



HAL
open science

Anticiper l'impact du changement climatique sur les peuplements de poissons

F. Baptist, M. Guillon, N. Poulet, Nirmala Séon-Massin, G. Fahrner, B. Gamboa, L. Buisson, Gaël Grenouillet, Lise Comte, Géraldine Lassalle, et al.

► To cite this version:

F. Baptist, M. Guillon, N. Poulet, Nirmala Séon-Massin, G. Fahrner, et al.. Anticiper l'impact du changement climatique sur les peuplements de poissons. Les poissons d'eau douce à l'heure du changement climatique : état des lieux et pistes pour l'adaptation, 13, ONEMA, 131 p., 2014, Comprendre pour Agir, 970-10-91047-38-8. hal-02796176

HAL Id: hal-02796176

<https://hal.inrae.fr/hal-02796176v1>

Submitted on 5 Jun 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.

Anticiper l'impact du changement climatique sur les peuplements de poissons

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

Avec la contribution de
Gwenaëlle Fahrner (Biotope)
Bastien Gamboa (Biotope)
Laëtitia Buisson (UMR Ecolab, Univ. Paul Sabatier)
Gaël Grenouillet (UMR EDB, Univ. Paul Sabatier)
Lise Comte (UMR EDB, Univ. Paul Sabatier)
Géraldine Lassalle (Irstea)
Maxime Logez (Irstea)
Cyril Piou (Cirad)
Etienne Prévost (Inra)
Didier Pont (Irstea)
Eric Rochard (Irstea)
Thibaud Rougier (Irstea)
Yves Souchon (Irstea).

- 64 ■ Introduction
- 66 ■ Les modèles de distribution
- 76 ■ Les principaux changements attendus pour l'ichtyofaune française en réponse au changement climatique
- 84 ■ Conclusions et perspectives



Introduction

Dans les chapitres précédents, nous avons pu constater que les tendances climatiques récentes (premier chapitre) sont d'ores et déjà suffisamment importantes pour engendrer des effets significatifs sur les peuplements de poisson des lacs et des rivières en France métropolitaine et ce à différentes échelles, de l'individu à la communauté (deuxième chapitre). Dans un contexte de forts enjeux de conservation et/ou économiques pour certaines espèces et compte tenu du rôle de l'ichtyofaune dans le fonctionnement des écosystèmes aquatiques, évaluer l'impact futur de ces changements sur les populations de poissons devient une problématique cruciale.

Récemment, différents modèles ont été développés afin d'évaluer l'impact du changement climatique sur la distribution des espèces et ainsi tenter d'anticiper ses effets. Ils se basent, pour la plupart, sur la définition de la niche de l'espèce. La niche peut se définir comme un espace à plusieurs dimensions traduisant à la fois la position occupée par une espèce dans un environnement donné et la somme des conditions nécessaires au maintien de cette espèce (Hutchinson 1957). Les zones géographiques réunissant ces conditions correspondent à l'aire de distribution potentielle de l'espèce (niche fondamentale). Cependant, sur l'ensemble de cette aire de distribution, il existe des facteurs qui contraignent la dispersion de l'espèce (barrières géographiques...) et sa survie (prédateurs, pathogènes, etc.) définissant ainsi la distribution effective de l'espèce (niche réalisée).

Parmi les modèles existants, les modèles statistiques de distribution d'espèces (*Species Distribution Models, SDM*) utilisent des données décrivant la distribution effective des espèces (niche réalisée) et y associent des variables mesurées du milieu telles que le climat, la topographie ou le type de sol afin de modéliser statistiquement les enveloppes écologiques dans lesquelles les espèces peuvent vivre (Guisan et Zimmermann 2000, Guisan et Thuiller 2005). Ces enveloppes constituent par la suite des filtres pour sélectionner les zones qui dans le futur présenteront des conditions favorables aux différentes espèces (Pearson et Dawson 2003, Jeschke et Strayer 2008). Une hypothèse essentielle sur laquelle sont fondés ces modèles est l'équilibre des espèces avec leur environnement (Guisan et Zimmermann 2000, Guisan et Thuiller 2005). En effet, les données utilisées pour construire ces modèles sont généralement récoltées sur une période relativement courte et une étendue géographique restreinte. Ces données constituent donc un « instantané » de la distribution effective des espèces, et les modèles ignorent donc la dynamique de colonisation et les facteurs qui la contraignent comme les perturbations environnementales (pollution, utilisation des sols, sécheresse par exemple) ainsi que les événements historiques (glaciations par exemple) et qui peuvent conduire à des situations où l'équilibre n'est pas atteint. En outre, la distribution future ne tient pas compte des nouvelles interactions entre espèces (prédation, compétition par exemple), de leurs capacités de dispersion ou d'adaptation face aux changements environnementaux. Utilisés sous des scénarios de changements environnementaux, ces modèles projettent ainsi les zones où les combinaisons de variables sont potentiellement favorables à l'espèce. Ces zones ne doivent donc pas être assimilées à la distribution future des espèces mais plutôt à leur habitat potentiellement favorable dans le futur (Guisan et Thuiller 2005).

A l'inverse des modèles statistiques, les modèles mécanistes (modèles matriciels ou individus-centrés) ou les modèles hybrides tentent de reproduire une partie des processus en incorporant des traits éco-physiologiques et/ou démographiques propres aux espèces (Encadré 8, Kearney et Porter 2004, Buckley 2008). Ces approches se basent principalement sur les limites de tolérance physiologique des espèces (Guisan et Thuiller 2005, Kearney 2006) et permettent de déterminer, par exemple, les limites climatiques de la distribution des espèces. L'avantage de ce type de modèles est qu'ils sont indépendants de la distribution observée de l'espèce, certains prenant en compte explicitement les processus adaptatifs et évolutifs. En d'autres mots, ils modélisent la niche fondamentale de l'espèce. En revanche, ils nécessitent beaucoup de connaissances et de données sur l'écologie et la physiologie des organismes qui ne sont pas toujours disponibles. Ces modèles doivent donc être considérés à ce stade comme des objectifs de recherche plutôt que comme des outils de gestion.

L'objet de ce chapitre est de présenter l'approche des modèles statistiques de distribution puis de présenter les résultats principaux de ces modèles, tout en considérant aussi les autres approches de modélisation. Ces résultats illustrent quels pourraient être, au cours du siècle à venir, les effets du changement climatique sur la répartition des poissons en France.





Les modèles de distribution

Structure générale

Les modèles de distribution sont conceptuellement assez simples et décrivent le lien entre :

- d'une part des variables environnementales connues pour influencer la répartition des espèces ;
- d'autre part des données de distribution des espèces, issues d'atlas ou d'inventaires.

Les modèles statistiques produisent une probabilité d'occurrence des espèces en fonction des variables environnementales. Ils permettent par la suite de modéliser la distribution effective de l'espèce (niche réalisée) puis de projeter dans l'espace et dans le temps l'évolution de ses habitats favorables (distribution potentielle) (Figure 38).

Figure 38

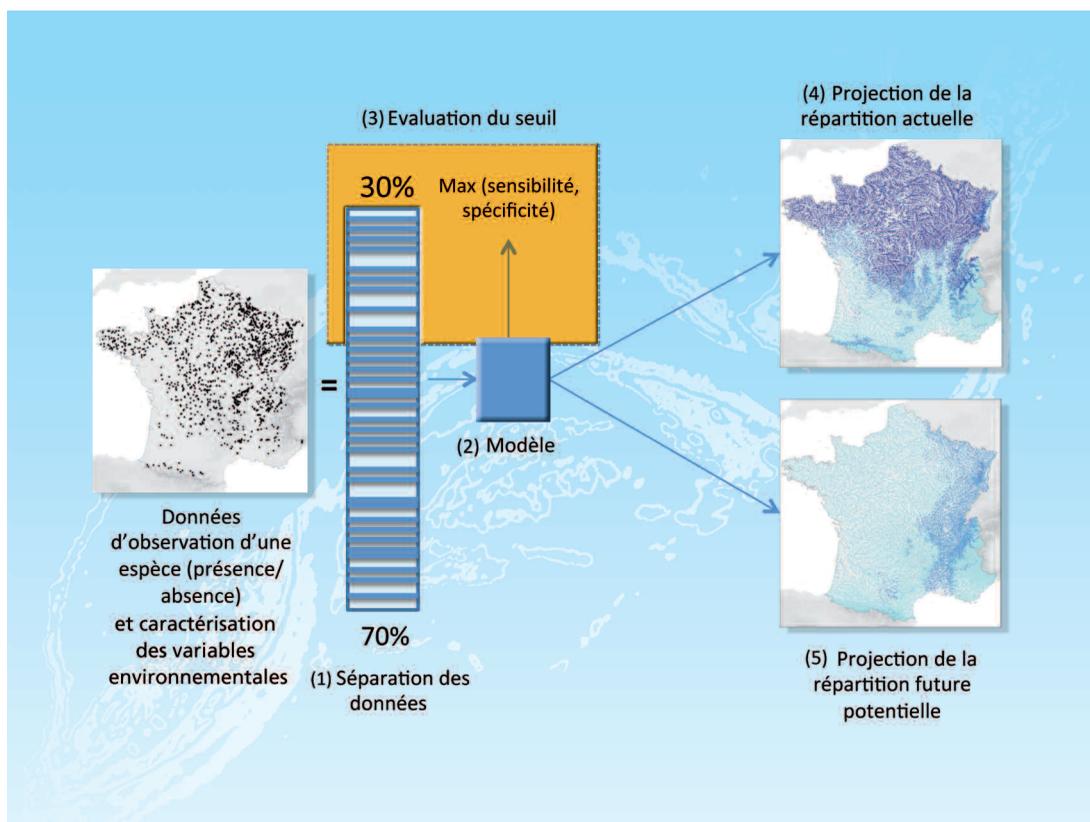


Schéma synthétique montrant les différentes étapes de la modélisation statistique (modifié d'après Nenzén et Araújo 2011).

