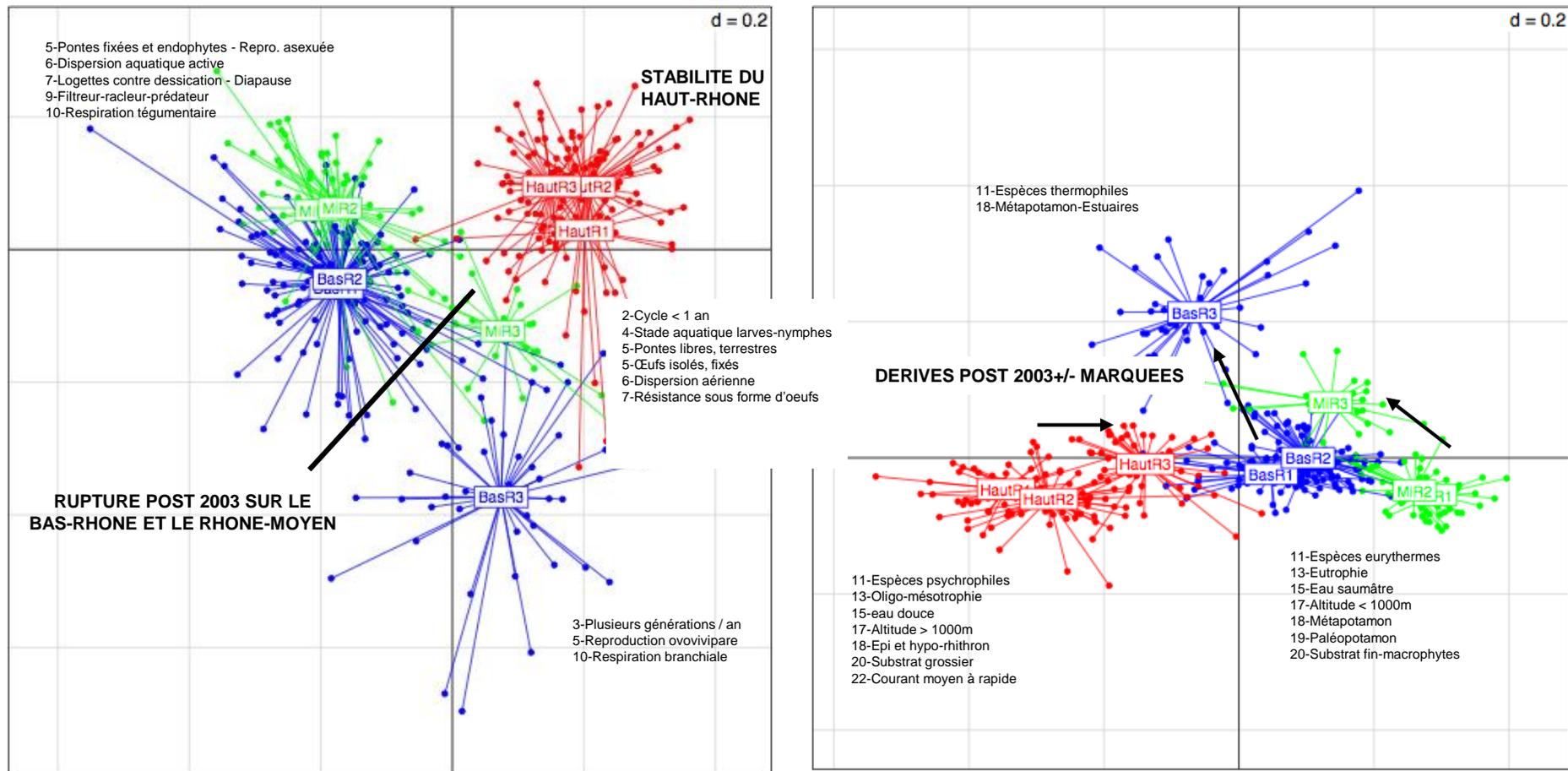


Figure 18 : Analyse de Co-inertie sur les Traits Biologiques (à gauche) et Ecologiques (à droite). Projection des relevés sur le plan F1xF2 avec regroupement par site et indication des modalités des traits les plus contributives.

4.1.4 Conclusion sur l'évolution des peuplements à l'échelle du Rhône

Si, lors des deux premières décennies de suivi, le peuplement macrobenthique du Rhône présente un début d'évolution (voir Figure 1 et § 2.2), l'analyse faunistique montre la présence d'un peuplement foncièrement différent sur les trois tronçons du Rhône au début des années 2000. Suite aux crues du début de cette dernière décennie et à la canicule de l'été 2003, **une rupture nette existe sur le Bas Rhône** tandis que l'évolution est plus progressive sur le Rhône Moyen et plus légère sur le Haut Rhône. Le Rhône Moyen et le Bas Rhône connaissent une uniformisation de leurs peuplements qui devient dominé par les espèces invasives tandis que le Haut Rhône subit cette influence de manière plus réduite.

Les profils bio-écologiques et les analyses de Co-inertie confirment cette rupture sur le Rhône Moyen et le Bas Rhône postérieurement à 2003 avec l'augmentation progressive de la part des modalités caractéristiques des espèces invasives et de milieux méditerranéens. Si le Haut Rhône semble être stable, il montre cependant un rapprochement progressif de son profil vers celui observé sur des milieux situés plus en aval des cours d'eau, accentué sur les stations rejet. Ces stations se distinguent également sur l'ensemble des sites au niveau des profils bio-écologiques par une plus grande uniformité de leurs modalités.

Il est donc possible d'aboutir à 3 **conclusions principales** :

- le **Haut Rhône** présente un **glissement temporel** vers un fonctionnement similaire à celui observé sur le Rhône Moyen et le Bas Rhône avant la canicule de 2003, accentué sur les stations de rejet thermique, ce qui tend à montrer un réchauffement des eaux ;
- le **Rhône Moyen et le Bas Rhône** connaissent une importante **évolution de leurs** peuplements suite à la crue de novembre 2002 et à la canicule de l'été 2003 probablement liée à l'arrivée massive d'espèces exotiques d'une part puis au réchauffement des eaux d'autre part ;
- les **stations rejet** se caractérisent par une **plus grande uniformité de leurs profils** donc de leur peuplement. L'effet thermique semble ainsi limiter la mise en place d'un peuplement varié et évoluant avec les conditions du milieu.

Pour aller plus loin, une analyse de l'évolution des peuplements et des traits biologiques est réalisée pour chaque tronçon.

4.2 Approche par tronçon : Haut Rhône, Rhône Moyen et Bas Rhône

4.2.1 Le Haut Rhône (site de Bugey)

4.2.1.1 Approche taxonomique

Sur l'AFC, l'éboulis des valeurs propres (Figure 19) montre que les axes F1 et F2 expliquent respectivement 13% et 10%, le premier plan factoriel représente donc plus de 20% de l'inertie totale du tableau analysé. Dès le troisième axe factoriel, on descend en dessous des 5% de l'inertie totale.

Si les stations amont, rejet et aval se différencient peu, on observe néanmoins une évolution temporelle importante. Le premier axe F1 discrimine les trois périodes temporelles tandis que le second axe F2 représente surtout la variabilité interne à la seconde tranche temporelle (1988-2003).

L'analyse de la projection des relevés par années permet de distinguer une évolution temporelle du peuplement de droite à gauche en 5 groupes principaux : 1980-1987, 1988-1990, 1991-1998, 1999-2002, post 2003. Toutes ces périodes se caractérisent par des conditions hydro-écologiques spécifiques : amélioration de la chimie de l'eau pour 1980-1987, température élevée et débit faible pour 1988-1990, augmentation de la température pour 1990-1998, crues importantes en 2001-2002 et enfin la dernière période post canicule 2003 qui a favorisé l'arrivée et l'installation d'espèces invasives (*Khalanski et al.*, 2008).

Le peuplement semble donc sur ce site répondre à l'évolution du contexte hydro-climatique et chimique et peu à un effet de site lié aux rejets thermiques. Ceci confirme le constat fait par *Daufresne et al.* (2003) à partir des données de la chronique 1980-1999 avec une évolution progressive du peuplement invertébré du secteur évoluant d'une macrofaune d'eau fraîche, de cours supérieur de réseau hydrographique (e.g. Plécoptères *Chloroperla* et *Protonemura*) vers une macrofaune de zones plus aval et thermophile (e.g. Diptère *Athricops* et Mollusque *Potamopyrgus*).

Les travaux récents de *Souchon et al.* (2011), intégrant les données de la chronique 2000, confirment les tendances précédentes : forte décroissance, voire disparition, des taxons rhéophiles et polluo-sensibles tels que les Plécoptères *Nemouridae* ou les Ephémères *Leptophlebiidae* au profit de taxons plus tolérants ayant une affinité pour les substrats meubles (Trichoptères *Hydroptilidae* et Plécoptères *Leuctridae*). Ces auteurs montrent également l'accentuation du phénomène au cours de la dernière décennie avec l'ajout de taxons plutôt limnophiles tels que les Mollusques *Hydrobiidae* et *Planorbidae* et l'apparition de divers taxons invasifs (*Corbicules*, *Dikerogammarus*, *Hypania*, en particulier). Outre l'évolution hydro-climatique, l'influence des retenues des aménagements CNR situés en amont (dont la plus proche, celle de Sault-Brenaz) constitue un important facteur explicatif avec la dérive de ces organismes lors d'épisodes de crue ou d'ouverture des barrages.

