

Décrire l'évolution des peuplements de poissons à l'heure du changement climatique

Ce chapitre a été rédigé par
Florence Baptist (Biotope)
Olivier Perceval (Onema)
Nicolas Poulet (Onema)
Nirmala Séon-Massin (ONCFS)

Avec la contribution de
Laëtitia Buisson (UMR Ecolab, Univ. Paul Sabatier)
Martin Daufresne (Irstea)
Cécile Delattre (EDF, R&D)
Daniel Gerdeaux (Inra)
Gaël Grenouillet (UMR EDB, Univ. Paul Sabatier)
Laurence Tissot (EDF, R&D).

- 42 ■ Introduction
- 44 ■ Impacts observés du changement climatique : les tendances générales
- 57 ■ Quelques cas d'étude en France métropolitaine
- 61 ■ Conclusions et perspectives



Introduction

Les lacs, cours d'eau et marais ne couvrent que 0,01 % de la surface de la Terre. Malgré cette faible superficie, ces systèmes abritent une grande variété d'espèces (Mc Allister 1997). Ainsi, environ 9% du nombre total d'espèces animales identifiées à ce jour (soit environ 1 400 000) vivent dans les milieux aquatiques continentaux (Balian *et al.* 2008). Quarante pour cent des 30 000 espèces de poissons connues dans le monde et plus de 100 000 espèces d'invertébrés vivent en eau douce⁷. En dépit de cette richesse, les milieux dulçaquicoles présentent des taux d'extinction relatifs et absolus nettement plus élevés que les milieux marins et terrestres (Dudgeon *et al.* 2006, Heino *et al.* 2009). En France métropolitaine, quatre espèces de poissons d'eau douce disparues et quatre en danger critique d'extinction sont recensées sur les 69 évaluées⁸ (liste rouge UICN France, MNHN, SFI, Onema 2010). Dans le monde, plus d'une douzaine d'espèces semblent avoir disparu (voir le site <http://creo.amnh.org>). Ce déclin s'explique principalement par la surexploitation des populations, la pollution des eaux, les modifications des régimes hydrologiques, la destruction, la fragmentation, l'homogénéisation des habitats ou encore les introductions accrues d'espèces invasives (Dudgeon *et al.* 2006).

Le changement climatique accentuera très probablement ce phénomène à travers l'augmentation de la température des eaux, la réduction des précipitations ou indirectement à travers l'émergence de conflits d'usage autour de la ressource en eau (Xenopoulos *et al.* 2005). Des observations empiriques réalisées au cours du XX^e siècle ont ainsi montré que le changement climatique affectait d'ores et déjà de nombreuses espèces et communautés d'espèces dans différentes régions du globe (Hughes 2000, McCarty 2001, Walther *et al.* 2002, Parmesan et Yohe 2003, Root *et al.* 2003).

Comprendre les effets précis du changement climatique sur les peuplements piscicoles est ainsi devenu essentiel afin de pouvoir mettre en œuvre des mesures d'adaptation cohérentes avec celles permettant d'atténuer l'effet des autres contraintes anthropiques exercées sur le milieu (Heino *et al.* 2009).

Depuis plusieurs décennies, les travaux visant à qualifier les effets contemporains du changement climatique sur l'environnement se sont multipliés. Diverses approches sont proposées incluant l'expérimentation en conditions (semi) contrôlées et l'analyse des données passées et actuelles des suivis piscicoles (Encadré 3). Les résultats obtenus permettent d'appréhender l'impact actuel du changement climatique à diverses échelles spatiales et temporelles.

L'objet de ce chapitre est de présenter les résultats les plus récents concernant les modifications observées de la faune piscicole d'eau douce, de l'organisme à la communauté, en réponse au changement climatique.

7 - Chiffres avancés à l'occasion de la journée annuelle d'information de l'Eawag mardi 22 juin 2010 : http://www.eawag.ch/index_EN.

8 - Le nombre total d'espèces de poisson d'eau douce recensées en France métropolitaine s'élève à 95. L'état des lieux réalisé par l'UICN a porté sur 69 espèces parmi ces 95 (source : UICN France, MNHN, SFI, Onema 2010).

Quelles données pour étudier l'évolution à long terme des peuplements aquatiques ?

L'étude de l'évolution à long terme des peuplements aquatiques nécessite de disposer de chroniques sur plusieurs décennies sur des espèces cibles et idéalement des conditions environnementales (thermie, physico-chimie, hydrologie...). En France, des données sont collectées au niveau des stations du réseau hydrobiologique et piscicole (RHP, depuis 1995), versées en partie dans les nouveaux réseaux de surveillance redéfinis avec la directive cadre sur l'eau depuis 2007, et des centres nucléaires de production d'électricité (CNPE, depuis 1977).

Le réseau hydrobiologique et piscicole (RHP)

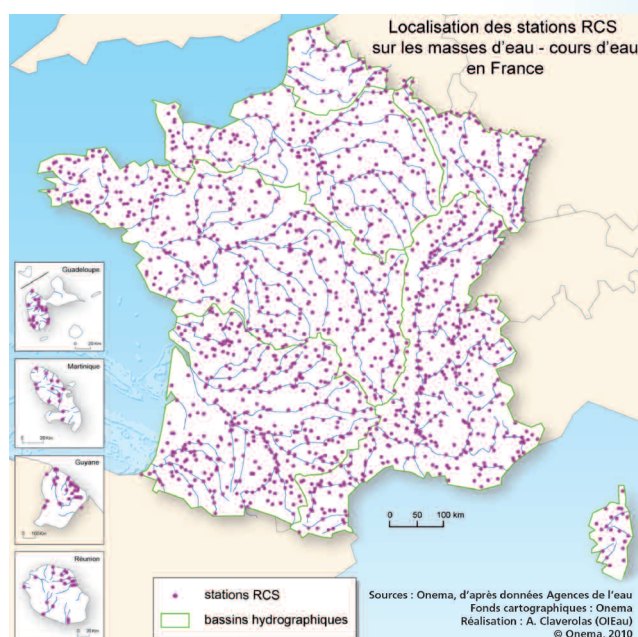
Mis en œuvre à l'échelle nationale à partir de 1995, le RHP était anciennement constitué d'un ensemble d'environ 650 sites prospectés annuellement par la pêche à l'électricité. Ce suivi était intégré dans les programmes de suivi de la qualité des eaux qu'étaient le réseau national de bassin (RNB) et le réseau complémentaire de bassin (RCB). Depuis 2007, les réseaux de contrôle de surveillance (RCS) et de contrôle opérationnel (RCO) se sont respectivement substitués au RNB et RCB.

Au sein de ces nouveaux réseaux, le nombre de sites prospectés pour le suivi piscicole est de 1 506 sur les 1 569 stations que compte le RCS (Figure 22). Ces stations sont échantillonnées une fois tous les deux ans et permettent ainsi d'évaluer l'état des communautés piscicoles et les tendances d'évolution au niveau d'un bassin. Néanmoins le changement d'objectif opéré entre le RHP et le RCS (vérification de l'atteinte du bon état *via* des bioindicateurs) a entraîné une redéfinition de la stratégie d'échantillonnage (méthodes, pas de temps...) ce qui complexifie l'analyse des données.

Les suivis au niveau des centres nucléaires de production d'électricité

Le parc de production nucléaire d'EDF en France est constitué de 19 centrales dont 14 situées en grands cours d'eau (Loire-Vienne, Rhône, Seine, Garonne, Rhin-Meuse-Moselle), quatre en bord de mer et une en estuaire (Gironde). Chaque centrale dispose, depuis sa mise en service, d'une surveillance environnementale avec un suivi hydrobiologique réalisé par une équipe scientifique. Un rapport annuel public est produit pour chaque centrale et diffusé à l'administration. L'objectif de la surveillance physico-chimique et biologique de l'environnement est de connaître la concentration dans l'eau des substances chimiques rejetées par la centrale nucléaire, suivre l'évolution naturelle du milieu récepteur et déceler une évolution anormale qui proviendrait du fonctionnement de la centrale. Ces suivis constituent une source de données inégalée pour suivre l'évolution des communautés piscicoles.

Figure 22



Répartition des stations de suivi qualitatif des eaux superficielles (RCS) par district hydrographique.



Impacts observés du changement climatique : les tendances générales

Pour accomplir son cycle de vie, chaque espèce présente des exigences, plus ou moins marquées, en termes de qualité de l'eau (l'oxygène par exemple) et d'habitat (la vitesse de courant par exemple). Ces paramètres sont notamment conditionnés par deux facteurs clés que sont :

- la température, qui joue sur la productivité de l'écosystème ;
- l'hydrologie qui conditionne le transport solide et donc une partie de l'habitat.

L'interaction des deux influe sur l'oxygène dissous.

Ces deux facteurs évoluant de la source à l'estuaire, il est possible d'identifier des guildes⁹ d'espèces qui vont se succéder (ou s'ajouter) le long du gradient longitudinal. Huet (1949) a ainsi proposé une classification des communautés piscicoles basée sur la largeur et la pente du cours d'eau (facteurs corrélés à la morphologie, à l'hydrologie ou encore à la température).

