



HAL
open science

Caractérisation des réseaux trophiques en cours d'eau : éléments de contexte, bilan des activités de recherche en 2013 et projet pour l'année 2014

Nicolas Hette-Tronquart, Jérôme Belliard

► To cite this version:

Nicolas Hette-Tronquart, Jérôme Belliard. Caractérisation des réseaux trophiques en cours d'eau : éléments de contexte, bilan des activités de recherche en 2013 et projet pour l'année 2014. [Rapport de recherche] irstea. 2014, pp.40. hal-02601147

HAL Id: hal-02601147

<https://hal.inrae.fr/hal-02601147>

Submitted on 16 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



2013 – Thème 5 - Action 33

Caractérisation des réseaux trophiques en cours d'eau

Éléments de contexte, bilan des activités de recherche en 2013 et projet pour l'année 2014

Rapport intermédiaire

Nicolas HETTE-TRONQUART (Irstea),
Jérôme BELLIARD (Irstea)

]

Février 2014

Document élaboré dans le cadre du : développement d'indicateurs fonctionnels



- **AUTEURS**

Nicolas HETTE-TRONQUART, ingénieur de recherche contractuel (Irstea), nicolas.hette@irstea.fr

Jérôme BELLIARD, ingénieur de recherche (Irstea), jerome.belliard@irstea.fr

- **CORRESPONDANTS**

Onema : Yorick REYJOL, Coordinateur de la mission « Bioindication et fonctionnement des écosystèmes aquatiques » (Onema), yorick.reyjol@onema.fr

- **AUTRES CONTRIBUTEURS**

Kévin PIORKOWSKI, stagiaire (Irstea)

Mathieu GIRONDIN, assistant ingénieur (Irstea), mathieu.girondin@irstea.fr

Délégations interrégionales (1,2,3,4,6,7,8,9) et **services départementaux** associés de l'Onema.

Droits d'usage : accès libre

Niveau géographique : mondial

Couverture géographique : France

Niveau de lecture : professionnels, experts

[Les rubriques propres au partenaire (visa par ex.) peuvent être insérer dans cette page ou ajouter sur une page supplémentaire]



- **RESUME**

Après un bref rappel des enjeux nationaux et européens qui justifient la conduite de ce projet, le rapport propose quelques éléments de contexte permettant de comprendre les problématiques actuelles liées à l'étude des réseaux trophiques en cours d'eau. Il rapporte trois principales méthodes utilisées pour analyser le fonctionnement trophique des écosystèmes lotiques dans le but de montrer l'intérêt de l'analyse par l'approche des isotopes stables. À partir d'une étude bibliographique sur l'utilisation de cette technique, il présente trois grandes catégories de métriques liées aux isotopes stables qui permettent de quantifier le fonctionnement du réseau trophique des cours d'eau, et qui seront utilisées dans ce projet. Puis il expose les activités qui ont été réalisées en 2013 (hypothèses et plan d'expériences, échantillonnage, conditionnement des échantillons). Enfin il discute les projets prévus pour l'année 2014 avec en particulier l'échantillonnage de 20 nouveaux sites en France, d'une dizaine de sites en Bolivie, l'analyse des échantillons et l'exploitation des résultats de la campagne 2013.

- **ISOTOPES STABLES, RESEAUX TROPHIQUES, COURS D'EAU, INDICATEUR FONCTIONNEL, FRANCE CONTINENTALE**



- **STUDY OF STREAM FOOD WEBS – CONTEXT, RESEARCH ACTIVITY IN 2013 AND PERSPECTIVES FOR 2014**
- **ABSTRACT**

We briefly remind the national and european issues that lead to develop functional approaches of stream ecosystems. We review the state of the art in trophic ecology to give some background understanding of the recent issues concerning stream food webs. We describe the three main methods currently used to study the stream food webs leading us to underline the advantages of the stable isotope analysis. We focus on three potential approaches based on stable isotope analysis that we will use in this project to quantify the food webs in the perspective of developing functional indicators. We present the research activity conducted in 2013 (hypothesis and design of experiments, site sampling, sample conditioning and preparation) and we discuss the evolution of the project for 2014 (sampling of 20 new sites in France, sampling of 10 sites in Bolivian, stable isotope analysis of the samples collected in 2013 and results analysis).

- **STABLE ISOTOPES, FOOD WEBS, STREAMS, FUNCTIONAL INDICATOR, CONTINENTAL FRANCE**

SOMMAIRE

1. Introduction	6
2. Éléments de contexte	7
2.1. Bref historique de l'étude des réseaux trophiques	7
2.2. Méthodes employées pour étudier le réseau trophique	8
2.2.1. <i>Études des contenus stomacaux (GCA)</i>	9
2.2.2. <i>Approche des isotopes stables</i>	9
2.2.3. <i>Autres approches</i>	11
2.3. Expérience acquise par l'équipe HEF Irstea	11
3. Activités en 2013	12
3.1. Étude bibliographique sur les métriques existantes	12
3.1.1. <i>Niveau et longueur de chaîne trophique</i>	12
3.1.1.1. <i>Définition et intérêts</i>	12
3.1.1.2. <i>Calcul</i>	13
3.1.2. <i>Métriques associées à la niche isotopique</i>	13
3.1.2.1. <i>Définition et intérêts</i>	13
3.1.2.2. <i>Calcul</i>	15
3.1.3. <i>Modèles de mélange et caractérisation des régimes alimentaires</i>	16
3.1.3.1. <i>Définition et intérêts</i>	16
3.1.3.2. <i>Calcul</i>	17
3.2. Questions posées et plan d'expérience	17
3.2.1. <i>Questions posées</i>	17
3.2.2. <i>Plan d'expérience, choix des sites de la phase 1</i>	18
3.3. Échantillonnage	20
3.3.1. <i>Sources de matière organique et macro-invertébrés</i>	20
3.3.2. <i>Poissons</i>	21
3.4. Récupération des données	21
4. Projet pour 2014	23
4.1. Hypothèses testées – choix des sites	23
4.2. Étude de l'interaction entre valeur moyenne et variabilité de la température de l'eau sur le fonctionnement trophique des cours d'eau tempérés (France) et tropicaux (Bolivie)	24
4.3. Préparation et analyse des échantillons 2013	24
5. Conclusion	26
6. Glossaire	27
7. Sigles & Abréviations	29
8. Bibliographie	30
9. Table des illustrations	34
10. Annexes	35
10.1. Annexe 1 : Listes des sites échantillonnés pour les sources de matière organique et les macro-invertébrés et pour les poissons	35
10.2. Annexe 2 : Échantillonnage des sources de matière organique et des macro-invertébrés	36
10.3. Annexe 3 : Protocole d'échantillonnage du compartiment piscicole	38

- **CARACTERISATION DES RESEAUX TROPHIQUES DES COURS D'EAU – ÉLÉMENTS DE CONTEXTE, BILAN DES ACTIVITES DE RECHERCHES 2013 ET PROJET POUR L'ANNEE 2014**

1. Introduction

Les aspects fonctionnels constituent une dimension essentielle pour apprécier l'état écologique des systèmes aquatiques. Dans la définition de « l'état écologique » donné par la Directive Cadre sur l'Eau (DCE), il est ainsi précisé que l'état écologique est « l'expression de la qualité de la structure et du **fonctionnement** des écosystèmes aquatiques ». Cette dimension fonctionnelle de l'état écologique reste pour l'instant assez délicate à évaluer, car les bio-indicateurs développés et utilisés dans le cadre de la DCE reposent essentiellement sur une description de la structure des communautés et abordent de manière très indirecte les aspects fonctionnels. Il y a donc un véritable besoin en termes d'indicateurs capables de mesurer directement le fonctionnement des écosystèmes.

Du point de vue biologique, le fonctionnement d'un écosystème correspond aux interactions entre ses êtres vivants (la structure de l'écosystème se limite à sa composition floristique et faunistique). Pour évaluer le fonctionnement biologique d'un écosystème, il s'agira donc de caractériser les interactions entre les êtres vivants. Par définition, l'étude des réseaux trophiques s'intéresse aux interactions d'ordre alimentaire. Or, la plupart des interactions entre êtres vivants sont de nature trophique (Elton, 1927). Il en résulte que le fonctionnement trophique représente une dimension prépondérante du fonctionnement d'un écosystème et que la caractérisation des réseaux trophiques permet potentiellement de mesurer directement une part importante du fonctionnement biologique.

Selon les principes de la bio-indication, le développement d'indicateurs fonctionnels basés sur le réseau trophique nécessite d'abord de comprendre le fonctionnement trophique dans des conditions non perturbées, dites de référence. Cette compréhension fondamentale du réseau trophique en fonction des grands facteurs environnementaux permet ensuite de caractériser les modifications du fonctionnement suite à des altérations des conditions de référence. Les indicateurs sont ainsi censés intégrer l'influence des facteurs environnementaux sur le fonctionnement trophique pour ne rendre compte que des modifications de ce fonctionnement suite à des perturbations.

Appliqué au cas particulier des écosystèmes lotiques européens pour lesquels le fonctionnement trophique reste mal connu (Arim et al., 2007 ; Vander Zanden & Fetzer, 2007), ce raisonnement justifie l'intérêt d'étudier les réseaux trophiques des cours d'eau : cela peut permettre de fournir à terme des indicateurs fonctionnels de l'état écologique des cours d'eau. L'objectif du projet s'inscrit dans ce contexte et cherche à mettre au point des métriques pouvant servir de base à l'élaboration d'un indicateur trophique. Dans un premier temps plusieurs métriques seront testées pour caractériser le fonctionnement trophique des cours d'eau suivant les grands facteurs environnementaux supposés déterminants pour ce type d'écosystème : gradient amont-aval, géologie, climat/altitude. D'un point de vue fondamental, cela permettra d'améliorer la compréhension du fonctionnement trophique des cours d'eau et de préciser les influences respectives des trois principales causes ultimes affectant le réseau trophique (énergie disponible, stabilité dynamique et taille de l'écosystème (Sabo et al., 2009)). Dans un second temps, les métriques seront utilisées pour mesurer les modifications éventuelles du fonctionnement trophique suite à des pressions anthropiques sur l'environnement. Théoriquement, cela permettra de cibler les métriques qui répondent le plus aux perturbations et qui ont le meilleur potentiel de bio-indication.

2. Éléments de contexte

2.1. Bref historique de l'étude des réseaux trophiques

Un des premiers réseaux trophiques étudiés est celui décrivant les régimes alimentaires du hareng à différents stades de développement (Hardy, 1924). Avec cette représentation (Figure 1), il est évident que le réseau trophique d'un écosystème est constitué de l'ensemble des relations trophiques existant entre les espèces de sa biocénose. Il est donc loin de la représentation linéaire couramment répandue de chaîne alimentaire.

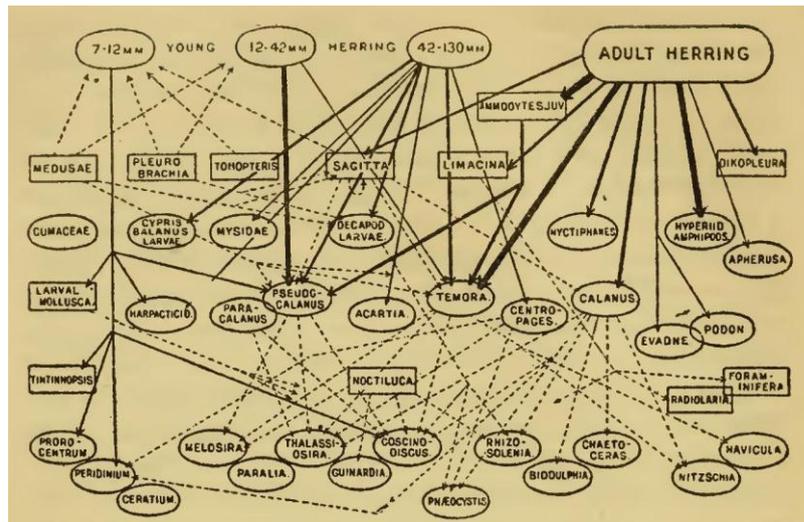


Figure 1 : Exemple de réseau trophique : le régime alimentaire du hareng dans la Mer du Nord. (d'après Hardy, 1924).

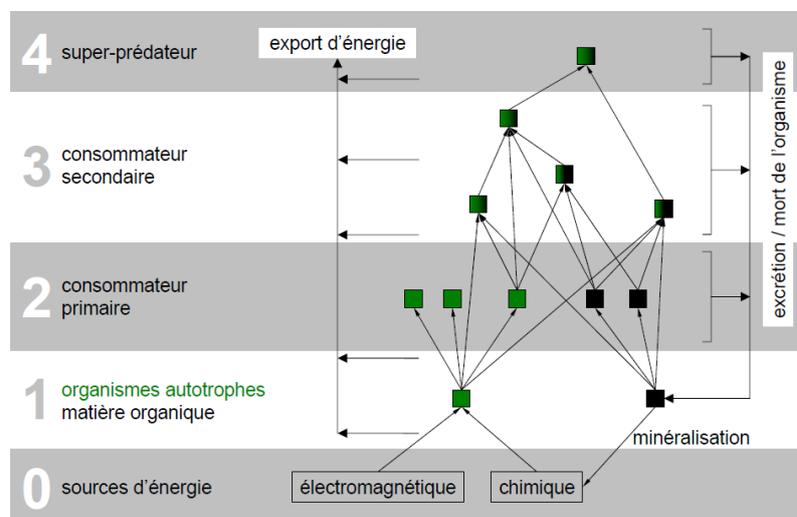
Quelques années plus tard, Elton (1927) définit le concept de niche trophique, ce qui signe la naissance de l'écologie trophique. La niche trophique d'un taxon ou d'un ensemble de taxons reflète la diversité des sources de matière organique exploitées ainsi que la diversité des niveaux trophiques occupés. Elle résulte de la complexité des relations alimentaires entre les membres du réseau et correspond à une approche par connectance (réseau trophique basé sur les relations alimentaires).