- (1) Les données d'observations de l'espèce sont divisées en deux lots répartis au hasard et utilisées pour les étapes de calibration et d'évaluation du modèle (voir plus loin).
- (2) 70% des données sont utilisés pour l'étape de calibration.
- (3) Le modèle obtenu est appliqué aux 30% de données restantes afin d'en évaluer les performances (sensibilité, spécificité). Les résultats sont utilisés pour déterminer un seuil de probabilité d'occurrence discriminant les présences des absences. Le modèle est utilisé pour projeter dans (4) l'environnement actuel et (5) futur, les probabilités d'occurrence.

L'élaboration des modèles de distribution d'espèces amène à répondre aux questions suivantes :

- le choix des méthodes statistiques ;
- la description et le choix des données pour la construction des modèles ;
- les principales étapes de la modélisation : calibration, validation et projection des habitats favorables ou défavorables (Figure 15) sur des supports adaptés comme par exemple le réseau hydrographique français (Vogt *et al.* 2007) ;
- l'obtention des résultats sous la forme d'indices produits à l'échelle de l'espèce et des peuplements.

Ces différentes étapes sont développées dans le détail ci-dessous.

Choix des méthodes statistiques

Les différentes approches en modélisation statistique sont traditionnellement groupées en six grandes classes :

- les enveloppes géographiques ;
- les enveloppes climatiques ;
- les méthodes multivariées ;
- les méthodes de régression ;
- les méthodes de classification ;
- et les méthodes d'apprentissage (Guisan et Zimmermann 2000).

Ces approches diffèrent par le type de données nécessaires, les hypothèses sous-jacentes, les algorithmes mathématiques ou la complexité de la modélisation.

Trois classes de modèles sont couramment utilisées (comme Elith *et al.* 2006, Lawler *et al.* 2006, Pearson *et al.* 2006, Buisson 2009, Encadré 7). Parmi elles, aucune ne fait réellement consensus car elles présentent toutes leurs avantages et leurs inconvénients. Pour ces raisons, certains proposent que l'ensemble des méthodes soient considérées simultanément et les variables de sortie comparées entre elles (Thuiller *et al.* 2009). D'autres promeuvent le choix d'une seule méthode statistique (comme Logez *et al.* 2012).

Encadré 7

Présentation des méthodes statistiques

Les différentes familles de méthodes statistiques les plus couramment utilisées sont :

- **les méthodes de régression linéaire généralisée (GLM, *Generalized Linear Model*, McCullagh et Nelder 1989)** qui permettent de modéliser des relations plus complexes que les régressions linéaires simples, les **GAM (*Generalized Additive Model*, Hastie et Tibshirani 1990)** qui constituent une extension non paramétrique des GLM introduisant des courbes de réponse lissées à partir de données d'observation et les **MARS (*Multivariate Adaptive Regression Spline*, Friedman 1991)** considérées comme une méthode d'ajustement adaptatif par régression non linéaire, basée sur un partitionnement des données en sous-groupes pour lesquels un ajustement local par lissage est effectué ;
- **les méthodes de classification telles que l'analyse factorielle discriminante (LDA, *Linear Discriminant Analysis*)** qui construit des variables synthétiques par des combinaisons linéaires de variables explicatives maximisant la discrimination des données de présence/absence, les méthodes **CART (*Classification And Regression Tree*, Breiman *et al.* 1984)** qui se basent sur la construction d'un arbre dichotomique afin de classer les données en fonction des variables explicatives ;
- **les méthodes d'apprentissage, telles que les réseaux neuronaux artificiels (*Artificial Neural Networks*, Rumelhart et McClelland 1986)** qui se basent sur des combinaisons non linéaires pondérées des variables explicatives et optimisées pour parfaire les prédictions, **les méthodes RF (*Random Forests*, Breiman 2001)** qui construisent plusieurs centaines à plusieurs milliers d'arbres dichotomiques (comme CART) et les méthodes **ABT (*Aggregated Boosted Trees*, Friedman 2001)** basées sur la construction de séquences d'arbres de décision en combinant un algorithme de «*boosting*» et un algorithme d'arbre de régression.

Description et choix des données pour la construction des modèles

■ Les données de présence (et d'absence)

Les données de présence²⁰ constituent la base des modèles de distribution. La plupart du temps, ces données sont issues d'inventaires basés sur des protocoles standardisés et systématiques (stratégies d'échantillonnage par pêche électrique) mais également d'observations ponctuelles (pêche sportive) ou de collections réalisées par les muséums. La présence peut ainsi être renseignée à différentes échelles spatiales selon la source de l'information (station, tronçon, bassin versant).

La représentativité de ces données est un élément déterminant. Elles doivent pouvoir décrire pour chaque espèce la gamme la plus complète possible des conditions favorables et défavorables à l'espèce pour modéliser au plus juste la distribution effective de l'espèce (Stockwell et Peterson 2002, Barry et Elith 2006). La modélisation de la distribution suppose de couvrir avec les données la totalité ou la quasi-totalité de l'aire de distribution, à savoir l'échelle européenne pour la plupart des taxons (à l'exception de certaines espèces exotiques, comme par exemple le poisson-chat ou le pseudorasbora). De fait, les espèces peu étudiées ou relativement rares ne sont généralement pas intégrées dans les analyses.

■ Les variables environnementales

Afin de réaliser des projections robustes, le choix des données environnementales (appelées « variables explicatives ») est une étape importante car elle demande de sélectionner les paramètres qui caractérisent au mieux la niche réalisée de l'espèce (Pearson et Dawson 2003, Dormann 2007, Broennimann *et al.* 2007).

Les données environnementales peuvent découler directement de campagnes de terrain réalisées à une échelle locale ou de bases de données géographiques renseignant par exemple les conditions climatiques, le relief ou l'occupation du sol. Dans le cas spécifique des données climatiques, des données nationales en situation actuelle et future sont disponibles auprès de Météo-France mais également auprès d'organismes internationaux (*Worldclim*²¹). Leur résolution spatiale est néanmoins limitée (résolution maximale : raster²² de 1 x 1 km en général). Une descente d'échelle²³ permet par la suite de faire correspondre les données de présence observées à l'échelle d'une station ou d'un tronçon avec les données climatiques disponibles (voir premier chapitre).

Le choix des variables explicatives est soumis à un certain nombre de contraintes. Par exemple, la sélection d'un nombre limité de variables explicatives, sur la base si possible de mécanismes biologiques avérés, permet de faciliter l'interprétation des résultats et d'en augmenter la robustesse statistique. Ces variables doivent également présenter le moins de redondance possible dans l'information qu'elles apportent (corrélation) afin d'éviter des biais liés à des phénomènes de colinéarité. Inversement, lorsque des variables d'intérêt (par exemple la température de l'eau) ne sont pas disponibles mais pourtant structurantes pour expliquer la répartition de l'espèce, il est possible d'utiliser comme « proxy » une autre variable disponible et fortement corrélée à la variable d'intérêt, ici par exemple la température de l'air (Buisson *et al.* 2008, Sharma *et al.* 2007, Lassalle et Rochard 2009a).

Principales étapes de la modélisation

Les étapes de la démarche de modélisation statistique sont les suivantes.

La première étape, dite de calibration, correspond à une phase d'apprentissage et de construction du modèle en lui-même afin de faire correspondre au mieux les prédictions du modèle aux données de présence-absence observées. Les sorties de ces modèles calibrés correspondent généralement à des probabilités de présence comprises entre 0 et 1.

20- Dans l'idéal, les données d'absence pourraient également être prises en compte. Dans les faits, l'absence d'une espèce est beaucoup plus difficile à prouver que sa présence à cause des contraintes inhérentes à l'échantillonnage.

21- <http://www.worldclim.org/>

22- Données images où l'espace est divisé de manière régulière (en rectangle).

23- Mise en œuvre d'une méthode permettant d'obtenir des informations à l'échelle locale ou régionale à partir de modèles de projections climatiques ou d'analyses de données à plus grande échelle (voir le premier chapitre).

La deuxième étape, dite de validation, est une phase d'évaluation de la qualité prédictive des modèles. Plusieurs approches existent, généralement basées sur la confrontation des projections avec un jeu de données observées n'ayant pas servi à la calibration. Pour juger de la qualité prédictive de ces modèles, différents indices sont utilisés (Liu *et al.* 2005, Nenzén et Araújo 2011). Ils incluent, par exemple, la sensibilité (le pourcentage de présences correctement prédites) et la spécificité (le pourcentage d'absences correctement prédites). Les coefficients les plus largement utilisés actuellement sont la TSS (*True Skill Statistic* – Allouche *et al.* 2006) et l'AUC (*Area Under the receiver operating characteristic Curve*, Hanley et McNeil 1982). La capacité d'un modèle à prédire correctement la présence et l'absence d'une espèce peut être différente, ce qui nécessite l'utilisation combinée de ces différents indices dans l'étape d'évaluation pour quantifier le degré de confiance qu'il est possible de donner au modèle.