De manière générale (Figure 23) :

- les espèces rhéophiles¹⁰, sténothermes¹¹ d'eau froide se rencontrent sur l'amont des cours d'eau (zone à truite). Elles incluent la truite commune (*Salmo trutta*), les chabots (*Cottus* sp.), la lamproie de Planer (*Lampetra planeri*), les vairons (*Phoxinus* sp.) ;
- les cyprinidés rhéophiles (barbeau commun (*Barbus barbus*), vandoises (*Leuciscus* sp), spirilin (*Alburnoides bipunctatus*), goujons (*Gobio* sp.), chevesne (*Squalius cephalus*), hotu (*Chondrostoma nasus*) caractérisent la zone intermédiaire du cours d'eau (zone à ombre et zone à barbeau) ;
- enfin, les espèces limnophiles¹² et thermophiles¹³ sont davantage inféodées aux zones situées en aval et à faible pente (zone à brème) avec par exemple la présence de la bouvière (*Rhodeus amarus*), la brème bordelière (*Blicca bjoerkna*), le rotengle (*Scardinius erythrophthalmus*), l'ablette (*Alburnus alburnus*), le gardon (*Rutilus rutilus*), le sandre (*Sander lucioperca*), la perche (*Perca fluviatilis*), la carpe (*Cyprinus carpio*).

L'accomplissement du cycle de vie des poissons et leur répartition étant principalement déterminés par la température et le régime hydrologique, le réchauffement climatique, est un facteur potentiellement fort de changement au sein des populations et communautés de poissons. Graduels ou au contraire brutaux, les effets interviennent à plusieurs niveaux, en affectant, par exemple, certains processus tels que la croissance ou la reproduction ou en modifiant la phénologie¹⁴, et par conséquent les relations au sein des réseaux trophiques. De fait, le changement climatique peut induire une modification de l'aire de répartition des espèces et donc de la structuration des communautés (Figure 24). Dans la suite, des exemples seront donnés illustrant la diversité et l'ampleur de ces effets.

9- Regroupement d'espèces taxonomiquement proche (ici les poissons) ayant des similitudes quant à leurs exigences vis-à-vis d'un ou plusieurs facteurs écologiques (température, hydrologie...).

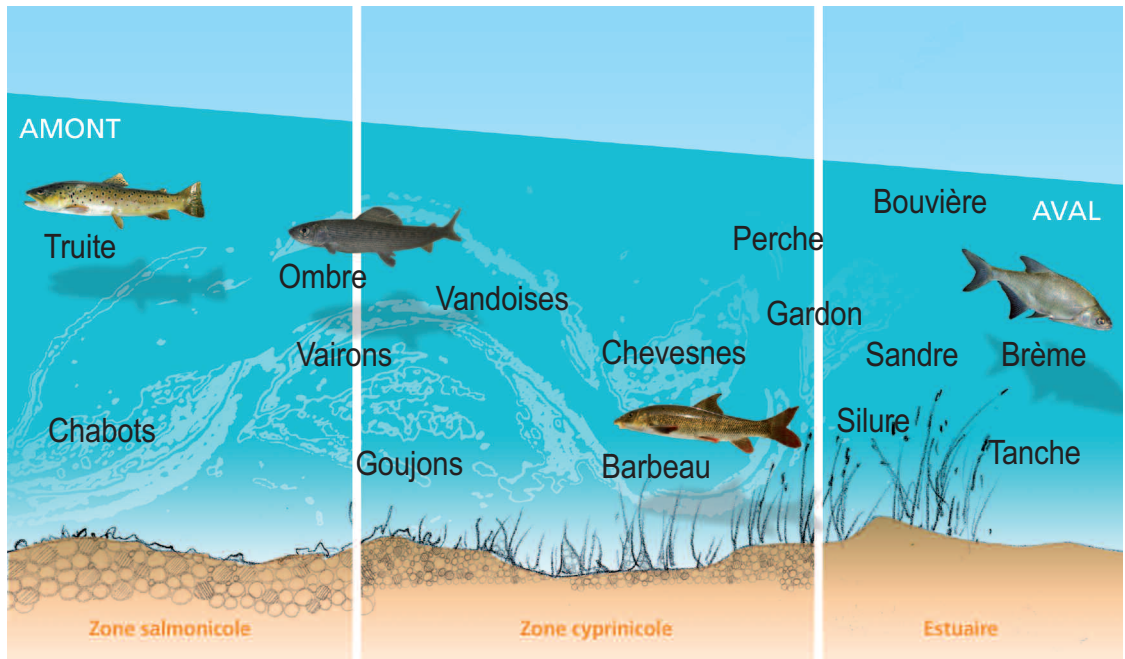
10- Organismes accomplissant la totalité de leur cycle de vie en milieu courant.

11- Organismes ne tolérant que des variations de température de faible amplitude autour des valeurs moyennes.

12- Organismes vivant dans les parties calmes des cours d'eau ou dans les eaux stagnantes (marais par exemple).

13- Organismes qui affectionnent les eaux chaudes.

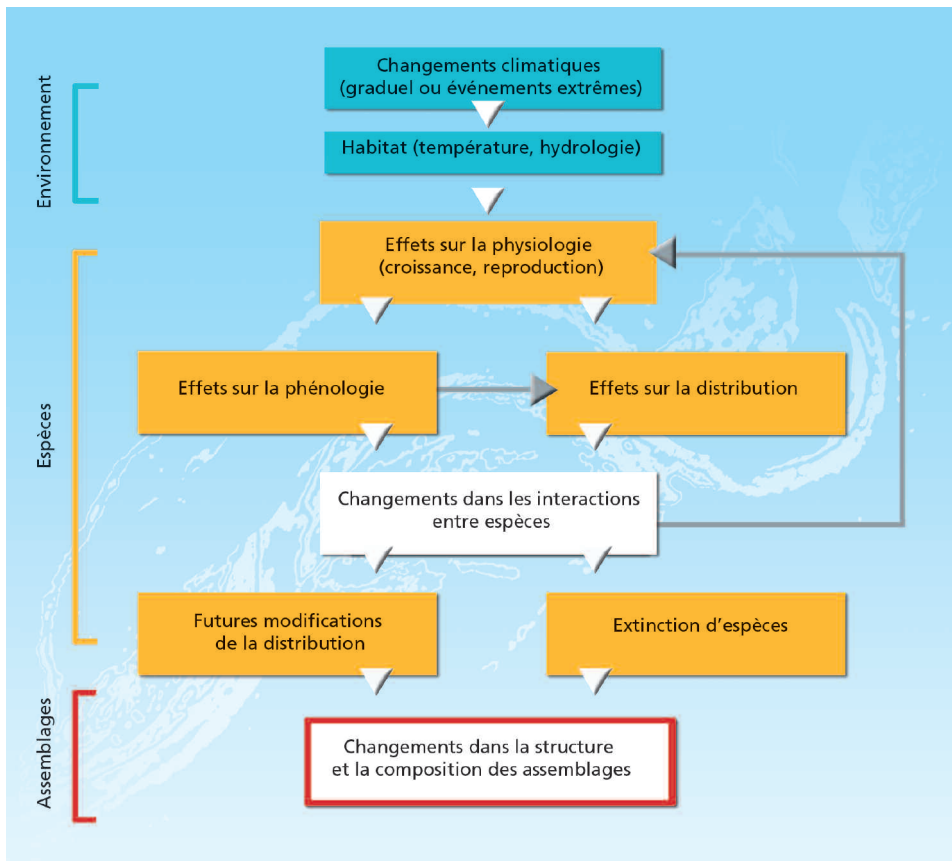
Figure 23



Évolution schématique de la structure des communautés piscicoles le long du gradient amont-aval.

© N. Poulet - Onema, © A. Richard Onema,
© H. Carmié Onema, © Микова Наталья

Figure 24



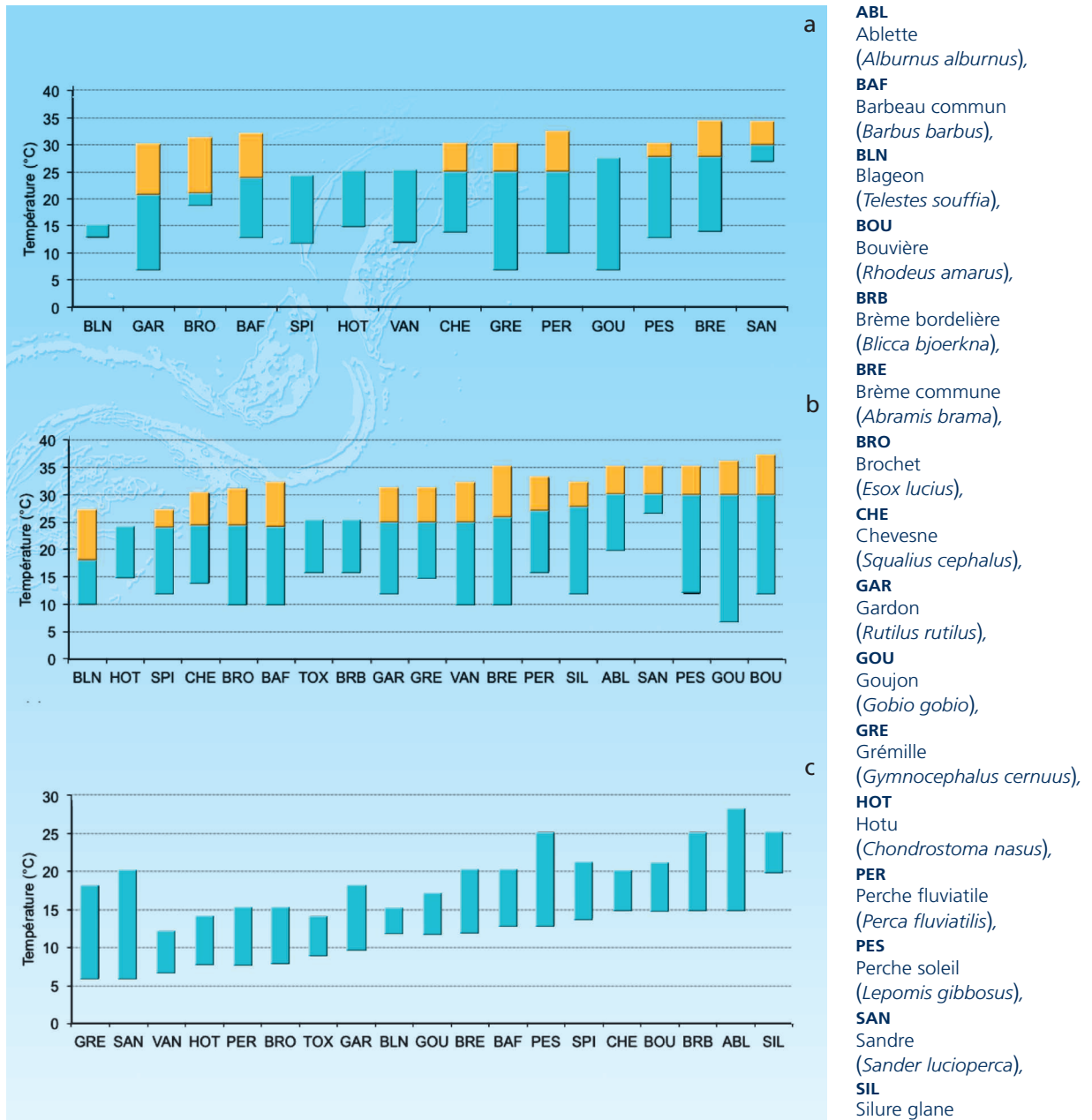
Conséquences potentielles du changement climatique sur les assemblages d'espèces de poisson (modifié d'après Hughes 2000 et Buisson 2009).

