



Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY 4.0). La citation comme l'utilisation de tout ou partie du contenu de cet article doit obligatoirement mentionner les auteurs, l'année de publication, le titre, le nom de la revue, le volume, les pages et le DOI.

## Dynamique temporelle de la biodiversité en cours d'eau

Juliette ROSEBERY<sup>1</sup>, Yorick REYJOL<sup>2</sup>, Thibault LÉBOUCHER<sup>1</sup>, Virginie ARCHAIMBAULT<sup>3</sup>, Jérôme BELLIARD<sup>3</sup>, David CARAYON<sup>4</sup>, Martial FERREOL<sup>5</sup>, Mathieu FLOURY<sup>6</sup>, Alienor JELIAZKOV<sup>3</sup>, Évelyne TALÈS<sup>3</sup>, Bertrand VILLENEUVE<sup>1</sup>, Sophia I. PASSY<sup>7</sup>

<sup>1</sup> INRAE, UR EABX, Cestas, France.

<sup>2</sup> Office français de la biodiversité (OFB), Vincennes, France.

<sup>3</sup> Université Paris Saclay, INRAE, UR HYCAR, Antony, France.

<sup>4</sup> INRAE, UR ETTIS, Cestas, France

<sup>5</sup> INRAE, UR RIVERLY, Villeurbanne, France.

<sup>6</sup> Université Claude Bernard Lyon 1, CNRS, ENTPE, UMR 5023 LEHNA, Villeurbanne, France.

<sup>7</sup> Université du Texas-Arlington, Département de biologie, Arlington, États-Unis.

Correspondance : Juliette ROSEBERY, [juliette.rosebery@inrae.fr](mailto:juliette.rosebery@inrae.fr)

*Les milieux aquatiques sont parmi les écosystèmes les plus impactés par les changements globaux, notamment sur le plan de la biodiversité. La recherche de signaux permettant de mesurer l'érosion de cette biodiversité est cruciale afin d'en déterminer les causes, puis de développer des stratégies de conservation efficaces. Dans ce contexte, les chercheurs de cette étude ont cherché à caractériser la dynamique temporelle récente de la biodiversité des rivières en France métropolitaine concernant différents organismes clés (diatomées, macro-invertébrés et poissons), à partir d'un large panel de mesures de la biodiversité, au cours des deux dernières décennies. Leurs résultats ont permis de fournir de nouvelles informations sur le sujet.*

### Introduction

De nombreux avis scientifiques convergent vers l'idée qu'une « sixième phase d'extinction massive », dont l'homme serait l'agent principal, est en cours. La moitié de la surface terrestre continentale (libre de glace) a été transformée en zones agricoles ou urbaines et un tiers des forêts a été détruit. Depuis 1600, on estime que 906 espèces végétales et animales connues se sont éteintes, et que 20 000 espèces sont aujourd'hui menacées d'extinction, un nombre qui a doublé depuis 2000 (Union internationale pour la conservation de la nature, 2015). Le taux actuel d'extinction est cent à mille fois supérieur aux taux historiques enregistrés dans les chroniques fossiles (Lamkin et Miller, 2016). La recherche de signaux permettant de mesurer l'érosion de la biodiversité est cruciale afin d'en déterminer les causes, puis de développer des stratégies de conservation efficaces.

Il est toutefois surprenant de constater que les différents travaux publiés sur le sujet n'aboutissent pas tous aux mêmes conclusions en ce qui concerne l'évolution

récente de la biodiversité locale (Magurran *et al.*, 2018). Cette observation peut trouver des explications dans les mesures réalisées pour évaluer les changements survenus. S'il ne fait aucun doute que la biodiversité décline à l'échelle mondiale, les études à l'échelle locale, souvent basées sur l'analyse de la richesse spécifique (alpha-diversité), ne partagent pas toujours les mêmes conclusions. Les tendances en matière de richesse locale ne parviennent en effet pas à détecter tous les changements importants dans la composition des communautés, comme le remplacement d'espèces rares à forte valeur patrimoniale par des espèces communes. Par conséquent, de plus en plus d'auteurs se focalisent aujourd'hui davantage sur l'étude des « réarrangements de la biodiversité » plutôt que sur la « perte de biodiversité » (Magurran *et al.*, 2019).