À cela s'ajoute une approche énergétique des réseaux trophiques basée sur le concept de pyramide des nombres d'Elton (1927), mais surtout développée par Lindemann (1942). Cette vision plus physicienne considère les réseaux trophiques comme l'ensemble des transferts, des transformations et des stockages d'énergie entre chaque membre du réseau. Avec cette approche (Figure 2) les membres du réseau trophique acquièrent une fonction (producteur de matière organique, décomposeur, herbivore, prédateur, ...). Cette vision énergétique insiste sur la limitation du nombre de niveaux trophiques existant dans le réseau, à cause des pertes d'énergie accompagnant chaque transfert d'énergie. Typiquement, le concept de longueur de chaîne alimentaire se définissant comme le niveau trophique maximal atteint dans le réseau (Post, 2002), fait partie de cette approche¹. Sabo et al. (2009) distinguent également une autre perspective que nous n'emploierons pas dans cette étude : l'approche par interaction. Dans ce cas, le réseau trophique décrit la force de l'action des consommateurs sur les ressources. Actuellement ces trois approches (connectance, énergétique et interaction) sont utilisées pour comprendre le fonctionnement trophique des écosystèmes, avec une légère préférence pour les deux premières.

Après environ 80 ans de recherche, le nombre d'études empiriques portant sur les déterminants du réseau trophique reste limité (Arim et al., 2007). Trois hypothèses sont le plus souvent retenues pour expliquer les variations du fonctionnement trophique : l'énergie disponible, la stabilité dynamique et la taille de l'écosystème (Sabo et al., 2009). L'hypothèse la plus ancienne est celle de la disponibilité des ressources. Déjà Elton (1927) souligne implicitement le rôle de l'énergie dans

¹ La longueur de chaîne trophique peut se calculer également avec l'approche par connectance et interaction. Elle donne alors des résultats différents et l'approche énergétique est souvent privilégiée.

le fonctionnement des réseaux trophiques. Lindeman (1942) théorise cette limitation énergétique mais c'est Hutchinson (1959) qui formule clairement l'hypothèse. Selon lui, le nombre de niveaux trophiques d'un réseau est limité par l'énergie disponible pour les niveaux trophiques supérieurs. Les ressources disponibles sont donc supposées influencer le fonctionnement du réseau trophique. La deuxième hypothèse est fondée sur le concept de stabilité dynamique de l'écosystème. Cette hypothèse trouve son origine dans le développement de modèles simples type « Lotka-Volterra ». Pimm & Lawton (1977) ont ainsi montré que les réseaux dont la chaîne trophique était la plus longue, étaient les moins résilients. Depuis, cette hypothèse a fait l'objet de controverses, notamment liées au phénomène d'auto-régulation (Stern et al., 1997). De récentes études empiriques ont néanmoins montré l'influence négative de la variabilité de l'écosystème sur le réseau trophique (MacHugh et al., 2010 ; Sabo et al., 2010). Enfin, une troisième hypothèse est souvent mise en avant depuis une vingtaine d'années, pour expliquer les variations du réseau trophique. Il s'agit de l'hypothèse de la taille de l'écosystème. Constatant que le nombre d'espèces augmente avec la taille de l'écosystème, Cohen & Newman (1991) prédisent que la plus grande richesse spécifique des grands écosystèmes implique la présence de prédateurs de niveaux trophiques supérieurs et conduit à un allongement de la chaîne trophique. Selon cette hypothèse, l'augmentation de la richesse spécifique avec la taille de l'écosystème est liée à des processus de colonisation (Holt 1996), à l'hétérogénéité et à la disponibilité de l'habitat (Barbour & Brown, 1974 ; Persson et al. 1992).



© Nicolas Hette-Tronquart

Figure 2 : Représentation d'un réseau trophique du point de vue énergétique. La voie photosynthétique est en vert, tandis que la voie détritique est en noir.

Les recherches portant sur le réseau trophique des cours d'eau ont largement contribué au développement des connaissances et des concepts concernant le fonctionnement trophique des écosystèmes en général (Thompson et al., 2012). Les rivières offrent en effet une large variabilité de tailles, ressources ou perturbations au sein d'un seul bassin versant et sont donc idéales pour tester des hypothèses d'écologie trophique (MacHugh et al., 2010). Cependant, les réseaux trophiques des cours d'eau restent encore peu étudiés, car la plupart des études se focalisent sur les variations des relations trophiques d'un nombre restreint de taxons et les lacs ont souvent reçu plus d'attention de la part des chercheurs (Vander Zanden & Fetzer 2007). Par exemple, l'influence du gradient amont-aval qui est pourtant fondamentale pour le fonctionnement d'un cours d'eau, reste mal comprise (Power & Dietrich 2002). Les efforts de recherche pour la compréhension du fonctionnement trophique des cours d'eau sont donc à poursuivre, ce que semble faciliter les « nouvelles » méthodes d'analyse des réseaux trophiques.

2.2. Méthodes employées pour étudier le réseau trophique

Historiquement pour étudier les relations alimentaires il fallait analyser le contenu des tractus digestifs des animaux, car c'était la seule façon de savoir ce qu'ils avaient mangé. Depuis 1978 (Fry et al., 1978 ; DeNiro & Epstein, 1978), l'analyse des isotopes stables s'est progressivement développée pour proposer une méthode alternative d'étude du réseau trophique. Plus récemment encore, de nouveaux outils comme les acides gras (Dalsgaard et al., 2003 ; Meziane et al., 2007) ont complété la panoplie des méthodes disponibles pour étudier le réseau trophique.

2.2.1. Études des contenus stomacaux (GCA)

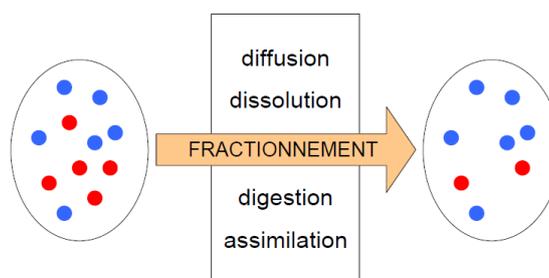
La GCA pour « Gut Content Analysis » est une méthode qui repose sur la détermination du régime alimentaire de chaque individu. Elle consiste à identifier et dénombrer les proies contenues dans le tractus digestif. Pour cela, on peut pratiquer des lavements d'estomac (contenu partiel), mais c'est plus souvent la dissection qui est choisie (contenu total). Cette méthode permet d'avoir une image ponctuelle assez précise, suivant la qualité de la détermination des proies, de ce qu'a ingéré un individu. Ceci est un avantage pour étudier les transferts d'énergie au sein du réseau, car il est possible de savoir d'où provient la matière organique ingérée par l'individu. Cependant cette image n'est qu'une représentation instantanée de l'alimentation d'un individu, et peut ne pas être représentative de son régime alimentaire. Il arrive ainsi bien souvent que les tractus digestifs soient vides lors de l'échantillonnage. Il faut donc bien choisir le moment du prélèvement pour qu'il soit le plus proche du pic d'alimentation (tractus plein). De plus, l'identification et le dénombrement des proies sont rendus difficiles par les processus de digestion, et cela peut conduire à une surestimation des proies dont le corps contient des parties coriaces. Pour minimiser ces effets, il faut donc prélever un grand nombre d'individus de la même espèce à des périodes différentes. Les données obtenues permettent d'estimer le régime alimentaire de l'espèce et de déterminer les relations alimentaires entre l'espèce et ses proies. L'ensemble du réseau trophique s'obtient ensuite en répétant l'analyse pour les différents membres du réseau. Avec la GCA, il est même possible de déterminer l'intensité des liens entre les membres du réseau, en considérant que celle-ci est liée au nombre d'occurrences d'une proie dans le régime alimentaire de son prédateur.

Malgré ces avantages, la GCA est une méthode qui demande beaucoup de temps pour réaliser les dissections et les déterminations. De plus, cette méthode décrit ce qui est ingéré par l'individu et cela inclus notamment beaucoup de matière qui n'est jamais assimilée (par exemple, des os, des écailles, Michener & Lajtha, 2007). L'interprétation des résultats de la GCA peut donc parfois mener à des conclusions erronées, en particulier dans le cas de la problématique des transferts d'énergie, car ce n'est pas parce qu'une proie se retrouve de façon abondante dans le tractus digestif de son prédateur qu'elle lui fournit beaucoup d'énergie.

En raison de l'effort d'échantillonnage et de la difficulté d'identification taxonomique liés à la GCA, la caractérisation de nombreux réseaux trophiques par cette méthode ne semble pas réaliste. À titre d'exemple emblématique, la description très détaillée du réseau trophique de Broadstone Stream en Angleterre a nécessité 5 ans de recherche (Schmid-Araya et al. 2002), sans compter que ce travail s'appuyait sur d'anciennes analyses du réseau. Ceci explique en partie pourquoi d'autres méthodes ont été développées pour étudier le réseau trophique.

2.2.2. Approche des isotopes stables

L'utilisation des isotopes stables pour l'étude des réseaux trophiques se fonde sur les travaux de Fry et al. (1978) et DeNiro & Epstein (1978, 1981). Dans la nature, les différents isotopes d'un élément sont présents dans différentes proportions, appelées abondances. Le principe de l'approche isotopique repose sur le fait que la matière organique d'un être vivant provient des éléments nutritifs qu'il a assimilés. L'abondance isotopique d'un individu est donc liée aux abondances de ce qui a été assimilé.



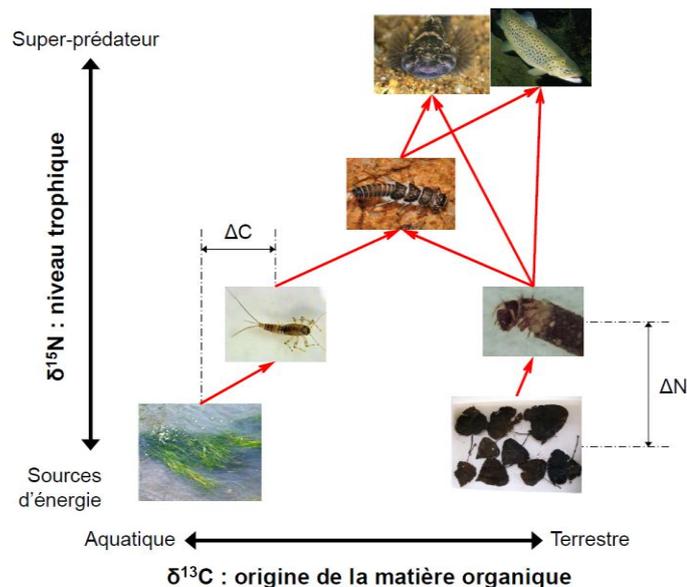
© Nicolas Hette-Tronquart

Figure 3 : Schéma de principe du fractionnement isotopique. Les couleurs symbolisent des isotopes différents.

Du fait de leur structure électronique identique, mais de leur masse différente, les isotopes réagissent de façon similaire mais avec des vitesses légèrement différentes. Il en résulte des

modifications des abondances naturelles lors des réactions de synthèse de la matière organique : c'est le fractionnement isotopique. Généralement ces modifications conduisent à un enrichissement en isotope le plus lourd, c'est-à-dire que la matière organique synthétisée contient plus d'isotopes lourds que les nutriments utilisés pour réaliser la synthèse (Figure 3). L'isotope lourd d'un élément chimique peut ainsi jouer le rôle de traceur trophique, puisqu'il s'enrichit à chaque étape de digestion/assimilation suivant un processus de bioaccumulation. C'est ce principe qui est utilisé pour l'analyse des réseaux trophiques à l'aide des isotopes stables.

Concrètement c'est le signal isotopique noté δ qui est mesuré. Bien que non identique à l'abondance en isotope lourd, le signal isotopique y est relié et un signal élevé traduira une abondance en isotopes lourds élevée. Différents éléments chimiques peuvent être employés (C, N, O, H, S,...), mais dans le cas des écosystèmes dulçaquicoles, ce sont principalement le carbone et l'azote qui sont utilisés, car ils constituent une part importante de la matière organique. De plus ces deux éléments ne possèdent pas le même fractionnement isotopique. Pour le carbone, le fractionnement est faible et le signal isotopique de la matière organique synthétisée reste proche des signaux des aliments servant à la synthèse. À l'inverse pour l'azote, le fractionnement est conséquent et le signal isotopique de la matière organique synthétisée est nettement plus élevé que les signaux des aliments. Par conséquent, ces deux éléments apportent deux informations différentes (Figure 4). Le carbone sert à déterminer l'origine des sources de matière organique utilisée (dans le cas des cours d'eau, origine aquatique = signal isotopique faible, origine terrestre = signal isotopique élevé), tandis que l'azote permet de distinguer les différents niveaux trophiques (le signal isotopique augmente à partir des signaux des sources de matière organique jusqu'aux signaux des prédateurs). En plaçant les espèces dans le plan carbone-azote en fonction de leurs signaux isotopiques, on obtient une représentation du réseau trophique.



© Nicolas Hette-Tronquart

Figure 4 : Principe de l'utilisation des isotopes stables pour les études de réseau trophique. Les principaux transferts d'énergie s'effectuent suivant le sens des flèches. ΔC et ΔN représentent le fractionnement isotopique existant entre un consommateur et sa nourriture.