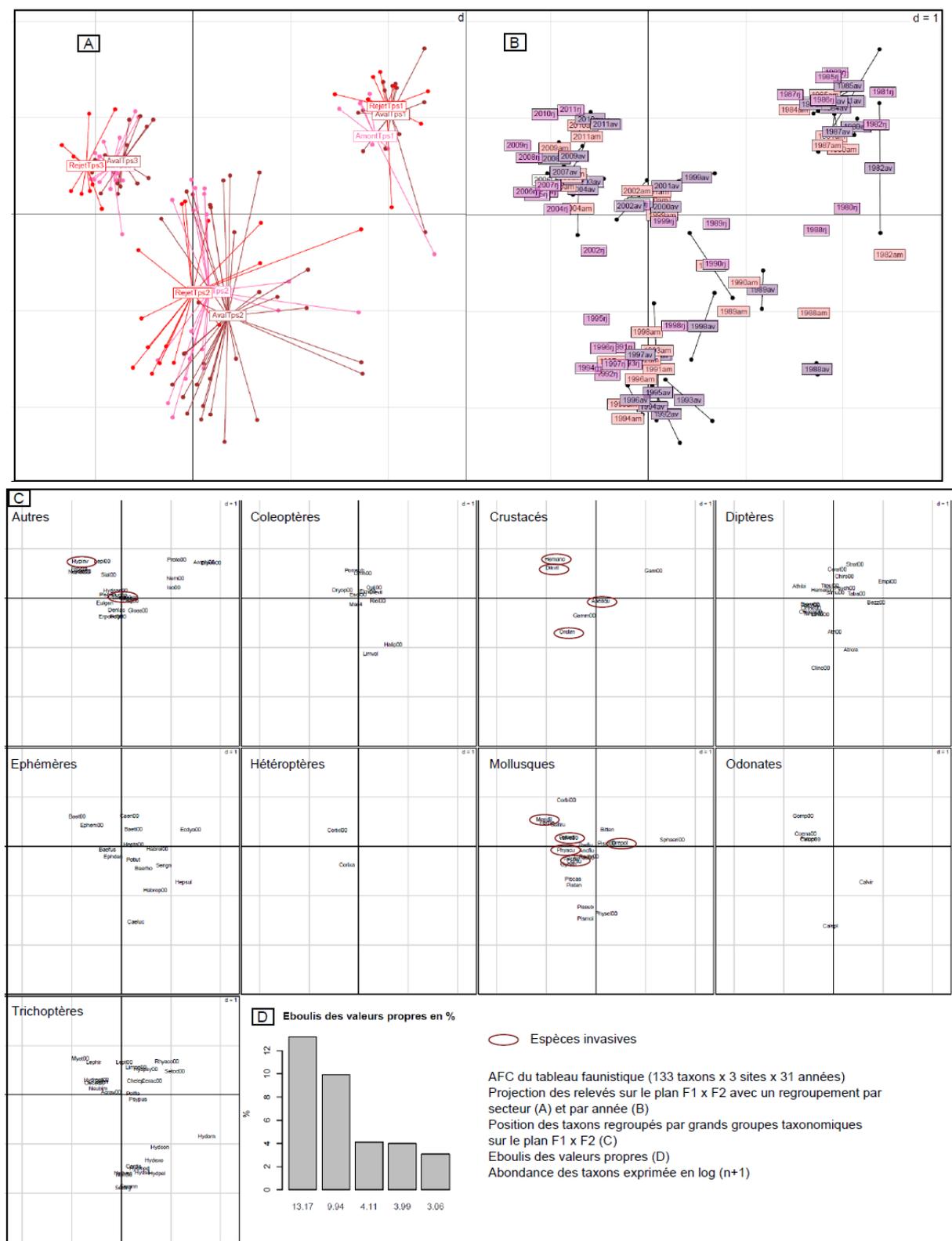


Figure 19 : AFC du tableau faunistique (133 taxons x 3 stations x 31 années). Projections des relevés sur le plan F1xF2 avec regroupement par station (A) et par année (B). Position des taxons regroupés par grands groupes taxonomiques et indication des taxons invasifs sur le plan F1xF2 (C). Eboulis des valeurs propres (D).

4.2.1.2 Analyse de Co-inertie

Selon l'analyse de la Co-inertie sur les **traits biologiques**, l'éboulis des valeurs propres (Figure 20) possède un premier axe factoriel qui représente 27% de la variance et le second 18%. Le premier plan factoriel représente ainsi près de 45% de l'inertie totale.

L'analyse montre une très grande variabilité inter-annuelle mais un glissement temporel s'opère de droite à gauche sur le premier axe accompagné d'un glissement spatial des centres de gravités sur le second axe.

On passe d'un peuplement avant 1988 composé d'espèces ayant un mode d'alimentation filtreur, plus d'une génération par an, une reproduction de type œufs isolés, une respiration à base de branchies à un peuplement suite à la canicule de 2003 composé d'espèces ayant un mode d'alimentation prédateur, une génération par an, une reproduction plutôt par pontes et une respiration à base de tégument.

Ces dernières modalités sont plutôt caractéristiques de milieux eutrophisés tandis que celles spécifiques aux espèces invasives et de milieux méditerranéens ne ressortent pas de manière franche.

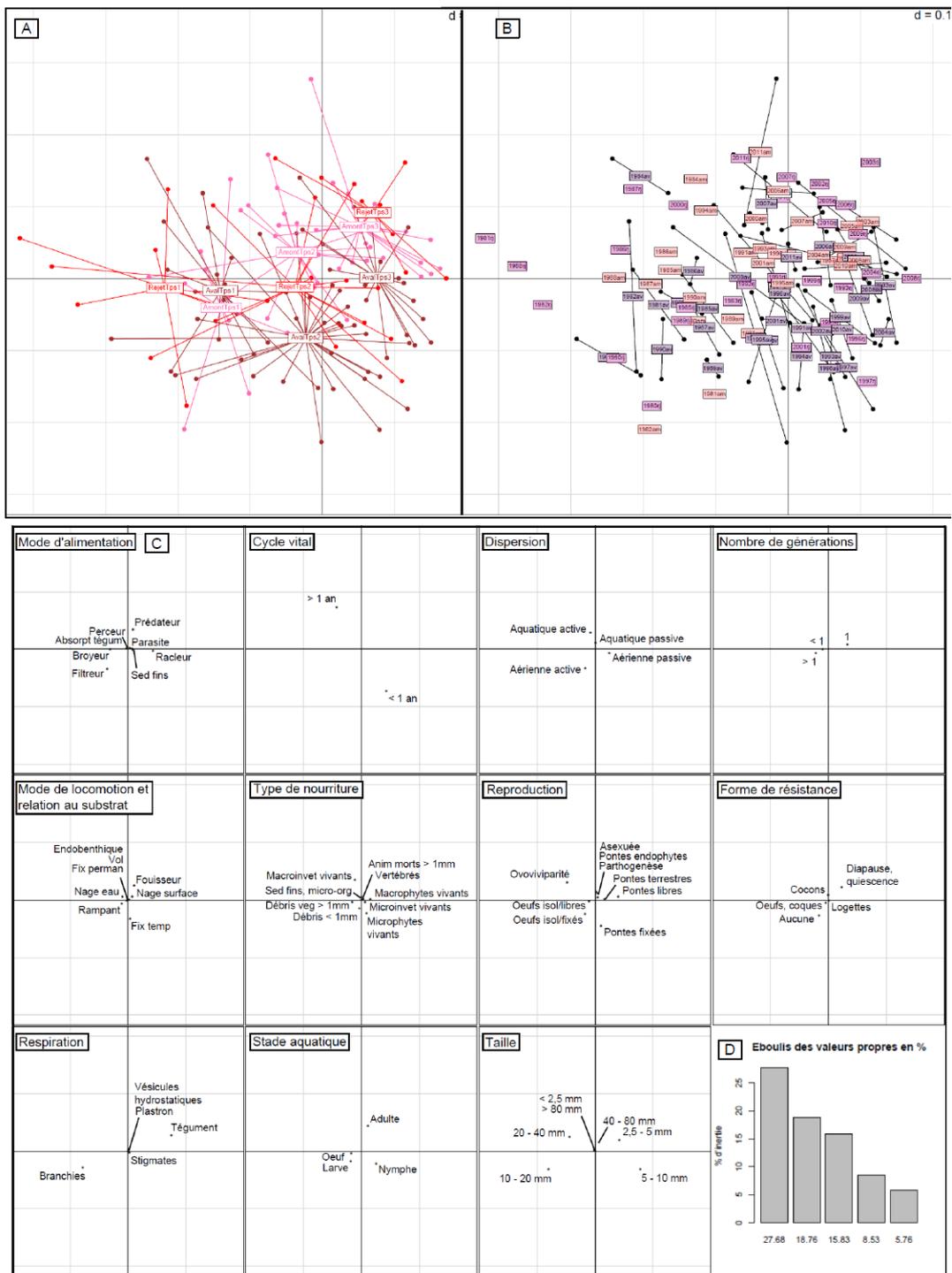


Figure 20 : Analyse de Co-inertie sur les Traits Biologiques. Projection des relevés sur le plan F1x2 avec regroupement par station (A) et années (B). Position des modalités des Traits Biologiques sur le plan F1 x F2 (C). Eboulis des valeurs propres (D).

Selon l'analyse de Co-inertie des **traits écologiques**, l'éboulis des valeurs propres (Figure 21) possède un premier axe factoriel de 60% et le second 13%. Le premier plan factoriel représente ainsi plus de 70% de l'inertie totale.

Le premier axe F1 montre le glissement temporel du peuplement tandis que le second axe montre plutôt un effet de site représenté par la station rejet sur les deux dernières tranches temporelles (post 1988).

Le peuplement du Haut Rhône se rapproche au cours du temps d'un peuplement typique des zones aval (cours d'eau de plaine, de secteur métapotamon à courant lentique et sédiments fins composé d'espèces thermophile). Sur le second plan, les stations rejet après 1988 se caractérisent par des espèces eurythermes de milieux lentiques à sédiments fins (marais, étangs et limon, sable). Le constat fait par *Souchon et al.* (2011) va dans le même sens : déplacement vers une macrofaune composée de familles eurythermes, rhéotolérantes, à tendance eutrophe, typiques du métapotamon.

On observe également un décalage temporel sur le premier axe. La **station rejet de la seconde période** temporelle (1988-2003) se trouve sur le **même plan que les stations amont/aval post 2003** tandis que la station rejet post 2003 est plus éloignée.

Un effet rejet est donc visible au niveau de la Co-inertie des traits écologiques à travers la présence d'espèces plus résistantes à des variations de température (eurytherme) et un **décalage temporel entre les stations rejet et amont/aval**.



Figure 21 : Analyse de Co-inertie sur les Traits Ecologiques. Projection des relevés sur le plan F1xF2 avec regroupement par station (A) et années (B). Position des modalités des Traits Ecologiques sur le plan F1 x F2 (C). Eboulis des valeurs propres (D).

4.2.1.3 Conclusion sur le Haut Rhône

Le Haut Rhône présente une **grande variabilité** de son peuplement en réponse aux importants changements de conditions du milieu au cours du temps. Cependant, **plusieurs tendances** peuvent être dégagées des analyses de Co-inertie :

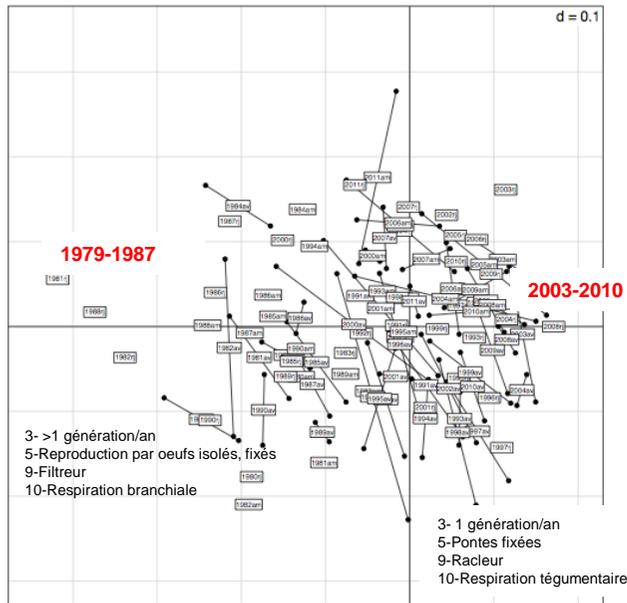
- Tout d'abord, un **glissement temporel** existe en direction d'un peuplement caractéristique des zones plus aval des cours d'eau (incluant un possible enrichissement des eaux) ce qui semble indiquer un réchauffement des eaux.
- Ensuite, un **effet rejet** est visible au niveau des traits écologiques par la présence d'espèces plus résistantes aux brusques variations de température et un décalage spatio-temporel entre les stations amont/aval et rejet.

Ces résultats se situent dans la droite ligne des constats faits lors d'études précédentes (*Daufresne et al.*, 2003 ; *Souchon et al.*, 2011).