L'étude d'un taxon ou d'un trait fonctionnel unique peut également biaiser l'interprétation que l'on peut apporter à la dynamique temporelle de la biodiversité, chacun répondant différemment aux conditions du milieu et pouvant

donc évoluer de façon distincte. Les publications récentes préconisent donc l'étude simultanée de différents maillons biologiques, si possible appartenant à différents niveaux trophiques de l'écosystème, et présentant des temps de génération et des capacités de dispersion différents. L'étendue temporelle de la base de données à analyser, influence également l'évaluation de la dynamique de la biodiversité : une échelle temporelle intermédiaire (décennale ou multi-décennale) semble adaptée ; les modifications qui interviennent au sein des communautés sont alors majoritairement en lien avec les modifications du milieu, sans que les processus évolutifs de spéciation viennent interférer.

Si l'on considère les milieux aquatiques, qui, pourtant, sont peut-être les écosystèmes les plus impactés par les changements globaux (Dudgeon *et al.*, 2006), très peu d'études intègrent les aspects cités ci-dessus. Alahuhta *et al.* (2019) ont passé en revue les quinze dernières années de recherche sur la biodiversité des écosystèmes aquatiques, et ont souligné le fait que les articles étudiés s'intéressaient majoritairement à la richesse taxonomique (et secondairement à la diversité fonctionnelle), en ne considérant généralement qu'un seul organisme (les macro-invertébrés étant les plus étudiés, suivis par les poissons, puis les macrophytes et les diatomées), sur une zone géographique souvent très restreinte.

Dans ce contexte, la finalité du projet a consisté à caractériser la dynamique temporelle récente de la biodiversité aquatique des cours d'eau de France métropolitaine, à détecter d'éventuels signaux d'érosion ou de réarrangements de la biodiversité, concernant différents organismes clés (diatomées, macro-invertébrés et poissons) au cours des deux dernières décennies.

### Première étape, construire et analyser une base de données originale

Le jeu de données construit et exploité dans cette étude comprend des prélèvements de diatomées benthiques, de poissons et de macro-invertébrés provenant respectivement de 258, 222 et 253 sites distincts. Toutes ces données ont été acquises entre 1994 et 2013 dans le

cadre du programme national de surveillance des cours d'eau, selon des protocoles normalisés. Chaque prélèvement a été associé aux conditions environnementales du milieu prélevé : variables physico-chimiques classiques (hors micropolluants toxiques) et variables climatiques.

Les données relatives aux diatomées ont été acquises entre 1998 et 2013, soit au total 2 613 échantillons pour 977 espèces dénombrées. Concernant les macro-invertébrés, 2 868 échantillons ont été collectés entre 1996 et 2013, et représentent 133 familles. Enfin, la faune piscicole a été échantillonnée entre 1994 et 2013, soit 3 638 échantillons pour 49 espèces répertoriées.

La trajectoire de la diversité temporelle de chaque assemblage (diatomées, poissons et macro-invertébrés) sur chaque site a été déterminée en utilisant une série de métriques dont la richesse taxonomique, l'équitabilité<sup>1</sup>, la bêta-diversité<sup>2</sup>, ainsi que les richesses et diversité fonctionnelles.

Pour chaque variable environnementale et chaque métrique, à l'échelle du site, des modèles ont été ajustés en fonction du temps et des paramètres de tendance ont été calculés pour mesurer l'importance et la significativité de l'éventuel changement temporel survenu.

Afin de compléter les analyses par une étude plus précise des changements intervenus au niveau de la composition des communautés, nous avons cherché à mettre en évidence quels taxons et quels traits avaient été favorisés au cours de la période ou au contraire défavorisés. Nous avons ajusté les modèles linéaires correspondant aux abondances cumulées de chaque taxon ou trait en fonction du temps et calculé la pente de tendance pour mettre en évidence un éventuel changement temporel.

Les analyses ont été effectuées au niveau des espèces pour les diatomées et les poissons, des familles pour les macro-invertébrés, ainsi qu'au niveau des traits pour les trois groupes biologiques.