Avec les progrès technologiques de la spectrométrie de masse à ratio isotopique, la détermination du signal isotopique d'un échantillon solide ne coûte plus qu'une dizaine d'euros, ne requiert qu'une quantité limitée d'échantillon (environ 2 mg de matière sèche) et ne dure que dix minutes. Ils offrent donc la possibilité de réaliser des études à large échelle dans des délais et des coûts raisonnables. Par rapport à la GCA, les isotopes stables fournissent une image de ce qui a été assimilé et non, seulement, de ce qui a été ingéré (Bearhop et al. 2004). Par ailleurs, le signal isotopique d'un individu change uniquement avec les modifications de la matière organique qui le compose. Or la matière organique évolue fortement lors de la phase de création de ses nouveaux éléments constitutifs (phase de croissance) et elle est également modifiée lors du remplacement d'anciens éléments dégradés (métabolisme d'entretien). Il en résulte que les éléments qui composent la matière organique d'un individu adulte proviennent de nutriments ingérés au cours d'une période plus ou moins longue de sa vie. Le signal

isotopique d'un individu, comme sa matière organique, ne correspond donc pas à son alimentation à un instant précis mais intègre dans le temps la variabilité de ses comportements trophiques (Vander Zanden & Rasmussen, 1999). Pour des animaux à forte mobilité, cette intégration dans le temps signifie également une intégration dans l'espace des comportements trophiques (Layman et al., 2007b). Cependant cet avantage des isotopes constitue aussi leur limite, car le caractère intégratif des signaux isotopiques empêche d'obtenir une aussi bonne résolution taxonomique que la GCA. Enfin, le rôle de traceur n'est possible que si les signaux isotopiques des matières organiques que l'on veut distinguer, sont suffisamment contrastés. Par exemple, si des algues ont les mêmes signaux isotopiques que de la litière, il ne sera pas possible de savoir si leurs consommateurs exploitent préférentiellement les algues ou la litière.

2.2.3. Autres approches

Plus récemment, de nouvelles méthodes ont été employées pour aborder les relations trophiques. L'utilisation des acides gras s'est ainsi révélée particulièrement intéressante pour déterminer les transferts de matière organique entre les producteurs primaires et les consommateurs primaires (Meziane et al. 2007). Cette méthode part du constat que certains acides gras indispensables au bon fonctionnement des cellules ne sont pas synthétisés par l'individu et proviennent donc de son alimentation. Or les sources de matière organique peuvent se distinguer par leur teneur en différents acides gras. Ainsi la teneur en acides gras d'un individu reflètera la teneur de sa diète. Si le transfert d'acides gras est assez bien compris entre les producteurs primaires et les consommateurs primaires, il est en revanche de plus en plus complexe, au fur et à mesure que l'individu a un niveau trophique élevé. Les acides gras sont ainsi essentiellement employés pour répondre à des questions spécifiques de transfert de matière organique entre les premiers niveaux trophiques du réseau. Par exemple, ils sont utilisés en complément des isotopes stables, lorsque les signaux isotopiques de deux sources de matière organique sont trop similaires pour pouvoir les distinguer. Cela présuppose bien-sûr que les deux sources ont des profils d'acides gras différents. Plus récemment encore (Gladyshev et al., 2012), la détermination de signaux isotopiques spécifiques à des molécules (comme les acides gras) et non plus à de la matière organique composite a complété la panoplie d'outils disponibles pour étudier les relations trophiques. Cette méthode combinant isotopes stables et acides gras permet par exemple de clarifier les transferts de matière organique lorsque deux sources ne se distinguent ni par leur signature isotopique ni par leur profil en acides gras. Ces méthodes complémentaires à la GCA et à l'analyse des isotopes stables sont particulièrement recommandées pour répondre à des questions précises de transfert de matière organique entre les deux ou trois premiers niveaux trophiques, mais elles s'appliquent difficilement à une description complète de l'ensemble du réseau trophique.

Enfin, si la compréhension des réseaux trophiques permet de mieux comprendre les voies d'assimilation trophiques de polluants persistants, à l'inverse les méthodes d'analyse de ces polluants peuvent être employées pour étudier le fonctionnement trophique d'un écosystème. Dans ce cas, le rôle de traceur trophique est joué par le polluant. Cette utilisation déviée des méthodes d'écotoxicologie reste cependant marginale.

2.3. Expérience acquise par l'équipe HEF Irstea

Ce projet de caractérisation des réseaux trophiques des cours d'eau s'appuie sur le travail réalisé dans le cadre du doctorat de N. Hette-Tronquart au sein de l'équipe HydroÉcologie Fluviale (HEF) d'Irstea et portant sur l'organisation trophique des peuplements piscicoles des cours d'eau. Il bénéficie donc de l'expérience acquise par l'équipe tant en termes d'échantillonnages que de traitement et conditionnement des échantillons. Il utilisera et au besoin adaptera les protocoles de terrain et de laboratoire développés durant ce doctorat. En particulier, il reprendra les méthodes d'analyses isotopiques basées sur une combustion à simple four (Hette-Tronquart, 2012), permettant de limiter sensiblement la quantité d'échantillon à analyser.

Par ailleurs les travaux engagés durant le doctorat ont permis d'observer les effets du gradient amont-aval, de la variabilité de la température et de l'occupation des sols sur le fonctionnement trophique des cours d'eau au sein du petit bassin versant de l'Orge (< 1000 km²). Ces résultats ont alimentés nos réflexions quant aux pistes à suivre pour caractériser les réseaux trophiques à l'échelle de la France métropolitaine. En particulier le choix des métriques à utiliser pour quantifier les variations du réseau trophique est largement inspiré de ces études antérieures.

3. Activités en 2013

L'année 2013 est l'année de démarrage du projet, elle a donc d'abord été l'occasion de clarifier les objectifs du projet et de les traduire concrètement en termes d'hypothèses et d'expérience à réaliser. Après une courte phase d'appropriation du sujet, nous avons recensé les différentes métriques existantes pour quantifier le fonctionnement trophique des cours d'eau. Nous avons ensuite choisi les hypothèses à tester en 2013 et 2014 et nous avons élaboré le plan d'expérience 2013. Enfin, le reste de l'année a permis d'effectuer les campagnes d'échantillonnage des réseaux trophiques et de commencer à traiter ces échantillons.

3.1. Étude bibliographique sur les métriques existantes

Dans l'optique de proposer des métriques pouvant servir de base à l'élaboration d'un indicateur trophique, nous avons recensé les outils basés sur l'analyse des isotopes stables actuellement utilisés en écologie, pour quantifier le fonctionnement trophique des cours d'eau. Ce recensement s'appuie sur une étude bibliographique en partie réalisée lors du doctorat de N. Hette-Tronquart. À ce propos, la revue de Layman et al. (2011) est fondamentale, car elle donne un tour d'horizon quasiment exhaustif des métriques existantes. Nous présentons ici les principales métriques employées. Historiquement, l'utilisation des isotopes stables s'est d'abord traduite par une approche qualitative et descriptive, se fondant sur les positions relatives des taxons dans le plan carbone-azote pour déduire la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques. C'est en 1994 que Cabana & Rasmussen réalisent le premier calcul de longueur de chaîne trophique à partir des ratios isotopiques de l'azote. À partir de là, l'étude des réseaux trophiques par l'analyse des isotopes stables passe d'une approche qualitative à une approche quantitative.

3.1.1. Niveau et longueur de chaîne trophique

3.1.1.1. Définition et intérêts

Le niveau trophique correspond au nombre d'intermédiaires entre un organisme et les sources de matière organique du réseau trophique. Il permet donc de décrire le régime alimentaire en termes de proximité avec les sources de matière organique. Par construction les sources de matière organique constituent le premier niveau trophique, puis les consommateurs primaires occupent le second niveau et ainsi de suite. Comme les animaux se nourrissent souvent sur plusieurs niveaux trophiques (polyphagie) ou sont omnivores (consommation de végétaux et de proies animales), les niveaux trophiques observés résultent des proportions de chaque niveau trophique ingéré et ne sont donc pas forcément entiers. L'analyse des niveaux trophiques occupés par les membres d'un écosystème renseigne donc sur la propension à être herbivore, omnivore, polyphage, carnivore... Traditionnellement trois types de niveaux trophiques peuvent être calculés en fonction de l'approche employée pour étudier les réseaux trophiques (connectance, énergie, interaction). L'utilisation des isotopes correspond à l'approche énergétique et permet de mesurer le niveau trophique réalisé. À partir des niveaux trophiques des membres du réseau, la longueur de chaîne trophique se calcule facilement comme étant le niveau trophique maximal atteint sur le réseau. La longueur de chaîne trophique condense donc l'information donnée par la distribution des niveaux trophiques en n'en retenant que le maximum.

Même si la représentation trophique d'un écosystème par les chaînes alimentaires est une vision simplificatrice de la complexité des réseaux trophiques, elle résume bien leur fonctionnement, en intégrant les contrôles du réseau trophique par l'énergie entrant à sa base (processus « bottom-up ») et par la prédation venant du sommet du réseau (processus « top-down ») (Sabo et al., 2009). La longueur de chaîne trophique a été la première métrique à être développée à partir des isotopes stables (Post, 2002), car c'est une métrique couramment employée en écologie trophique. Ce concept fait l'objet de nombreuses études qui cherchent à déterminer quels sont les facteurs contrôlant le nombre de niveaux trophiques d'un écosystème. Par exemple, elle est particulièrement sensible à la fragmentation de l'habitat (Sabo et al., 2009), est corrélée à la concentration de contaminants dans les super-prédateurs (Cabana & Rasmussen, 1994), semble varier

suivant la taille et la variabilité de l'écosystème (Sabo et al., 2010 ; MacHugh et al., 2010),...

Avec la longueur de chaîne trophique nous ne pourrions pas appréhender la totalité de la complexité du réseau trophique, car cet outil simplificateur passe sous silence l'origine de la matière organique. Il n'en reste pas moins que le nombre de niveaux trophiques reste une caractéristique fondamentale des réseaux trophiques, résumant une partie de son fonctionnement. De plus la longueur de chaîne trophique semble répondre aux contraintes environnementales et constitue à ce titre une métrique potentielle.

3.1.1.2. Calcul

Le calcul du niveau trophique s'effectue à partir des signaux isotopiques de l'azote et repose sur l'hypothèse que le signal isotopique augmente de la valeur du fractionnement isotopique à chaque niveau trophique. En conséquence, le niveau trophique d'un taxon NT_{tax} s'obtient par l'équation 1 :

$$NT_{tax} = \frac{\delta^{15}N_{tax} - IB_N}{\lambda} + NT_{LB}$$

Équation 1

où $\delta^{15}N_{tax}$ est le signal isotopique du taxon, IB_N est le signal isotopique d'un organisme de référence, λ est le fractionnement isotopique et NT_{LB} est le niveau trophique de l'organisme de référence. La longueur de chaîne trophique s'obtient ensuite en prenant le niveau trophique maximal atteint sur le réseau.

Le choix de l'organisme de référence, plus couramment appelé ligne de base, est fondamental. Son niveau trophique doit être connu, ce qui impose que son régime alimentaire soit bien identifié auparavant. Dans l'idéal il faut également que ce niveau trophique soit constant au cours du temps. Ceci implique que les organismes de la ligne de base appartiennent à des espèces plutôt longévives dont le signal isotopique intègre bien la variabilité spatio-temporelle des signaux des sources de matière organique. Anderson & Cabana (2007) ont proposé une méthode pour choisir les taxons les plus appropriés pour servir de ligne de base. Suivant cette méthode, notre choix de taxons s'est arrêté sur des bivalves de la famille sphaeridés, mais comme ces taxons ne sont pas ubiquistes, nous adapterons la ligne de base aux taxons présents sur les sites étudiés.

Les principales sources d'erreur dans le calcul de cette métrique résident dans la détermination de la ligne de base et dans la variabilité du fractionnement isotopique (Vanderklift & Ponsard, 2003 ; Power et al., 2003). Pour tenir compte de ces sources d'erreurs, on peut effectuer un test de randomisation, sélectionnant 1000 fois au hasard une valeur de fractionnement isotopique et de signal isotopique de la ligne de base, parmi la distribution connue de ces deux variables. On obtient une distribution de valeur pour la longueur de chaîne trophique qui correspond à chacun des tirages et l'écart-type de cette distribution permet d'établir l'erreur due à ces sources de variation.

3.1.2. Métriques associées à la niche isotopique

3.1.2.1. Définition et intérêts

Le plan isotopique carbone-azote est caractérisé par ses deux dimensions, mesurant l'origine de la matière organique pour le carbone et traduisant la diversité des niveaux trophiques pour l'azote. Il est donc intimement lié à l'espace trophique. Partant de ce constat, les analyses isotopiques des individus d'une espèce permettent de les placer dans le plan carbone-azote et de mesurer l'espace qu'ils y occupent. Cet espace constitue la niche isotopique et peut donc être considérée comme une mesure de la niche trophique de l'espèce (Newsome et al., 2007 ; Semmens et al., 2009 ; Jackson et al., 2011).

Différentes métriques sont dérivées de la niche isotopique (par exemple Layman et al., 2007a). La première est l'aire de la niche isotopique et quantifie la variabilité des comportements trophiques des espèces. Par rapport à la longueur de chaîne trophique qui traduit en partie la diversité des niveaux trophiques, l'aire de la niche isotopique prend

aussi en compte la variabilité des sources de matière organique. Il est évidemment possible de ne s'intéresser qu'à une seule de ses dimensions en ne mesurant plus l'aire de la niche trophique, mais sa dimension horizontale ou verticale. Cette approche peut se révéler intéressante pour savoir si la variation de l'aire de la niche est plutôt due aux modifications des sources de matière organique exploitée, ou aux changements des niveaux trophiques occupés. D'autres métriques sont basées sur le positionnement et la forme de la niche. On peut par exemple mesurer la position du barycentre de la niche, ce qui permet ensuite de mesurer la distance entre des niches isotopiques de différentes espèces, ou encore de mesurer la position des différents individus de l'espèce par rapport au barycentre. Enfin on peut mesurer le chevauchement entre les niches de différentes espèces. Ces informations permettent de savoir si les espèces sont équivalentes du point de vue fonctionnel (redondance trophique, chevauchement des niches), ou au contraire si le principe d'exclusion compétitive de Gause (1934) est respecté (ségrégation des niches). Elles peuvent également rendre compte de la spécialisation de tous les individus d'une espèce sur une source de matière organique (réduction de la taille de la niche) ou au contraire de la spécialisation de chacun des individus sur une source différente, traduisant un comportement généraliste de l'espèce (augmentation de l'aire de la niche).