14- Phénologie : étude de l'apparition d'événements périodiques (annuels le plus souvent) dans le monde vivant, déterminées par les variations saisonnières du climat. En botanique, les événements périodiques sont par exemple la floraison, la feuillaison, la fructification. Dans le monde animal, on note par exemple l'arrivée d'oiseaux migrateurs, le retour des saumons pour le frai, etc.

Les impacts potentiels et observés du changement climatique sur la physiologie des organismes

L'ensemble des fonctions vitales comme le métabolisme, le taux d'ingestion et de digestion, la nage ou encore la reproduction est dépendant des conditions environnementales et notamment de la température de l'eau (Piffady 2010, Souchon et Tissot 2012, Figure 25). Par exemple, l'étape de maturation sexuelle et de formation des gamètes est généralement déclenchée par un changement de la température (élévation ou baisse, atteinte d'une valeur seuil, phénomènes liés au cycle jour/nuit). Il en est de même pour l'ensemble des étapes de la reproduction (migration, ponte, développement des œufs, voir par exemple Migaud *et al.* 2002).

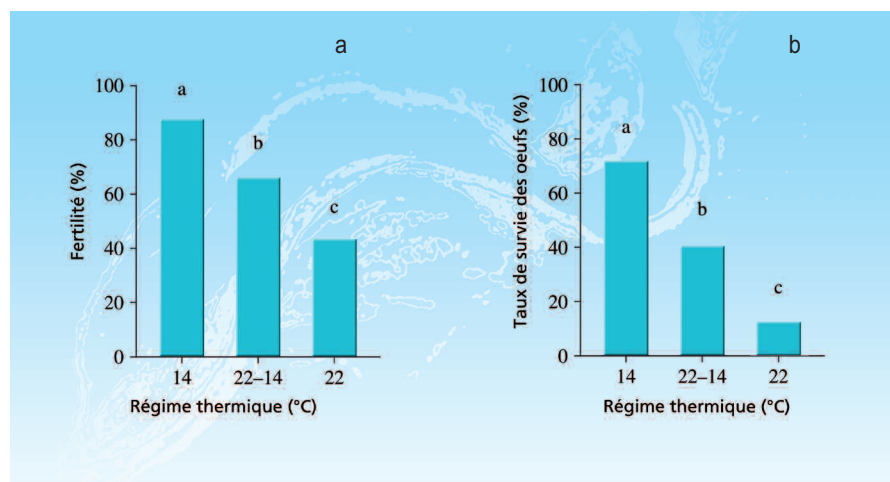
Figure 25



(a) Gamme optimale des températures (bleu) et zone de résistance (orange) des juvéniles et (b) des adultes, (c) gamme optimale des températures pour la reproduction (Souchon et Tissot 2012).

Des expériences en conditions contrôlées ont tenté d'évaluer l'impact d'une modification du régime thermique sur la physiologie de certains poissons, notamment des espèces cryophiles¹⁵ et sténothermes. Il a par exemple été montré qu'une température moyenne de 22°C contre 14°C durant la vitellogénèse¹⁶ du saumon atlantique (*Salmo salar*) réduisait fortement la fertilité et la survie des œufs (King *et al.* 2007, Figure 26).

Figure 26



(a) Taux moyen de fertilité et (b) de survie des œufs à différents régimes thermiques (maintenus à une température constante - 14°C ou 22°C - durant toute la durée de l'expérimentation ou à une température variable - 22°C durant six semaines puis 14°C durant six autres semaines). La présence de lettres différentes indique des différences significatives entre les traitements thermiques (modifié d'après King *et al.* 2007).

Des résultats comparables ont été observés dans le cas de la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*), du saumon argenté (*Oncorhynchus kisutch*), du chabot commun (*Cottus gobio*) ou du gardon (Flett *et al.* 1996, Pankhurst *et al.* 1996, Brodersen *et al.* 2011, Dorts *et al.* 2012) soulignant la forte sensibilité de certaines espèces à une modification du régime thermique (température seuil, amplitude, durée, répétition dans le temps) ainsi que l'importance de facteurs environnementaux tels que la disponibilité en nourriture (Brodersen *et al.* 2011). A noter également que les modifications du régime thermique peuvent modifier la capacité des espèces à tolérer une exposition à des substances toxiques (Encadré 6 p 55).

Ces résultats obtenus en conditions contrôlées ont également été observés *in natura*. Ainsi, au niveau de la centrale nucléaire de Tihange (Belgique), l'augmentation de la température en aval semble provoquer une accélération de la maturation et du développement des ovaires chez le gardon (Mattheeuws *et al.* 1981). Des résultats similaires ont été obtenus dans le cas du chabot commun : des conditions thermiques plus élevées dans certaines parties du bassin du Bez en France entraîneraient une augmentation de la croissance des jeunes, une accélération de la maturation, de l'effort reproductif et à l'inverse une réduction de la durée de vie (Abdoli *et al.* 2005, 2007). L'accélération du processus de maturation, stade auquel la croissance ralentit, aurait pour conséquence une réduction de la taille finale de l'organisme (Abdoli *et al.* 2005, 2007). Ce phénomène a été observé à une échelle beaucoup plus large aussi bien en milieu marin qu'en milieu dulçaquicole pour d'autres espèces de poisson et mis en relation avec le changement climatique (Daufresne *et al.* 2009, Jeppesen *et al.* 2010, Sheridan *et al.* 2011, Cheung *et al.* 2012). La taille moyenne des poissons aurait ainsi diminué à l'échelle du peuplement depuis une vingtaine d'années. Un des mécanismes proposés pour expliquer ce phénomène suit classiquement la loi de Bergmann selon laquelle la taille des organismes à sang chaud tendrait à diminuer lorsque la température du milieu augmente. Toutefois, les poissons étant ectothermes, un autre mécanisme sous-jacent a été invoqué pour expliquer ce phénomène. D'après Edeline *et al.* (2013), l'énergie accumulée (c'est-à-dire la différence entre ce que l'individu ingère et ce qu'il dépense pour se maintenir en vie) augmenterait plus vite chez les petits individus que chez les gros lorsque la température s'élève. Ce mécanisme les rendrait plus compétitifs pour l'exploitation des ressources par rapport aux grands individus induisant sur le long terme une réduction des tailles et une réorganisation des écosystèmes (Figure 27).

15- Organismes affectionnant les milieux froids.

16- Constitution du vitellus contenant des réserves nutritives des stades embryonnaires et stades larvaires précoces, habituellement vue comme une sphère jaunâtre qui diminue en taille pendant le développement.

Ainsi, et bien que le signal soit encore faible, le réchauffement de l'eau induit par le changement climatique semble d'ores et déjà affecter la croissance et potentiellement la reproduction de certains organismes. Les expérimentations et analyses présentées ci-dessus donnent une première indication sur l'ampleur des changements qui pourraient survenir dans le futur en réponse à une augmentation plus marquée de la température.

Figure 27



© N. Poulet - Onema

Le changement climatique pourrait favoriser les petites espèces et entraîner une diminution de la taille des individus des grandes espèces.

Effets sur la phénologie des organismes

Les variations saisonnières du climat déterminent de nombreux événements périodiques chez les poissons tels que la reproduction ou la migration. L'étude du calendrier de ces activités saisonnières (c'est-à-dire la phénologie) permet de mettre en évidence les réponses temporelles des poissons à des changements environnementaux.

Au cours des dernières décennies, des modifications phénologiques ont été observées dans de nombreuses régions du globe et ce pour une large variété de groupes taxonomiques incluant notamment les papillons, les amphibiens, les oiseaux, les mammifères, ainsi que de nombreuses espèces de plantes ligneuses ou herbacées (Parmesan et Yohe 2003, Root *et al.* 2003).