Les principales observations sont présentées ci-après, sachant que le lecteur pourra se reporter à la publication Tison-Rosebery *et al.* (2022) afin d'obtenir davantage de détails méthodologiques et davantage de résultats.

1. Indice mesurant le degré de régularité dans l'abondance relative des effectifs des diverses espèces que renferme un peuplement ou une communauté.
2. La bêta-diversité d'une communauté est la variation de composition en espèces entre les sites dans une région donnée.

Figure 1 – Dynamique temporelle des variables environnementales. En ordonnées : pourcentage de sites.

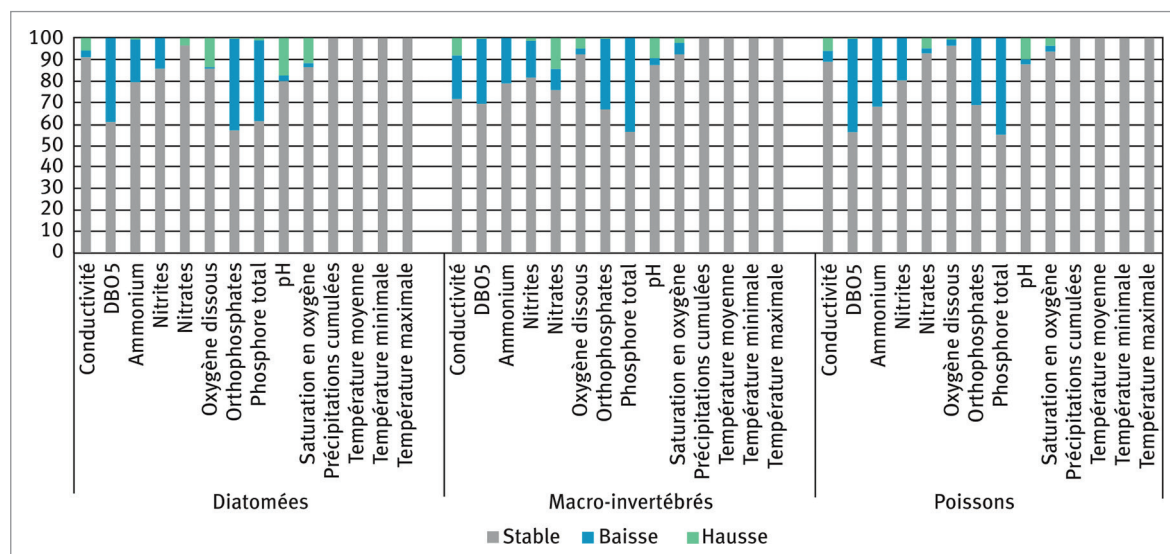
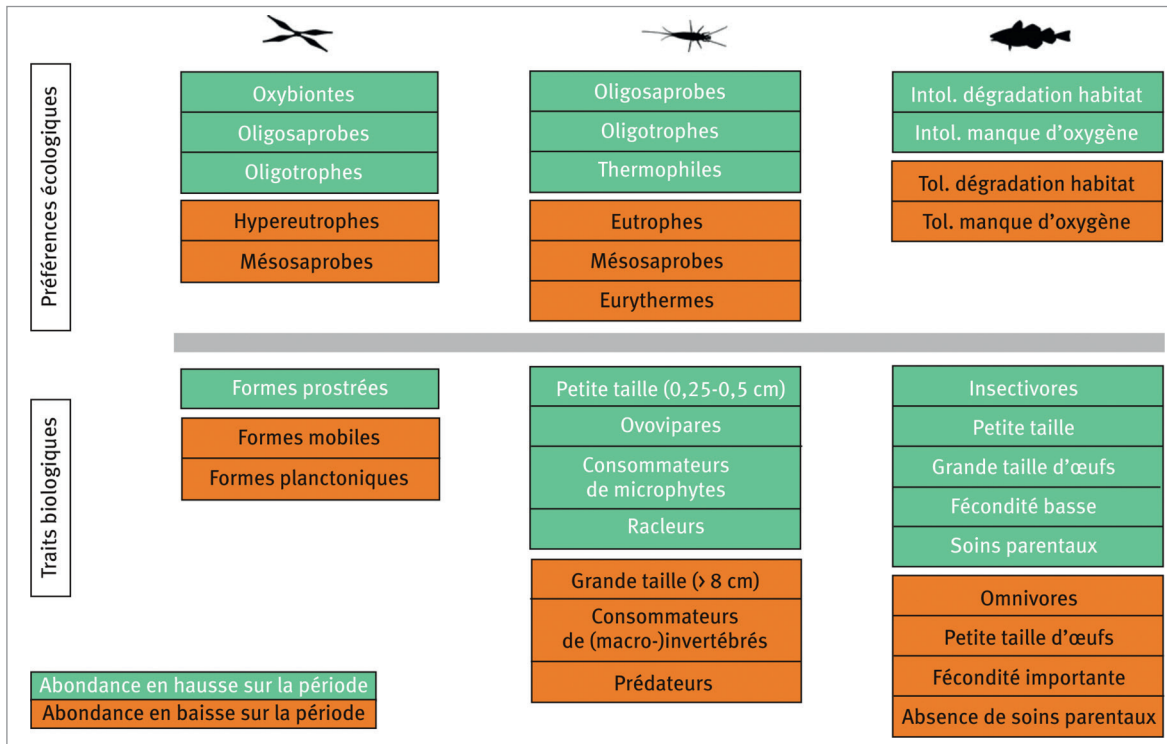