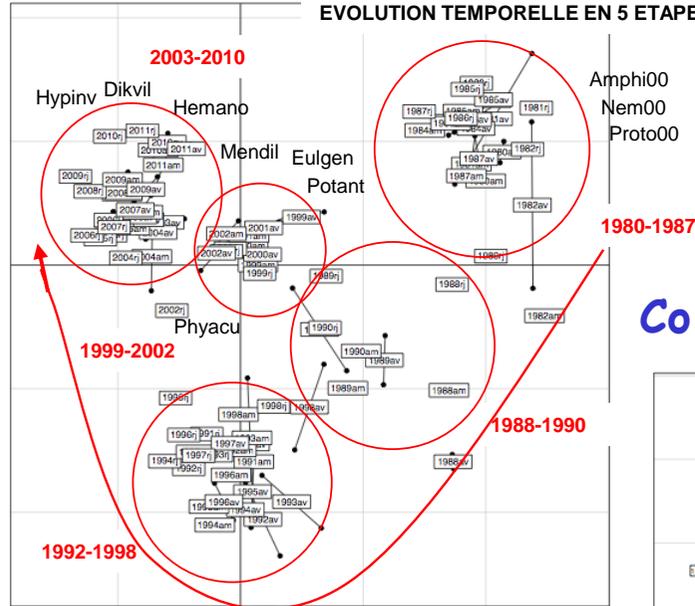
Cette évolution temporelle est résumée pour chacune des analyses sur la figure 22 ci-dessous.

AFC générale

Co-inertie traits biologiques



EVOLUTION TEMPELLE EN 5 ETAPES PRINCIPALES



Co-inertie traits écologiques

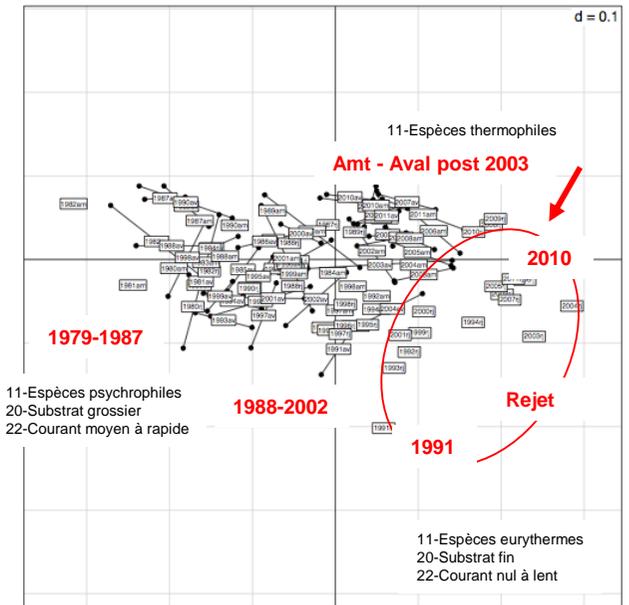


Figure 22 : Résumé des différentes analyses sur l'approche temporelle du site de Bugey. Indication des principales périodes évolutives et des traits les plus contributifs.

4.2.2 Le Rhône Moyen (site de Saint-Alban)

4.2.2.1 Approche taxonomique

L'éboulis des valeurs propres de l'AFC (Figure 23) montre que les axes F1 et F2 expliquent respectivement 23% et 8%, le premier plan factoriel représente donc plus de 30% de l'inertie totale du tableau analysé. Dès le quatrième axe factoriel, on descend en dessous des 5% de l'inertie totale.

Le premier axe F1 **oppose les deux premières périodes pré 2003 à la dernière période post 2003** tandis que le second axe F2 représente surtout la variabilité interne à la dernière période 2003-2010, notamment au niveau de la station aval. Cette dernière se distingue par l'arrivée de nouvelles espèces invasives après 2007, *Jaera istri* (Jaeist) et *Jaera danubica* (Jaedan).

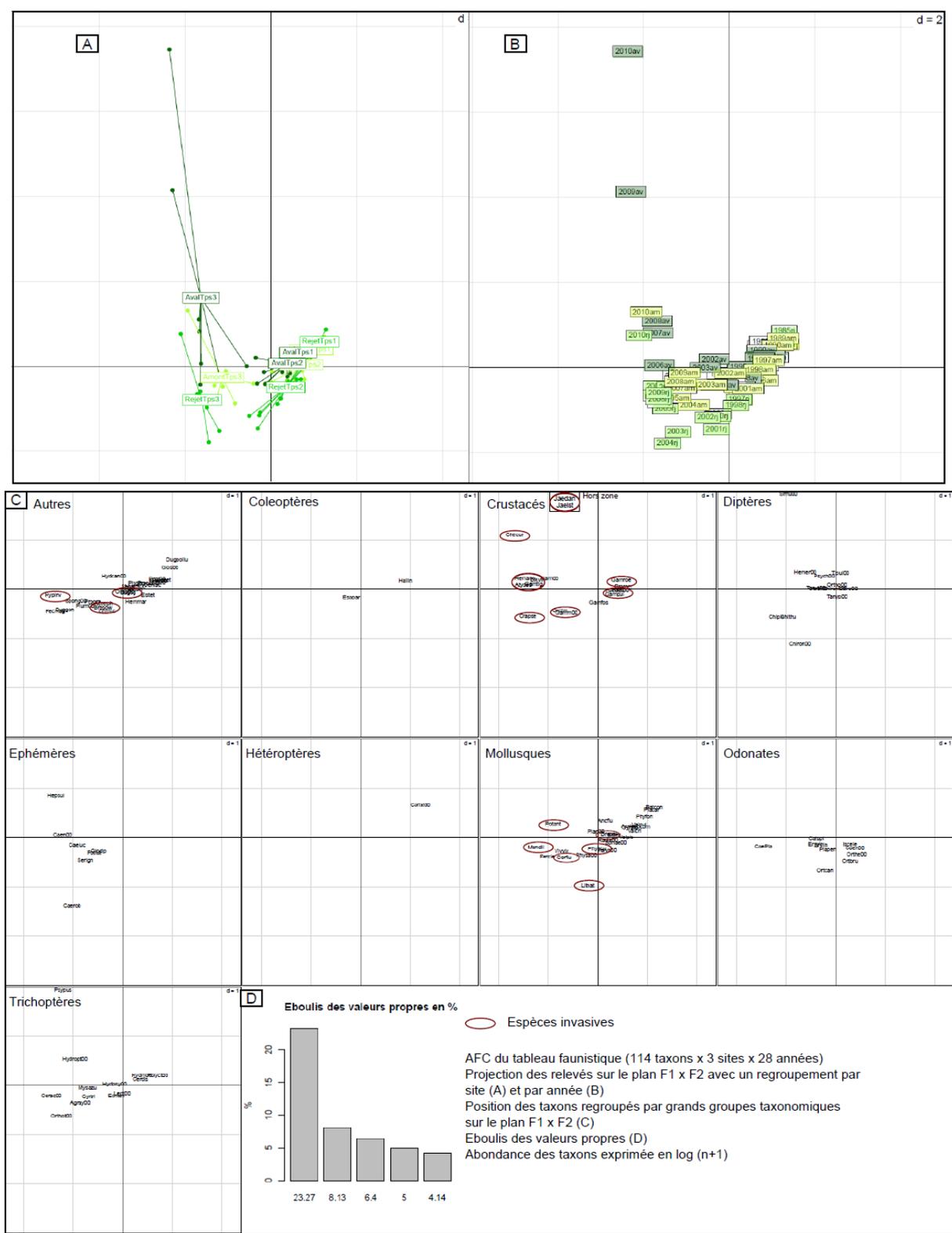


Figure 23 : AFC du tableau faunistique (114 taxons x 3 stations x 28 années). Projections des relevés sur le plan F1xF2 avec regroupement par station (A) et par année (B). Position des taxons regroupés par grands groupes taxonomiques et indication des taxons invasifs sur le plan F1xF2 (C). Eboulis des valeurs propres (D).

4.2.2.2 Analyse de Co-inertie

L'analyse de Co-inertie sur les traits biologiques présente selon l'éboullis des valeurs propres (Figure 24) un premier axe factoriel de 57% et un second de 10%. Le premier plan factoriel représente ainsi près de 67% de l'inertie totale.

Le premier axe oppose les deux premières périodes à la période post 2003 tandis que le second axe présente une dimension spatiale.

On passe d'un peuplement à base d'espèces ayant un mode d'alimentation racleur-broyeur-prédateur, un cycle vital supérieur à 1 an, une dispersion de type aquatique, une génération par an et une respiration de type tégument à un peuplement à base d'espèces ayant un mode d'alimentation filtreur-sédiments fins, un cycle vital inférieur à 1 an, une dispersion de type aérienne, plus d'une génération par an et une respiration à base de branchies. Ces dernières modalités sont caractéristiques des espèces invasives, majoritairement arrivées suite à la crue de novembre 2002 puis installées durablement suite à la canicule de 2003, et de milieux méditerranéens.



Figure 24 : Analyse de Co-inertie sur les Traits Biologiques. Projection des relevés sur le plan F1x2 avec regroupement par stations (A) et années (B). Position des modalités des Traits Biologiques sur le plan F1 x F2 (C). Eboulis des valeurs propres (D).

Pour la Co-inertie des traits écologiques, selon l'éboullis des valeurs propres (Figure 25), le premier axe factoriel représente 57% de la variance et le second 16%. Le premier plan factoriel représente ainsi près de 73% de l'inertie totale.

De même que pour les traits biologiques, le premier axe oppose les deux premières périodes à la période post 2003 tandis que le second axe présente une dimension spatiale.

La période pré 2003 se caractérise par des espèces de plaine, de milieux lenticques (courant lent, lac et étang), de substrat grossier et macrophytes et de milieux mésotrophe à eutrophe. Les stations rejet ressortent avec des espèces eurythermes, plus résistantes aux variations de température.

Sur la dernière période, 2003-2010, les stations amont et rejet se distinguent de la station aval. Cette dernière s'avère être plus courante (canal de fuite), avec un substrat grossier et une trophie oligotrophe tandis que les stations amont et rejet sont plus lenticques (retenue de l'aménagement CNR de Péage-de-Roussillon), à sédiments fins et caractéristiques des zones aval des cours d'eau.