Dans le cas des poissons, les études sont plus rares du fait de la faible disponibilité de longues séries temporelles (Encadré 3). Les travaux de Wedekind *et al.* (2010) ont néanmoins mis en évidence une avancée de trois semaines de la période de ponte chez l'ombre commun (*Thymallus thymallus*) sur 62 années de suivi, en réponse à l'augmentation de la température de l'eau (Figure 28). Schneider *et al.* (2010) ont observé un phénomène similaire chez le doré jaune (*Sander vitreus*) à l'échelle d'un suivi de 69 ans. Gillet *et al.* (2006) ont constaté que le développement des gonades semble s'être accéléré chez le gardon du fait de l'augmentation moyenne des températures des eaux du lac Léman (7 ans de suivi). Des résultats analogues ont été observés au niveau de la centrale nucléaire de Tihange (Belgique) où l'augmentation de la température en aval semble provoquer une accélération du cycle de reproduction de cette même espèce (ponte plus précoce de trois semaines, Mattheeuws *et al.* 1981).

Dans le cas des salmonidés amphihalins, et bien que le lien avec le changement climatique n'ait pas été établi, une contraction du cycle biologique des saumons atlantiques a été mise en évidence dans les rivières de Bretagne et de Basse-Normandie (30 ans de suivi) ou en Angleterre (60 ans de suivi), entraînant un taux de renouvellement plus rapide des populations (Baglinière *et al.* 2004, Aprahamian *et al.* 2008). Le suivi des remontées des salmonidés amphihalins pendant près de 30 ans sur la Bresle (Somme et Seine-Maritime) montre que la migration de la truite de mer se concentre désormais sur l'été, la vague automnale ayant fortement diminué et que celle du saumon est retardée de près d'un mois et demi : elle a lieu aujourd'hui à la mi-septembre

(Euzenat, Fournel, Fagard, et Delmotte, données non publiées). Des résultats similaires ont été obtenus, dans le cas du saumon atlantique, sur la Nivelle (Pays basque), le Scorff (Bretagne) et l'Oir, un affluent de la Sélune (Basse Normandie) (Bal 2011).

Figure 28



© N. Poulet - Onema



L'ombre est une espèce dont la période de reproduction peut être avancée suite au réchauffement de l'eau.

Une modification de la phénologie sous forçage climatique peut aboutir à une perte de synchronie trophique entre les espèces, entraînant une restructuration des réseaux trophiques (Beebee 1995, Martin 2007, Saino *et al.* 2009, Helland *et al.* 2009, Shutter *et al.* 2012). Par exemple, l'augmentation des températures printanières depuis le début des années 1960 a provoqué un décalage temporel entre le bloom phytoplanctonique des diatomées d'un lac tempéré nord américain et les populations de daphnies qui s'en nourrissent (Winder et Schindler 2004). Différentes études ont également montré l'importance :

- de la température dans les relations proies-prédateurs entre l'omble du Pacifique (*Salvelinus malma*), des larves de phryganes et le périphyton (Kishi *et al.* 2005, Figure 29) ;
- de la période enneigée (lac gelé) dans les interactions entre la truite commune et l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus*) (Helland *et al.* 2009).

Figure 29

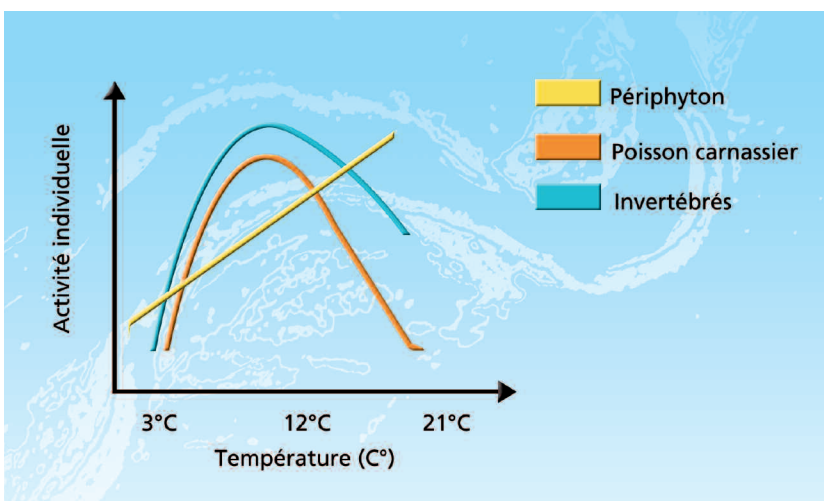
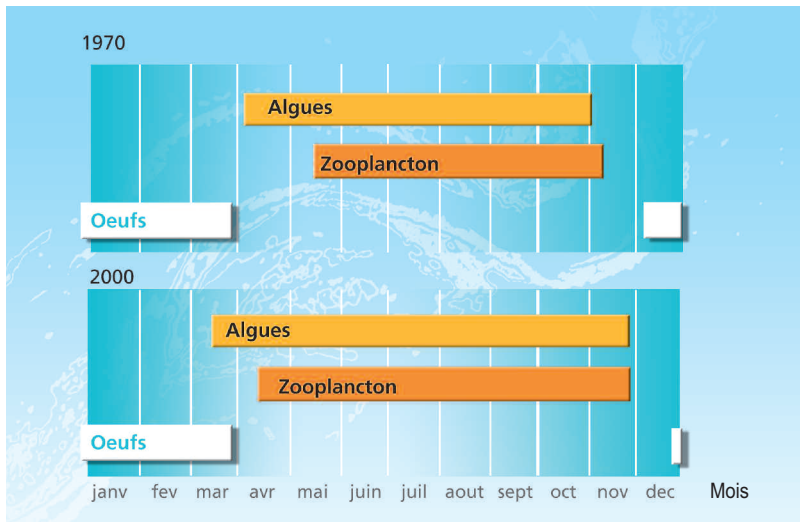


Illustration des interactions température – prédation d'après l'expérimentation en laboratoire de Kishi *et al.* (2005). Dans la zone de l'optimum thermique des poissons (12°C), le contrôle descendant sur les invertébrés favorise la production du périphyton. A basse température (3°C), aucun effet n'est observé. Enfin, à 21°C, la production du périphyton est contrôlée principalement par l'activité des invertébrés encore très actifs contrairement aux poissons carnassiers.

Enfin, sur le lac Léman, le développement anticipé du phyto- et du zooplancton en réponse à l'augmentation de la température de l'eau aurait favorisé en fin d'hiver le recrutement et le développement des larves de corégone (*Coregonus lavaretus*), une espèce planctonophage (Gerdeux 2004, Figure 30).

Figure 30



Amélioration de la synchronie entre les populations de corégones (*Coregonus lavaretus*) et la production de phytoplancton et zooplancton dans le lac Léman (www.cipel.org).

Au regard de ces quelques éléments et en dépit des jeux de données relativement restreints, il semblerait donc que la phénologie de certaines espèces de poisson ait déjà évolué avec le changement climatique en cours, engendrant dans le cas de certains lacs une modification des interactions proies-prédateurs.

Changements de distribution des espèces

Les espèces se distribuent dans des zones où les conditions environnementales sont favorables à leur cycle biologique. Soumises à un changement climatique, les espèces peuvent donc :

- soit adapter leur fonctionnement physiologique et de fait leurs traits de vie (adaptation individuelle ou sélection au niveau de la population) ;
- soit migrer et ainsi modifier leur distribution afin de suivre les modifications du climat, ceci à condition que les capacités de dispersion de ces espèces et la disponibilité en ressources permettent ces déplacements (Walther *et al.* 2002).

De très nombreuses études ont montré que des déplacements de distribution vers des latitudes ou altitudes plus élevées se sont produits au cours des dernières décennies en réponse à un réchauffement rapide du climat (Parmesan et Yohe 2003, Chen *et al.* 2011). Ces changements d'aire de distribution ont affecté une large gamme de groupes taxonomiques et notamment les poissons. Une méta-analyse (synthèse de 77 articles publiés entre 1980 et 2011) a tenté d'évaluer l'importance et la direction des changements observés ces dernières années (Comte *et al.* 2013). Bien que la plupart des travaux de recherche se soient principalement focalisés sur quelques familles (*Salmonidae*, *Cyprinidae*, *Centrarchidae* et *Percidae*) les résultats sont globalement cohérents et bi-directionnels. En effet, pour chacune des familles étudiées, et selon les espèces et leur localisation géographique, on observe selon les cas une augmentation ou une réduction d'aire d'habitats favorables. Néanmoins, il semblerait que les espèces et leur localisation géographique situées en amont (zone à truite, zone à barbeau) soient celles qui subiraient le plus souvent une contraction de leur aire d'habitat. A l'inverse, les espèces limnophiles et thermophiles (zone à brème) auraient tendance à être favorisées, étendant leur aire de distribution.



Figure 31



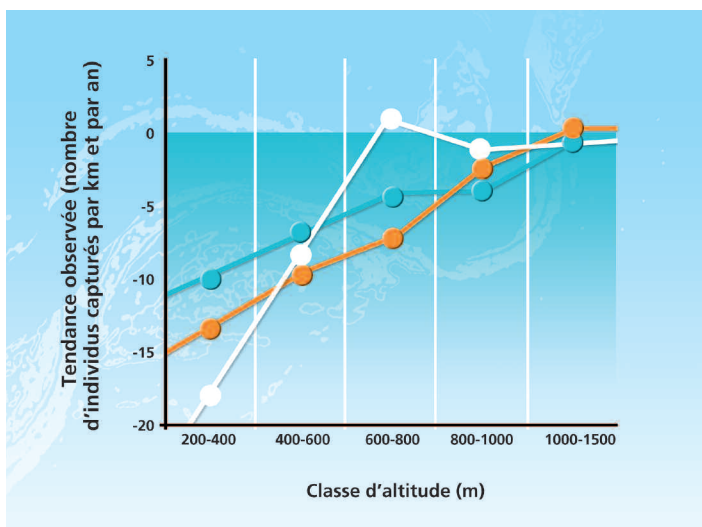
© N. Poulet - Onema

La truite a connu une diminution significative de son habitat favorable depuis les années 80.