Ce concept peut aussi se généraliser à l'écosystème (Roughgarden, 1972 ; Layman et al., 2007a). La niche isotopique occupée par l'écosystème représente alors l'espace trophique occupé par l'ensemble des espèces (l'espèce joue pour l'écosystème le rôle que joue l'individu pour l'espèce). La niche isotopique donne ainsi une quantification de la réponse trophique de l'écosystème aux facteurs environnementaux. Une large niche traduit dans ce cas un réseau trophique complexe exploitant de nombreuses sources de matière organique ou possédant de nombreux niveaux trophiques.

Avec cette définition, on comprend qu'en-dessous d'un certain seuil, la niche isotopique dépende fortement du nombre d'individus étudiés. En effet, à moins d'être dans le cas d'une saturation fonctionnelle (Carey & Wahl, 2011), l'accroissement du nombre d'individus implique un élargissement de la niche trophique (Cohen & Newman, 1991). Pour avoir une bonne représentation de la niche isotopique d'une espèce (ou de l'écosystème), il faut donc avoir étudié les régimes alimentaires d'un nombre suffisant d'individus (ou d'espèces pour la niche isotopique d'un écosystème). Jackson et al. (2011) ont ainsi montré que l'évaluation de la niche isotopique d'une espèce présente potentiellement une grande variabilité en dessous de 10 individus pris en compte, mais plus récemment, Syväranta et al. (2013) rapportent qu'en dessous de 30 individus la mesure de la niche isotopique d'une espèce est associée à une incertitude élevée. Aussi Layman et al. (2007a) recommandent-ils de ne comparer que les niches isotopiques qui ont été déterminées avec un nombre similaire d'individus ou de taxons. Sinon, il faut que les nombres différents d'individus ou de taxons soient représentatifs de la réalité du fonctionnement de l'écosystème et ne soient pas dus à un biais d'échantillonnage. Dans le cas de la niche isotopique d'une communauté, cette variabilité individuelle des signaux peut également être réduite en ne considérant pas les signaux isotopiques individuels mais leur moyenne pour chacun des taxons de la communauté. Cependant, cela empêche de calculer l'aire de la niche trophique des communautés constituées de deux taxons et moins, ce qui n'est pas satisfaisant.

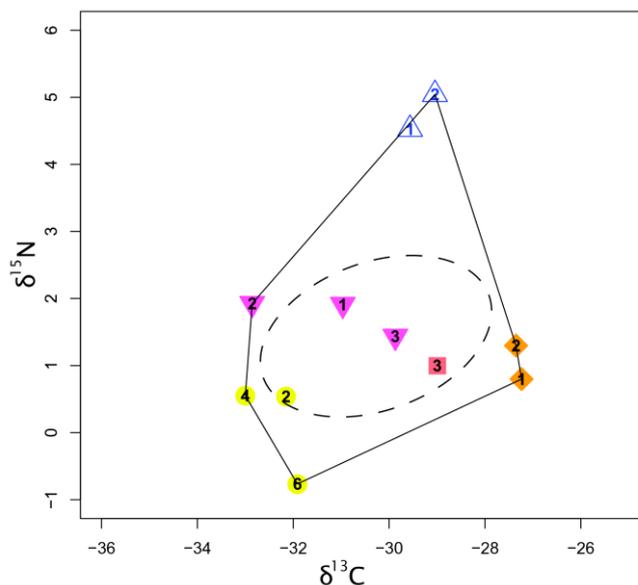
Un autre inconvénient de la niche isotopique est de ne pas prendre en compte la variabilité des signaux des sources de matière organique. Or il est clair que celle-ci se reflète dans la dimension de la niche isotopique. En effet, si les signaux isotopiques de deux sources de matière organique sont très similaires sur un cours d'eau mais ne le sont plus sur un autre, les réseaux trophiques de ces deux cours d'eau auront des variabilités de signaux isotopiques différents, alors qu'ils exploitent les mêmes sources. Les comparaisons multi-sites à large échelle spatiale, couvrant plusieurs types d'écosystèmes, requièrent donc de s'assurer de la comparabilité des signaux isotopiques des différentes sources de matière organique. Newsome et al. (2007) et Hoetinghaus & Zeug (2008) recommandent à ce titre, de rapporter ces métriques à la variabilité des signaux des sources de matière organique. Pour ce faire, ils proposent de transformer l'espace isotopique en espace des proportions, où l'axe horizontal ne représente plus les signaux isotopiques du carbone, mais les contributions des différentes sources de matière organiques. Cela permettrait effectivement de s'affranchir des différences d'amplitude des signaux isotopiques des sources de matière organique. Cependant, la détermination des contributions des différentes sources de matière organique n'est généralement pas possible (au-delà de trois sources de matière organique pour le réseau trophique, l'analyse de deux isotopes stables ne permet plus de déterminer les contributions des différentes sources de matière organique).

3.1.2.2. Calcul

Par définition, la niche isotopique est l'espace occupé par des individus dans le plan carbone-azote. La principale difficulté revient donc à passer des signaux isotopiques des individus à l'espace qu'ils occupent. Deux solutions sont actuellement utilisées en écologie trophique.

La solution la plus naturelle proposée par Layman et al. (2007a) consiste à définir l'espace occupé comme le polygone convexe englobant tous les signaux isotopiques des individus (Figure 5). Cette façon de procéder permet de prendre en compte chaque individu échantillonné et inclus toutes les parties de l'espace occupé. Cette approche est donc particulièrement adaptée lorsque les variations individuelles sont susceptibles de jouer un rôle prépondérant dans les modifications de la niche isotopique (Layman et al., 2007b) ou lorsque l'on souhaite calculer des chevauchements de niche (Hammerschlag-Peyer et al., 2011).

En revanche, si c'est la détermination de la niche isotopique moyenne qui est en jeu, la seconde solution développée par Jackson et al. (2011) est plus adaptée. Utilisant une approche bayésienne cette solution se fonde sur le concept d'ellipse standard qui est aux données bivariées ce que l'écart-type est aux données univariées. Concrètement, la niche isotopique occupée par des individus correspond à l'ellipse standard déterminée avec les signaux isotopiques du carbone et de l'azote de ces individus (Figure 5). L'ellipse standard est une ellipse qui contient environ 40 % des signaux du jeu de données initial (Batschelet, 1981) et on comprend bien qu'elle représente le cœur de la niche isotopique réalisée. Cette approche est particulièrement adaptée lorsque c'est la niche isotopique occupée par les individus caractéristiques d'une population qui est en jeu et qu'on cherche à limiter le rôle des outliers.



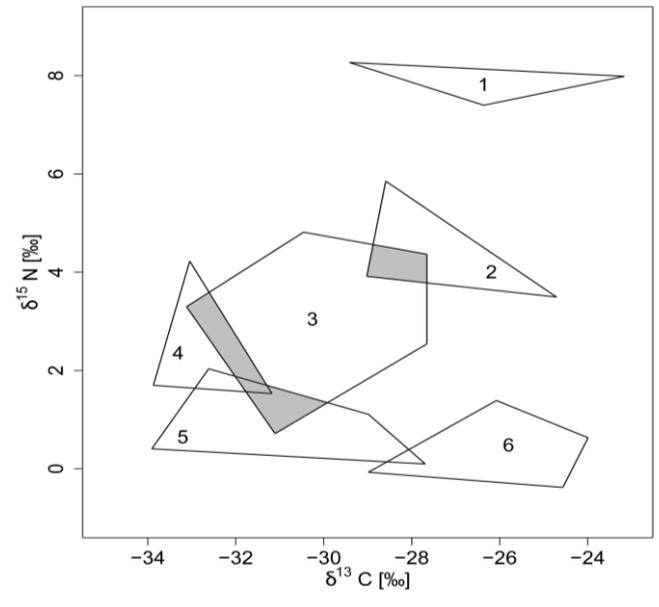
© Nicolas Hette-Tronquart

Figure 5 : Représentations de la niche isotopique : en trait plein la représentation basée sur le polygone convexe et en trait pointillé celle utilisant l'ellipse standard.

L'ellipse standard est la solution qui est la moins sensible aux nombres d'individus utilisés pour déterminer la niche isotopique, surtout si on utilise sa version corrigée pour les petites tailles d'échantillon. Cependant, on peut aussi utiliser la première solution, en adoptant des procédures de bootstrap (Jackson et al., 2012). Ceci est particulièrement utile pour comparer des niches établies avec des nombres d'individus différents. Dans ce cas, on peut sous-échantillonner chaque jeu de données afin de construire de nouvelles niches avec le même nombre d'individus (Newsome et al., 2012). Il faut alors répéter l'opération un grand nombre de fois pour s'assurer que les sous-échantillonnages effectués ne soient pas particuliers. Pour chaque niche on obtient une distribution de valeurs dont la médiane peut être utilisée pour calculer les métriques.

Une fois que la niche isotopique est définie, les calculs des métriques sont relativement simples. Dans le cas de l'aire de la niche isotopique, il suffit de calculer l'aire d'un polygone

convexe ou d'une ellipse. On peut aussi facilement mesurer les dimensions verticales et horizontales et le barycentre du polygone ou de l'ellipse. Enfin, nous avons défini le chevauchement de niches d'une espèce comme étant le rapport entre l'aire de sa niche isotopique occupée par les autres espèces et l'aire totale de sa niche (cf. Figure 6).



© Nicolas Hette-Tronquart

Figure 6 : Représentation théorique des niches trophiques isotopiques de 6 espèces (polygones convexes 1 à 6). La surface grisée correspond à la surface de la niche de l'espèce 3 occupée par les autres espèces. Avec l'aire totale de la niche trophique 3, elle permet de calculer le chevauchement de niche de l'espèce 3. Le chevauchement de niche de l'espèce 1 avec les autres espèces est nul.

La détermination des polygones convexes peut s'effectuer avec le logiciel libre d'analyses statistiques  (R Development Core Team, 2007) et la fonction `chull` de la librairie `grDevices`. Les ellipses standards peuvent se calculer en utilisant le même logiciel et la librairie `SIAR` (Stable Isotope Analysis in R – Parnell et al. 2008, 2010).

3.1.3. Modèles de mélange et caractérisation des régimes alimentaires

3.1.3.1. Définition et intérêts

Avec les métriques associées aux niveaux trophiques, ou celles associées à la niche isotopique, les isotopes stables permettent de quantifier la diversité des sources de matière organique exploitée et/ou la richesse des niveaux trophiques occupés. Il est également possible de les utiliser dans leur rôle de traceur, pour déterminer les transferts de matière organique au sein du réseau ou les régimes alimentaires des individus. Dans ce cas les deux éléments carbone et azote apportent des informations équivalentes et on peut tout aussi bien utiliser d'autres éléments si leurs fractionnements isotopiques est connus. Le principe est celui qui a été le point de départ de l'utilisation des isotopes stables en écologie trophique. Il repose sur une équation-bilan donnée par l'équation 2 :

$$\delta X_{ind} = \sum_{proies} (p_i \times \delta X_i) + \lambda_X \quad \text{Équation 2}$$

où le signal isotopique pour l'élément X d'un individu (δX_{ind}) est égal à la moyenne des signaux isotopiques des proies (δX_i) pondérés par l'abondance relative de ces proies dans le régime alimentaire de l'individu (p_i), augmentée du fractionnement isotopique pour l'élément X λ_X . Chaque élément analysé donne une équation du type de l'équation 2. À ces équations s'ajoutent également l'équation triviale traduisant le caractère fini du régime alimentaire, à savoir :

$$\sum_{proies} (p_i) = 1 \quad \text{Équation 3}$$

L'ensemble de ces équations forment ce qu'on appelle le modèle de mélange, en référence au fait que les signaux isotopiques d'un individu résultent du « mélange » des signaux isotopiques de ces proies. En fonction du nombre d'éléments analysés et du nombre de proies potentiels, ce système d'équations linéaires, pour lequel les abondances relatives sont les inconnues, admet une solution unique (cas où le nombre d'éléments est égal au nombre de proies moins une) ou un ensemble de solutions (cas où le nombre d'éléments est inférieur au nombre de proies moins une). À partir de ces équations, deux types de modèle de mélange se sont développés et sont utilisés en écologie trophique (Layman et al., 2011). Leur objectif commun est de déterminer les abondances relatives des différentes proies dans le régime alimentaire d'un individu.

Les modèles de mélange linéaire (Phillips & Koch, 2002) cherchent simplement à résoudre le système d'équation. Lorsqu'il y a une solution unique, cela est facile. Dans le cas où le système admet de multiples solutions, ces modèles déterminent à l'aide de multiples itérations l'étendue de valeurs possibles pour chacune des abondances relatives (Phillips & Gregg, 2003 ; Phillips et al., 2005). Pour ce faire, à chaque itération ils fixent d'abord un nombre donné d'abondances relatives, de façon à aboutir à un système d'équations déterminé. Ils résolvent ensuite le système et s'il admet une solution réelle, ils la conservent comme étant une solution possible. Après toutes les itérations, ils obtiennent toutes les combinaisons d'abondances relatives possibles, c'est-à-dire aboutissant aux signaux isotopiques de l'individu. L'inconvénient de ces modèles réside dans l'absence de prise en compte de la variabilité des signaux isotopiques et du fractionnement isotopique.

Pour tenter de répondre à cette question une approche bayésienne des modèles de mélange a été développée et ont abouti à deux logiciels MixSIR (Moore and Semmens, 2008) et SIAR (Parnell et al., 2010). Ces modèles permettent d'intégrer la variabilité des signaux isotopiques des sources et le fractionnement isotopique, ainsi que des informations sur l'exploitation des ressources ou de l'habitat sous forme d'a priori. Comme pour les modèles précédents, les résultats obtenus ne sont pas une unique abondance relative mais des densités de probabilités pour chaque composante potentielle du régime alimentaire.

Ces modèles permettent de fournir une estimation du régime alimentaire d'un animal, mais cela suppose d'avoir échantillonné toutes les sources de matière organique pouvant faire partie de son alimentation, ce qui n'est pas toujours évident. De plus ces modèles partent tous du principe que les différents éléments utilisés (carbone et azote dans notre cas) sont assimilés de la même façon par l'organisme. Or il est probable que l'azote de certains aliments soient mieux assimilés que le carbone contenu dans ces aliments, ou inversement. Dans ce cas, on n'a pas les mêmes contributions des aliments au régime alimentaire, selon qu'on considère le carbone ou l'azote.