Figure 2 – Traits favorisés (en vert) ou défavorisés (en orange) au cours de la période étudiée.



### Une possible ré-oligotrophisation des cours d'eau ? Dans un contexte de changement climatique perceptible

Les tendances physico-chimiques observées ont révélé une amélioration globale de la qualité de l'eau, caractérisée par une diminution significative des concentrations en nutriments (phosphore total, orthophosphates et ammonium) et une baisse de la demande biologique en oxygène (figure 1).

En conséquence, une augmentation des taxons sensibles à l'eutrophisation corrélée à une diminution des taxons eutrophes et tolérants est observée dans chacun des trois groupes biologiques étudiés (figure 2), ce qui est cohérent avec la tendance émergente observée de ré-oligotrophisation des eaux douces au niveau européen (Verbeek *et al.*, 2018).

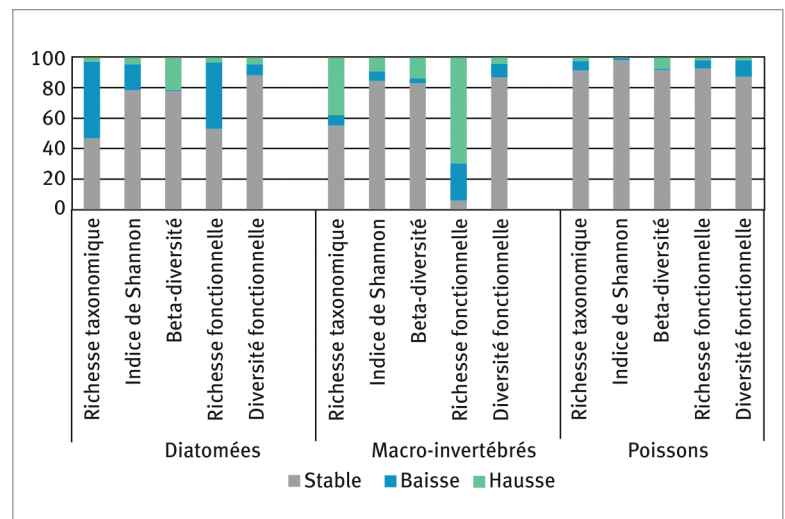
En ce qui concerne les diatomées, l'abondance des espèces mobiles, généralement eutrophes, a diminué alors que les espèces prostrées, capables de faire face aux limitations de ressources, ont proliféré. Les tendances temporelles des macro-invertébrés sont également cohérentes avec les améliorations observées de la qualité de l'eau en France au cours des deux dernières décennies. Nous avons observé en particulier un rétablissement significatif des taxons sensibles à la pollution tels que les Brachycentridae. Les changements fonctionnels des communautés de poissons ont également révélé un déclin de la tolérance et des traits eurytopiques (qualité de l'eau, préférences d'habitat et de régime alimentaire), comme déjà remarqué par Dézerald *et al.* (2020). L'influence du réchauffement climatique dans nos résultats a été en revanche difficile à détecter. Aucun changement significatif des données climatiques n'a été observé, mais il faut toutefois préciser que la variable