Ces résultats sont confirmés à l'échelle de la France. Comte et Grenouillet (2013) ont comparé la distribution spatiale modélisée à l'échelle du réseau hydrographique français entre une période "ancienne" (1980-1992) et une période "récente" (2003-2008). Leurs résultats mettent en évidence une remontée de la majorité des espèces en altitude (moyenne : 13,7 m/décennie) et vers l'amont (moyenne : 0,6 km/décennie). De manière cohérente avec le déplacement des isothermes annuels, les espèces de poissons se sont déplacées le long du gradient altitudinal en étendant leur limite supérieure, tandis que des contractions significatives de la limite inférieure des espèces le long du gradient amont-aval ont été observées (notamment pour les espèces des zones intermédiaire et amont, Figure 31 ci-dessus). Cependant, la vitesse de déplacement de la plupart de ces espèces s'avère insuffisante pour suivre l'évolution des changements climatiques (thermie) le long des gradients amont-aval et altitudinal : ils auraient ainsi accumulé un retard certain dans leur réponse (altitude = 46,8 m/décennie, amont = 15 km/décennie).

Une étude suisse confirme également ces tendances dans le cas de la truite commune (Hari *et al.* 2006, Figure 32). Au cours des trois dernières décennies, la réduction de la surface des habitats thermiquement favorables et l'augmentation de la fréquence de la maladie prolifératrice rénale (PKD) (Encadré 4 page suivante) ont entraîné une perte massive du nombre d'individus (moyenne de 907 ind./km avant 1987/1988 *versus* moyenne de 484 ind./km après cette période).

Figure 32



Évolution de la tendance des captures à la ligne de truites dans les cours d'eau Suisse (par km et par an) en fonction de l'altitude (indicateur de l'évolution de la taille des populations par classe d'altitude). Les cercles blancs correspondent à l'évolution observée sur la période 1978 – 1987, les cercles bleus et oranges correspondent à l'évolution observée sur la période 1988 - 2001 (deux jeux de données distincts). Les résultats montrent tout d'abord que le déclin des effectifs diminue avec l'altitude. On observe ensuite qu'avant 1988, les effectifs étaient stables au-delà de 600 m ; depuis, cette limite est proche des 1 000 m suggérant que la baisse de effectifs n'est plus uniquement observée dans la partie basse des cours d'eau (modifié d'après Hari *et al.* 2006).

Evolution de la répartition d'autres organismes aquatiques

Les poissons ne sont pas les seuls organismes aquatiques dont la répartition géographique est susceptible d'évoluer sous l'influence du changement climatique.

Certaines cyanobactéries capables de produire des toxines telles que *Cylindrospermopsis raciborskii* par exemple, ont vu leur aire de répartition géographique évoluer récemment, notamment sous l'influence du changement climatique (Gugger *et al.* 2005a, Gugger *et al.* 2005b) avec des conséquences graves d'un point de vue à la fois sanitaire et écologique (réseau trophique, fonctionnement des écosystèmes). De même, certaines espèces de diatomées tropicales (par exemple, *Hydrosera triquetra* et *Diadesmis confervacea*) sont présentes de façon permanente depuis quelques années dans la plupart des rivières du Sud de la France, probablement en réponse au réchauffement observé (Coste 2006).

Les macroinvertébrés sont également affectés. Floury (2013) a par exemple montré que le réchauffement et, dans une moindre mesure, la réduction du débit de la Loire étaient impliqués dans la disparition ou le déclin progressif de macroinvertébrés rhéophiles et cryophiles (par exemple, *Chloroperlidae* sp.). A l'inverse, il semblerait que des taxons limnophiles et thermophiles, comprenant certaines espèces invasives (par exemple, les corbicules *Corbicula* sp.) soient favorisés. Des taxons polluo-sensibles (Brachycentridae, Philopotamidae) apparaissent également ces dernières années en lien avec l'amélioration de la qualité de l'eau.

Enfin, il n'est pas exclu que le réchauffement climatique ait une influence sur l'évolution spatiale de la maladie prolifératrice rénale (PKD) observée chez les truites, les ombres et les saumons (Hari 2006). En effet, un réchauffement prolongerait la saison d'activité de l'agent pathogène qui se propage uniquement lorsque la température de l'eau dépasse 9°C. En outre, la maladie ne se déclare qu'au-delà d'une température de 15°C (Gay *et al.* 2001, Chiltonczyk *et al.* 2002, Wahli *et al.* 2002). L'augmentation de la température des eaux pourrait donc favoriser la propagation de cette maladie, même si actuellement la cause première semble être liée aux pratiques halieutiques (déversement de poissons à partir de piscicultures infectées). Il en est de même pour les pathogènes de poissons tels que *Ichthyophonus* sp ou *Argulus coregoni* dont la propagation et la virulence pourraient être modifiées par le changement climatique (augmentation du taux de croissance du pathogène, modifications physiologiques ou immunitaires de l'hôte, etc., Marcogliese 2008, Kocan *et al.* 2009).

Les quelques études présentées ci-dessus montrent ainsi des changements de répartition d'ores et déjà observables dans certains cours d'eau que ce soit à l'échelle locale ou à une échelle plus importante. Ces mouvements peuvent conduire à des réductions des aires de distribution, voire à des extinctions locales d'espèces. En effet, l'habitat climatiquement favorable à une espèce peut devenir trop petit ou trop isolé de son aire de distribution géographique initiale du fait d'une fragmentation naturelle (comme les bassins hydrographiques, le relief, le continent) et/ou anthropique (comme les barrages et seuils, les altérations hydromorphologiques) trop importante pour qu'elle assure sa dispersion au rythme rapide des changements climatiques actuels (Devictor *et al.* 2008, Isaak *et al.* 2013, Comte et Grenouillet 2013). A noter que certaines études suggèrent qu'en plus du changement climatique vu sous la forme de modifications graduelle de la thermie, il est important de tenir compte de l'impact des événements climatiques extrêmes (Encadré 5). Au contraire, des espèces peuvent être favorisées par les modifications du climat, et profiter par ailleurs de brèches dans les frontières biogéographiques causées par les activités anthropiques (comme les canaux interbassins, les échanges mondiaux, les introductions volontaires d'espèces), colonisant ainsi de nombreux nouveaux habitats et pouvant devenir potentiellement invasives (Walther *et al.* 2002, Rahel et Olden 2008). Comme dans le cas d'une modification de la phénologie, ces changements de distribution modifient la structure des communautés. Une étude réalisée par Daufresne et Boët (2007) a par exemple mis en évidence un accroissement de la richesse spécifique et une décroissance de l'équitabilité¹⁷ des communautés piscicoles en réponse à une augmentation de la température de l'eau dans certains cours d'eau français (Loire, Rhône, Seine). La baisse d'équitabilité s'expliquerait principalement par le nombre réduit d'espèces bénéficiant du changement climatique. D'autres études ont souligné également une

17- Equitabilité : indicateur décrivant la répartition des individus parmi les espèces présentes au sein d'une communauté. Plus l'abondance est également répartie entre les espèces, ou équitable parmi les espèces, plus l'équitabilité est élevée. Par contre, si la grande majorité des individus prélevés appartiennent à la même espèce, l'équitabilité est faible.

augmentation de la richesse spécifique des peuplements de poisson dans les cours d'eau français (Poulet *et al.* 2011, Alonso *et al.* 2013). Trois causes potentielles à l'augmentation locale de la richesse spécifique ont été évoquées :

- l'introduction d'espèces allochtones ;
- la diminution de la pollution organique favorisant la recolonisation par certaines espèces ;
- le changement climatique favorisant la colonisation vers l'amont des espèces plus thermophiles.

Néanmoins certains travaux estiment que cette augmentation pourrait n'être que transitoire car la vitesse d'apparition d'une espèce est généralement plus rapide (un individu suffit pour considérer l'espèce présente) que sa disparition (Wilson 1990).

Quel est l'impact des événements climatiques extrêmes sur la biodiversité aquatique ?

Les conséquences du changement climatique sont en général envisagées sous l'angle d'une modification graduelle de certaines variables environnementales (températures, précipitations, etc.). Néanmoins, la question des événements extrêmes, apparaît de plus en plus comme un élément structurant pour la biodiversité, soulignant l'importance de la prise en compte de ces phénomènes dans l'étude du changement climatique et de ses impacts.

Ainsi, en France, la canicule de 2003 semble avoir constitué un événement majeur pour la biodiversité qui s'est traduit par un taux élevé de mortalité au sein des populations de poissons dans certains cours d'eau, notamment les espèces de la zone à truite et de la zone à ombre. Conjointement, des modifications des rythmes de migration de quatre espèces migratrices diadromes (le saumon Atlantique - l'alose - *Alosa alosa*, l'anguille - *Anguilla anguilla* et la lamproie marine - *Petromyzon marinus*) ainsi qu'une augmentation de leurs taux de mortalité ont été observées au sein de la Garonne, de la Dordogne et du bassin de la Loire (Conseil économique et social des Pays de la Loire 2004, Travade et Carry 2008).