Par rapport aux métriques liées au niveau trophique ou à la niche isotopique, les modèles de mélange adoptent une approche plus déterministe qui tend à comprendre le fonctionnement du réseau trophique dans le détail. Dans l'idéal les modèles de mélange sont capables d'estimer l'importance de tous les transferts de matière organique entre les différents membres du réseau. Ils apportent donc un type d'informations complémentaire aux métriques précédentes qui intègrent et résument tout le fonctionnement trophique en une valeur.

3.1.3.2. Calcul

Les calculs des abondances relatives des différentes proies dans le régime alimentaire s'effectuent à l'aide de logiciels (par exemple, IsoSource pour les modèles de mélange linéaires et SIAR pour les modèles de mélange bayésiens). Ceux-ci sont disponibles en accès libre.

3.2. Questions posées et plan d'expérience

3.2.1. Questions posées

Dans la perspective de proposer des métriques pouvant contribuer à l'élaboration d'indicateurs fonctionnels, nous avons choisi de tester plusieurs outils appartenant chacun à une des trois

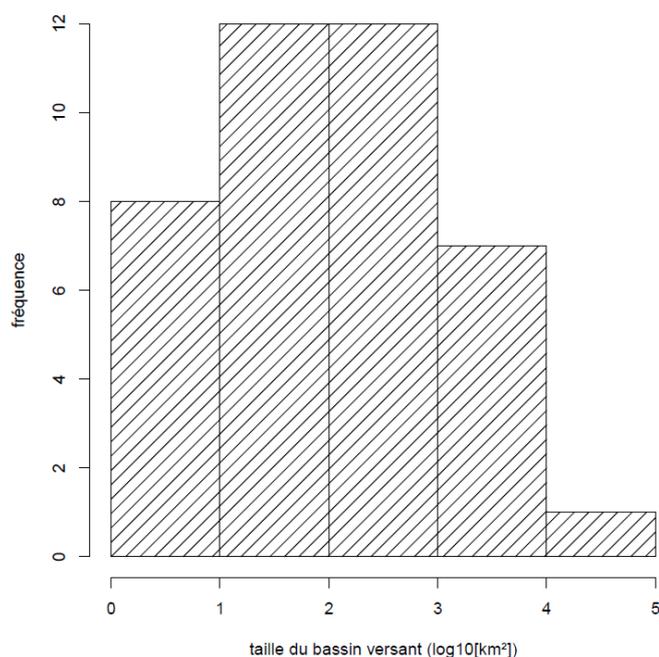
grandes classes de métriques décrites ci-dessus (niveau trophique, niche isotopique, modèle de mélange). Notre approche consiste d'abord à examiner la réponse de ces métriques aux facteurs environnementaux susceptibles de modifier le réseau trophique (phase 1 : année 2013) pour ensuite étudier comment ces réponses se modifient sous l'effet de pressions anthropiques (phase 2 : année 2014).

Au cours de la phase 1, les facteurs environnementaux que nous voulions étudier étaient le gradient amont – aval, la géologie, le climat (température, pluviométrie, altitude). Notre choix s'est porté sur ces trois facteurs car ils constituent trois éléments déterminants dans le fonctionnement des cours d'eau (Petts & Calow, 1996). Hette-Tronquart et al. (2014) a par exemple montré l'influence du gradient amont – aval sur l'aire de la niche isotopique occupée par le compartiment piscicole. La géologie détermine avec l'hydrologie qu'elle peut aussi influencer, la forme et la dynamique des rivières, ce qui est fondamental par exemple pour la diversité des habitats présents dans le cours d'eau. Or cette diversité d'habitats peut influencer le fonctionnement des réseaux trophiques (Thompson & Townsend, 2005). Enfin il y a de fortes présomptions qui portent à croire que le climat influence le fonctionnement trophique des cours d'eau. Par exemple, la température de l'eau semble modifier la longueur de chaîne trophique (Woodward et al., 2010 ; Hette-Tronquart et al., 2013).

Au cours de la phase 2, nous prévoyons de nous concentrer sur la façon dont se modifient les réponses des métriques à ces facteurs environnementaux suite à des perturbations anthropiques.

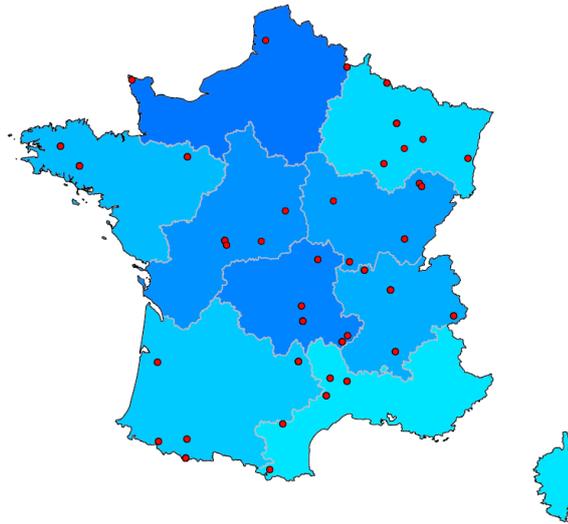
3.2.2. Plan d'expérience, choix des sites de la phase 1

Afin de clarifier le fonctionnement du réseau trophique, nous cherchons, dans la mesure du possible, à découpler les effets des facteurs environnementaux des effets des pressions anthropiques. Pour cela, nous avons choisi des sites d'études faisant partie du réseau national de référence DCE. Cela garantit que les sites choisis ne soient pas fortement affectés par des pressions anthropiques et permet de tester « uniquement » l'effet des facteurs environnementaux du gradient amont-aval, de la géologie et du climat. Compte tenu de la diversité des cours d'eau de la métropole française mais aussi des contraintes techniques liées à l'échantillonnage et aux analyses isotopiques, nous avons décidé d'étudier 40 sites répartis sur toute la France. Le choix de ces sites s'est appuyé sur la description des facteurs environnementaux et sur les relevés faunistiques disponibles dans la base IPR+. Nous avons ainsi répartis les 40 sites (Annexe 1) suivant la surface du bassin versant (Figure 7), leur répartition géographique (Figure 8), l'altitude (Figure 9), la géologie (Figure 10) le régime pluvial (Figure 11) et la température (Figure 12) afin de couvrir ces gradients de la façon la plus homogène possible.



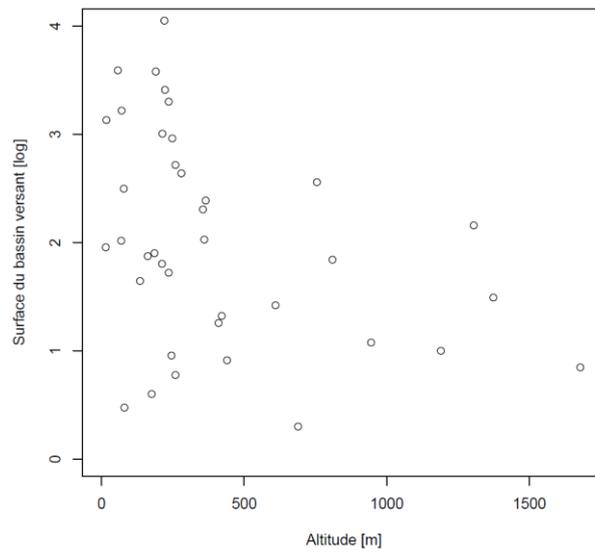
© Nicolas Hette-Tronquart

Figure 7 : Répartition des 40 sites suivant la taille du bassin versant.



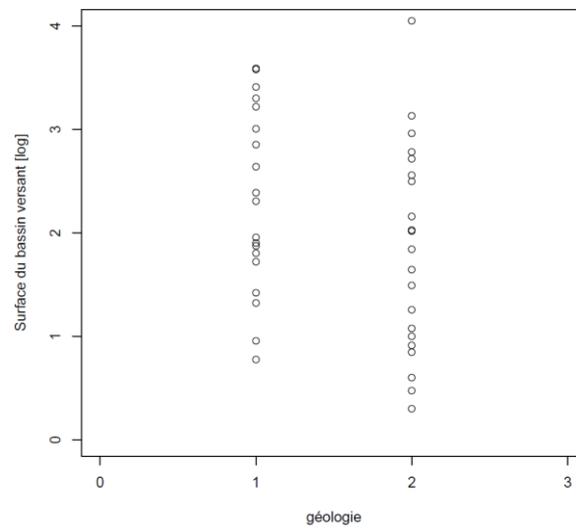
© Nicolas Hette-Tronquart

Figure 8 : Répartition géographique des 40 sites à l'échelle nationale.



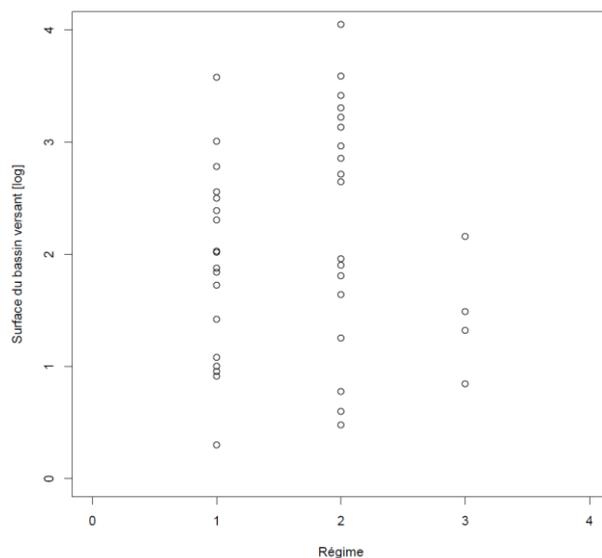
© Nicolas Hette-Tronquart

Figure 9 : Distribution des surfaces de bassin versant suivant l'altitude.



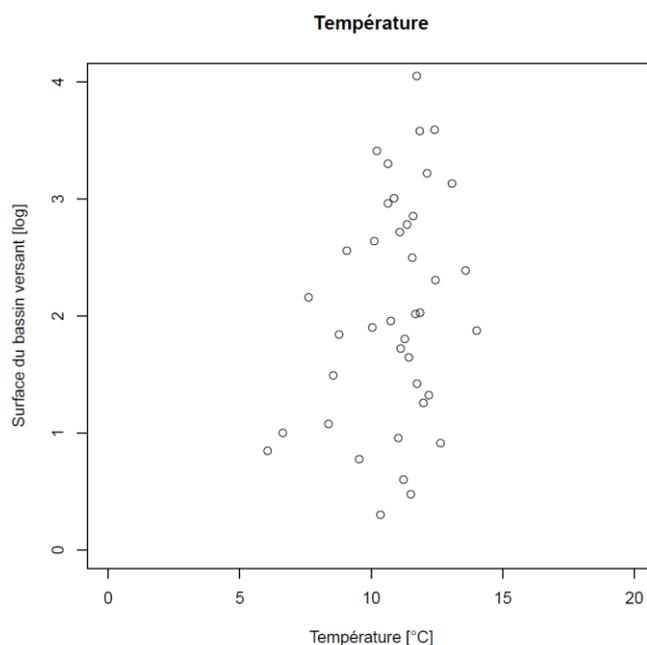
© Nicolas Hette-Tronquart

Figure 10 : Distribution des surfaces de bassin versant suivant la géologie (1 = calcaire, 2 = siliceux).



© Nicolas Hette-Tronquart

Figure 11 : Distribution des surfaces de bassin versant suivant les régimes d'apport en eau (1 = pluvial fort, 2 = pluvial modéré, 3 = pluvial-nival-glaciaire).



© Nicolas Hette-Tronquart

Figure 12 : Distribution des surfaces de bassin versant suivant la température.

3.3. Échantillonnage

Le choix des sites s'est basé sur les listes des stations inventoriées par l'Onema, dont l'ensemble n'a pu être disponible qu'assez tardivement (mois d'avril), en raison de la mise en place de l'externalisation de certaines opérations de pêches. À cette date, il était trop tard pour demander les autorisations d'effectuer des prélèvements sur le site 61 (cf. Annexe 1) au sein de la réserve naturelle du val d'Allier, et nous avons donc dû renoncer à échantillonner ce cours d'eau. Il le sera en 2014, les demandes d'autorisation étant en cours auprès de la DREAL Auvergne. En revanche, les 39 autres sites prévus ont pu être échantillonnés au moins en partie.

3.3.1. Sources de matière organique et macro-invertébrés

L'échantillonnage des sources de matière organique et des macro-invertébrés a été accompli par Irstea durant les mois de mai, juin et juillet 2013. Il a nécessité 8 déplacements de 3 à 4

jours à 2, 3 ou 4 personnes, représentant un total de 11317 km. Au total plus d'un millier d'échantillons ont été collectés et seront analysés.

La stratégie d'échantillonnage s'est basée sur le choix de taxons cibles, possédant a priori un régime alimentaire particulier. Cette stratégie a été adoptée, car un échantillonnage représentatif du compartiment macro-invertébré n'était pas réaliste. Il aurait nécessité des moyens humains beaucoup plus importants, car il aurait fallu collecter et trier au moins 10 prélèvements normalisés dans différents habitats suivant leurs abondances relatives sur le site. Ce type d'échantillonnage représentatif a été réalisé dans le cadre du doctorat de N. Hette-Tronquart sur 4 sites, mais n'est pas envisageable à une aussi large échelle que notre étude. Par ailleurs, le choix des taxons cibles permet de garantir une certaine similitude entre les sites et ainsi de pouvoir les comparer. Il a également été testé lors du même doctorat et s'est révélé très pertinent. Il permet de focaliser l'échantillonnage sur une liste de taxons à trouver, ce qui est plus rapide que de trier entièrement tout un prélèvement.