A noter que dans les deux cas, les probabilités de présence calculées par les modèles (comprise entre 0 et 1) peuvent être converties en une variable binaire (présence = 1 ou absence = 0) pour pouvoir être comparées aux données d'entrée (présence/absence). Pour ce faire, un seuil doit être déterminé²⁴. Au-dessus de ce seuil, la probabilité d'occurrence de l'espèce est assimilée à une présence, et en-dessous à une absence. Si cette pratique permet une interprétation simplifiée des modèles, en revanche elle conduit à ignorer une partie de l'incertitude associée aux modèles.

L'estimation de la favorabilité des habitats actuels et dans le futur

Au terme des étapes de calibration et de validation, les modèles calibrés sont utilisés dans l'objectif de projeter la distribution actuelle de chaque espèce de poisson. Sur cette base et dans l'objectif d'anticiper l'impact du changement climatique sur les peuplements de poisson, les probabilités d'occurrence futures pour les nouvelles conditions climatiques sont ensuite estimées permettant ainsi de projeter les habitats potentiellement favorables dans le futur pour chacune des espèces de poisson étudiées.

Résultats

■ Résultats à l'échelle de l'espèce

La comparaison des aires de distribution (présence/absence) pour chaque espèce entre la situation actuelle et future permet de calculer les gains et pertes d'habitat potentiellement favorables et l'évolution (expansion, déplacement, glissement, contraction) de leur aire de distribution, aboutissant à une estimation de la vulnérabilité et du risque d'extinction d'une espèce dans un contexte donné. Le changement de répartition d'une espèce est généralement renseigné sur la base d'indices et notamment :

- la variation de la prévalence, correspondant à l'évolution (entre climat actuel et climat futur) du nombre d'entités spatiales où l'espèce est prédite comme présente (exprimé en pourcentage de sites favorables) ;
- le SRC (*Species Range Change*, Thuiller *et al.* 2009) correspondant à la différence entre le nombre d'entités spatiales « nouvellement favorables » et le nombre d'entités « qui ne sont plus favorables » dans le futur, divisé par le nombre d'entités actuellement favorables à l'espèce.

Ces indices²⁵ peuvent être accompagnés d'un indice construit à dire d'experts permettant de préciser le degré de pertinence des projections tenant compte de la biologie des espèces étudiées (Encadré 8).

■ Résultats à l'échelle de la communauté

L'ensemble des réponses individuelles des espèces présentes au sein de chaque assemblage est agrégé afin d'évaluer les effets du changement climatique sur la structuration des communautés. Plusieurs indices sont ainsi produits :

- le premier est la richesse spécifique, c'est-à-dire le nombre total d'espèces présentes dans chaque entité spatiale (richesse actuelle, future et différence entre les deux). Elle est calculée en sommant l'ensemble des cartes de présence/absence des espèces considérées dans le présent et dans le futur ;

24- Un seuil à partir duquel l'habitat est considéré comme favorable à l'espèce doit être établi et ce pour une combinaison spécifique de données environnementales. Traditionnellement, un seuil de 0,5 a été utilisé, mais récemment d'autres approches ont été proposées. Elles se basent sur la faculté des modèles à reproduire correctement la présence et l'absence afin d'optimiser la valeur de probabilité d'occurrence « seuil » (Liu *et al.* 2005, Nenzén et Araújo 2011).

25- Notons que d'autres indices peuvent être construits à partir des résultats obtenus (linéaire perdu ou gagné par espèce par exemple).

■ il est également possible de qualifier l'évolution de la composition des communautés à partir d'un indice de renouvellement estimé sur la base de la perte et du gain d'espèces en un point donné (Peterson *et al.* 2002, Buisson et Grenouillet 2009) ;

■ enfin, la mesure d'un indice de « similarité » (indice de Jaccard par exemple) met en relation le nombre d'espèces communes aux deux communautés et le nombre d'espèces présentes uniquement dans l'une ou l'autre des communautés. Il varie entre zéro (aucune espèce commune) et un (communautés identiques). De manière générale, une augmentation de la similarité suggère une homogénéisation des communautés alors qu'une diminution indique une différenciation (Olden et Rooney 2006, Buisson et Grenouillet 2009).

Evaluation qualitative des projections à dire d'experts

En plus d'indices statistiques, la qualité prédictive des modèles peut être évaluée à dire d'experts (ichthyologues) sur la base des connaissances actuelles de l'écologie des espèces. Ainsi dans le cadre du projet Explore 2070 (MEDDE/Biotope 2013), les résultats obtenus ont été évalués au regard des capacités intrinsèques des espèces à disperser. Cette capacité de dispersion a été évaluée sur la base de trois critères :

■ capacité intrinsèque de l'espèce à disperser lorsque les conditions lui sont favorables (Keith et Allardi 2001, Jenkins *et al.* 2007) ;

■ capacité de l'espèce à franchir des obstacles à l'écoulement, qu'ils soient naturels ou anthropiques ;

■ degré de manipulation de l'espèce par l'homme, volontaire (repeuplement, alevinage...) ou involontaire (échappement de pisciculture par exemple).

L'indice résultant est évalué sur une échelle de trois valeurs : la probabilité de coloniser un nouvel habitat est faible, moyenne ou forte.

Ainsi, pour une espèce dont la probabilité de colonisation est faible, il est supposé que son aire d'habitat favorable future se rapprochera de l'aire projetée selon l'hypothèse de « dispersion nulle » (Encadré 9). Si ce scénario projette une réduction importante de l'habitat favorable, la vulnérabilité de l'espèce est considérée comme élevée. *A contrario*, une espèce, dont la probabilité de colonisation est élevée, et dont l'aire d'habitat favorable augmente considérablement sous hypothèse de « dispersion illimitée », sera évaluée comme moins vulnérable au changement climatique.

Les limites de la démarche basée sur la modélisation

Les sources d'incertitude associées à l'utilisation de ces modèles sont multiples. Elles peuvent être liées aux hypothèses concernant les scénarios d'émission de GES (voir premier chapitre) ou à la conception même des modèles à travers les équations utilisées ou le traitement numérique de ces équations (modèles climatiques, modèles de distribution d'espèces, modèles de descente d'échelle). Elles peuvent également être liées à la qualité des variables biologiques, environnementales ou encore à l'absence de représentation de certains processus. Ces sources d'incertitude sont listées ci-dessous.

■ Qualité des variables biologiques et environnementales

La capacité des modèles à projeter correctement la niche écologique des espèces dépend directement de la qualité et de la pertinence écologique des variables d'entrée. Or les contraintes et incertitudes accompagnant la récolte des données biologiques ou environnementales sont nombreuses.



Variables biologiques

La capacité à détecter les individus d'une espèce peut être très variable selon les sites (comportement et abondance de l'espèce, type de milieu, méthode d'échantillonnage) mais également en fonction de la période de l'année (conditions météorologiques et hydrologiques). C'est, par exemple, le cas de la carpe commune, dont les stades adultes vivent dans des zones trop profondes pour être échantillonnées en pêche électrique et dont le succès reproducteur (présence de juvéniles) est très variable dans le temps. Ainsi l'absence d'une espèce dans l'échantillon n'implique pas nécessairement l'absence de l'espèce sur le site. Les pressions anthropiques peuvent également fausser la modélisation de la niche réalisée de nombreuses espèces (voir section ci-dessous).

Variables environnementales

La prise en compte de l'ensemble des variables environnementales répondant aux exigences écologiques des espèces est relativement délicate aussi bien pour des raisons de disponibilité des données que pour des raisons statistiques. Les variables environnementales évoluent dans le temps et dans l'espace. Leur prise en compte dans les modèles se résume généralement à l'utilisation de données moyennes masquant les événements extrêmes potentiellement plus fréquents dans le futur.

Par ailleurs, lorsque certaines variables structurantes ne sont pas disponibles, des « proxies » sont utilisés. C'est notamment le cas de la température de l'eau ou des débits qui sont respectivement pris en compte à travers l'utilisation des données de température de l'air et des précipitations (mais voir encadré 9). L'utilisation de ces proxies peut masquer certaines particularités, par exemple, lorsque la température de l'eau est découplée de la température de l'air du fait de l'alimentation par la nappe phréatique, ou dans le cas des cours d'eau de montagne alimentés principalement par la fonte des neiges.

En revanche, certaines variables physico-chimiques, comme par exemple la teneur en oxygène, ne sont généralement pas directement prises en compte dans les modèles car, à l'heure actuelle, elles sont techniquement difficiles à mesurer de façon standardisée à large échelle.

Enfin, si la gamme environnementale considérée est trop étroite, la caractérisation de la niche de l'espèce ne sera que partielle. Des combinaisons environnementales pourtant favorables à l'espèce ne seront pas prises en compte biaisant les relations estimées entre son occurrence et les variables environnementales.

L'ensemble de ces éléments génèrent des approximations réduisant dans le cas de certaines espèces la capacité des modèles à modéliser de façon robuste leur niche écologique.

Encadré 9

L'intégration des données hydrologiques dans les modèles de distribution

Une voie actuellement explorée pour intégrer les variables hydrologiques dans les modèles de distribution consiste à connecter un modèle hydrologique aux modèles climatiques, puis à intégrer les données hydrologiques produites dans les modèles de distribution (Jähnig *et al.* 2013).

Ce travail est actuellement en cours de développement mais doit faire face à de nombreuses difficultés techniques. En effet, bien que le lien entre débit et caractéristiques écologiques ait été étudié à de nombreuses reprises (voir par exemple, Bergerot 2013, Anderson *et al.* 2006, Lancaster et Downes 2010, Poff et Zimmerman 2010), l'impact de la modification des régimes hydrologiques sur le compartiment biologique demeure encore mal compris du fait de la multitude de facteurs (hydrologiques et leurs interactions avec d'autres variables environnementales) affectant la réponse des individus.