Dans la Saône, les communautés de mollusques ont également été touchées (Mouthon et Daufresne 2006). Certains bivalves du genre *Pisidium* ont ainsi quasiment disparu des échantillons en 2003 et n'ont montré qu'une faible résilience en 2004. Seules huit espèces sur les vingt-quatre présentes dans la Saône, à l'amont de Lyon, semblent avoir mieux survécu à l'épisode caniculaire.

Ces observations suggèrent donc une résistance et une résilience limitées de certaines espèces en réponse à une élévation transitoire des températures (Mouthon et Daufresne 2006). L'augmentation de la fréquence de ces événements extrêmes à l'avenir pourrait donc avoir des conséquences plus néfastes qu'une évolution graduelle des conditions climatiques. Néanmoins, seuls des suivis à long terme permettront d'évaluer précisément le niveau de résilience des populations en réponse à ces modifications brutales du climat (Matthews *et al.* 2013).

Figure 33



© Y. Falatas - Onema

L'augmentation de la fréquence des événements climatiques extrêmes suite aux modifications du climat comme les sécheresses, aura d'importantes conséquences sur la biodiversité aquatique.

Le changement climatique n'est pas le seul facteur expliquant ces modifications dans la répartition et la structuration des peuplements. D'autres facteurs tels que l'altération des régimes hydrologiques ou encore l'amélioration ou la dégradation de la qualité des eaux jouent également un rôle crucial (Encadré 6, page suivante). En outre, l'arrivée de nouvelles espèces s'explique également par le développement des voies navigables ou par des introductions volontaires (repeuplements) ou accidentelles. La régression de certaines espèces, et notamment des migrateurs amphihalins, peut être reliée à divers facteurs tels que la surpêche, l'aménagement des cours d'eau (et notamment les obstacles à la migration), les problèmes de qualité d'eau, etc. Grenouillet et Comte (2014) ont mis en évidence le fait que les changements de distribution - colonisation ou extinction - estimés chez trente-deux espèces dulçaquicoles de France métropolitaine dus à des facteurs non climatiques étaient significativement plus importants que les changements liés au climat. Ainsi, il semble que le rôle du changement climatique dans l'évolution des distributions des poissons (pour un certain nombre d'espèces tout du moins) soit souvent surestimé et qu'une meilleure prise en compte d'autres facteurs (naturels et anthropiques) soit nécessaire. Par ailleurs, cette étude met en évidence une certaine latence de l'effet du changement climatique tant au niveau des extinctions que des colonisations : certaines populations persistent dans des zones localisées sous un climat *a priori* défavorable et d'autres zones (plus ou moins vastes selon l'espèce concernée) localisées sous un climat *a priori* favorable ne sont pas colonisées. Le changement climatique ne constitue de fait que l'un des éléments du changement global. Il est donc crucial de souligner que les pressions anthropiques et la modification du climat agissent de concert et tendent à renforcer la vulnérabilité des milieux et de leurs espèces (par exemple le renforcement de l'augmentation de la température de l'eau en réponse à une réduction des débits des cours d'eau).

Figure 34



a © D. Bossot - Onema
b © Y. Falatas - Onema



Le changement climatique ne doit pas occulter les multiples pressions qui s'exercent sur les milieux aquatiques et qui constituent un frein à l'adaptation des organismes à l'évolution du climat.

Interaction entre la qualité de l'eau et le changement climatique : quels impacts sur les organismes aquatiques ?

L'état de santé des organismes aquatiques peut être affecté indirectement par un certain nombre de paramètres environnementaux sous l'influence du changement climatique (par exemple température, pH et salinité de l'eau, pénétration des rayonnements UV dans la colonne d'eau). L'effet des interactions entre le changement climatique et le stress chimique causé par certains polluants aquatiques potentiellement toxiques en est un exemple dont les conséquences pourraient s'avérer particulièrement dramatiques pour certaines espèces. Ces effets revêtent de multiples facettes.

■ Sensibilité accrue à une modification du régime thermique

La capacité des espèces ou des populations à tolérer un stress thermique peut être réduite lors d'une exposition concomitante à des produits chimiques toxiques. Les modifications induites par le changement climatique de certains paramètres environnementaux, comme la température de l'eau, agiront de concert avec d'autres agents de stress s'exerçant sur le milieu, affectant d'autant les fonctions physiologiques des organismes responsables du maintien de l'homéostasie, c'est-à-dire la capacité d'un système à conserver son équilibre en dépit des contraintes extérieures (Noyes *et al.* 2009). Les organismes ectothermes comme les poissons, dont la chaleur corporelle provient du milieu extérieur, sont particulièrement sensibles à ces interactions entre température et contaminants. La tolérance de quatre espèces de poissons d'eau douce à des températures limites supérieures est ainsi réduite chez des individus exposés à des concentrations sous-létales de deux insecticides (endosulfan et chlorpyrifos) (Patra *et al.* 2007). De même, le potentiel d'acclimatation de l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) et du saumon atlantique (*Salmo salar*) à une élévation de la température de l'eau est altéré par des doses sous-létales de DDT, et l'exposition d'un petit cyprinidé (*Pimephales promelas*) à de faibles concentrations de cyfluthrine réduit sa gamme de tolérance thermique de près de 30% (Noyes *et al.* 2009). Ces effets semblent réciproques puisque la température de l'eau influence également la sensibilité des poissons à des expositions aux substances toxiques. Dans le contexte du changement climatique, la co-exposition des espèces aquatiques à des polluants toxiques sera donc particulièrement problématique pour celles vivant à la limite de leur « tolérance thermique ». Les espèces sténothermes, capables de ne supporter que de faibles amplitudes thermiques, auront davantage de difficultés à s'adapter à une élévation de la température des eaux, et seront susceptibles de faire face à de fortes mortalités causant des extinctions locales, notamment dans des environnements déjà perturbés (Kimberly et Salice 2012).

■ Augmentation de la toxicité envers certaines espèces piscicoles

De nombreuses études montrent une relation positive entre la température de l'eau et la toxicité d'une large gamme de contaminants, et ce vis-à-vis de plusieurs espèces de poisson (Noyes *et al.* 2009). Ainsi la toxicité de l'atrazine, un herbicide d'utilisation répandue mais interdit depuis 10 ans, envers la barbus de rivière (*Ictalurus punctatus*) augmente avec une élévation de la température de l'eau et une diminution de la teneur en oxygène dissous. De manière analogue, la mortalité des juvéniles de truites arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) exposés à un insecticide, l'endosulfan, augmente avec un changement de température de 13 à 16°C. À l'inverse d'autres insecticides comme le DDT et les pyréthrinoïdes présentent une toxicité plus élevée pour des températures d'exposition plus basses. Bien que les mécanismes sous-jacents ne soient pas encore entièrement élucidés, il semblerait que cette relation entre température et toxicité soit en partie déterminée par une modification du métabolisme des organismes sous contrôle de la température, modulant ainsi l'activité de biotransformation des contaminants bioaccumulés. C'est le cas de certains polluants organiques persistants comme les polychlorobiphényles (PCBs) dont la biotransformation par les truites arc-en-ciel en métabolites actifs d'un point de vue toxicologique (c'est-à-dire PCB hydroxylés) est accrue avec une variation de la température de l'eau de 8 à 16°C (Noyes *et al.* 2009, Hooper *et al.* 2013).

■ Altération des processus de bioaccumulation

Le changement climatique devrait également induire certaines modifications dans la structure et la nature des interactions trophiques, dans les patrons de migration et le comportement alimentaire de certaines espèces pouvant altérer les processus de bioaccumulation et de bioamplification des polluants organiques persistants (POPs) dans les chaînes biologiques aquatiques (Noyes *et al.* 2009). Les données expérimentales acquises chez le poisson indiquent une bioaccumulation des contaminants et des taux d'élimination généralement plus élevés lorsque la température de l'eau augmente (Noyes *et al.* 2009 ; Sokolova et Lanning 2008). Cette contamination accrue des organismes résulte notamment d'un changement dans le taux de ventilation des ces derniers en réponse à une diminution de la solubilité de l'oxygène à des températures plus élevées.

Certaines études récentes (par exemple Gouin *et al.* 2013) se sont intéressées à estimer, à une échelle globale, l'impact du changement climatique sur les niveaux d'exposition et d'accumulation dans les chaînes biologiques aquatiques, en se basant sur les projections climatiques du GIEC. A apport constant en contaminants organiques hydrophobes (COH), les résultats des simulations réalisées à partir de modèles « multimédia » montrent que les niveaux projetés d'exposition environnementale sont, au maximum, deux fois supérieurs à ceux qui prévalent actuellement. Les effets directs du changement climatique sur le potentiel de bioaccumulation des COH dans les réseaux trophiques aquatiques sont quant à eux très variables et fortement tributaires des propriétés de partage à l'équilibre de ces substances entre les différents compartiments de l'environnement et des constantes de biotransformation. Les auteurs de cette étude soulignent toutefois nombre d'incertitudes résiduelles (c'est-à-dire effets potentiels sur les émissions polluantes, propriétés physico-chimiques des substances et constantes de dégradation) venant entacher les résultats de cette étude (Gouin *et al.* 2013).