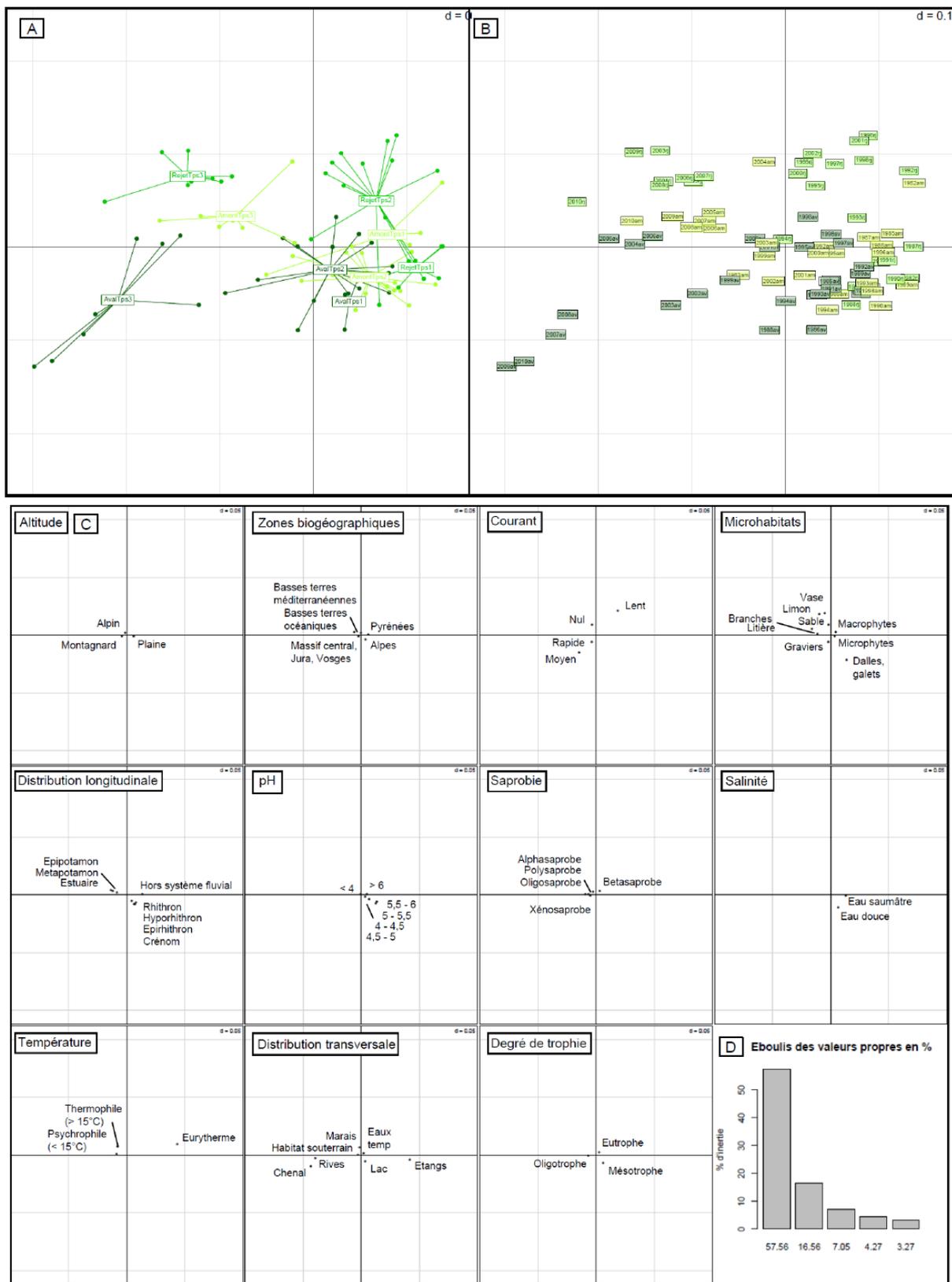


Figure 25 : Analyse de Co-inertie sur les Traits Ecologiques. Projection des relevés sur le plan F1x2 avec regroupement par stations (A) et années (B). Position des modalités des Traits Ecologiques sur le plan F1 x F2 (C). Eboulis des valeurs propres (D).

4.2.2.3 Conclusion sur le Rhône Moyen

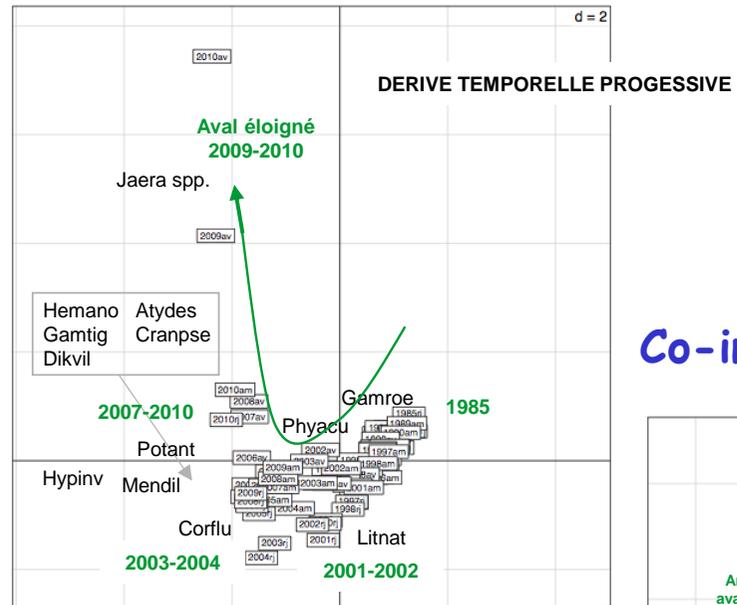
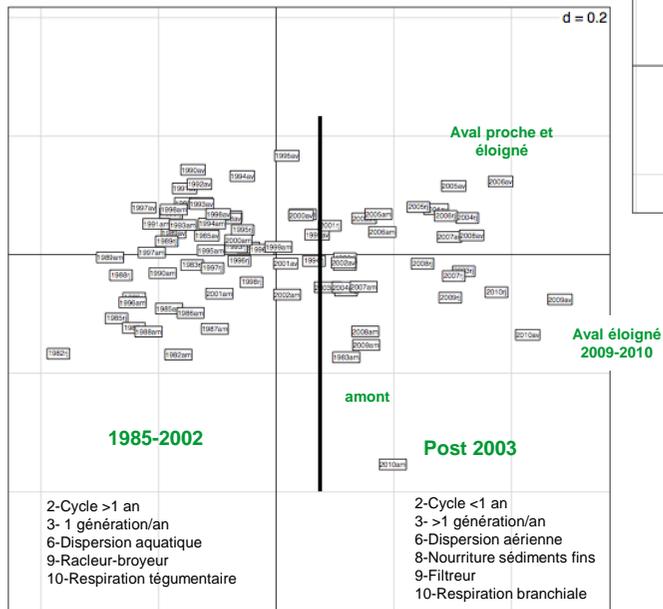
Le peuplement du Rhône Moyen évolue au cours du temps, avec une **rupture importante en 2007**, faisant suite à l'arrivée de deux nouvelles espèces invasives du **genre *Jaera***.

Les modalités biologiques caractéristiques des espèces invasives et des milieux méditerranéens se développent suite aux crues du début des années 2000 et à la canicule de l'été 2003 tandis que les modalités écologiques montrent plutôt un effet de site. Antérieurement à 2003, la station rejet se distingue par des espèces eurythermes réparties sur l'ensemble des stations, tandis que le **caractère plus lotique et potamique** (courant marqué, substrat minéral grossier) de la **station aval** (i.e. canal de fuite et après mélange) devient **d'autant plus marqué sur la période 2003-2010** par rapport aux stations amont et rejet (i.e. aval proche) situées en secteur de retenue.

Cette évolution temporelle est résumée pour chacune des analyses sur la figure 26 ci-dessous.

AFC générale

Co-inertie traits biologiques



Co-inertie traits écologiques

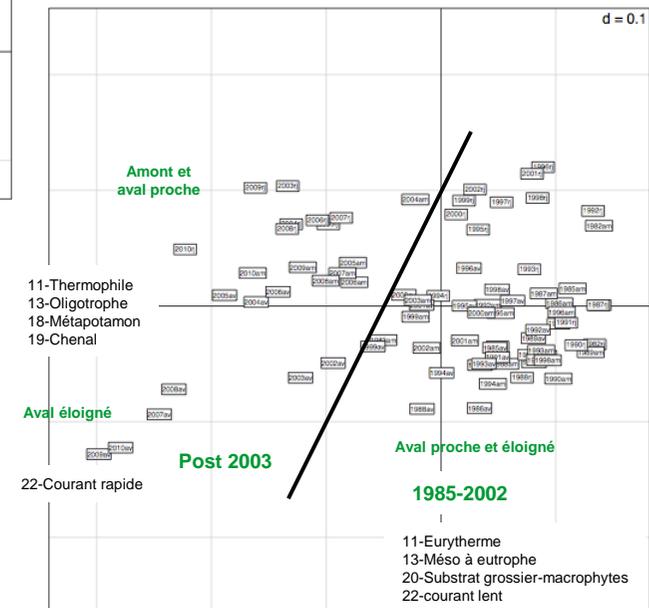


Figure 26 : Résumé des différentes analyses sur l'approche temporelle du site de Saint-Alban. Indication des principales périodes évolutives et des traits les plus contributifs.

4.2.3 Le Bas Rhône (sites de Cruas et Tricastin)

4.2.3.1 Approche taxonomique

L'éboulis des valeurs propres de l'AFC (Figure 27) montre que les axes F1 et F2 expliquent respectivement 27% et 6%, le premier plan factoriel représente donc plus de 30% de l'inertie totale du tableau analysé. Dès le quatrième axe factoriel, on descend en dessous des 5% de l'inertie totale.

Si les stations amont, rejet et aval se différencient peu, on observe néanmoins une évolution temporelle importante. Le premier axe F1 oppose les périodes pré 2003 et post 2003 tandis que le second axe F2 représente surtout la variabilité interne aux deux dernières tranches temporelles (1988-2003 et 2003-2010).

La projection des relevés par années permet de distinguer une évolution temporelle du peuplement de gauche à droite en 4 groupes principaux : 1980-1999, 2000-2002, 2003, post 2003. La période 2000-2002 correspond à des crues importantes (avec un peuplement dominé par les sangsues, planaires et mollusques) tandis que 2003 est l'année de la canicule. La plupart des espèces invasives arrivent dans le milieu durant cette décennie.

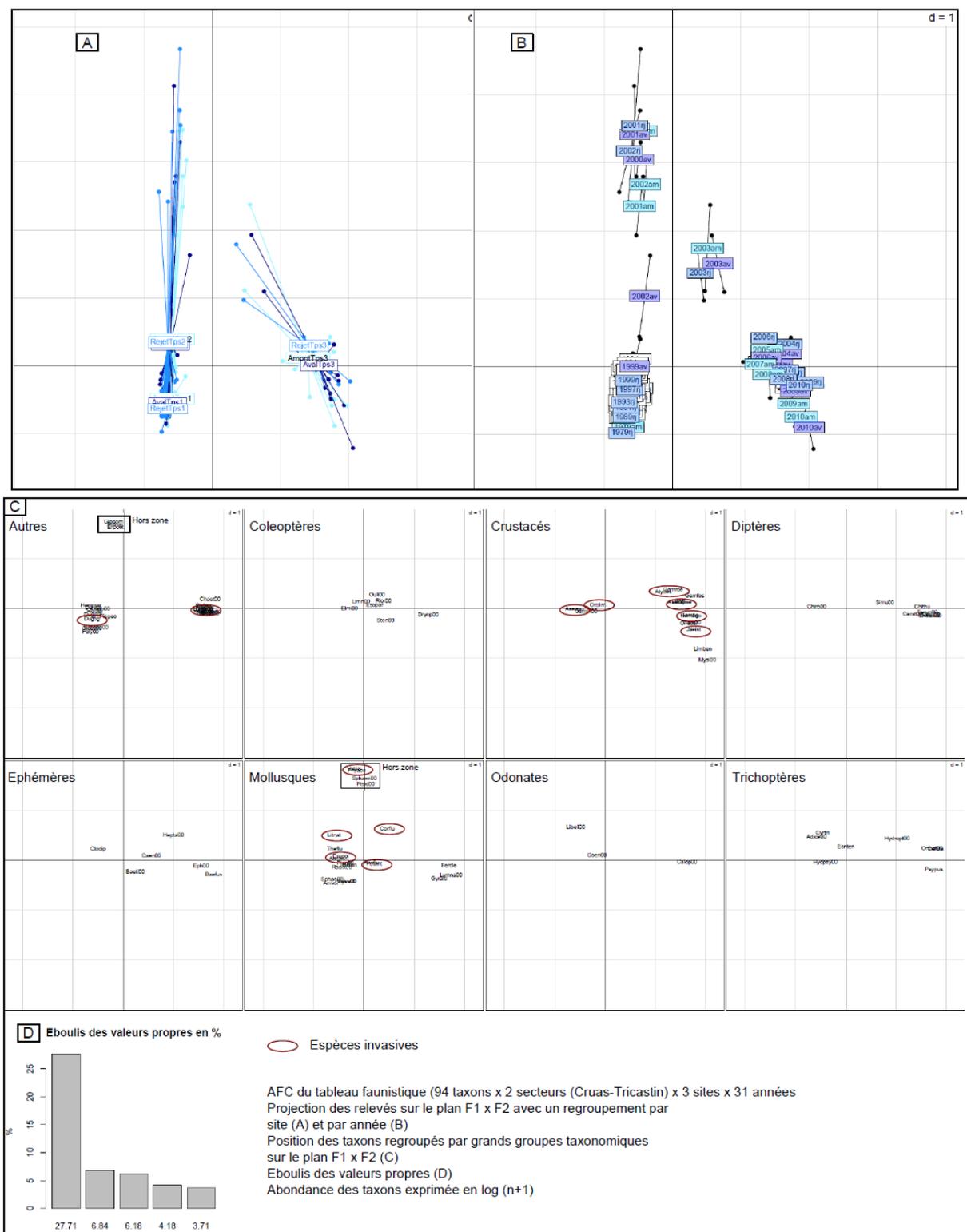


Figure 27 : AFC du tableau faunistique (94 taxons x 2 secteurs (Cruas-Tricastin) x 3 stations x 31 années). Projections des relevés sur le plan F1x F2 avec regroupement par station (A) et par année (B). Position des taxons regroupés par grands groupes taxonomiques et indication des taxons invasifs sur le plan F1x F2 (C). Eboulis des valeurs propres (D).