utilisée ici pour la température (approximation de la température de l'eau à partir de la température de l'air) n'est pas optimale. Cependant, les tendances observées pour les préférences des macro-invertébrés vis-à-vis de la température suggèrent que les taxons spécialistes des eaux chaudes sont de plus en plus abondants (augmentation des thermophiles sans changement des psychrophiles, c'est-à-dire des organismes tolérants aux températures basses).

De plus, concernant les macro-invertébrés, l'augmentation du polyvoltinisme<sup>3</sup> et la diminution des espèces de grande taille indiquent une instabilité de l'habitat en termes de fréquence, d'amplitude, ou d'imprévisibilité

3. En biologie, caractère d'une espèce présentant plusieurs générations annuelles.

Figure 3 – Dynamique temporelle des métriques de biodiversité. En ordonnées : pourcentage de sites.





des perturbations. La baisse d'abondance des espèces de poissons possédant la plupart des traits associés à la « stratégie périodique », c'est-à-dire une fécondité élevée, une durée de vie longue, une petite taille d'œuf, l'absence de soins parentaux, va dans ce sens également. Plusieurs indices convergent donc vers l'hypothèse d'une instabilité croissante des conditions environnementales actuelles, comme signal potentiel du changement climatique.

### L'évolution temporelle de la biodiversité dépend du groupe biologique considéré

Les tendances temporelles d'évolution de la diversité se sont avérées variables selon la métrique et le groupe biologique considéré, mais se sont révélées davantage marquées pour les diatomées et les macro-invertébrés (figure 3).

Concernant les diatomées, les changements temporels les plus marqués ont été observés au niveau de la richesse spécifique et fonctionnelle, qui diminuent dans 58,6 % et 53,1 % des sites, respectivement. En revanche, la richesse taxonomique des macro-invertébrés a connu une tendance temporelle positive dans la majorité des cas (51,8 %). Chez les poissons, les métriques de diversité n'ont montré aucune tendance temporelle dans la plupart des sites. Nous avons néanmoins observé une légère tendance à la baisse de la richesse taxonomique et fonctionnelle (respectivement dans 15,8 et 14,4 % des sites).

La littérature concernant la dynamique des communautés de diatomées dans les rivières au cours des dernières décennies est très rare, ce qui rend nos résultats difficiles à interpréter, mais d'autant plus significatifs. Les concentrations en nutriments sont connues pour influencer de manière significative la richesse relative des espèces de diatomées sensibles et tolérantes. L'oligotrophisation implique la perte des espèces généralistes qui sont de mauvaises compétitrices pour les ressources. Cette exclusion compétitive tend à réduire la richesse spécifique et pourrait expliquer par conséquent la diminution observée de la biodiversité des diatomées même si la qualité de l'eau (du point de vue de la charge en nutriments) s'est améliorée sur la période.

Les tendances temporelles des communautés de poissons sont semblables à celles observées pour les diatomées, bien que moins marquées. Nos résultats semblent ainsi contredire plusieurs études qui observent plutôt une augmentation de la richesse spécifique locale, en particulier en France (voir par exemple Buisson *et al.*, 2013 ; Maire *et al.*, 2019), suite à l'établissement d'un nombre croissant d'espèces non indigènes et à l'expansion spatiale