Pour cette étude, nous avons choisi d'échantillonner des macrophytes, bryophytes, algues, biofilm, matière en suspension et litière pour les sources de matière organique, et un taxon brouteur, racleur, filtreur actif, filtreur passif, déchiqueteur, microdétritivore et prédateur pour les macro-invertébrés.

Pour pouvoir réaliser une analyse isotopique environ 2 mg de matière organique sèche sont nécessaires. Il en résulte que la plupart des échantillons de macro-invertébrés sont des échantillons composites, constitués de plusieurs individus (de 1 à plusieurs dizaines pour les plus petits taxons). L'échantillonnage de la variabilité individuelle n'est donc pas possible pour le compartiment des macro-invertébrés. Cependant pour des raisons de fiabilité des données, nous avons prélevés 3 échantillons composites par taxon dans la mesure du possible. L'annexe 2 récapitule les prélèvements effectués en 2013.

3.3.2. Poissons

L'échantillonnage du compartiment piscicole a été réalisé par l'Onema, conformément aux accords prévus dans la fiche action de la convention Irstea – Onema 2013-2015. L'objectif de cet échantillonnage était d'obtenir une image représentative du compartiment piscicole. Pour cela un protocole a été rédigé pour harmoniser les méthodes de prélèvements qui ont été réalisés par différentes équipes. Le détail de ce protocole se trouve en annexe 3. Son principe est d'échantillonner des individus adultes de toutes les espèces qui ont été trouvées en nombre conséquent sur le site étudié (au moins 10 individus), à hauteur de 5 individus. À cela s'ajoute les espèces prédatrices, ou dont les individus sont de grandes tailles, même si on n'en a trouvé qu'un nombre restreint d'individus, car ces espèces sont rarement très abondantes (cf. le principe de limitation énergétique des réseaux trophiques et le concept de pyramide des nombres d'Elton, 1927). Pour les poissons les prélèvements consistaient à des biopsies de morceaux de nageoire pour la plupart des espèces. L'utilisation de ce type de tissu à la place du muscle dorsal blanc a été validée par l'existence de relations entre les signaux isotopiques des muscles et des nageoires (Hette-Tronquart et al., 2013). Il permet d'éviter le sacrifice de l'individu, la majorité des poissons survivant à ces ablations partielles de nageoires. Lorsque c'était possible, l'échantillonnage de 5 individus permettra d'évaluer la variabilité individuelle des signaux isotopiques. L'échantillonnage ayant lieu lors des inventaires piscicoles réalisés par l'Onema, celui-ci a été réalisé entre mai et octobre 2013.

3.4. Récupération des données

Les échantillons ont été collectés puis conservés au congélateur dans les huit délégations interrégionales de l'Onema. Ils ont été récupérés et rapatriés à Irstea en vue de leurs analyses isotopiques. À cette occasion, nous avons présenté le projet et discuté des évolutions ainsi que de la phase 2 du projet.

Il est à souligner que 39 sites ont été échantillonnés pour la matière organique et les macro-invertébrés, tandis que seulement 31 sites ont pu l'être pour les poissons. Les raisons expliquant cette différence sont diverses : impossibilité d'effectuer la pêche d'inventaire dus aux conditions hydrologiques, oubli, confusion avec d'autres projets,... Lors de nos discussions nous avons ainsi pu préciser à ce sujet que nous pouvions être disponibles dans la mesure du possible pour aider à réaliser les prélèvements. En particulier, il a été dommage d'apprendre trop tardivement que

certains sites n'avaient pas pu être échantillonnés, car ayant eu l'information plus tôt, nous aurions peut-être pu réaliser les prélèvements par nos propres moyens. Cela aurait notamment permis d'éviter d'effectuer les prélèvements de matière organique et de macro-invertébrés pour ces 8 sites².

Ces sites manquant dans notre plan d'expérience nous obligent à échantillonner de nouveau une dizaine de sites de référence en 2014 pour compléter notre jeu de données. Nous nous efforcerons donc de mieux communiquer en 2014 pour éviter que de telles situations se reproduisent. En particulier, conscient que les agents de l'Onema doivent faire face à de nombreuses demandes de prélèvements pour des projets scientifiques divers et variés, nous avons choisi de coordonner nos demandes avec celles du projet de recherche porté par l'université Paul Sabatier de Toulouse, dont la problématique est très voisine de la nôtre.

² À titre indicatif, chaque prélèvement représente une demi-journée de travail de deux personnes expérimentées par site, sans compter les déplacements pour se rendre sur les sites.

4. Projet pour 2014

L'année 2014 sera l'occasion d'entamer la phase 2 du projet qui consiste à étudier comment se modifient les réponses des métriques aux facteurs environnementaux suite à des perturbations d'origine humaine. Suite à l'échantillonnage 2013 et en particulier aux prélèvements du compartiment piscicole, nous serons amenés à compléter notre jeu de données de la phase 1 en 2014. Enfin, les échantillons recueillis en 2013 seront préparés et analysés en 2014. Les premières analyses et résultats sont attendus pour la fin de l'année 2014.

4.1. Hypothèses testées – choix des sites

L'équipe de Frédéric Santoul de l'université Paul Sabatier de Toulouse travaille également sur les métriques des réseaux trophiques élaborées à partir des isotopes stables, mais dans l'optique d'étudier les effets de la restauration de l'état écologique des cours d'eau. Suite à nos discussions communes, une collaboration est envisagée pour mettre en commun les sites que nous étudions dans nos projets respectifs. Ceci permettra à chacun de nous de bénéficier d'un nombre de sites plus important. L'équipe de Toulouse étudie en effet des sites restaurés, des sites de référence et des sites soumis à des perturbations anthropiques. Afin d'avoir une certaine cohérence dans les sites étudiés, nous avons donc adapté les hypothèses que nous voulions tester lors de la phase 2.

La phase 2 consiste à analyser les réseaux trophiques de cours d'eau soumis à des pressions anthropiques pour comprendre comment elles modifient leur fonctionnement. Par pressions anthropiques, on entend généralement toutes les actions humaines qui entraînent des modifications de l'état écologique d'un écosystème par rapport à son état de référence. Il y a donc une multitude de pressions anthropiques et celles-ci s'exercent souvent de façon concomitante. On peut distinguer trois grandes familles de perturbations anthropiques : perturbations d'ordre hydrologique, morphologique et chimique (Marzin et al., 2012). Notre attention se focalisera sur les perturbations d'ordre morphologique (plus spécifiquement sur celles liées à la diversité des habitats) et sur les perturbations d'ordre chimique (particulièrement sur celles liées à une pollution aux nitrates). Notre choix s'est porté sur ces pressions, car nos collègues toulousains portent une attention particulière à la diversité de l'habitat, qui est susceptible de modifier la richesse spécifique des peuplements mais aussi la diversité des ressources disponibles pour le réseau trophique. De plus l'azote étant souvent un élément limitant pour la production photosynthétique, les rejets azotés sont des pollutions chimiques susceptibles de bouleverser le fonctionnement trophique des cours d'eau et c'est pour cette raison que nous avons choisi ce type de perturbation chimique.

Pour répondre à ces questions, nous espérons pouvoir bénéficier dans le cadre de notre collaboration avec l'équipe de Toulouse, d'une dizaine de sites dont l'habitat est fortement homogénéisé. Nous compléterons ce jeu de données avec des sites dont la perturbation principale sera des apports excessifs en nitrate. Nous nous efforcerons de distribuer nos sites suivant les gradients des trois facteurs environnementaux que nous testons au cours de la phase 1 (gradient amont-aval, géologie, climat). Éventuellement nous pourrions essayer d'étudier l'interaction de ces deux effets, en choisissant des sites subissant les deux perturbations et des sites soumis uniquement à l'une ou l'autre des perturbations.

Le choix des sites est actuellement en cours d'élaboration, car à ce jour nous n'avons pas encore reçu la liste des stations pêchées en régie en 2014 de la part de toutes les DIR. De plus, nous harmoniserons notre choix avec les collègues toulousains et nous estimons que la liste des sites étudiés en 2014 sera fixée vers la mi-février 2014. Comme pour le choix des sites de la phase 1, nous baserons notre choix sur la description des facteurs environnementaux, des pressions anthropiques, et sur les relevés faunistiques disponibles dans la base IPR+. Enfin à ces sites s'ajouteront une dizaine de sites du réseau de référence qui remplaceront ceux qui n'avaient pas pu être échantillonnés complètement en 2013.

L'échantillonnage de ces sites pour le compartiment des macro-invertébrés sera effectué par Irstea durant les mois de mai-juin-juillet, comme lors de la phase 1. L'échantillonnage du compartiment piscicole sera réalisé par l'Onema, avec l'aide d'Irstea si nécessaire.

4.2. Étude de l'interaction entre valeur moyenne et variabilité de la température de l'eau sur le fonctionnement trophique des cours d'eau tempérés (France) et tropicaux (Bolivie)

Dans le contexte de changement global, la compréhension de la manière dont le fonctionnement des écosystèmes est susceptible d'évoluer constitue un enjeu crucial. A l'heure actuelle, les liens entre le fonctionnement trophique des cours d'eau et la température restent très mal connus. L'un des résultats de ma thèse a montré que la variabilité de la température de l'eau semble affecter négativement la longueur de chaîne trophique (Hette-Tronquart et al., 2013). À l'inverse, un effet positif des valeurs moyennes de la température de l'eau sur la longueur de chaîne a été trouvé (Woodward et al. 2010). Jusqu'à présent, aucune étude ne s'est intéressée à l'interaction d'une augmentation des valeurs moyennes avec une augmentation de la variabilité de la température de l'eau sur le fonctionnement trophique des cours d'eau. Or, l'augmentation des valeurs moyennes de la température de l'eau en raison du changement climatique s'accompagnera aussi d'une augmentation de la variabilité de la température (IPCC 2007).

J'ai donc développé un projet permettant d'étudier cette interaction et de déterminer si l'un des deux effets (valeurs moyennes ou variabilité) prédomine. Pour cela, je projette de comparer les longueurs de chaîne trophique de 10 cours d'eau tempérés et de 10 cours d'eau tropicaux. Pour les cours d'eau tempérés, ces données seront issues des analyses effectuées sur les sites appartenant au réseau de référence DCE. Pour les cours d'eau tropicaux, j'étudierai la longueur de chaîne trophique de cours d'eau localisés en Bolivie, saisissant l'opportunité de l'affectation de Thierry Oberdorff (IRD) dans ce pays et de ses collaborations avec l'université Mayor de San Simon (UMSS) à Cochabamba. Les cours d'eau tempérés ayant déjà été choisis, le choix des cours d'eau tropicaux s'arrêtera sur des rivières aux caractéristiques les plus voisines possibles des cours d'eau tempérés (pente, largeur, bassin versant drainé, géologie), à l'exception de la température. Le protocole d'échantillonnage sera le plus proche possible de celui adopté pour les milieux tempérés, afin de faciliter la comparaison.

L'intérêt de compléter le jeu de données « tempérées » par des cours d'eau tropicaux est d'étendre la gamme des températures moyennes de l'eau observées en milieu tempéré à des températures plus élevées, caractéristiques pour l'instant des milieux tropicaux. Dans le cadre du changement global, ce travail apportera une compréhension plus fine de l'effet de la température de l'eau sur le fonctionnement des cours d'eau. En particulier, il permettra de préciser l'interaction entre l'effet de la valeur moyenne et l'effet inverse de la variabilité sur la longueur de chaîne trophique. On peut également imaginer que les observations faites sur le fonctionnement trophique des cours d'eau tropicaux pourront servir de point de départ à une réflexion concernant l'évolution du fonctionnement trophique des cours d'eau tempérés. Dans le cadre du développement d'indicateurs fonctionnels, la compréhension plus fine de l'effet de la température de l'eau sur le fonctionnement trophique peut également se révéler avantageuse.

Ce travail s'effectuera en collaboration avec l'IRD et l'UMSS. Il nécessite évidemment d'avoir un suivi précis des variations de la température de l'eau sur une longue durée (au minimum 1 an). Pour cela, nous nous appuierons autant que possible sur le réseau thermique national, mais nous envisageons également de déployer des sondes de température que les agents de l'Onema relèveront lors de leurs tournées de surveillance (faisabilité à discuter au cas par cas). Ces mêmes sondes seront déployées en Bolivie. La réalisation des prélèvements est prévue pour l'été 2014.

4.3. Préparation et analyse des échantillons 2013

Parallèlement à l'échantillonnage de nouveaux sites, nous avons prévu de réaliser les analyses isotopiques des échantillons prélevés en 2013. Les analyses nécessitent d'abord de préparer les échantillons. Cela a été commencé en 2013, mais doit se poursuivre au début de l'année 2014. La phase de préparation se constitue du rinçage à l'eau distillée de certains échantillons (litière, végétaux, nageoires et muscles de poissons), de la filtration des échantillons de biofilm, du décoquillage des gastéropodes et des moules, de la lyophilisation de tous les échantillons, du broyage des échantillons (mécanique pour les plus gros, manuel pour les autres) et de la pesée des échantillons dans des petites capsules d'étain. Après toutes ces étapes qui nécessitent encore au moins une centaine de jours de travail pour une personne, les échantillons seront prêts à être analysés. L'analyse isotopique sera réalisée avec l'installation disponible au sein de l'UR HBAN d'Irstea. Les analyses en elles-mêmes requerront un minimum de 30 jours de travail. Nous estimons donc que nous pourrons commencer à exploiter les résultats au début de l'été 2014.

Actuellement quelques soucis de fonctionnement de l'analyseur élémentaire, s'ils se prolongeaient, pourraient repousser le début des analyses, ce qui retarderait d'autant l'exploitation des résultats. La méthodologie utilisée pour réaliser la préparation ainsi que l'analyse des échantillons sera très largement inspirée de celle qui a été développée dans le cadre du doctorat de N. Hette-Tronquart.