4.2.3.2 Analyse de Co-inertie

Pour la Co-inertie des traits biologiques, selon l'éboullis des valeurs propres (Figure 28), le premier axe factoriel représente 54% de la variance et le second 10%. Le premier plan factoriel représente ainsi près de 64% de l'inertie totale.

Le premier axe oppose les deux premières périodes temporelles à la période post 2003 tandis que le second axe montre un effet de site pré 2003 et une grande variabilité inter-annuelle post canicule (qui oppose les années 2000-2006 d'un côté et 2007-2010 de l'autre).

Avant 2003, le peuplement se compose d'espèces ayant un cycle vital supérieur à 1 an, une dispersion aquatique active, une génération par an, une reproduction à base de pontes, d'œufs fixés ou asexuée, une respiration à base de tégument. La période 2000-2006 se distingue par des espèces ayant un mode d'alimentation broyeur, une dispersion aquatique passive, plus d'une génération par an, une reproduction de type ovovivipare et une respiration à base de branchies. Il s'agit de modalités caractéristiques des espèces invasives ou de milieux méditerranéens. Puis, la période suivant l'année 2007 présente un peuplement à base d'espèces ayant un cycle vital inférieur à un an, une dispersion de type aérienne et une reproduction à base de pontes (endophytes, libres et terrestres).

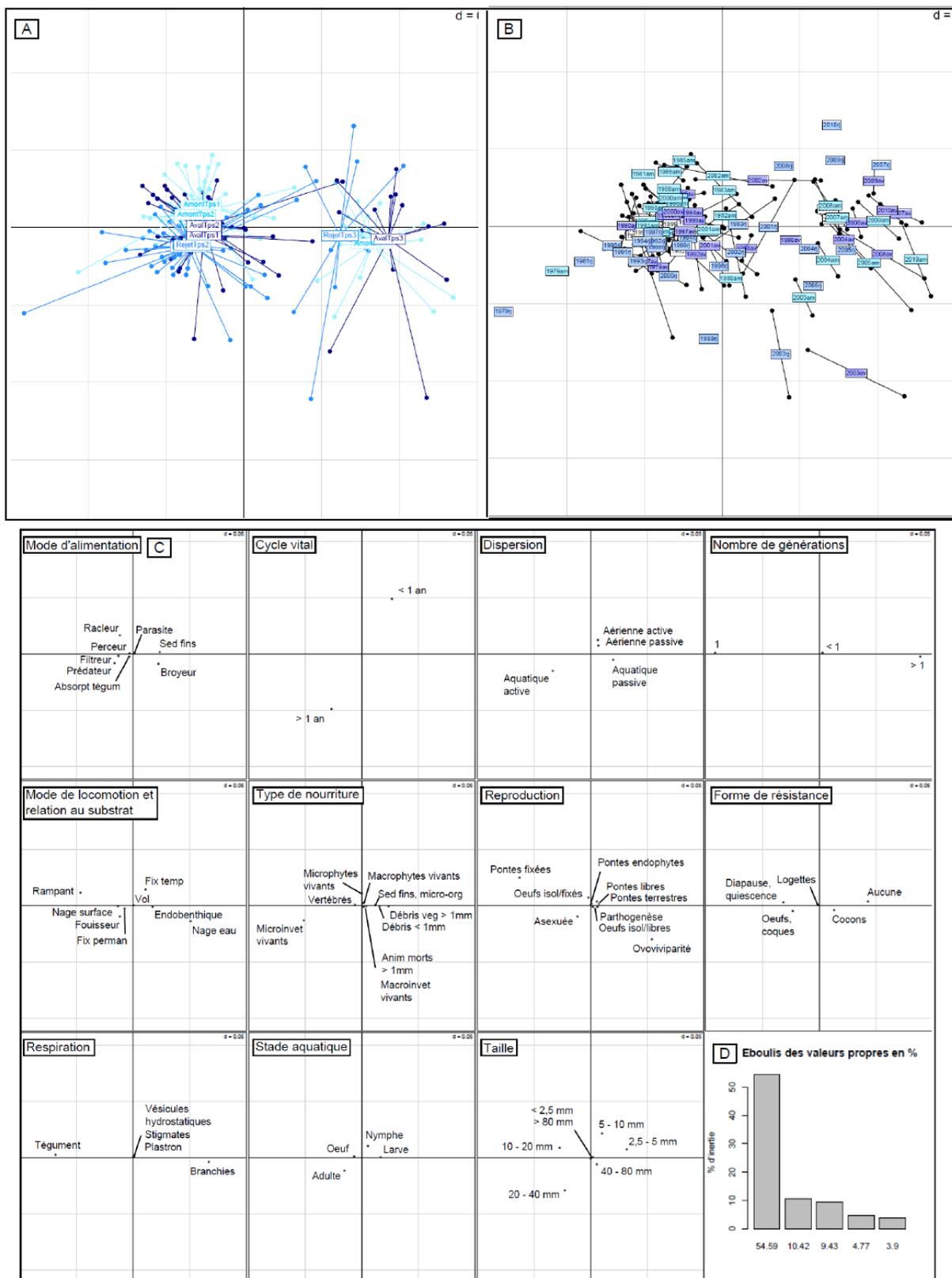


Figure 28 : Analyse de Co-inertie sur les Traits Biologiques. Projection des relevés sur le plan F1xF2 avec regroupement par stations (A) et années (B). Position des modalités des Traits Biologiques sur le plan F1 x F2 (C). Eboulis des valeurs propres (D).

Pour la Co-inertie des traits écologiques, selon l'éboullis des valeurs propres (Figure 29), le premier axe factoriel représente 50% de la variance et le second 11%. Le premier plan factoriel représente ainsi près de 61% de l'inertie totale.

Le premier axe oppose les deux premières périodes pré canicule à la période post canicule tandis que le second axe distingue l'année 2003 de l'évolution générale du peuplement. **L'effet de site entre les stations amont, rejet et aval est peu visible.**

Les deux premières tranches temporelles se caractérisent par un peuplement eurytherme de zone amont, de milieux plutôt lentiques (courant lent, milieu de lac et marais) et présentant des conditions béta-saprobe et méso-eutrophe.

La dernière tranche temporelle se caractérise par un peuplement de zone aval (épi-métapotamon), de milieux plutôt lotiques (courant moyen-rapide, milieu de rive et chenal) et présentant des conditions plutôt xéno-polysaprobe et oligotrophe.

L'année 2003 se distingue par un peuplement de plaine, à courant nul.

Le Bas Rhône se compose de manière logique d'un peuplement de zones aval de cours d'eau et semble connaître une amélioration des conditions écologiques du milieu (au niveau de la saprobie et de la trophie) sur la période 2003-2010.

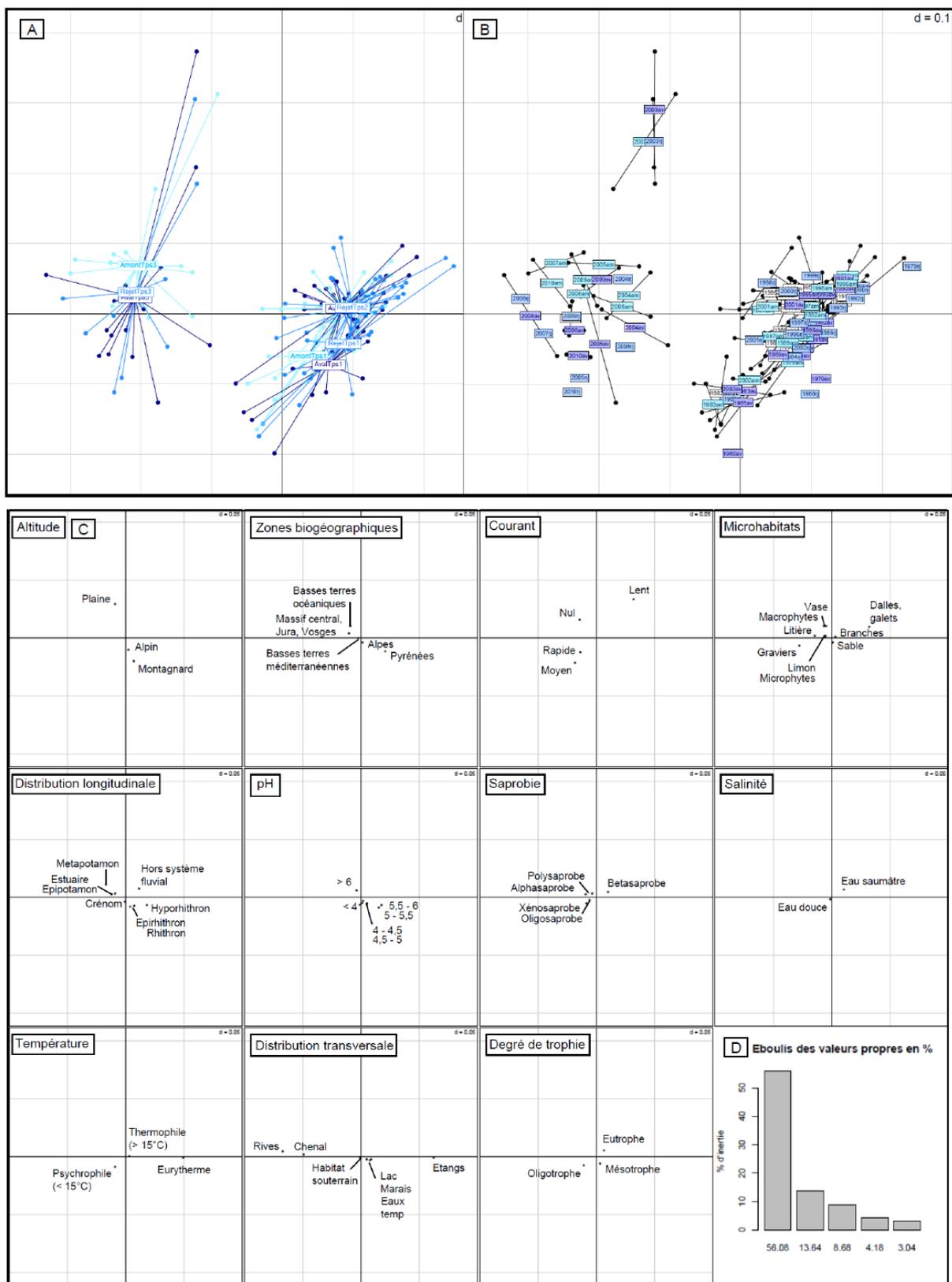


Figure 29: Analyse de Co-inertie sur les Traits Ecologiques. Projection des relevés sur le plan F1x2 avec regroupement par stations (A) et années (B). Position des modalités des Traits Ecologiques sur le plan F1 x F2 (C). Eboulis des valeurs propres (D).