d'espèces d'eaux chaudes ou tempérées. Même si les espèces montrant une augmentation d'abondance significative dans notre étude sont toutes non indigènes, nos résultats restent contradictoires. Quoi qu'il en soit, la relative stabilité des métriques de biodiversité des communautés de poissons pourrait s'expliquer par la longévité beaucoup plus importante de ces organismes, impliquant une dynamique s'exprimant sur de plus longues périodes. Les tendances temporelles des communautés de macro-invertébrés diffèrent clairement de celles des diatomées et des poissons, avec en particulier une augmentation de la richesse taxonomique au cours de la période. Ces observations sont cohérentes avec une méta-analyse des tendances pluri-décennales de la biodiversité en Europe (Pilotto *et al.*, 2020), et avec des études antérieures menées en France (Van Looy *et al.*, 2016 ; Flourey *et al.*, 2017) pour lesquelles les auteurs postulent que la diversification des macro-invertébrés suite à l'amélioration de la qualité de l'eau a pu jusqu'à présent compenser l'impact du changement climatique.

### Des convergences fonctionnelles entre les communautés

Comme indiqué précédemment, nous avons observé une convergence entre diatomées, macro-invertébrés et poissons concernant la dynamique des traits en lien avec la tolérance aux nutriments.

Cependant, le phénomène supposé de ré-oligotrophisation des eaux douces peut également influencer la structure trophique des communautés de consommateurs, selon la théorie de la cascade trophique. Plus précisément, le passage d'une flore diatomique où les formes mobiles et planctoniques dominent, à une flore diatomique principalement constituée d'espèces prostrées, ont vraisemblablement induit des changements fonctionnels aux niveaux trophiques supérieurs. Il en résulte en effet des biofilms fins, favorisant les macro-invertébrés capables de se nourrir de diatomées étroitement liées au substrat. Une augmentation significative des consommateurs de microphytes (Glossosomatidae) et des racleurs (Elmidae) est précisément observée (figure 2). Ensuite, l'augmentation de la diversité des macro-invertébrés peut expliquer l'augmentation significative des espèces de poissons insectivores (*Cottus gobio*).

La convergence inter-maillons en termes de cooccurrence de traits permet de délimiter des patrons fonctionnels, pertinents pour le suivi des tendances temporelles et spatiales de la biodiversité, et pour le suivi des programmes de conservation. Ici, les traits favorisés chez les diatomées, les macro-invertébrés et les poissons convergent et représentent un patron de « ré-oligotrophisation ».

Malheureusement, des échantillons de ces trois groupes biologiques ont été collectés simultanément dans moins de dix sites, ce qui ne nous a pas permis de tester statistiquement cette hypothèse. Nous recommandons que les futures études consacrées au suivi temporel de la biodiversité des cours d'eau envisagent la collecte simultanée de plusieurs maillons biologiques afin de mieux suivre et comprendre les effets du changement global sur la diversité aquatique.

#### Encadré 1 – Équipes impliquées.

INRAE, UR EABX, F-33612 Cestas, France.  
 Université de Paris Saclay, INRAE, UR HYCAR, F-92160 Antony, France.  
 INRAE, UR ETBX, F-33612 Cestas, France.  
 INRAE, UR RIVERLY, F-69625 Villeurbanne, France.  
 Université Claude Bernard Lyon 1, CNRS, ENTPE, UMR 5023 LEHNA, F-69622, Villeurbanne, France.  
 Université du Texas à Arlington, Arlington, États-Unis.

## Conclusion

Cette étude a fourni de nouvelles informations sur la dynamique temporelle récente de la biodiversité dans les cours d'eau. La diminution générale des concentrations en nutriments peut avoir induit le gain observé des diatomées, macro-invertébrés et poissons sensibles à l'eutrophisation. Alors que les tendances temporelles de la richesse taxonomique se sont avérées clairement différentes selon le groupe considéré, nous avons remarqué une forte convergence de traits, représentant un patron de « ré-oligotrophisation ».

Cependant cette étude présente certaines limites, ouvrant sur de nouvelles perspectives de recherche. Tout d'abord, les études à venir devront proposer des approches multi-taxons basées sur la collecte simultanée de différents maillons biologiques, afin de confirmer les convergences de traits observées et pourquoi pas d'en délimiter de nouvelles.

Ensuite et surtout, un effort devra être réalisé au niveau de la caractérisation environnementale des sites échantillonnés. Concernant les variables hydro-climatiques (température de l'eau réelle, hauteurs d'eau et/ou débits) afin de mieux appréhender l'effet du changement climatique sur les communautés, mais aussi concernant les concentrations en micropolluants. Si une ré-oligotrophisation des eaux douces est probablement en cours, l'augmentation des micropolluants menace encore la biodiversité de nos rivières.