■ Des projections hors du champ de calibration des modèles

L'extrapolation est un terme statistique qui définit les projections d'un modèle réalisées dans des gammes de valeurs différentes des valeurs sur lesquelles le modèle a été construit (Figure 39).

Figure 39

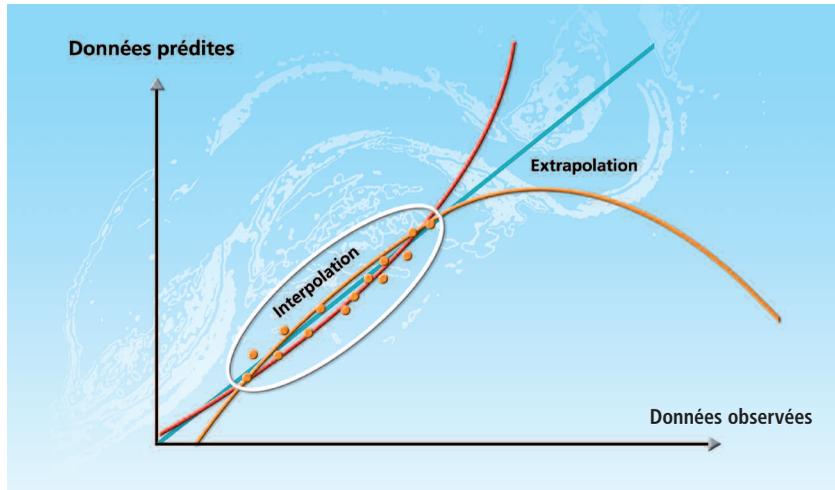


Schéma illustrant les limites de l'interpolation pour décrire les données ainsi que les risques associés à l'extrapolation.

C'est notamment le cas lorsque les modèles sont utilisés pour prédire des changements de distribution sous des scénarios climatiques futurs dont les valeurs des variables climatiques dépassent les gammes de valeurs des conditions actuelles. L'hypothèse sous-jacente consiste donc à considérer que les relations statistiques établies sur les gammes de données actuelles (étape de calibration des modèles) se maintiennent en dehors de ces gammes de valeurs. Cette hypothèse, si non respectée, génère des erreurs supplémentaires sur les projections établies, dont l'ampleur est fondamentalement impossible à apprécier.

■ L'absence de prise en compte de certains processus biologiques

De nombreux mécanismes biologiques n'ont, jusqu'à maintenant, pas été pris en compte dans les modèles de distribution d'espèces. C'est notamment le cas de la capacité de dispersion propre à chaque espèce ou encore de leur vitesse de colonisation. Une étude exploratoire menée en Suède sur le brochet a ainsi mis en évidence que l'absence de prise en compte des capacités de dispersion conduisait à une surestimation du gain d'habitat pour les individus situés en zone aval et une sous-estimation de la perte d'habitats pour les individus situés en zone amont (Hein *et al.* 2011).

De manière similaire, les projections sont réalisées indépendamment de toute interaction biotique (compétition, prédation, pathogène...). Cette hypothèse peut avoir des conséquences sur les résultats. En effet, bien que l'importance de ces interactions soit implicitement prise en compte dans les données d'échantillonnage (Davis *et al.* 1998, Sinclair *et al.* 2010), les interactions biotiques sont fortement susceptibles d'évoluer, notamment sous l'influence du changement climatique par exemple :

- des espèces exotiques volontairement ou accidentellement introduites dans les cours d'eau métropolitains, telles que l'achigan à grande bouche (*Micropterus salmoides*), pourraient bénéficier du changement climatique et devenir invasives, entrant potentiellement en compétition (voire en prédation) avec les espèces autochtones (Leprieur et Rubin 2011, Lauzeral 2012) ;
- en outre, le changement climatique pourrait favoriser certains pathogènes ou indirectement modifier les relations hôtes-parasites rendant plus vulnérables certaines espèces de poisson à ces maladies (Kocan *et al.* 2009, Marcogliese 2008, encadré 4 dans le chapitre 2) ;

■ enfin, certaines espèces pourraient être défavorisées par les nouvelles conditions climatiques et disparaître localement ce qui pourrait favoriser l'occurrence d'autres espèces qui étaient limitées par les espèces initialement présentes.

Certaines spécificités telles que les besoins en ressources alimentaires sont également négligées, notamment par l'absence de prise en compte de la capacité d'accueil du milieu, qui est supposée illimitée. De même, la modélisation de la distribution de certaines espèces se base uniquement sur une partie de leur cycle de vie, la définition de la niche écologique ne rend donc pas compte de l'ensemble des exigences environnementales de l'espèce au cours des différentes étapes de son cycle de vie (par exemple l'étape du cycle de vie en mer dans le cas des amphihalins).

Enfin, il est également supposé que les relations poissons – environnement établies à partir de la distribution observée n'évoluent pas dans le temps. La modélisation ne prend donc pas en compte les phénomènes d'adaptation (sélection génétique), d'acclimatation ou encore de plasticité phénotypique face au changement climatique. Or des adaptations génétiques, phénologiques, physiologiques et morphologiques sont possibles, et ont été observées par exemple pour des amphibiens avec une reproduction plus précoce (Beebe, 1995) ou pour la truite fardée versant de l'ouest (*Oncorhynchus clarkii lewisi*) (Drinan *et al.* 2012). Cette simplification peut limiter la capacité des modèles à projeter correctement l'impact du changement climatique en maintenant stables ces relations dans le temps.

D'autres types de modèles sont actuellement développés dans l'objectif de prendre en compte certains des processus écologiques mentionnés ci-dessus (Encadré 10).

Encadré 10

L'impact du changement climatique sur la distribution des espèces à travers l'utilisation de modèles hybrides et mécanistes

Les modèles de distribution présentent d'importantes limites. En effet, les processus écologiques n'étant pas explicitement représentés, la capacité de dispersion n'est généralement pas considérée, entraînant des difficultés pour appréhender les réels gains et pertes d'habitat des espèces étudiées. En outre, l'absence de prise en compte de la dynamique de population des espèces (processus de croissance, de reproduction, de mortalité et de migration) ne permet pas d'intégrer les effets du changement climatique sur la phénologie²⁶ des espèces, et donc, d'estimer raisonnablement leur vitesse d'expansion (ou d'extinction) et l'évolution effective de leur aire de répartition (Guisan et Thuiller 2005, Franklin 2010). Dans ce contexte, le passage à des modèles plus mécanistes permettant de combiner des exigences thermiques, la dynamique de population et des capacités de dispersion des espèces est devenu un enjeu majeur (Thuiller *et al.* 2008, Huntley *et al.* 2010).

Les approches mécanistes, basées sur l'utilisation de modèles individus centrés, semblent offrir de bonnes perspectives. A l'inverse des modèles statistiques, la robustesse de ces approches repose sur la représentation de mécanismes génériques et non sur des corrélations, lesquelles n'impliquent pas nécessairement de relation de cause à effet. Par ailleurs, elles permettent d'intégrer de la variabilité individuelle et des interactions individus-individus ou individus-environnement (intéressantes, entre autres, pour prendre en compte directement l'effet du changement climatique dans la dynamique de population) ainsi qu'une représentation explicite de l'environnement (Tyler et Rose 1994, Wiegand *et al.* 2004, Jongejans *et al.* 2008). Récemment, ces modèles ont notamment été développés pour étudier l'impact du changement climatique sur les poissons migrateurs amphihalins à large échelle (Rougier *et al.* 2014) et plus spécifiquement sur le saumon atlantique (Piou et Prévost 2012, 2013).

26- Etude de l'apparition d'événements périodiques (annuels le plus souvent) dans le monde vivant, déterminée par les variations saisonnières du climat.

L'élaboration de modèles hybrides alliant relations statistiques à large échelle et processus biologiques constitue une autre alternative dans le but d'améliorer les projections (Brook *et al.* 2009) notamment dans le cas des espèces invasives (Gallien *et al.* 2010, Poulet *et al.* 2012). Les modèles hybrides les plus communs utilisent les prédictions des modèles statistiques pour contraindre les paramètres des modèles mécanistes (survie, taux de dispersion...) (Gallien *et al.* 2010). Ils peuvent intégrer une représentation de l'environnement fragmenté, une estimation des capacités de colonisation (Dullinger *et al.* 2004, Engler et Guisan 2009, Midgley *et al.* 2010) et des analyses de risque d'extinction (Anderson *et al.* 2009).

Ces différentes approches permettent d'apprécier la complexité des mécanismes en jeu et ses conséquences sur la réponse des espèces au changement climatique. Elles apportent aussi un regard critique sur notre capacité à prédire les conséquences du changement climatique pour les populations et les espèces. Elles réclament en revanche une connaissance importante des processus en lien avec la survie et la démographie des populations ainsi qu'une connaissance de l'effet de l'environnement (température, débit...) sur ces mêmes processus (Helmuth *et al.* 2005, Porter et Kearney 2009, Buckley 2010, Piou *et al.* 2010). Par conséquent, elles sont difficiles à mettre en œuvre et ne peuvent s'appliquer qu'à un nombre réduit d'espèces ayant fait l'objet d'études approfondies (Lauzeral 2012).