5. Conclusion

Le travail accompli en 2013 a permis d'effectuer l'ensemble des prélèvements prévus sur 31 sites, ainsi que la collecte des sources de matière organique et de macro-invertébrés sur 8 autres sites. Les résultats des analyses isotopiques liées à cette première campagne d'échantillonnage permettront de commencer à tester les réponses des métriques aux trois facteurs environnementaux sélectionnés (gradient amont-aval, géologie, climat), en attendant un jeu de données plus complet suite à l'échantillonnage de 2014. Nous pourrions ainsi affiner notre sélection de métriques potentiellement utilisables pour le développement d'indicateurs fonctionnels, en ne retenant que celles dont nous pouvons interpréter les réponses.

Cette première année a aussi été l'occasion de confronter les protocoles d'échantillonnage à la réalité. Les retours d'expérience ont été plutôt positifs et les protocoles semblent être assez adaptés. Il est vrai qu'ils ont été élaborés sur la base de l'expérience acquise lors du doctorat de N. Hette-Tronquart. Suite aux échanges et à l'expérience acquise en 2013, quelques légères modifications y seront apportées.

Les discussions avec l'Onema dans les DIR ont été très fructueuses, car elles nous ont permis de mieux expliquer l'intérêt de notre projet aux agents chargés de réaliser les prélèvements et de prendre plus conscience des difficultés que ces agents peuvent rencontrer. Nous essaierons de poursuivre cette dynamique d'échanges en 2014 et nous nous efforcerons de rencontrer à nouveau les agents pour leur présenter les premiers résultats de la phase 1 du projet.

2014 devrait être la dernière année d'acquisition de données par le biais de campagnes de terrain et elle sera le début de la phase d'exploitation des analyses isotopiques. Une première valorisation scientifique du travail peut être envisagée avec une présentation au colloque organisé à Lille conjointement par la Société française d'écologie et la British society for ecology.

6. Glossaire

Acides gras : En biochimie, les acides gras sont une catégorie de lipides qui comprend notamment les acides carboxyliques aliphatiques et leurs dérivés. Ils jouent un rôle structurel fondamental notamment pour la constitution des membranes cellulaires. Ils peuvent aussi être une source d'énergie pour l'organisme

Bioaccumulation : capacité de certains êtres vivants à absorber et concentrer dans tout ou une partie de leur organisme certaines substances chimiques

Biocénose : Ensemble des êtres vivants rencontrés dans un biotope donné

Bio-indicateurs : Également appelés indicateurs biologiques, ils se basent sur les communautés biologiques pour mesurer l'état écologique d'un écosystème ou encore mesurer l'impact de l'homme sur l'écosystème

Biotope : Ensemble d'éléments caractérisant un milieu physico-chimique déterminé et uniforme qui héberge une flore et une faune spécifiques

Carnivore : se dit d'un animal ne consommant que de la viande

Chaîne trophique/chaîne alimentaire : relative à un organisme. ensemble des êtres vivants et des relations alimentaires (chaque espèce mangeant la précédente) menant à un organisme donné depuis les sources de matière organique. s'emploie aussi pour un écosystème et correspond à la chaîne alimentaire du prédateur dont le niveau trophique est le plus élevé dans le réseau

Données univariées/multivariées : données ne portant que sur un seul paramètre/ sur plusieurs paramètres

Écart-type : grandeur mesurant la dispersion d'une série de valeurs autour de leur moyenne, définie comme la racine carrée de la variance

Écosystème lotique : ensemble formé par une biocénose et un biotope propre aux eaux courantes, vulgairement appelées cours d'eau

État écologique : expression de la qualité de la structure et du fonctionnement d'un écosystème

Facteurs environnementaux : tout élément « naturel » (climat, géologie, ...) susceptible d'agir sur les êtres vivants d'un écosystème

Fractionnement isotopiques : phénomène de sélection entre les différents isotopes lors des réactions biochimiques, conduisant généralement dans le cadre des réactions de digestion/assimilation à un enrichissement en isotope le plus lourd

Gradient amont-aval : variation des contraintes physiques (volume d'eau, vitesse de courant, taille des sédiments, largeur du chenal) de l'amont à l'aval d'un cours d'eau, entraînant des modifications de la structure et vraisemblablement du fonctionnement des communautés biologiques

Herbivore : se dit d'un animal ne consommant que des végétaux

Interaction trophique : relation alimentaire entre deux êtres vivants

Isotopes : les isotopes désignent les différentes formes d'un élément de la classification périodique qui possèdent le même nombre de protons mais un nombre de neutrons différents. Ils ont donc la même structure électronique mais une masse différente. Ils peuvent être stables ou se désintégrer au cours du temps.

Matière organique : ensemble des matières issue des êtres vivants et de leur décomposition

Niche isotopique : espace du plan isotopique (dans notre cas carbone-azote) occupé par un ensemble d'individu

Niche trophique : volume occupé par un ensemble d'individus dans l'espace trophique, défini généralement avec deux dimensions (diversité des niveaux trophiques occupés et étendue des sources de matière organique exploitées par l'ensemble d'individu)

Niveau trophique : nombre d'intermédiaires entre un organisme et les sources de matière organique du réseau trophique

Omnivore : se dit d'un animal consommant de la viande et des végétaux

Outliers : cas isolé, en statistique valeur extrême

Polyphage : se dit d'un animal se nourrissant sur plusieurs niveaux trophiques

Pressions anthropiques : généralement toutes actions d'origine humaine qui entraînent des modifications de l'état écologique d'un écosystème par rapport à son état de référence

Ratio isotopique : rapport entre les abondances d'un isotope lourd et léger d'un élément chimique

Régime alimentaire : ensemble des êtres vivants consommés par un animal

Réseau trophique : ensemble des relations alimentaires entre les êtres vivants ou en décomposition d'un écosystème.

Signal isotopique : écart relatif entre les ratios isotopiques de l'échantillon et d'un standard international

7. Sigles & Abréviations

DCE : Directive Cadre sur l'Eau

DIR : Délégation InterRégionale de l'Onema

DREAL : Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement

GCA : Gut Content Analysis, méthode d'analyse des régimes alimentaires grâce à l'étude des contenus stomacaux.

HÉF : équipe de recherche HydroÉcologie Fluviale d'Irstea

IPCC : International Panel on Climate Change

IRD : Institut de Recherche pour le Développement

Irstea : Institut national de recherche en sciences et technologies pour l'environnement et l'agriculture

IsoSource : logiciel développé par Phillips and Gregg (2003) basé une approche linéaire des modèles de mélange

MixSIR : logiciel développé par Moore and Semmens (2008) basé sur une approche bayésienne des modèles de mélange.

Onema : Office national de l'eau et des milieux aquatiques

SIAR : logiciel développé par Parnel et al. (2010) permettant de faire différents calculs à partir des isotopes stables (en particulier modèles de mélange bayésiens)

UMSS : Université Mayor de San Simon de Cochamba (Bolivie)

UR HBAN : Unité de recherche Hydrosystèmes et Bioprocédés du centre d'Antony d'Irstea

8. Bibliographie

- Anderson, C. & Cabana, G. (2007). Estimating the trophic position of aquatic consumers in river food webs using stable nitrogen isotopes. *J. N. Am. Benthol. Soc.* **26**, 273–285.
- Arim, M., Marquet, P. & Jaksic, F. (2007). On the relationship between productivity and food chain length at different ecological levels. *American Naturalist* **169**, 62–72.
- Barbour, C.D. & Brown, J.H. (1974). Fish species diversity in lakes. *The American Naturalist* **108**, 473–489.
- Batschelet, E. (1981). *Circular statistics in biology*. Academic Press, London.
- Bearhop, S., Adams, C., Waldron, S., Fuller, R. & Macleod, H. (2004). Determining trophic niche width : A novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology* **73**, 1007–1012.
- Cabana, G. & Rasmussen, J. (1994). Modelling food chain structure and contaminant bioaccumulation using stable nitrogen isotopes. *Nature* **372**, 255–257.
- Carey, M. & Wahl, D. (2011). Determining the mechanism by which fish diversity influences production. *Oecologia* **167**, 189–198.
- Cohen, J. & Newman, C. (1991). Community area and food-chain length : theoretical predictions. *American Naturalist* **138**, 1542–1554.
- Dalsgaard, J., St. John, M., Kattner, G., Müller-Navarra, D. & Hagen, W. (2003). Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment. *Advances in Marine Biology* **46**, 225–340.
- DeNiro, M. & Epstein, S. (1978). Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **42**, 495–506.
- Elton, C. (1927). *Animal ecology*. Macmillan Co, New York.
- Fry, B., Joern, A. & Parker, P.L. (1978). Grasshopper food web analysis : Use of carbon isotope ratios to examine feeding relationships among terrestrial herbivores. *Ecology* **59**, pp. 498–506.
- Gause, G. (1934). *The struggle for existence*. Williams and Wilkins, Baltimore, Maryland.
- Gladyshev, M., Sushchik, N., Kalachova, G. & Makhutova, O. (2012). Stable isotope composition of fatty acids in organisms of different trophic levels in the yenisei river. *PLoS ONE* **7**.
- Hammerschlag-Peyer, C.M., Yeager, L.A., Araújo, M.S. & Layman, C.A. (2011). A hypothesis-testing framework for studies investigating ontogenetic niche shifts using stable isotope ratios. *PLoS ONE* **6**, e27104.
- Hardy, A.C. (1924). The herring in relation to its animate environment. part i. the food and feeding habits of the herring with special reference to the east coast of england. *Fisheries Investigations* **7**, 53.
- Hette-Tronquart, N. (2012). *Organisation trophique des peuplements piscicoles des cours d'eau, approche par l'analyse des isotopes stables*. Ph.D. thesis, École doctorale 227 «Sciences de la Nature et de l'Homme». Muséum national d'histoire naturelle, Paris.

- Hette-Tronquart, N., Roussel, J.M., Dumont, B., Archaimbault, V., Pont, D., Oberdorff, T. & Belliard, J. (2013). Variability of water temperature may influence food-chain length in temperate streams. *Hydrobiologia* pp. 1–14.
- Hette-Tronquart, N., Tales, E., Oberdorff, T. & Belliard, J. (2014). Effects of the longitudinal gradient on the size of fish assemblage trophic niche in temperate streams p. in preparation.
- Hoeinghaus, D. & Zeug, S. (2008). Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? comment. *Ecology* **89**, 2353–2357.
- Holt, R. (1996). *Food webs : integration of patterns and dynamics.*, chap. Food webs in space : an island biogeographic perspective., pp. 313–323. Chapman & Hall, New York.
- Hutchinson, G. (1959). Homage to santa rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist* **93**, 145–159.
- Jackson, A., Inger, R., Parnell, A. & Bearhop, S. (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities : Siber - stable isotope bayesian ellipses in r. *Journal of Animal Ecology* **80**, 595–602.
- Jackson, M.C., Donohue, I., Jackson, A.L., Britton, J.R., Harper, D.M. & Grey, J. (2012). Population-level metrics of trophic structure based on stable isotopes and their application to invasion ecology. *PLoS ONE* **7**, e31757.
- Layman, C., Araujo, M., Boucek, R., Hammerschlag-Peyer, C., Harrison, E., Jud, Z., Matich, P., Rosenblatt, A., Vaudo, J., Yeager, L., Post, D. & Bearhop, S. (2011). Applying stable isotopes to examine food-web structure : An overview of analytical tools. *Biological Reviews* .
- Layman, C., Arrington, D., Montaña, C. & Post, D. (2007a). Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology* **88**, 42–48.
- Layman, C., Quattrochi, J., Peyer, C. & Allgeier, J. (2007b). Niche width collapse in a resilient top predator following ecosystem fragmentation. *Ecology Letters* **10**, 937–944.
- Lindeman, R. (1942). The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* **23**, 399–417.
- MacHugh, P., MacIntosh, A. & Jellyman, P. (2010). Dual influences of ecosystem size and disturbance on food chain length in streams. *Ecology Letters* **13**, 881–890.
- Marzin, A., Archaimbault, V., Belliard, J., Chauvin, C., Delmas, F. & Pont, D. (2012). Ecological assessment of running waters : Do macrophytes, macroinvertebrates, diatoms and fish show similar responses to human pressures? *Ecological Indicators* **23**, 56–65.
- Meziane, T., Lee, S., Mfilinge, P., Shin, P., Lam, M. & Tsuchiya, M. (2007). Inter-specific and geographical variations in the fatty acid composition of mangrove leaves : Implications for using fatty acids as a taxonomic tool and tracers of organic matter. *Marine Biology* **150**, 1103–1113.
- Michener, R. & Lajtha, K. (eds.) (2007). *Stable isotopes in ecology and environmental science*. Blackwell Publishing, Oxford, second edn.
- Moore, J. & Semmens, B. (2008). Incorporating uncertainty and prior information into stable isotope mixing models. *Ecology Letters* **11**, 470–480.
- Newsome, S., Del Rio, C., Bearhop, S. & Phillips, D. (2007). A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* **5**, 429–436.