## RÉFÉRENCES

- Alahuhta J., Erős T., Kärnä O., Soininen J., Wang J., Heino J., 2019. Understanding Environmental Change through the Lens of Trait-Based, Functional, and Phylogenetic Biodiversity in Freshwater Ecosystems. *Environmental Reviews*, 27(2), 263-73, <https://doi.org/10.1139/er-2018-0071>.
- Buisson L., Grenouillet G., Villéger S., Canal J., Laffaille P., 2013. Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change. *Global Change Biology*, 19(2), 387-400, <https://doi.org/10.1111/gcb.12056>.
- Dézerald O., Mondy C. P., Dembski S., Kreutzenberger K., Reyjol Y., Chandresris A., Valette L., Brosse S., Toussaint A., Belliard J., Merg M. L., Usseglio-Polatera P., 2020. A diagnosis-based approach to assess specific risks of river degradation in a multiple pressure context: insights from fish communities. *Science of the Total Environment*, 734, 139467, <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.139467>.
- Dudgeon D., Arthington A. H., Gessner M. O., Kawabata Z. I., Knowler D. J., Lévêque C., Naiman R. J., Prieur-Richard A. H., Soto D., Stiassny M. L. J., Sullivan C. A., 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*, John Wiley & Sons, Ltd 81(02), 163, <https://doi.org/10.1017/S1464793105006950>.
- Floury M., Souchon Y., Looy K.V., 2017. Climatic and trophic processes drive long-term changes in functional diversity of freshwater invertebrate communities. *Ecography*, 41(1): 209-218, <https://doi.org/10.1111/ecog.02701>.
- Union internationale pour la conservation de la nature, 2015. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2015.2. [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org).
- Lamkin M., Miller A. I., 2016. On the challenge of comparing contemporary and deep-time biological-extinction rates. *BioScience*, 66(9), 785-789, <https://doi.org/10.1093/biosci/biw088>.
- Magurran A. E., Deacon A. E., Moyes F., Shimadzu H., Dornelas M., Phillip D. A., Ramnarine I. W., 2018. Divergent biodiversity change within ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(8), 1843-1847, <https://doi.org/10.1073/pnas.1712594115>.
- Magurran A. E., Dornelas M., Moyes F., Henderson P. A., 2019. Temporal  $\beta$  diversity – A macroecological perspective. *Global Ecology and Biogeography*, 28(12), 1949-1960, <https://doi.org/10.1111/gcb.13026>.
- Maire A., Thierry E., Viechtbauer W., Daufresne M., 2019. Poleward shift in large-river fish communities detected with a novel meta-analysis framework. *Freshwater Biology*, 64(6), 1143-1156, <https://doi.org/10.1111/fwb.13291>.
- Pilotto F., Kühn I., Alber R., Alignier A., Andrews C., Bäck J. et al., 2020. Meta-analysis of multidecadal biodiversity trends in Europe. *Nature Communications*, 11(1), <http://dx.doi.org/10.1038/s41467-020-17171-y>.
- Tison-Rosebery J., Leboucher T., Archambault V., Belliard J., Carayon D., Ferréol M., Floury M., Jeliakov A., Tales E., Villeneuve B., Passy S., 2022. Decadal biodiversity trends in freshwater ecosystems reveal recent community rearrangements. *Science of the Total Environment*, 823, 153431, <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.153431>.
- Van Looy K., Floury M., Ferréol M., Prieto-Montes M., Souchon Y., 2016. Long-term changes in temperate stream invertebrate communities reveal a synchronous trophic amplification at the turn of the millennium. *Science of The Total Environment*, 565, 481-488, <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.04.193>.
- Verbeek L., Gall A., Hillebrand H., Striebel M., 2018. Warming and oligotrophication cause shifts in freshwater phytoplankton communities. *Global Change Biology*, 24(10), 4532-4543, <https://doi.org/10.1111/gcb.14337>.