■ L'absence de prise en compte des pressions anthropiques

En général, seul le forçage climatique est pris en compte dans les modèles de distribution pour les projections futures (mais voir par exemple Lassalle *et al.* 2009b). Les autres pressions anthropiques telles que le prélèvement en eau, les pollutions, la construction de barrages, la perte de continuité, la pêche, l'alevinage, etc. jouent un rôle fort sur la présence locale des espèces (Pont *et al.* 2006 par exemple).

Ces pressions peuvent fausser la modélisation de la niche réalisée de nombreuses espèces, certains milieux favorables n'étant pas ou plus occupés par l'espèce à cause des barrages, prélèvements, etc. C'est par exemple le cas du saumon atlantique dans le bassin de la Seine qui, suite à diverses pressions anthropiques, a vu son aire de répartition se réduire drastiquement depuis la fin du XIX^e siècle (Belliard *et al.* 2009). Inversement, certaines modifications du milieu peuvent favoriser la présence d'une espèce (par exemple le ralentissement du courant par un obstacle favorise les espèces limnophiles). Enfin, le repeuplement en espèces d'intérêt halieutique (truite commune, brochet...) est parfois réalisé dans des environnements considérés comme peu favorables biaisant ainsi la modélisation de la niche réalisée. Ces paramètres sont difficilement intégrables aux modèles du fait d'un manque de données disponibles et d'une méconnaissance de leur évolution dans le futur (Encadré 11).

Par ailleurs, dans le cadre de l'élaboration de modèles de distribution, ces pressions sont supposées inchangées entre les périodes actuelles et futures, de même que leurs interactions avec l'environnement naturel, ce qui apparaît peu probable. Certaines pressions anthropiques accentueraient la vulnérabilité des milieux aquatiques, à travers notamment l'augmentation des prélèvements ou la dégradation de la qualité des eaux. Lors de la phase d'interprétation des résultats, il est donc nécessaire d'évaluer la dynamique des populations piscicoles dans un contexte de pressions anthropiques accrues. En outre, si les résultats sont utilisés localement, une analyse *a posteriori* doit être menée afin de vérifier que les habitats *a priori* considérés comme favorables par les modèles le sont réellement en dépit de pressions locales (altérations hydro-morphologiques, eutrophisation, etc.).

Comment prendre en compte la présence des obstacles à l'écoulement le long du réseau hydrographique ?

A l'heure actuelle, peu d'études incluent dans la modélisation la présence des obstacles à l'écoulement en dépit de leur importance pour expliquer la distribution effective des espèces aquatiques et leur évolution dans le futur.

Dans le cadre du projet Explore 2070 (MEDDE/Biotope 2013) ou encore des travaux réalisés par Buisson *et al.* (2008), cette variable a été prise en compte en projetant la distribution future sur la base **d'une hypothèse de dispersion soit nulle, soit illimitée**²⁷ :

- dans le premier cas, seules les zones favorables dans le présent peuvent l'être dans le futur. L'aire favorable à l'espèce peut donc uniquement rester stable ou diminuer ;
- dans le second cas, on considère qu'une espèce peut disperser sur la totalité du réseau hydrographique. Aucun obstacle n'entrave sa dispersion.

L'obtention de projections selon ces deux scénarios donne une indication de la gamme des possibles. Selon l'écologie des espèces (capacité de dispersion intrinsèque par exemple), des hypothèses peuvent être formulées afin de déterminer quelles sont les projections les plus probables.

L'inclusion des obstacles à l'écoulement de manière explicite dans les modèles a par ailleurs été proposée par Lassalle *et al.* (2009b) dans le cas des poissons migrateurs (voir également Hein *et al.* 2011 en Suède). Toutefois, seuls les grands obstacles (barrages) étaient pris en compte dans cette étude. Aujourd'hui, les données de recensement des obstacles en France (référentiel des obstacles à l'écoulement sur les cours d'eau, ROE-Onema²⁸) devraient permettre d'avancer sur la prise en compte des obstacles à la dispersion pour l'ensemble des espèces des milieux dulçaquicoles en France métropolitaine. Pour aller plus loin encore, des données plus précises et plus complètes pour l'ensemble des obstacles (c.-a.-d., hauteur de chute, équipement en passe à poisson) seront nécessaires.



27- Dans le cas de Buisson *et al.* (2008), seule l'hypothèse de dispersion illimitée a été prise en compte.

28- Voir le site à l'adresse suivante : <http://www.Onema.fr/REFERENTIEL-DES-OBSTACLES-A-L>



Les principaux changements attendus pour l'ichtyofaune française en réponse au changement climatique

Les études se basant sur les modèles de distribution d'espèces se sont multipliées ces dernières années. Bien que ce type d'étude soit beaucoup moins nombreux pour les espèces de poisson que pour les organismes terrestres, une synthèse bibliographique récente a tout de même compilé soixante-six publications scientifiques produites entre 1980 et 2011 sur les effets attendus²⁹ du changement climatique sur la distribution des poissons d'eau douce à travers le monde (Comte et al. 2013). Cette étude souligne l'existence d'un important biais taxonomique pour la famille des salmonidés qui concentre à elle seule 54 % des articles publiés. En France, cette famille n'est représentée que par cinq espèces natives sur les soixante-neuf espèces évaluées (UICN France, MNHN, SFI, Onema 2010). Par ailleurs, moins de 10% des articles recensés prennent en compte les espèces considérées comme vulnérables par l'UICN (2009). Ce sont, dans l'ordre, les familles des salmonidés, des cyprinidés, des centrarchidés et des percidés qui se révèlent être les plus étudiées (Figure 40).

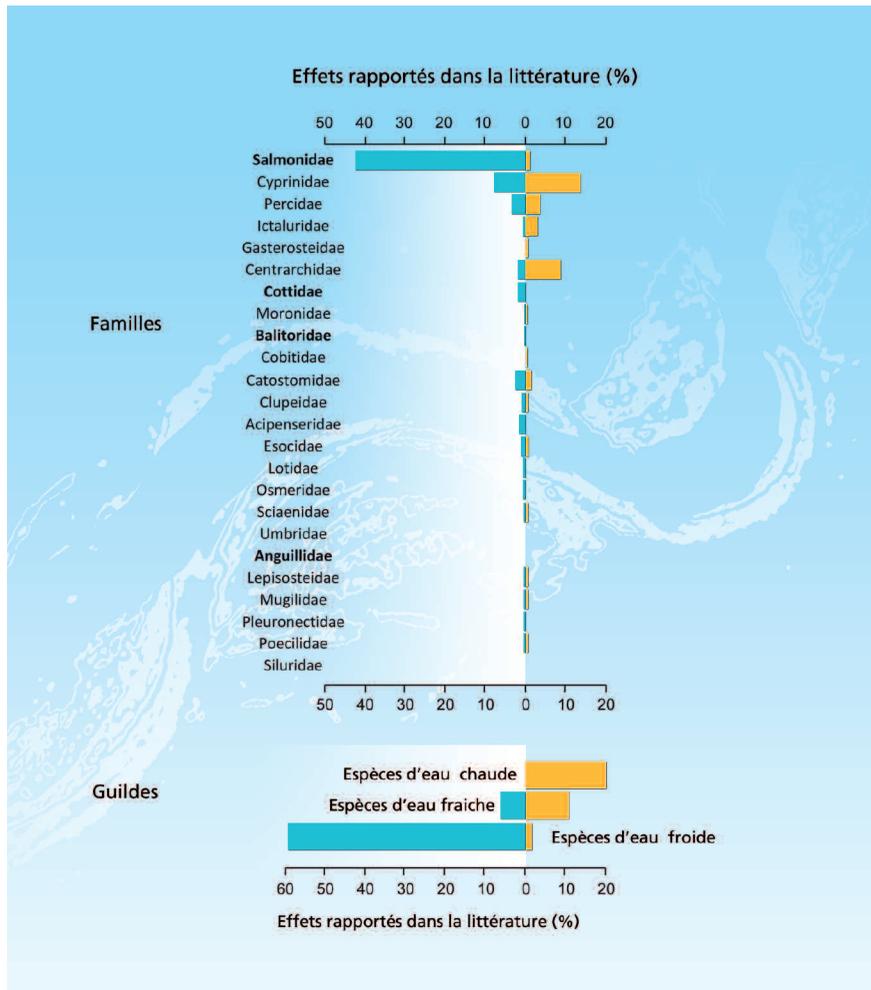
Parmi les espèces traitées, certaines présentent des caractéristiques particulières qui les rendent plus difficiles à modéliser. Des études menées sur de nombreux groupes taxonomiques ont par exemple montré que les espèces présentes dans une gamme de conditions environnementales restreinte (espèces spécialistes) étaient modélisées plus précisément que les espèces présentant une large répartition (espèces généralistes) (mais voir Jimenez-Valverde et al. 2008). Ainsi, à l'échelle nationale, les poissons possédant des exigences plus larges au niveau thermique et altitudinal font l'objet de projections moins précises que les autres espèces (Grenouillet et al. 2011). En outre, les espèces rares sont particulièrement difficiles à modéliser en raison de la faible quantité de données d'occurrence disponibles (Lomba et al. 2010). Ce manque de données limite d'autant la capacité à évaluer la réponse de l'espèce face aux changements de son environnement. Toutefois, certaines approches de modélisation s'adressent spécifiquement à ces espèces rares permettant *a minima* de décrire la niche réalisée (Engler et al. 2004, Hernandez et al. 2006; Hayer et al. 2008, Wisz et al. 2008, Lomba et al. 2010).