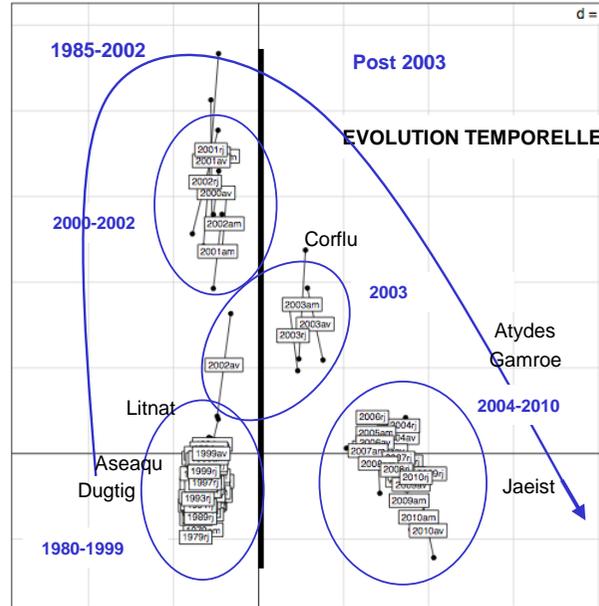
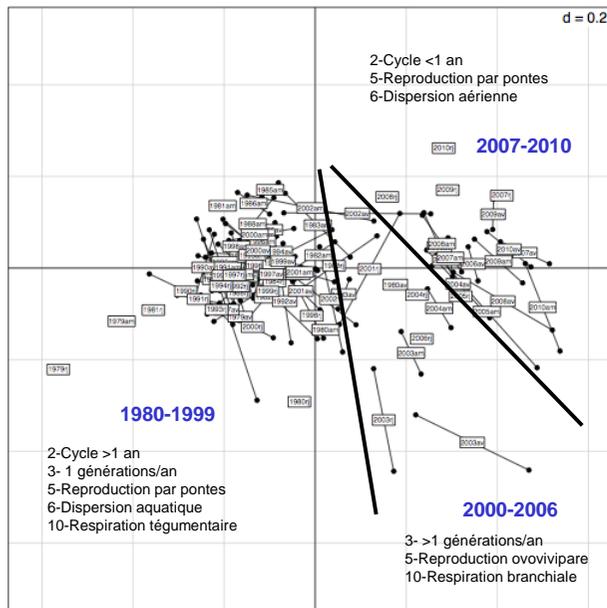
4.2.3.3 Conclusion sur le Bas Rhône

Le Bas Rhône réagit beaucoup plus que les autres tronçons à la crue de novembre 2002 puis à la canicule de 2003 et **subit de manière plus importante l'arrivée des taxons invasifs**. Cette influence se traduit au niveau de leurs modalités qui dominent la période 2000-2007. Puis on assiste ces dernières années à une autre évolution du milieu qui semble indiquer une amélioration des conditions écologiques (cf qualité de l'eau). Aucun effet station particulier n'est constaté (rejet en particulier).

Cette évolution temporelle est résumée pour chacune des analyses sur la figure 30 ci-dessous.

AFC générale

Co-inertie traits biologiques



Co-inertie traits écologiques

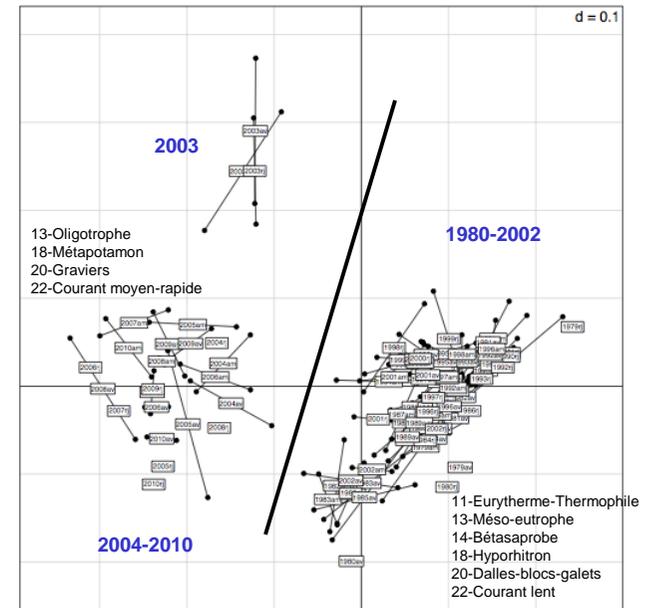


Figure 30 : Résumé des différentes analyses sur l'approche temporelle du Bas Rhône (sites de Cruas et Tricastin). Indication des principales périodes évolutives et des traits les plus contributifs.

5 Conclusion

L'étude des traits bio-écologiques sur le fleuve Rhône permet de mieux comprendre l'évolution des peuplements de macro-invertébrés au cours des trente dernières années ainsi que l'impact des rejets thermiques. Si les deux premières décennies de suivi ont vu une amorce d'évolution des peuplements, **la crue de novembre 2002, puis la canicule de l'été 2003, s'avèrent être des tournants**, en raison de l'arrivée de nombreuses espèces invasives et du réchauffement global des eaux.

Ainsi, la **dérive progressive** et la tendance à une **uniformisation des peuplements** de macro-invertébrés à l'échelle du Rhône **notée en 2006 se poursuit et s'accroît**. Cela se traduit particulièrement par la dérive d'une macrofaune d'eau fraîche, de cours supérieur de réseau hydrographique (Plécoptères *Chloroperla* et *Protonemura* sur le Haut Rhône) vers une macrofaune de zones plus aval et thermophile (Trichoptères *Hydroptilidae*, Plécoptères *Leuctridae* sur le Haut Rhône), l'ajout de taxons plutôt limnophiles tels que les Mollusques *Hydrobiidae* et *Planorbidae* (sur l'ensemble des secteurs) et l'apparition de divers taxons invasifs (*Corbicula*, *Dikerogammarus*, *Hypania*, en particulier, sur les 3 secteurs, *Jaera* en aval de Lyon).

Les trois secteurs évoluent postérieurement à 2003 vers un autre type de peuplement. Le Haut Rhône et le Rhône Moyen se rapprochent de la configuration observée sur le Bas Rhône antérieurement à 2003, tandis que le Bas Rhône évolue vers un type de peuplement caractérisé par des espèces thermophiles de zone extrême aval du continuum fluvial. Ceci semble indiquer un effet thermique progressif.

Chaque tronçon du Rhône possède ses propres particularités et réagit différemment aux pressions qu'il rencontre. Cependant, on observe au cours du temps une **tendance vers une uniformisation des peuplements à l'échelle du Rhône**. Plus on remonte le cours d'eau vers l'amont, moins cette tendance est accentuée.

Le Bas Rhône (Cruas-Tricastin) et le Rhône Moyen (Péage-de-Roussillon – Saint-Alban) subissent fortement l'influence des espèces invasives et du réchauffement des eaux sur la période 2003-2010. **Le peuplement du Rhône Moyen se rapproche au cours du temps du profil bio-écologique du Bas Rhône.** A l'échelle des deux sites, les conditions écologiques évoluent sur les stations aval vers un milieu plus courant, à substrat plus grossier et à trophie moins chargée.

Si, d'un point de vue taxonomique, le **Haut Rhône** (Bugey) subit moins fortement l'influence des espèces invasives mais semble essentiellement répondre à l'évolution du contexte hydro-climatique, d'un point de vue traits il voit son **peuplement se rapprocher des profils bio-écologiques des zones plus aval** sur la période post 2003. Un effet rejet apparaît visible à travers la présence d'espèces plus résistantes à des variations de température et un **décalage temporel entre les stations rejet et amont/aval**.

De façon identique à l'aspect taxonomique, l'**évolution** thermique du fleuve se traduit par une **uniformisation des modalités bio-écologiques**, donc une moins grande variété du peuplement, et une **part plus importante des espèces eurythermes**, à priori plus résistantes à des changements brutaux de température. C'est particulièrement vrai pour les stations rejet qui se caractérisent par une plus grande uniformité de leurs profils et de leurs peuplements. L'effet thermique semble ainsi limiter la mise en place d'un peuplement varié et évoluant avec les conditions du milieu. Certains de ces secteurs sont d'autant plus impactés (Bugey).

De **nombreuses modalités étant communes aux espèces méditerranéennes et aux espèces invasives**, il est difficile de distinguer la part de chacune. Cela montre bien la relative complexité des milieux aquatiques et la difficulté de distinguer un effet sur l'autre à partir de la seule étude des traits biologiques et de s'affranchir de l'aspect systématique. Dans une étape ultérieure, l'intégration à la base de données invertébrés CNPE Rhône des résultats du suivi (bien que discontinu) du CPT d'Aramon pourrait s'avérer intéressante du fait de la position aval et sud de cet aménagement.

Chaque communauté échantillonnée peut être décrite par son profil bio-écologique. **Les modifications potentielles et/ou l'évolution de ce profil au cours du temps servent alors de base à un outil de diagnostic.**

Si **la thermie n'est pas le seul facteur de « forçage »** dans l'évolution des peuplements macrobenthiques du Rhône français au cours des 30 dernières années, elle semble malgré tout être **le principal facteur explicatif avec l'hydrologie** et les grands épisodes de crues notamment. Ces derniers sont en effet le plus souvent à l'origine de l'arrivée de nouveaux taxons tandis que la thermie favorise leur implantation durable. Toutefois, cela ne doit pas faire oublier, même si il est plus difficilement quantifiable, le rôle de l'évolution positive de la **qualité physico-chimique** (oxygène dissous et nutriments) des eaux au cours des années 1980 et au début des années 1990, l'évolution de la dynamique fluviale du Haut Rhône avec la mise en service progressive de l'ensemble des **barrages CNR** durant les années 1980, l'influence de la gestion hydraulique du Haut Rhône et des **éclusées énergétiques** associées.

A la vue des différents résultats, **quelques traits « réagissent » plus spécifiquement** sur à peu près l'ensemble du fleuve et pourraient ainsi servir d' « **indicateurs** » (i.e. « **métriques** ») de l'évolution des conditions de milieu. Ce sont :

- Traits biologiques : la durée du cycle de vie (< ou > 1 an) et le nombre de générations annuelles ;
- Traits physiologiques : le degré de trophie ;
- Traits écologiques : la température (psychrophilie vs eurythermie), la position sur le continuum longitudinal et le préférendum vis-à-vis du substrat (grossier vs meuble).

La définition de métriques exclusivement en lien avec la température apparait difficile. En effet, au vu de la forte imbrication phylogénique des groupes faunistiques d'appartenance de nombreux taxons natifs ou invasifs (mode de dispersion, nombre de générations, type de reproduction chez les Insectes vs les Crustacés), un travail plus restrictif, sur un nombre plus restreint de taxons et de traits s'avère nécessaire. Cet objectif restera toutefois complexe comme le montrent les résultats du lot 3b sur la dynamique des Crustacés : en effet, si ceux-ci, tant natifs qu'invasifs, apparaissent tous affectés par des températures élevées (forte diminution des effectifs, voire totale disparition), la compétition entre les espèces natives et/ou invasives se surajoute aux effets du milieu.