■ Effets indirects induits par la dégradation des écosystèmes

Le nombre et la taille des « zones mortes », c'est-à-dire des milieux aquatiques déficitaires en oxygène dissous, ont largement augmenté durant les dernières décennies, phénomène provoqué par un enrichissement excessif des eaux en éléments nutritifs (N et P) lié à l'utilisation accrue de fertilisants, et exacerbé par la combustion d'énergies fossiles, la perte de zones humides, et les processus d'urbanisation (Diaz et Rosenberg 2008). La fréquence, la durée et l'étendue de ces épisodes hypoxiques ou anoxiques devraient augmenter dans le contexte du changement climatique, notamment en raison d'un ruissellement accru en éléments nutritifs dans les régions soumises à une intensification des événements pluvieux extrêmes, et par une intensification de la stratification de la colonne d'eau. Or des études récentes semblent indiquer que des poissons soumis à des conditions d'hypoxie répétées et/ou prolongées pouvaient présenter des altérations des fonctions reproductrices sous contrôle du système endocrinien à des niveaux susceptibles d'engendrer des effets délétères au niveau des populations (Thomas *et al.* 2007). Ce phénomène devrait venir se surimposer aux effets des nombreux polluants présents dans l'environnement aquatique pouvant engendrer des perturbations endocriniennes, parmi lesquels figurent : les hormones naturelles, les substances à activité hormonale de synthèse, certains médicaments à usage humain et vétérinaire, et pléthore de substances chimiques (agents ignifuges bromés, plastifiants, détergents, herbicides, pesticides...).





Quelques cas d'étude en France métropolitaine

Le bassin versant du Rhône

Le Rhône est un fleuve en partie aménagé pour la production hydro-électrique et la navigation. Ces aménagements ont modifié les conditions hydro-morphologiques originelles et créé de nouveaux milieux (canaux, retenues, sections court-circuitées à débit régulé). À ces facteurs hydromorphologiques contemporains qui structurent l'habitat physique des espèces, se superposent depuis la fin des années 1970 des changements de la qualité chimique de l'eau (réduction de la pollution organique et de certaines pollutions toxiques) et l'apparition et le développement d'espèces exogènes modifiant la structure biologique et le fonctionnement de l'écosystème rhodanien. Au cours des trois dernières décennies, le régime thermique du Rhône a également subi un échauffement moyen d'environ 1,5°C sur le Haut-Rhône et de 2,0 °C sur le Bas-Rhône en aval de l'Isère (Daufresne *et al.* 2004, Daufresne et Boët 2007, Poirel *et al.* 2008, Tableau 2).

Tableau 2 Température moyenne par décennie observée pour 15 stations situées sur le Rhône et ses affluents (de l'amont du bassin versant à gauche vers l'aval, à droite) et écart entre les décennies successives (d'après Poirel *et al.* 2008).

Moy/ décennie	SCX	LEM	ARV	POU	CRE	BUG	AIN	JON	SAO	SAL	SPE	RGL	ISE	SOY	CRU	TRI	DUR	ARA
1977-1986	-	11.3	-	10.4	11.0	11.4	10.6	12.5	13.0	12.8	-	-	10.1	12.0	12.1	12.1	13.1	13.2
1987-1996	-	11.9	-	11.3	11.9	12.1	11.6	13.3	13.4	13.7	14.7	14.7	10.7	13.2	13.5	13.4	13.5	14.7
1997-2007	7.4	12.3	8.4	11.4	12.2	12.4	12.1	13.9	14.0	14.0	15.1	15.4	10.8	14.1	14.1	14.0	13.5	15.2
Écart entre les décennies successives	SCX	LEM	ARV	POU	CRE	BUG	AIN	JON	SAO	SAL	SPE	RGL	ISE	SOY	CRU	TRI	DUR	ARA
(87/96) - (77/86)	-	0.60	-	0.90	0.89	0.78	1.00	0.76	0.42	0.93	-	-	0.58	1.16	1.38	1.32	0.39	1.49
(97/06) - (87-96)	-	0.38	-	0.03	0.31	0.30	0.47	0.63	0.58	0.34	0.44	0.70	0.08	0.92	0.59	0.51	0.02	0.58

Pougy (POU), Creys-Malville (CRE), Bugey (BUG), Jons (JON), Loire sur Rhône (LSR), Saint Alban (SAL), Seuil de Peyraud (SPE), Roche de Glun (RGL), Soyons (SOY), Cruas (CRU), Tricastin (TRI), Aramon (ARA), Pont de Chazey (AIN), Couzon (SAO), Beaumont Montoux (ISE), Porte du Scex (SCX), Arve au Bout du Monde (ARV), le Rhône à Halle de l'Île (LEM), Durance (DUR)

Cette élévation de la température moyenne, et plus précisément la précocité d'atteinte des différents seuils thermiques, la réduction de la durée de la période froide et la prolongation de la durée de la période la plus chaude, expliqueraient en partie les variations constatées des peuplements de macro-invertébrés et de poissons.

Ainsi, depuis 1979, les peuplements de poissons sont progressivement dominés par des espèces affectionnant des eaux relativement plus chaudes (par exemple le chevesne) alors que les espèces d'eau froide (par exemple la vandoise commune) déclinent (Daufresne *et al.* 2004, Daufresne et Boët 2007). Ce phénomène se vérifie pour les macroinvertébrés, les genres *Athricops*, *Potamopyrgus* se substituant à *Chloroperla*, *Protoneumura* (Dolédéc *et al.* 1996, Daufresne *et al.* 2007), à l'exception du Bas-Rhône, où les peuplements sont déjà dominés par des taxons limnophiles et thermophiles.

Ainsi, au niveau du bassin versant du Rhône, les effets du changement climatique semblent d'ores et déjà en cours bien que les tendances demeurent difficiles à analyser du fait de la présence de multiples facteurs confondants (activités anthropiques).

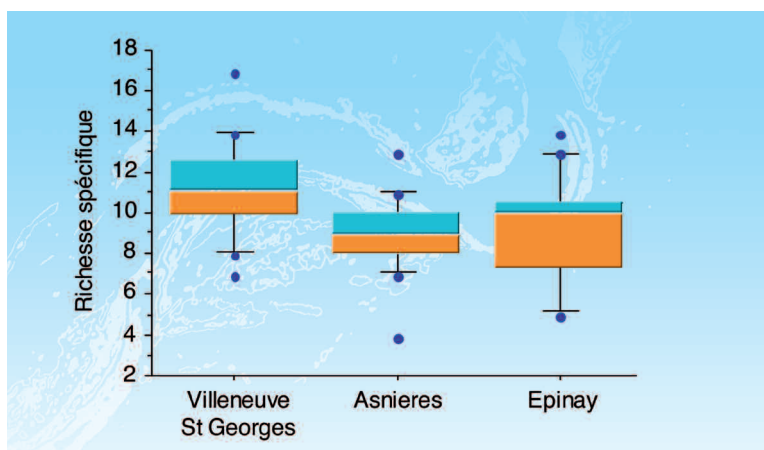
Le bassin versant de la Seine

Comme dans le cas du Rhône, le bassin versant de la Seine est très fortement anthropisé. Alors que la faune originelle se composait d'une trentaine d'espèces de poissons lors des dernières glaciations (entre vingt-quatre et trente-trois selon les hypothèses), les activités humaines depuis le Moyen-Âge ont abouti à la fin du XX^e siècle à la détection de vingt-trois nouvelles espèces issues d'actions directes (introduction volontaire) ou indirectes (modifications des milieux aquatiques) (Belliard *et al.* 1995, 2009). Durant la même période, sept espèces migratrices sur les dix originellement présentes disparaissaient du bassin versant en raison d'une part de l'implantation d'obstacles sur les principaux cours d'eau et d'autre part de la détérioration de la qualité de l'eau et de la disparition des zones humides périfluviales (Belliard *et al.* 1995, 2009).

Depuis les années 1970, d'importants efforts ont été menés dans l'objectif de rétablir la qualité du cours d'eau, permettant ainsi la reconquête des milieux par un certain nombre d'espèces migratrices (éperlan *Osmerus eperlanus*, truite de mer, alose, lamproie marine *Petromyzon marinus*) et l'augmentation de l'abondance de certaines autres particulièrement sensibles à la qualité du milieu (barbeau, vandoise). Néanmoins, la richesse spécifique évolue encore grandement le long du gradient longitudinal, les peuplements piscicoles étant globalement plus diversifiés à l'amont de Paris (Figure 35).

Au sein du bassin versant de la Seine, les peuplements ont donc été largement influencés par une multitude de facteurs, agissant à des échelles d'espace et de temps variées. Dans ce contexte, isoler l'impact du changement

Figure 35



Evolution longitudinale de la richesse spécifique des peuplements de poisson de la Seine entre 1990 et 2005 (modifié d'après Belliard *et al.* 2009). Les limites des boîtes correspondent aux percentiles 25 et 75 (délimitant un intervalle contenant 50% des valeurs observées) et leurs branches, aux percentiles 10 et 90 (délimitant un intervalle contenant 80% des valeurs observées). La médiane est figurée à l'intérieure des boîtes à la frontière orange/bleu.