Effet potentiel du changement climatique sur la distribution des poissons d'eau douce

En dépit d'incertitudes élevées, de grandes tendances semblent se dessiner à l'échelle nationale. Les espèces d'eau froide et caractérisées par des tolérances thermiques faibles telles que la lamproie de Planer, la truite commune ainsi que les chabots seraient systématiquement les espèces les plus touchées dans un contexte de changement climatique (Pont et Rogers 2003, Buisson et al. 2008, Buisson et al. 2010, Tisseuil et al. 2012a, Explore 2070 – MEDDE/Biotopie 2013) (Figure 41, Encadré 12).

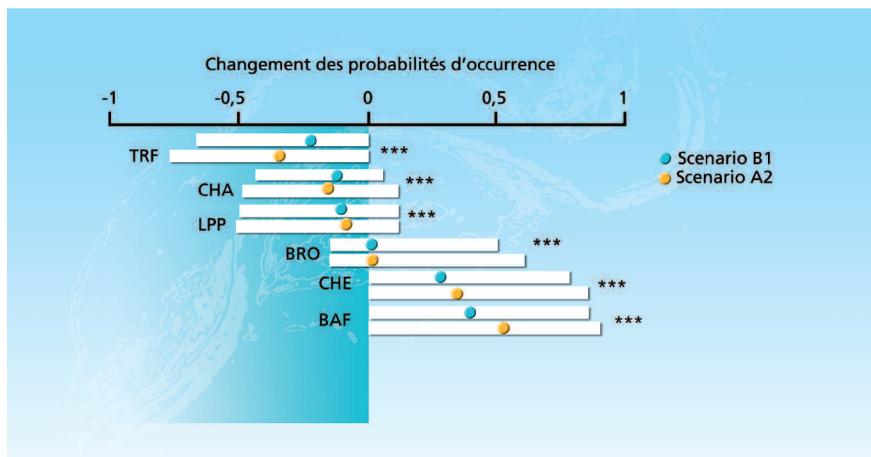
29- 77 publications au total ont été répertoriées dont 66 sur les effets attendus et 11 sur les effets observés.

Figure 40



Proportions des effets attendus négatifs (barres bleues, diminution des habitats favorables) et positifs (barres oranges, augmentation des habitats favorables) pour les espèces de poissons d'eau douce regroupées au sein des familles et/ou des guildes thermiques (modifié d'après Comte et al. 2013).

Figure 41



truite commune : TRF
 chabots : CHA
 lamproie de Planer : LPP
 brochet : BRO
 chevesne : CHE
 barbeau : BAF

Changements des probabilités d'occurrence selon les scénarios SRES B1 et A2 pour la période 2051-2080 pour six espèces de poissons de rivière (modifié d'après Buisson et al. 2008). Le changement correspond à la différence entre les probabilités moyennes de présence actuelles et futures sur l'ensemble des sites étudiés en France. Les médianes (points) ainsi que le minimum et le maximum décrivent l'ampleur des changements de probabilité de présence. Une différence significative entre les deux scénarios est indiquée par *** ($p < 0,01$).

Evaluation de la vulnérabilité des poissons au changement climatique : exemple de la truite commune

Dans le cadre du projet Explore 2070, l'impact potentiel du changement climatique sur la distribution de 38 espèces de poisson a été évalué (selon le scénario A1B pour la période 2060-2089). La méthode inclut à la fois une analyse quantitative sur la base des projections des modèles de distribution et une analyse qualitative sur dire d'experts. La méthode précise est détaillée dans le rapport final et disponible à l'adresse suivante : <http://www.developpement-durable.gouv.fr/-Explore-2070-.html>.

L'analyse de vulnérabilité est présentée sous forme de fiche présentant la distribution effective de l'espèce, sa capacité de colonisation, une analyse des projections actuelles et futures des habitats favorables à l'espèce, une évaluation de la vulnérabilité incluant des indices quantitatifs et qualitatifs (capacité de colonisation et niveau d'incertitude associé aux résultats produits) (Méthode décrite dans les Encadrés 8 et 11).

Distribution actuelle et biologie de l'espèce

Actuellement, la truite commune se trouve principalement dans les massifs montagneux (Alpes, Pyrénées, Massif Central, Vosges, Jura), dans les cours d'eau de Bretagne, dans les fleuves côtiers normands et du nord ainsi que dans certains cours d'eau de plaine calcaire. Cela correspond à des cours d'eau où les exigences thermiques de l'espèce (4°C-19°C) sont satisfaites.

Capacité de colonisation

La truite commune possède des capacités de colonisation très importantes. Outre le fait que c'est une espèce qui montre une bonne aptitude au franchissement d'obstacles, elle est largement manipulée par l'Homme dans le cadre de la pêche sportive (repeuplement, alevinage). Sa capacité de dispersion vers de nouveaux habitats est donc très grande.

Projection de la répartition actuelle des habitats favorables

Les indices de sensibilité (74% des présences sont correctement projetées) et de spécificité (78% des absences sont correctement projetées) des modèles sont globalement élevés. La projection de la répartition actuelle des habitats favorables de la truite reproduit globalement correctement la distribution observée de l'espèce en France (Figure 42).

Projection de la répartition future des habitats favorables

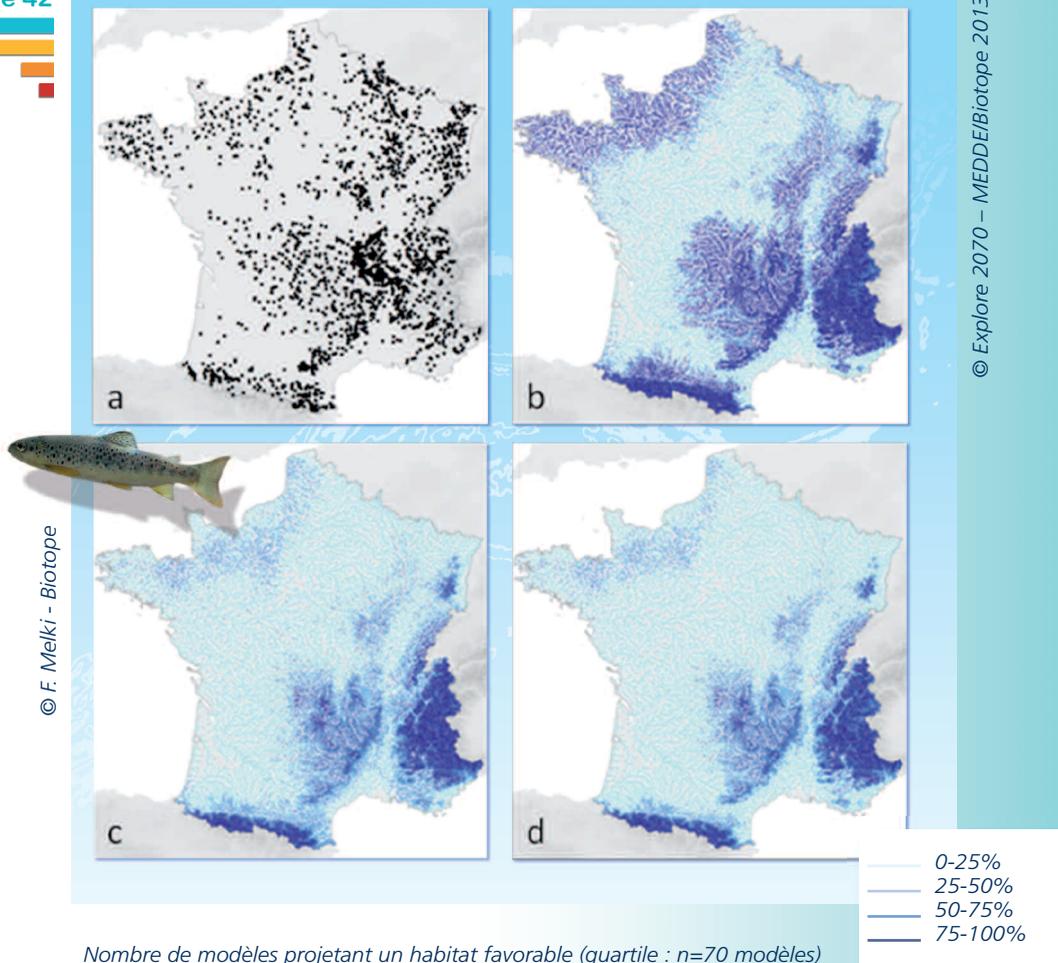
La truite présentant des capacités de colonisation élevées, le scénario de dispersion illimitée a été favorisé dans l'analyse (voir définition dans l'Encadré 11). A l'horizon 2070, et selon ce scénario, on observe une diminution de près d'un tiers de l'aire de l'habitat favorable à la truite commune (Figure 42). Son habitat se réduirait à des zones refuges en tête de bassin.

Evaluation de la vulnérabilité de l'espèce

A l'échelle nationale, et d'après les résultats obtenus, la truite commune serait donc très sensible au changement climatique.

Sa vulnérabilité est donc forte. L'indice de confiance attribué par les experts à ces résultats est de 3 (sur une échelle de 1 à 3, 3 étant le degré de confiance maximal).

Figure 42



Nombre de modèles projetant un habitat favorable (quartile : n=70 modèles)

Exemples de projections d'habitats favorables pour une espèce (la truite) répondant négativement au changement climatique.