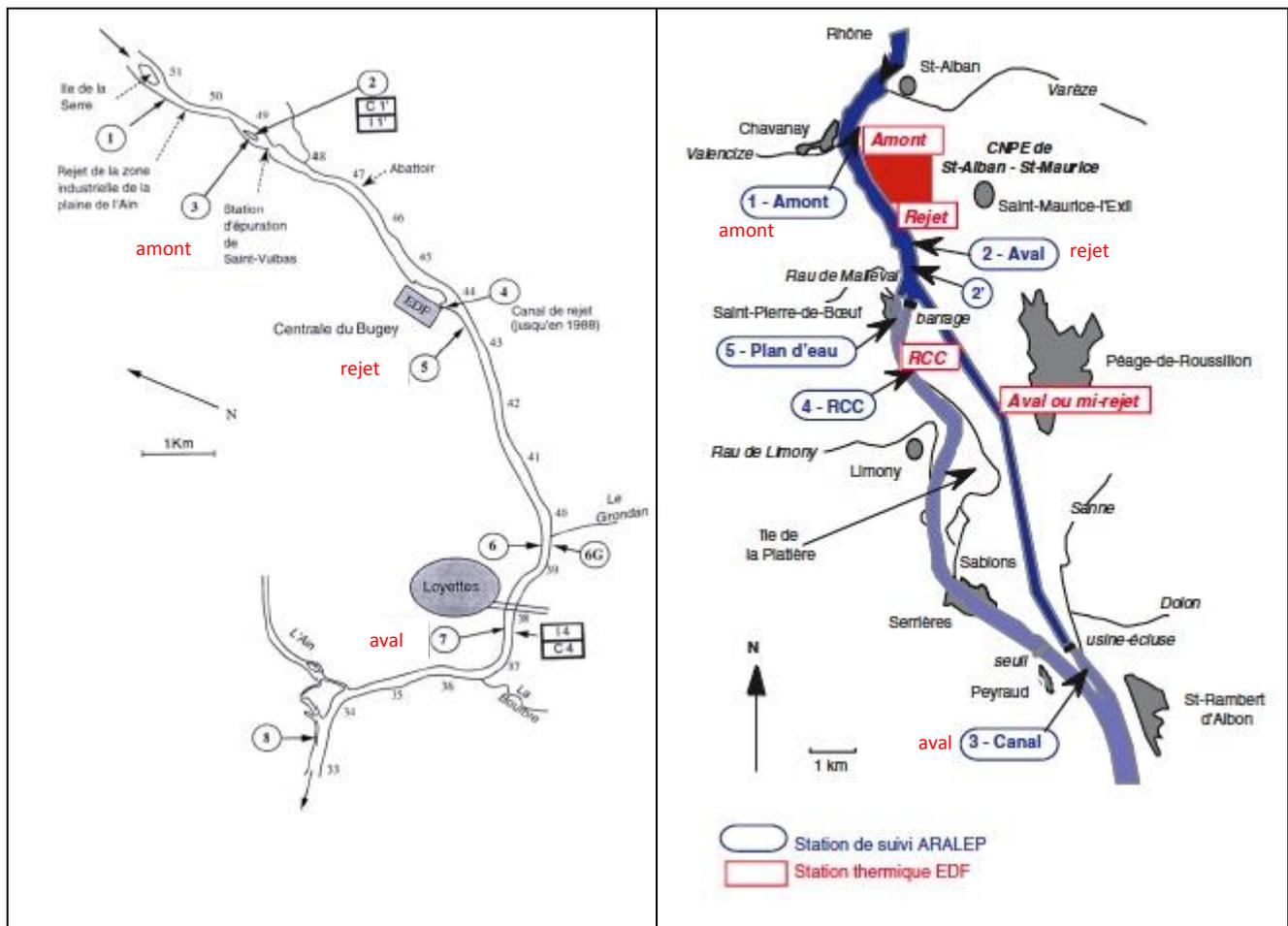
6 Bibliographie

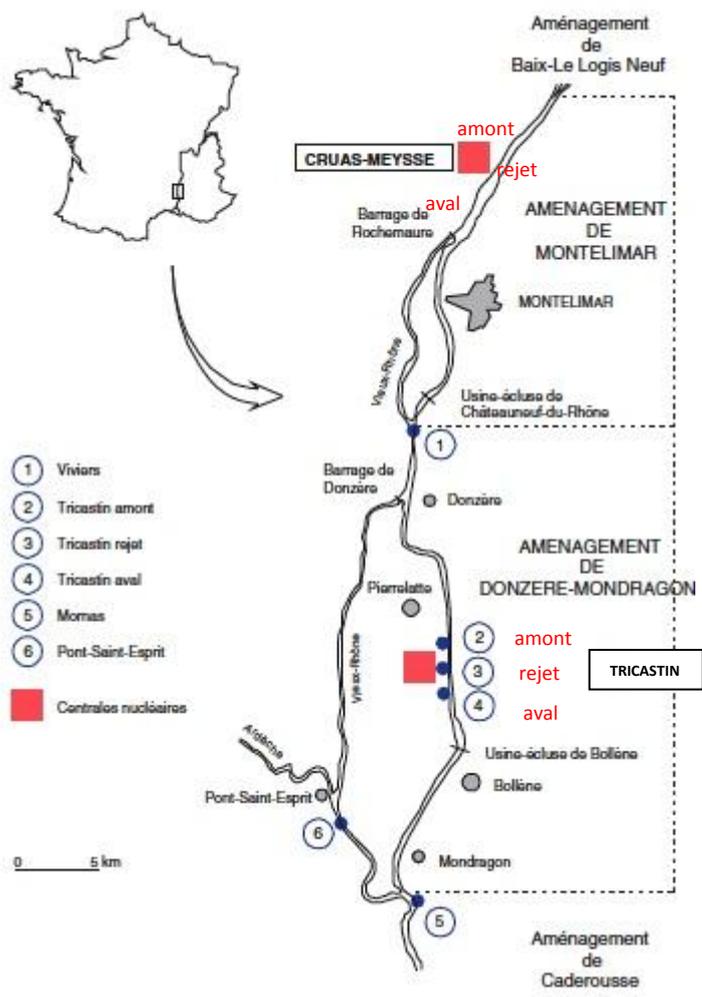
- Bady P., Fruget J.F., 2006. *Etude thermique globale du Rhône. Phase 3. Influence de la variabilité hydroclimatique 1985-2004 sur les peuplements de macroinvertébrés*. Rapport Aralep à EDF DTG, 28p
- Bonada N., Doledec S., Statzner B., 2007. *Taxonomic and biological trait differences of stream macroinvertebrate communities between Mediterranean and temperate regions : implications for future climatic scenarios*. *Global Change Biology* 13, 1658-1671
- Carrel G., Desaint B., Fruget J.F., Khalanski M., Olivier J.M., Poirel A., Souchon Y., 2006. *Etude thermique globale du Rhône – Phase 3*. Rapport Aralep, Université Lyon, Cemagref, EDF
- Charvet S., Statzner B., Usseglio-Polatera P., and Dumont B., 2000. *Traits of benthic macroinvertebrates in semi-natural French streams : an initial application to biomonitoring in Europe*. *Freshwater Biology* 43, 277:296
- Chevenet F., Doledec S., and Chessel D., 1994. *A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data*. *Freshwater Biology* 31, 295:309
- Daufresne M., Bady P., Fruget J.F., 2007. *Impacts of global changes and extreme hydroclimatic events on macroinvertebrate community structures in the French Rhône River*. *Oecologia* 151,544:559
- 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
- Khalaf G., Tachet H., 1980. *Colonization of artificial substrata by macroinvertebrates in a stream and variations according to stone size*. *Freshwater Biology* 10, 475:482
- Khalanski M., Carrel G., Desaint B., Fruget J.F., Olivier J.M., Poirel A., Souchon Y., 2008. *Etude thermique globale du Rhône – Impacts hydrobiologiques des échauffements cumulés*. *Hydroécologie Appliquée* 16, 53:108
- Souchon Y., Roger M.C., Villeneuve B., Piffady J., 2011. *Rhône amont. CNPE Bugey. Tendances temporelles de l'hydrologie, de la température et des communautés biologiques de macroinvertébrés et de poisons au cours des trente dernières années (1980-2009)*. Rapport CEMAGREF Lyon à EDF R&D, 56p
- Southwood T.R.E., 1977. *Habitat, the templet for ecological strategies ?*. *Journal of Animal Ecology* 46, 337:365
- Statzner B., Hoppenhaus K., Arens M.-F. and Richoux P., 1997. *Reproductive traits, habitat use and templet theory: a synthesis of world-wide data on aquatic insects*. *Freshwater Biology* 38, 109:135
- Statzner B., Doledec S. and Hugueny B., 2004. *Biological trait composition of European stream invertebrate communities: assessing the effects of various trait filter types*. *Ecography* 27(4), 470 :488
- Statzner B., Bonada N., Doledec S., 2008. *Biological attributes discriminating invasive from native European stream macroinvertebrates*. *Biological Invasions* 10-4, 517:530
- Statzner B., Beche L., 2010. *Can biological invertebrate traits resolve effects of multiple stressors on running water ecosystems ?*. *Freshwater Biology* 55 (Suppl. 1), 80:119
- Tachet H., Richoux P., Bournaud M. and Usseglio-Polatera P., 2000. *Invertébrés d'eau douce, Systématique, biologie, écologie*. CNRS Eds, 4eme edition, Paris. 587p
- Townsend and Hildrew, 1994. *Species traits in relation to a habitat templet for rivers systems*. *Freshwater biology* 31, 265:275

- Townsend C.R., Doledec, S. and Scarsbrook M., 1997. *Species traits in relation to temporal and spatial heterogeneity in streams: a test of habitat templet theory*. *Freshwater Biology* 37, 367:387
- Usseglio-Polatera P., Bournaud M., Richoux P. and Tachet H., 2000. *Biological and ecological traits of benthic freshwater macroinvertebrates : relationship and definition of groups with similar traits*. *Freshwater Biology* 43, 175:205

Annexe 1 : Localisation (point kilométrique ou pk) des stations de surveillance hydroécologique des CNPE du Rhône pour les macroinvertébrés. Figures issues de *Khalanski et al. 2008*. Sur la figure de chaque site, les stations utilisées dans cette étude (et intitulées dans ce cadre précis amont – rejet – aval) sont marquées en rouge.

Pk	Amont	Rejet	aval
Bugey	49.0	43.5	37.75
Saint-Alban	47.0	49.0	62.0
Cruas	147.0	148.0	150.7
Tricastin	183.5	184.5	192.0





Annexe 2 : Référence des taxons utilisés dans l'analyse et leurs codes dans les AFC (taxons invasifs en marron). Logique utilisée : les 3 premières lettres du genre et taxon. Lorsque l'on ne va pas à l'espèce, les premières lettres puis 00 avec une approche descendante : Gam00 pour Gammaridae, Gamm00 pour Gammarus, dans un souci de déduction possible de l'espèce à partir du code.