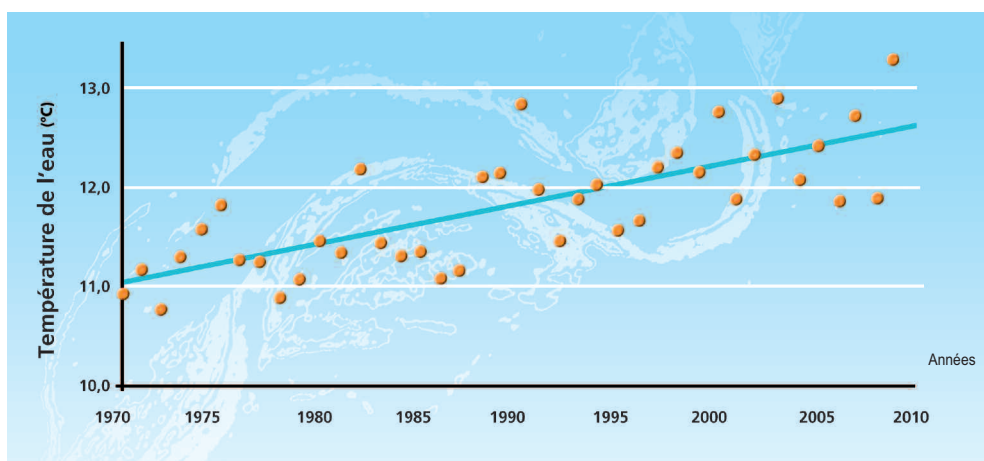
climatique sur les populations de poissons s'avère particulièrement délicat. En outre, l'évolution de la thermie de l'eau est moins renseignée que dans le cas du Rhône. Des analyses préliminaires couvrant la période 1998-2004 indiquent l'absence d'une élévation de la température de l'eau au niveau du bras de la grande Bosse entre Montereau et Nogent sur Seine (Tales 2008) néanmoins cette série temporelle est particulièrement courte pour considérer cette tendance comme robuste. De manière concomitante, ces mêmes auteurs n'ont pu mettre en évidence une corrélation significative entre les peuplements piscicoles et la variabilité hydroclimatique. Les travaux de Belliard *et al.* (2009) ont néanmoins suggéré une augmentation des effectifs de perche et une baisse de ceux des cyprinidés durant les années caniculaires (2003-2004). Les mécanismes en cause n'ont pu être identifiés (effet direct de la température ou effet de prédation entre espèces).

Le lac Léman

Le lac Léman se trouve à une altitude moyenne de 372 mètres et couvre une superficie de 580 km². Il reçoit les eaux de différentes rivières provenant de cantons suisses (Valais, Vaud, Fribourg et Genève) et de départements français voisins (Haute-Savoie, Ain). Parmi ces nombreux affluents, le Rhône est celui dont le débit est le plus important : il contribue à lui seul à 75% des apports au Léman.

La mise en place d'une surveillance systématique des eaux du lac depuis 1957 (pour le compte de la commission internationale pour la protection des eaux du Léman, CIPEL) a permis de suivre l'évolution de la thermie de l'eau. Les résultats ont mis en évidence une augmentation de la température moyenne annuelle au fond de ce lac (309 mètres) de plus de 1°C et de plus de 1,5°C en surface (5 m) en 40 ans (CIPEL, 2009). La température hivernale de la masse d'eau lacustre est passée de 4,5°C en 1963 à 5,1°C en 2006 et la stratification thermique verticale due à la plus faible densité des eaux chaudes se met en place un mois plus tôt qu'il y a 30 ans (Figure 36).

Figure 36



Evolution de la température moyenne annuelle à cinq mètres de profondeur dans les eaux du lac Léman (d'après www.cipel.org).

Ces changements ont eu des conséquences visibles sur les communautés planctoniques et piscicoles et de manière plus générale sur le fonctionnement de l'écosystème. En effet, du fait de l'avancée de la stratification thermique, la production primaire du phytoplancton et du zooplancton herbivore présente actuellement un maximum printanier avancé d'un mois (Anneville *et al.* 2005). La consommation massive du phytoplancton par le zooplancton provoque une forte diminution de la biomasse algale et se traduit par une phase des eaux transparentes¹⁸ avancée de juin à mai. Le phosphore, disponible dans la couche d'eau superficielle, est de fait plus rapidement consommé par cette production primaire et devient rapidement un facteur limitant alors qu'il reste en concentration favorable dans la couche d'eau profonde, froide et moins éclairée du lac. Ces conditions sont

18- La phase des eaux transparentes apparaît après le développement printanier du phytoplancton lorsque les algues sont broutées par le zooplancton herbivore. Ce phénomène est particulièrement fréquent avec le développement de l'eutrophisation.

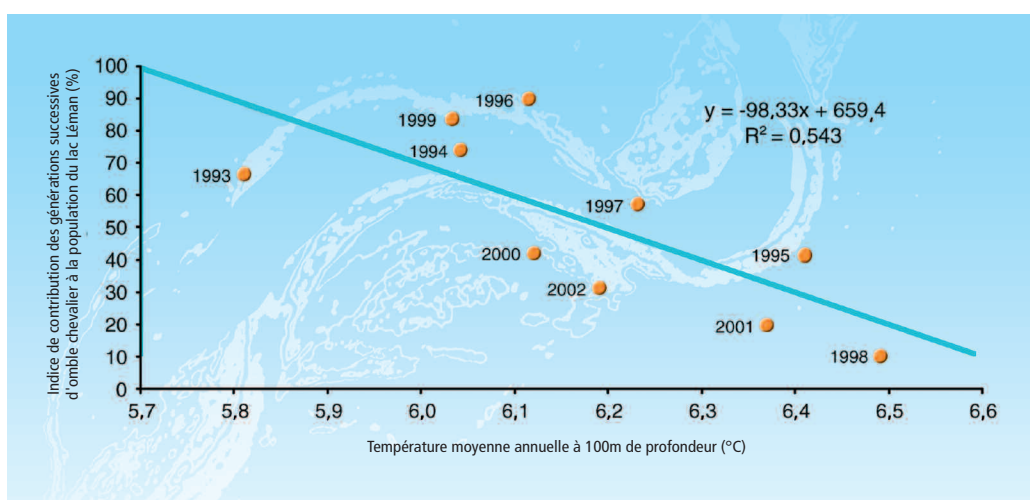
favorables au cortège d'algues « automnales » qui se développent ainsi dès l'été dans les couches profondes. Ces algues ne participent pas ou peu au transfert d'énergie vers les échelons supérieurs du réseau trophique du fait de leur faible appétence pour le zooplancton, aboutissant à une restructuration marquée des transferts trophiques au sein du lac.

Dans le cas des peuplements piscicoles, des changements ont également été observés (Jeppesen *et al.* 2012). La date de reproduction du gardon est avancée d'un mois environ, alors que celle de la perche n'a pas ou peu changé. Le frai du corégone, espèce d'eau froide, est quant à lui retardé en décembre de deux semaines environ en réponse à l'augmentation de la température des eaux. La dynamique du plancton étant à l'inverse avancée d'un mois, les larves évoluent ainsi dans des eaux plus chaudes qu'il y a trente ans avec une ressource nutritive plus abondante. Ces changements de phénologie ont abouti à une augmentation des populations de corégone comme l'atteste l'évolution du nombre de captures depuis trente ans (moins de 50 tonnes dans les années 70 à plus de 300 tonnes depuis 1997, Gerdeaux *et al.* 2004).

A l'inverse, l'omble chevalier, une espèce relique de l'ère glaciaire, semble particulièrement menacé car son ovogénèse est bloquée quand la température de l'eau dépasse 7°C (Danis *et al.* 2004, Figure 37). A terme, les projections prévoient ainsi la disparition de l'omble chevalier au profit dans un premier temps du corégone puis des cyprinidés.

Le changement climatique impacte donc la composition des communautés inféodées au lac Léman ainsi que le fonctionnement global du système. Il est néanmoins important de noter que d'importants efforts de réoligotrophisation ont été menés ces dernières décennies participant probablement aux effets observés.

Figure 37



Force des cohortes¹⁹ de l'omble chevalier en fonction de la température annuelle moyenne des eaux à 100 m de profondeur dans le lac Léman. L'ovulation de l'omble sera bloquée si la température des eaux à 100 m de profondeur dépasse 7°C (Gerdeaux 2011).



19- Indice qui reflète l'importance relative d'une cohorte dans la population.



Conclusion et perspectives

La physiologie, les rythmes biologiques et la répartition des poissons dépendent de facteurs environnementaux incluant la température, les conditions hydro-morphologiques ainsi que la qualité de l'eau (oxygène dissous, concentration de polluants, etc.). Le dérèglement climatique à travers son impact sur ces variables est donc un facteur fort de changement pour ces espèces.

Bien qu'il soit particulièrement difficile dans le cas des milieux dulçaquicoles de distinguer les effets du changement climatique de ceux des pressions anthropiques locales, un certain nombre d'études ont d'ores et déjà mis en évidence l'effet d'une augmentation de la température sur les peuplements piscicoles. L'évolution de certains caractères physiologiques en réponse à une augmentation de la température de l'eau a engendré des modifications au niveau de la reproduction, de la croissance et des rythmes saisonniers. En outre, certaines espèces se sont déplacées le long du gradient amont-aval en étendant leur limite supérieure lorsque le déplacement n'était pas contraint par d'autres facteurs comme les obstacles à la migration. Ces déplacements ont entraîné une modification de la composition des communautés avec pour conséquence une variation de la richesse spécifique et du nombre d'espèces dominantes.

Ainsi, bien que le signal soit encore ténu dans certains cours d'eau et bien souvent brouillé par l'impact des pressions anthropiques, les conséquences du changement climatique sont déjà observées à l'échelle du territoire français. Ce phénomène s'ajoute aux activités humaines au sein des réseaux hydrographiques (barrages, retenues, artificialisation des berges, prélèvements pour divers usages, rejets d'eau de mauvaise qualité, etc.) conduisant dans certains cas à accentuer les modifications écologiques.

Néanmoins, le manque de données disponibles sur le long terme ainsi que la redéfinition de la stratégie d'échantillonnage dans le cadre du réseau de contrôle de surveillance réduit le champ des possibles quant à l'étude de l'évolution actuelle des peuplements sous forçage climatique.