(a) Présence observée de la truite commune (n=2 703 sur 4 381 stations d'échantillonnage – source Onema 2000-2008 – pêche électrique),

(b) habitats modélisés comme actuellement favorables

(c) habitats potentiellement favorables dans le futur selon le scénario de dispersion nulle

(d) habitats potentiellement favorables dans le futur selon le scénario de dispersion illimitée (scénario A1B pour la période 2060-2089). Plus le nombre de modèles projetant un habitat favorable est élevé, plus la probabilité que le tronçon soit favorable à l'espèce est grande (Explore 2070 – MEDDE/Biotope 2013).

A l'inverse, d'autres espèces (essentiellement inféodées aux zones à brème et à barbeau - deuxième chapitre), répondent invariablement positivement au changement climatique. C'est par exemple le cas du chevesne et du barbeau commun (Pont et Rogers 2003, Buisson et al. 2008, Buisson et al. 2010, Explore 2070 – MEDDE/Biotope 2013, Encadré 13). Néanmoins les incertitudes sur ces projections sont plus marquées que dans le cas des espèces d'eau froide. En effet, ces espèces étant très largement répandues, la performance prédictive des modèles est réduite sur la base des variables considérées ; la connaissance de leur niche réalisée n'est donc que parcellaire (Grenouillet et al. 2011, Logez et al. 2012).

Ainsi, en termes de distribution, les modélisations réalisées annoncent globalement une extension des aires de répartition des espèces vers les zones amont. L'aire de répartition des espèces inféodées aux têtes de bassin se réduirait à des zones refuges en altitude, avec un risque d'extinction accru dans certains bassins de plus faible altitude. L'aire de répartition des espèces de zone aval se modifierait par une remontée des limites amont alors que leurs limites aval évolueraient plus ou moins en fonction des espèces. Pour certaines de ces espèces, ce sont donc de nouveaux bassins qui pourraient devenir favorables. Néanmoins, la capacité de ces espèces à coloniser ces nouveaux habitats reste incertaine et des contraintes d'ordre hydraulique pourraient limiter leur

remontée en amont. Il est important de souligner également que la modélisation de la niche réalisée de certaines espèces, notamment celles situées en aval, reste très incertaine malgré un effort important pour préciser son contour (échantillonnage moins efficace dans les grands milieux, données plus imprécises du fait d'une hétérogénéité plus importante, augmentation des pressions anthropiques).

A l'échelle mondiale, les effets du changement climatique sur la distribution des poissons convergent avec les projections réalisées à l'échelle nationale. Les espèces d'eau froide telles que les salmonidés devraient subir des effets majoritairement négatifs alors que les espèces situées dans les zones intermédiaires ou aval telles que les cyprinidés ou les centrarchidés seraient à l'inverse favorisées (Comte *et al.* 2013).

Evaluation de la vulnérabilité des poissons au changement climatique : exemple du chevesne

Dans le cadre du projet Explore 2070, l'impact potentiel du changement climatique sur la distribution de 38 espèces de poisson a été évalué (selon le scénario A1B pour la période 2060-2089). La méthode inclut à la fois une analyse quantitative sur la base des projections des modèles de distribution et une analyse qualitative à dire d'experts. La méthode précise est détaillée dans le rapport final et disponible à l'adresse suivante : <http://www.developpement-durable.gouv.fr/-Explore-2070-.html>.

L'analyse de vulnérabilité est présentée sous forme de fiche présentant la distribution observée de l'espèce, sa capacité de colonisation, une analyse des projections actuelles et futures des habitats favorables à l'espèce, une évaluation de la vulnérabilité incluant des indices quantitatifs et qualitatifs (capacité de colonisation et niveau d'incertitude associé aux résultats produits) (voir méthode décrite dans les Encadrés 8 et 11).

Distribution actuelle et biologie de l'espèce

Le chevesne est une espèce présente dans tous les cours d'eau français à l'exception de la Bretagne, de quelques fleuves côtiers et de l'extrême nord du pays. Il est absent des cours d'eau de moyenne et haute altitude. C'est une espèce plutôt ubiquiste et tolérante.

Capacité de colonisation

Peu manipulé par l'Homme (excepté en tant qu'appât), le chevesne dispose en revanche d'une bonne capacité de dispersion. Il est donc susceptible de coloniser rapidement des habitats favorables.

Projection de la répartition actuelle des habitats favorables

La projection de la répartition actuelle des habitats favorables du chevesne reproduit correctement la distribution observée de l'espèce en France, mais semble toutefois légèrement sous-estimée. L'indice de sensibilité est de 76% (proportion des présences correctement projetées), l'indice de spécificité de 74% (proportion des absences correctement projetées).

Projection de la répartition future des habitats favorables

Le chevesne présentant une capacité de colonisation non négligeable, le scénario de dispersion illimitée a été favorisé dans l'analyse (voir définition dans l'Encadré 11).

Ainsi, et selon le scénario de changement climatique retenu (scénario A1B), on devrait observer une large augmentation de l'aire de l'habitat favorable de cette espèce à l'horizon 2070. Hormis les zones montagneuses et la côte nord-ouest, tout le réseau hydrographique deviendrait favorable (Figure 43).

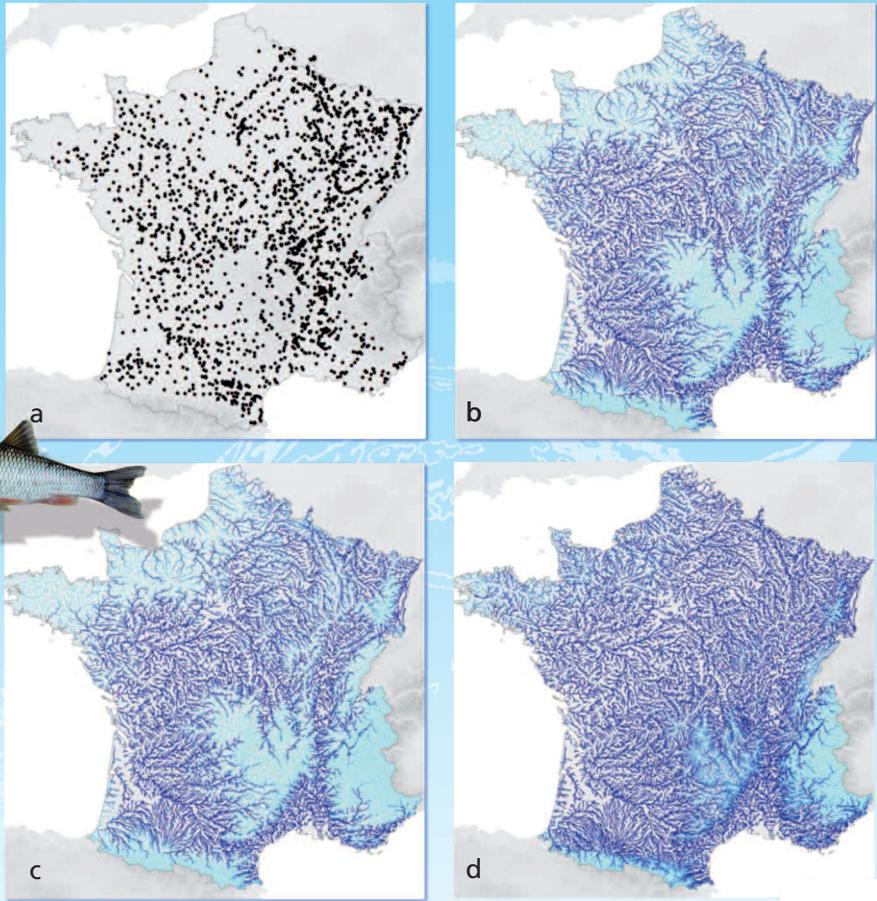
Evaluation de la vulnérabilité de l'espèce

Le chevesne profiterait fortement du changement climatique en colonisant presque l'intégralité des tronçons dans les bassins où il est d'ores et déjà présent. La vulnérabilité de l'espèce au changement climatique est donc faible. L'indice de confiance attribué par les experts à ces résultats est de 3 (sur une échelle de 1 à 3, 3 étant le degré de confiance maximal).

Figure 43



© N. Poulet - Onema



— 0-25%
 — 25-50%
 — 50-75%
 — 75-100%

Nombre de modèles projetant un habitat favorable (quartile : n=70 modèles)

Exemples de projections d'habitats favorables pour une espèce (le chevesne) répondant positivement au changement climatique.
 (a) Présence observée du Chevesne (n=2 219 sur 4 381 stations d'échantillonnage – source Onema 2000-2008 – pêche électrique)
 (b) habitats modélisés comme actuellement favorables
 (c) habitats potentiellement favorables dans le futur selon le scénario de dispersion nulle
 (d) habitats potentiellement favorables dans le futur selon le scénario de dispersion illimitée (scénario A1B pour la période 2060-2089). Plus le nombre de modèles projetant un habitat favorable est élevé, plus la probabilité que le tronçon soit favorable à l'espèce est grande (Explore 2070 – MEDDE/Biotope 2013).

© Explore 2070 – MEDDE/Biotope 2013

Figure 44



a, b © N. Poulet - Onema

Selon les modèles statistiques, les modifications climatiques à venir devraient être défavorables à la truite commune (a) et bénéfiques pour le chevesne (b).