Code	Taxon	Groupe	Code	Taxon	Groupe	Code	Taxon	Groupe
Aceeph	Acentria ephemerella	Autres	Gamroe	Gammarus roeseli	Crustacé	Phyfon	Physa fontinalis	Mollusque
Amphi00	Amphinemura	Autres	Gamtig	Gammarus tigrinus	Crustacé	Physel00	Physella	Mollusque
Brachy00	Brachyptera	Autres	Hemano	Hemimysis anomala	Crustacé	Pisid00	Pisidium	Mollusque
Braris	Brachyptera risi	Autres	Jaeist	Jaera istri	Crustacé	Piscas	Pisidium casertanum	Mollusque
Brasow	Branchiura sowerbyi	Autres	Limben	Limnomyia benedeni	Crustacé	Pismoï	Pisidium moitessierianum	Mollusque
Chaet00	Chaetogaster	Autres	Mysi00	MYSIDAE	Crustacé	Pissub	Pisidium subtruncatum	Mollusque
Chloro00	Chloroperla	Autres	Orclim	Orconectes limosus	Crustacé	Pisten	Pisidium tenuilineatum	Mollusque
Crimuc	Cristatella mucedo	Autres	Promer	Proasellus meridianus	Crustacé	Plan00	PLANORBIDAE	Mollusque
Denlac	Dendrocoelum lacteum	Autres	Athibi	Atherix ibis	Diptère	Placar	Planorbis carinatus	Mollusque
Dug00	Dugesia	Autres	Atri00	Atrichops	Diptère	Potam00	Potamopyrgus	Mollusque
Duggon	Dugesia gonocephala	Autres	Atrcra	Atrichops crassipes	Diptère	Potant	Potamopyrgus antipodarum	Mollusque
Dugpol	Dugesia polychroa	Autres	Bezz00	Bezzia	Diptère	Radix00	Radix	Mollusque
Dugtig	Dugesia tigrina	Autres	Cerat00	CERATOPOGONIDAE	Diptère	Sphae00	SPHAERIIDAE	Mollusque
Eistet	Eiseniella tetraedra	Autres	Chiro00	CHIRONOMIDAE	Diptère	Sphaeri00	Sphaerium	Mollusque
Enchy00	ENCHYTRAEIDAE	Autres	Chironi00	Chironomini	Diptère	Sphcor	Sphaerium comeum	Mollusque
Erpobd00	Erpobdella	Autres	Chiron00	Chironomus	Diptère	Theflu	Theodoxus fluviatilis	Mollusque
Erpoc	Erpobdella octoculata	Autres	Chiplu	Chironomus gpe	Diptère	Valva00	Valvata	Mollusque
Erpob00	ERPOBDELLIDAE	Autres	Chithu	Chironomus gpe	Diptère	Valcri	Valvata cristata	Mollusque
Eulgen	Euleuctra geniculata	Autres	Clino00	CLINOCERINAE	Diptère	Valpis	Valvata piscinalis	Mollusque
Fresul	Fredericella sultana	Autres	Diam00	DIAMESINAE	Diptère	Valpul	Valvata pulchella	Mollusque
Gloss00	Glossiphonia	Autres	Dolic00	DOLICHOPODIDAE	Diptère	Vivviv	Viviparus viviparus	Mollusque
Glocom	Glossiphonia complanata	Autres	Empi00	EMPIDIDAE	Diptère	Calop00	Calopteryx	Odonate
Glohet	Glossiphonia heteroclita	Autres	Hemer00	HEMERODROMIINAE	Diptère	Calspl	Calopteryx splendens	Odonate
Haecos	Haementeria costata	Autres	Limo00	LIMONIIDAE	Diptère	Calvir	Calopteryx virgo	Odonate
Helsta	Helobdella stagnalis	Autres	Ortho00	Orthocladinae	Diptère	Coena00	Coenagrion	Odonate
Hemmar	Hemicleipsis marginata	Autres	Psych00	PSYCHODIDAE	Diptère	Coen00	COENAGRIONIDAE	Odonate
Hydra00	Hydra	Autres	Simu00	SIMULIIDAE	Diptère	CoePla	Coenagrionidae Platycnemidae	Odonate
Hydcan00	HYDRACARINA	Autres	Strat00	STRATIOMYIDAE	Diptère	Eryth00	Erythromma	Odonate
Hypinv	Hypania invalida	Autres	Taba00	TABANIDAE	Diptère	Erylin	Erythromma lindenii	Odonate
Iso00	Isoperla	Autres	Tanypp00	Tanyptodinae	Diptère	Eryvir	Erythromma viridulum	Odonate
Lepi00	LEPIDOPTERA	Autres	Tanyt00	Tanytarsini	Diptère	Gomp00	Gomphus	Odonate
Leuct00	Leuctra	Autres	Tipul00	TIPULIDAE	Diptère	Iscele	Ischnura elegans	Odonate
Lumb00	LUMBRICULIDAE	Autres	Baet00	BAETIDAE	Ephémère	Libell00	LIBELLULIDAE	Odonate
Naid00	NAIDIDAE	Autres	Baeti00	Baetis	Ephémère	Orthe00	Orthetrum	Odonate
Nemat00	NEMATODA	Autres	Baefus	Baetis fuscatus	Ephémère	Ortbru	Orthetrum brunneum	Odonate
Nem00	Nemoura	Autres	Baemut	Baetis muticus	Ephémère	Ortcan	Orthetrum cancellatum	Odonate
Oligo00	OLIGOCHAETA	Autres	Baerho	Baetis rhodani	Ephémère	Plat00	PLATYCNEMIDIDAE	Odonate
Pecmag	Pectinatella magnifica	Autres	Caen00	Caenis	Ephémère	Platy00	Platycnemis	Odonate
Pisgeo	Piscicola geometra	Autres	Caeluc	Caenis luctuosa	Ephémère	Plapen	Platycnemis pennipes	Odonate
Plum00	Plumatella	Autres	Caerob	Caenis robusta	Ephémère	Adice00	Adicella	Trichoptère
Poly00	Polycelis	Autres	Cenlut	Centroptilum luteolum	Ephémère	Agray00	Agraylea	Trichoptère
Polnig	Polycelis nigra	Autres	Cloeon00	Cloeon	Ephémère	Athri00	Athripsodes	Trichoptère
Progra	Prostoma graecense	Autres	Clodip	Cloeon dipterum	Ephémère	Cerac00	Ceraclea	Trichoptère
Proto00	Protonemura	Autres	Ecdyo00	Ecdyonurus	Ephémère	Cerann	Ceraclea annulicornis	Trichoptère
Sial00	Sialis	Autres	Ephem00	Ephemera	Ephémère	Cerdis	Ceraclea dissimilis	Trichoptère
Sialut	Sialis lutaria	Autres	Ephdan	Ephemera danica	Ephémère	Chelep	Cheumatopsyche lepida	Trichoptère
Spong00	SPONGILLIDAE	Autres	Ephem00	Ephemerella	Ephémère	Cyrn00	Cyrnus	Trichoptère
Stylac	Stylaria lacustris	Autres	Habrol00	Habroleptoides	Ephémère	Cyrtri	Cyrnus trimaculatus	Trichoptère
Styher	Stylodrilus heringianus	Autres	Habrop00	Habrophlebia	Ephémère	Ecnom00	Ecnomus	Trichoptère
Tub00	Tubificidae	Autres	Hepta00	Heptagenia	Ephémère	Ecnten	Ecnomus tenellus	Trichoptère
Agab00	Agabus	Coléoptère	Hepcoe	Heptagenia coerulans	Ephémère	Halrad	Halesus radiatus	Trichoptère
Bryele	Brychius elevatus	Coléoptère	Hepsul	Heptagenia sulphurea	Ephémère	Hydpsy00	Hydropsyche	Trichoptère
Dryop00	Dryops	Coléoptère	Lepto00	LEPTOPHLEBIIDAE	Ephémère	Hydang	Hydropsyche angustipennis	Trichoptère
Elmi00	Elmis	Coléoptère	Paral00	Paraleptophlebia	Ephémère	Hydcon	Hydropsyche contubernalis	Trichoptère
Elmaen	Elmis aenea	Coléoptère	Potlut	Potamanthus luteus	Ephémère	Hydex0	Hydropsyche exocellata	Trichoptère
Esol00	Esolus	Coléoptère	Probif	Proclleon bifidum	Ephémère	Hydmod	Hydropsyche modesta	Trichoptère
Esopar	Esolus parralelepedus	Coléoptère	Serign	Serratella ignita	Ephémère	Hydorn	Hydropsyche ornata	Trichoptère
Hali00	Halipilus	Coléoptère	Aphaes	Aphelocheirus aestivalis	Hétéroptère	Hydpel	Hydropsyche pellucidula	Trichoptère
Hallin	Halipilus lineaticollis	Coléoptère	Corixa	Corixa	Hétéroptère	Hydsil	Hydropsyche siltalai	Trichoptère
Hydr00	Hydraena	Coléoptère	Corixi00	CORIXIDAE	Hétéroptère	Hydropt00	Hydroptila	Trichoptère
Limn00	Limnius	Coléoptère	Naumac	Naucoris maculatus	Hétéroptère	Hydspa	Hydroptila sparsa	Trichoptère
Limvol	Limnius volckmari	Coléoptère	Aclrac	Acrololus lacustris	Mollusque	Hydvec	Hydroptila vectis	Trichoptère
Mac4	Macronychus quadratuberculatus	Coléoptère	Ancy00	ANCYLIDAE	Mollusque	Lephir	Lepidostoma hirtum	Trichoptère
Oreuil	Orectochilus villosus	Coléoptère	Anclfu	Ancylus fluviatilis	Mollusque	Lept00	LEPTOCERIDAE	Trichoptère
Ouli00	Oulimnius	Coléoptère	Anivor	Anisus vortex	Mollusque	Limne00	LIMNIPHILIDAE	Trichoptère
Oultub	Oulimnius tuberculatus	Coléoptère	Batcon	Bathymphalus contortus	Mollusque	Limnep00	Limnephilus	Trichoptère
Pomsub	Pomatinus substriatus	Coléoptère	Bitten	Bithynia tentaculata	Mollusque	Lype00	Lype	Trichoptère
Riol00	Riolus	Coléoptère	Corbi00	Corbicula	Mollusque	Myst00	Mystacides	Trichoptère
Riosub	Riolus subvilloseus	Coléoptère	Corflu	Corbicula fluminea	Mollusque	Mysazu	Mystacides azurea	Trichoptère
Sten00	Stenelmis	Coléoptère	Drepol	Dreissena polymorpha	Mollusque	Neubim	Neureclipsis bimaculata	Trichoptère
Ase100	ASELLIDAE	Crustacé	Ferclre	Ferrissia clessiniana	Mollusque	Oecet00	Oecetis	Trichoptère
Aseaqu	Asellus aquaticus	Crustacé	Galtru	Galba truncatula	Mollusque	Orthot00	Orthotrichia	Trichoptère
Atydes	Atyaephyra desmarestii	Crustacé	Gyrau00	Gyraulus	Mollusque	Plectr00	Plectrocnemia	Trichoptère
Checur	Chelicorophium curvispinum	Crustacé	Gyralb	Gyraulus albus	Mollusque	Plegen	Plectrocnemia geniculata	Trichoptère
Crapse	Crangonyx pseudogracilis	Crustacé	Hipcom	Hippeutis complanatus	Mollusque	Polyclt00	POLYCENTROPODIDAE	Trichoptère
Diker00	Dikerogammarus	Crustacé	Litnat	Littoridinopsis naticoides	Mollusque	Polfla	Polycentropus flavomaculatus	Trichoptère
Dikvil	Dikerogammarus villosus	Crustacé	Lymn00	Lymnaea	Mollusque	Psypus	Psychomyia pusilla	Trichoptère
Gam00	GAMMARIDAE	Crustacé	Lymna00	LYMNAEIDAE	Mollusque	Rhyaco00	Rhyacophila	Trichoptère
Gamm00	GAMMARUS	Crustacé	Mendil	Mnecetus dilatatus	Mollusque	Setod00	Setodes	Trichoptère
Gamfos	Gammarus fossarum	Crustacé	Physa00	Physa	Mollusque	Setarg	Setodes argenteus	Trichoptère
Gampul	Gammarus pulex	Crustacé	Phyacu	Physa acuta	Mollusque	Stact00	Stactobia	Trichoptère