- Newsome, S., Yeakel, J., Wheatley, P. & Tinker, M. (2012). Tools for quantifying isotopic niche space and dietary variation at the individual and population level. *Journal of Mammalogy* **93**, 329–341.
- Parlement européen et conseil du 23 octobre 2000 (2000). *DCE. Directive 2000/60/CE établissant un cadre pour une politique communautaire dans le domaine de l'eau.*
- Parnell, A., Inger, R., Bearhop, S. & Jackson, A. (2008). *SIAR : Stable isotope analysis in R.*
- Parnell, A., Inger, R., Bearhop, S. & Jackson, A. (2010). Source partitioning using stable isotopes : Coping with too much variation. *Plos One* **5**, e9672.
- Parry, M., Canziani, O., Palutkof, J., der Linden, P.V. & Hanson, C. (eds.) (2007). *Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, chap. IPCC Climate Change, 2007. The Physical Sciences Basis. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Persson, L., Diehl, S., Johansson, L., Andersson, G. & Hamrin, S. (1992). Trophic interactions in temperate lake ecosystems : a test of food chain theory. *American Naturalist* **140**, 59–84.
- Petts, G. & Calow, P. (eds.) (1996). *River Biota : Diversity and Dynamics*. Blackwell Science, Oxford.
- Phillips, D. & Gregg, J. (2003). Source partitioning using stable isotopes : Coping with too many sources. *Oecologia* **136**, 261–269.
- Phillips, D. & Koch, P. (2002). Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models. *Oecologia* **130**, 114–125.
- Phillips, D., Newsome, S. & Gregg, J. (2005). Combining sources in stable isotope mixing models : Alternative methods. *Oecologia* **144**, 520–527.
- Pimm, S. & Lawton, J. (1977). Number of trophic levels in ecological communities. *Nature* **268**, 329–331.
- Post, D. (2002). The long and short of food-chain length. *Trends in Ecology and Evolution* **17**, 269–277.
- Power, M., Guiguer, K. & Barton, D. (2003). Effects of temperature on isotopic enrichment in daphnia magna : Implications for aquatic food-web studies. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* **17**, 1619–1625.
- Power, M. & Dietrich, W. (2002). Food webs in river networks. *Ecological Research* **17**, 451–471.
- R Development Core Team (2007). *R : A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Roughgarden, J. (1972). Evolution of niche width. *The American Naturalist* **106**, 683–718.
- Sabo, J., Finlay, J., Kennedy, T. & Post, D. (2010). The role of discharge variation in scaling of drainage area and food chain length in rivers. *Science* pp. 965–967.
- Sabo, J., Finlay, J. & Post, D. (2009). Food chains in freshwaters. *Annals of the New York Academy of Sciences* **1162**, 187–220.

- Schmid-Araya, J., Hildrew, A., Robertson, A., Schmid, P. & Winterbottom, J. (2002). The importance of meiofauna in food webs : Evidence from an acid stream. *Ecology* **83**, 1271–1285.
- Semmens, B., Ward, E., Moore, J. & Darimont, C. (2009). Quantifying inter-and intra-population niche variability using hierarchical bayesian stable isotope mixing models. *PLoS ONE* **4**, –.
- Sturner, R., Bajpai, A. & Adams, T. (1997). The enigma of food chain length : Absence of theoretical evidence for dynamic constraints. *Ecology* **78**, 2258–2262.
- Syväranta, J., Lensu, A., Marjomäki, T., Oksanen, S. & Jones, R. (2013). An empirical evaluation of the utility of convex hull and standard ellipse areas for assessing population niche widths from stable isotope data. *PLoS ONE* **8**.
- Thompson, R., Dunne, J. & Woodward, G. (2012). Freshwater food webs : towards a more fundamental understanding of biodiversity and community dynamics. *Freshwater Biology* pp. no–no.
- Thompson, R. & Townsend, C. (2005). Energy availability, spatial heterogeneity and ecosystem size predict food-web structure in streams. *Oikos* **108**, 137–148.
- Vander Zanden, M. & Fetzer, W. (2007). Global patterns of aquatic food chain length. *Oikos* **116**, 1378–1388.
- Vander Zanden, M. & Rasmussen, J. (1999). Primary consumer $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology* **80**, 1395–1404.
- Vanderklift, M. & Ponsard, S. (2003). Sources of variation in consumer-diet $\delta^{15}\text{N}$ enrichment : A meta-analysis. *Oecologia* **136**, 169–182.
- Woodward, G., Dybkjaer, J., Ólafsson, J., Gíslason, G., Hannesdóttir, E. & Friberg, N. (2010). Sentinel systems on the razor's edge : Effects of warming on arctic geothermal stream ecosystems. *Global Change Biology* **16**, 1979–1991.

9. Table des illustrations

Figure 1 : Exemple de réseau trophique : le régime alimentaire du hareng dans la Mer du Nord. (d'après Hardy, 1924).	7
Figure 2 : Représentation d'un réseau trophique du point de vue énergétique. La voie photosynthétique est en vert, tandis que la voie détritique est en noir.	8
Figure 3 : Schéma de principe du fractionnement isotopique. Les couleurs symbolisent des isotopes différents.	9
Figure 4 : Principe de l'utilisation des isotopes stables pour les études de réseau trophique. Les principaux transferts d'énergie s'effectuent suivant le sens des flèches. ΔC et ΔN représentent le fractionnement isotopique existant entre un consommateur et sa nourriture.	10
Figure 5 : Représentations de la niche isotopique : en trait plein la représentation basée sur le polygone convexe et en trait pointillé celle utilisant l'ellipse standard.	15
Figure 6 : Représentation théorique des niches trophiques isotopiques de 6 espèces (polygones convexes 1 à 6). La surface grisée correspond à la surface de la niche de l'espèce 3 occupée par les autres espèces. Avec l'aire totale de la niche trophique 3, elle permet de calculer le chevauchement de niche de l'espèce 3. Le chevauchement de niche de l'espèce 1 avec les autres espèces est nul.	16
Figure 7 : Répartition des 40 sites suivant la taille du bassin versant.	18
Figure 8 : Répartition géographique des 40 sites à l'échelle nationale.	19
Figure 9 : Distribution des surfaces de bassin versant suivant l'altitude.	19
Figure 10 : Distribution des surfaces de bassin versant suivant la géologie (1 = cristallin, 2 = sédimentaire).	19
Figure 11 : Distribution des surfaces de bassin versant suivant les régimes d'apport en eau (1 = pluvial fort, 2 = pluvial modéré, 3 = pluvial-nival-glaciaire).	20
Figure 12 : Distribution des surfaces de bassin versant suivant la température.	20

10. Annexes

10.1. Annexe 1 : Listes des sites échantillonnés pour les sources de matière organique et les macro-invertébrés et pour les poissons

Code Irstea	Code Onema	nom du cours d'eau	DIR	sources de MO et macro-invertébrés	poissons
11	01620066	la Créquoise	1	×	×
12	03020127	les Grands Riaux	1	×	
13	03500173	la Grande Vallée	1	×	×
21	04290018	l'Aulne	2	×	×
22	04530066	la Vaudelle	2	×	
23	04560076	la Sarre	2	×	×
31	02080241	la Marche	3	×	×
32	02540102	la Moselle	3	×	×
33	02550032	la Meuse	3	×	×
34	02680145	le Riedbrunnen	3	×	×
35	02880042	le Vair	3	×	×
36	03520034	la Marne	3	×	×
41	04181025	la petite Sauldre	4	×	×
42	04360049	l'Indre	4	×	×
43	04361005	l'Anglin	4	×	×
44	04371002	la Gartempe	4	×	×
51	06010049	l'Ain	5	×	
52	06260291	la Roanne	5	×	
53	06690201	le Ru de Rochefort	5	×	
54	06730362	le Doron de Termignon	5	×	
61	04030144	l'Allier	6		
62	04150002	l'Allanche ou Courbières	6	×	
63	04430060	la Loire	6	×	×
64	04430147	la Gagne	6	×	×
65	04636667	la Couze Chambon	6	×	×
71	05122001	la Boralde	7	×	×
72	05332001	la Leyre	7	×	×
73	05642003	le Gave d'Issau	7	×	×
74	05651001	le Gave de Pau	7	×	×
75	05652006	l'Echez	7	×	×
81	05480076	le Valat de Baumale	8	×	×
82	06110080	le Rieutort	8	×	×
83	06300040	le Galeizon	8	×	×
84	06300042	la Vis	8	×	×
85	06660071	l'Aude	8	×	×
91	03890203	la Cure	9	×	×
92	04719012	l'Arconce	9	×	×
93	06390330	la Seille	9	×	×
94	06700331	les Fourches	9	×	×
95	06700357	la Lanterne	9	×	
			Total	39/40	31/40

10.2. Annexe 2 : Échantillonnage des sources de matière organique et des macro-invertébrés

Tableau 1 : Bilan de l'échantillonnage des sources de matière organique et des macro-invertébrés réalisé par Irstea sur 39 sites. Les nombres indiquent le nombre d'échantillons par taxon. Les « ok », ou les croix signalent généralement que 3 échantillons pourront être réalisés avec le prélèvement effectué. La colonne commentaire précise les taxons qui complètent l'échantillonnage des taxons cibles ou les éventuelles difficultés rencontrées lors des prélèvements.

GPS	TAXON	CODE	baetis	gastéropodes	moules	hydropychides	gammarus	odonates	diptères	MES	litère	11 biotin	macrophytes	bryophytes	Pléocptères		Gdes éphémères	Formol	COMMENTAIRES
															12	gd, pt			
482	11	3	ok	ok	ok	3	3		2	3	×	×	×	×	×		×	3 ryacophilidae	
483	12	2	ok	ok?	ok?	3		ok	3	1	×	×	×	×	gd, pt	3	×	2 mégalo, 3 leptoph, 1 libel., 1 ryaco	
	13	3	ok	ok	ok	3	3	ok	3	2	×	×	×	×					
	21	3	ok	ok	ok	2		ok	1	1	×	×	×	×					
	22	3	ok	ok	ok	3	3	ok	2	1	×	×	×	×		3		Pléco noté 13	
	23	3	ok	ok	ok	3	2	ok	2	3	×	×	×	×				1 moule dans eppendorf	
484	31	3	ok	ok	ok	3	3	ok	3	3	×	×	×	×				2 ryaco, 31081=racine (reste=sédimt)	
	32	1	2	gd+pt	gd+pt		3	ok	1	1	×	×	×	×			×	1 simu, ephem (3, 2*), 1 baetis ?	
485	33	3	ok	ok	ok	3	3	ok	1	2	×	×	×	×			×	1 ryaco, 2 éphémèrella, 2 Dikerogam.	
	34		4	ok	ok		3		1	1	×	×	×	×			×	3 mégalo, 3 tricho à f., 1 demois. adult	
496	35	3	2	2	2	3	3	ok			×	×	×	×			×	1 ryaco, 1 éphémèrella, 1 dansel adult	
497	36	3	2	2	2	3	3	ok	1	2	×	×	×	×			×	2 nepes	
450	41	3	ok	1	1	3	3	ok	1	2	×	×	×	×			×	1 filtre non grillé, 1 fouru!	
	42	3	ok	3	3	3	3	ok		2	×	×	×	×			×	3 éphémèrella ?, algues	
	43	3	ok	3	3	3	3	ok		2	×	×	×	×			×	3 éphémèrella ?	
	44	1	ok	3?	3	3	3	ok	1		×	×	×	×				2 éphémèrella ?	
	51	3	ok	1	1	2	3	ok	2	3	×	×	×	×				2 tubes 08 oubliés la nuit, 1 MES	
476	52	1			1	1	2				×	×	×	×	1 pt		×	2 sim., 2 libel en tube, 1 Hepta, 1 MES	
448	53	3	ok			3	3	ok			×	×	×	×			×	1 filtre foutu pour MES	
451	62	3	ok	ok				ok	1		×	×	×	×	2pt/2gd		×	1 MES, 1 baetis sûr + 2 ?, 1 simuli	
480	63	3	ok	ok	ok	3	2	ok	1	2	×	×	×	×	3		×	1er MES éprouvette pas lavée	
						3	2	ok	2	1	×	×	×	×			×	2 éphémèrella	

Tableau 1 (suite)

GPS	TAXON	SITES														COMMENTAIRES		
		01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	13				
478		3			3													1 mégalo, 1 libel. en tube
481		3	ok		3													2 simili
457		3	ok	ok	3													1 libel. + petites zygo.
72		3	ok		3	3	ok	2	2									libellule
73		3	ok															1 MES, voir liste ci-dessous
74		1																1 MES, voir liste ci-dessous
489		3	ok		3	3	ok	1										1 sim., 3 ryaco (gd + pt,(a)=+1 gd)
452		3	ok		3	3		2	1									
82		3	ok		3	1	ok	1	1									algues
453		3	ok		3		ok	2										2 MES
454		3	ok	ok	3	3		1	1									
455		3	ok	ok	3			1	1									1 mégalo.
446		2	ok		3	3	ok	2	1									2 éphémèrella?
449		3	ok	3		3	ok		1									1 filt. non grillé/2 foutus, liste ci-après
447		3	ok			3												3 simul.
94		3	ok		1	3	ok	1										1 baetis?, 1 trico
95		1		ok		3	ok		1									1 trico, 1 éphémèrella
95*		2	ok		3													
en +	73																	3 ryaco, 3 sim., 3 heptag (noté éphém), pleco (1 fin, 2 foncé, Gd), 1 lepto, 1 baetis?
en +	74																	1 sim., 3 tricho à f, 3 baetis?, pleco (3 fins, 3 pt, Gd), 2 ryaco, 3 heptag (noté ecnio)
en +	92																	3 trichoptères à f. (non noté 92 au départ), 2 simuliidé, 2 écrevisses, 2 éphémèrella

10.3. Annexe 3 : Protocole d'échantillonnage du compartiment piscicole

Cliquer sur l'objet pour ouvrir le protocole.

Caractérisation des réseaux trophiques en cours d'eau

Protocole d'échantillonnage

Nicolas Hette Tronquart et Jérôme Belliard

Remerciements

Les auteurs du rapport remercient toutes les personnes ayant contribué à la réalisation de ce travail. En particulier ils remercient Kévin Piorkowski ainsi que Mathieu Girondin pour leur participation à l'échantillonnage des sources de matière organique et des macro-invertébrés, ainsi que pour leur travail de préparation des échantillons, en vue de leur analyse avec le spectromètre de masse à ratio isotopique. Ils remercient également tous les correspondants de l'Onema qui ont permis de transmettre l'information et d'organiser les prélèvements du compartiment piscicole, ainsi que tous les agents qui ont réalisé cet échantillonnage. Enfin ils remercient toutes les personnes qu'ils ont pu rencontrer lors de leur passage dans les DIR afin de récupérer les échantillons de poissons, pour leur accueil et les échanges qu'ils ont eu avec elles.



Irstea

1, rue Pierre Gilles de Gennes

CS 10030

92761 Antony

01 40 96 61 21

www.irstea.fr

Onema

Hall C – Le Nadar

5, square Félix Nadar

94300 Vincennes

01 45 14 36 00

www.onema.fr