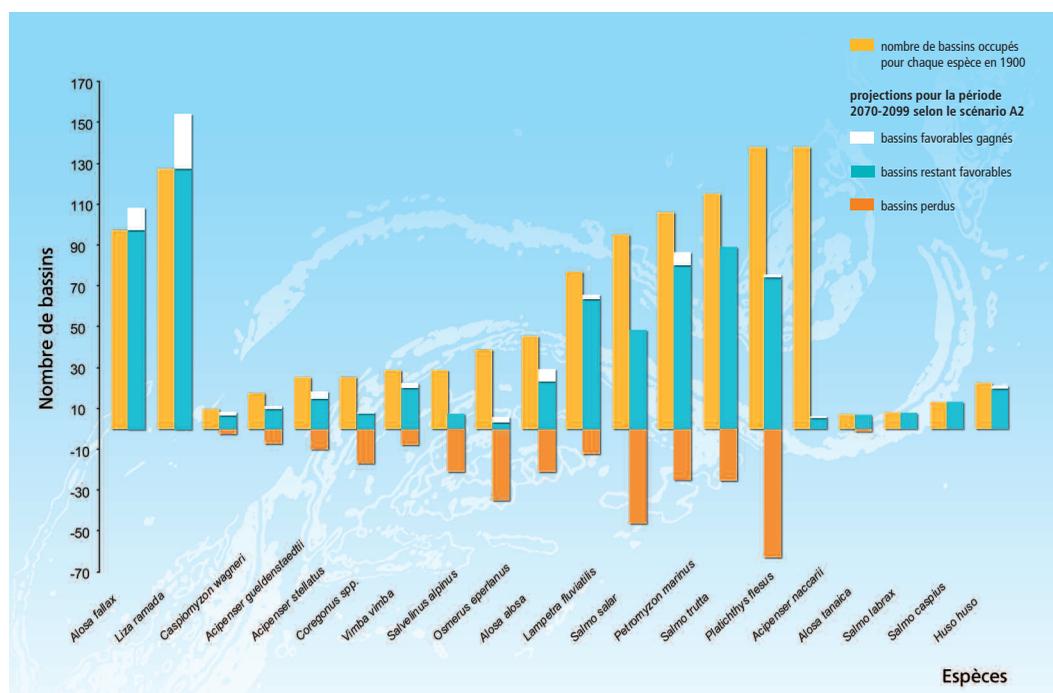


Effets potentiels du changement climatique sur les migrateurs amphihalins à l'échelle des bassins hydrographiques européens et français

Les projections réalisées pour poissons migrateurs amphihalins montrent des réponses contrastées selon les espèces. Lassalle *et al.* (2009ac) ont montré à l'échelle des bassins de l'Europe et de l'Afrique du Nord que parmi les vingt espèces étudiées, trois tendances se distinguent à long terme (2070-2099) suivant un scénario d'émissions de GES intermédiaire (scénario A2, Figure 45) :

- les espèces qui présentent une augmentation du nombre de bassins favorables (entre 10 à 30% - cas de l'anguille ou de l'aloise feinte - *Alosa fallax*) ;
- celles qui présentent une perte de bassins favorables (entre 16 à 92% - cas du saumon atlantique ou de l'omble chevalier) ;
- et enfin les espèces qui ne présentent que peu ou pas de changement de distribution (par exemple, lamproie Caspienne - *Caspiomyzon wagneri*).

Figure 45



Changements de distribution prédits pour chaque espèce diadrome³⁰ (présence/absence par bassin versant) à l'échelle de l'Europe et de l'Afrique du nord (Lassalle *et al.* 2009c).

A l'échelle de la France, les études réalisées convergent avec les résultats obtenus à l'échelle européenne dans le cas du saumon atlantique ou de l'anguille (scénarios A1B, A2 ou B1, Buisson *et al.* 2008, Explore 2070 - MEDDE/Biotope 2013). En revanche, les simulations issues de modèles individu-centrés démo-génétiques³¹ montrent qu'une variation forte des débits entre l'été et l'hiver pourrait devenir plus problématique pour le maintien des populations de saumon des petits fleuves côtiers français que l'augmentation de la température (Piou *et al.* 2010, Piou et Prévost 2013). D'après ces mêmes auteurs, une réduction des conditions de croissance marine serait potentiellement le facteur ayant l'effet le plus significatif sur le risque d'extinctions locales (Piou *et al.* 2010, Piou et Prévost 2013). Ceci est également cohérent avec une étude réalisée par Friedland (1998).

30- Un poisson diadrome est un poisson vivant alternativement en eau de mer et en eau douce.

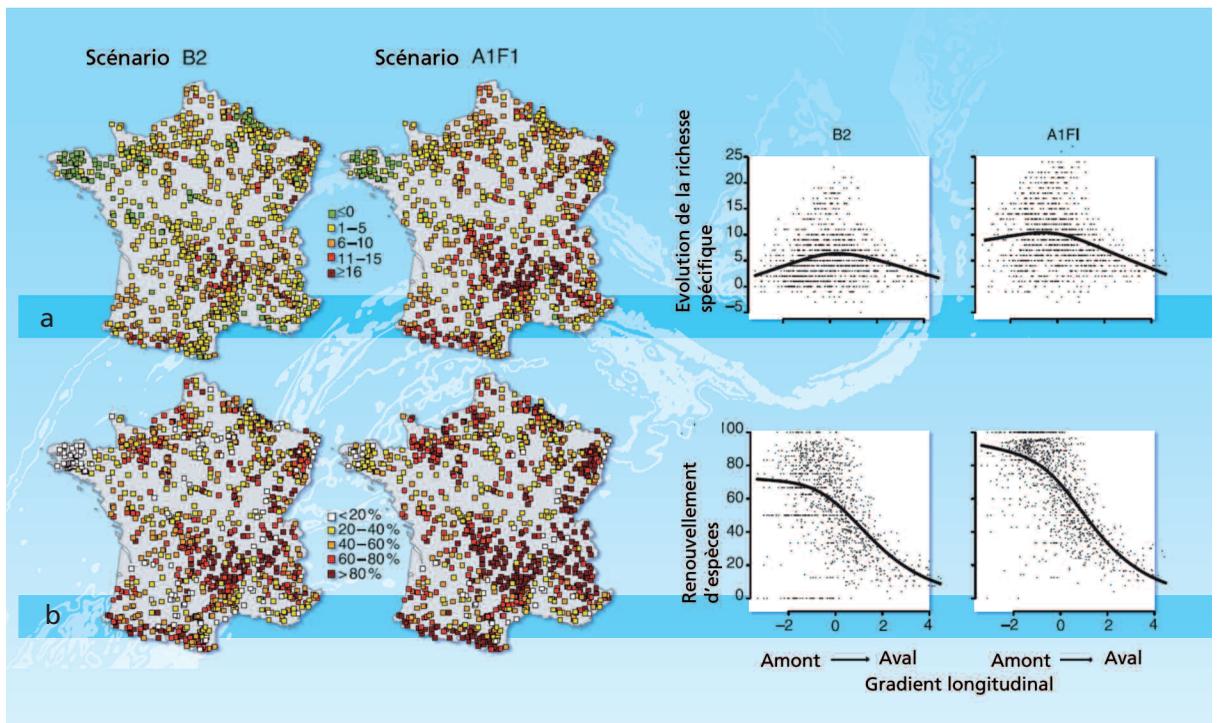
31- Les paramètres clefs du potentiel évolutif et du maintien des populations sont 1) la démographie à travers la production de descendants en nombre suffisant et 2) la conservation d'une diversité génétique élevée, gage de capacité adaptative. Les modèles démo-génétiques s'intéressent à ces deux aspects et à leur interaction avec la stochasticité environnementale et démographique induite par exemple par le réchauffement climatique.

Effets potentiels du changement climatique à l'échelle des communautés

L'étude de la réponse potentielle des communautés au changement climatique se base sur la compilation des réponses de chaque espèce et non sur une approche directe à l'échelle de la communauté. En effet, chaque espèce présente des particularités écologiques propres qui lui donnent une singularité dans sa réponse face au changement climatique, aussi bien en termes de tendance (positive ou négative) que vis-à-vis de l'importance de ces changements. En ce sens, il semble pertinent d'étudier l'impact du changement climatique sur les communautés en modélisant dans un premier temps les impacts au niveau spécifique puis en compilant l'ensemble des réponses des espèces pour évaluer l'impact au niveau des communautés. Néanmoins, soulignons que cette approche a le désavantage de ne pouvoir prendre en compte ni les interactions biotiques ni la capacité des milieux à accueillir de nouvelles espèces non considérées dans la modélisation au niveau de l'espèce. Par ailleurs, toutes les espèces présentes sur le territoire national ne sont pas prises en compte. La vision des communautés n'est donc que parcellaire.

Les modélisations réalisées concordent sur le fait que la richesse spécifique des poissons de rivière française pourrait globalement augmenter sur l'ensemble des cours d'eau français (Buisson *et al.* 2008, Buisson et Grenouillet 2009). Cette augmentation s'expliquerait par le fait que les habitats rendus favorables par les modifications du climat devraient être rapidement colonisés par un grand nombre d'espèces provenant des parties aval des réseaux hydrographiques. Ainsi, d'après Buisson (2009), les zones amont ou intermédiaires devraient voir leur richesse spécifique augmenter plus fortement que les parties aval pour lesquelles la richesse devrait se maintenir à un niveau à peu près constant (Figure 46). Ces résultats sont corroborés par un certain nombre de suivis réalisés au cours des dernières décennies pour les poissons marins (par exemple Hiddink et ter Hofstede 2008) et d'eau douce (par exemple Daufresne et Boët 2007). Les changements d'occurrence des espèces de poisson auront probablement pour conséquence une homogénéisation des communautés le long du cours d'eau (Buisson et Grenouillet 2009, Tisseuil *et al.* 2012b). Enfin, les variations de diversité entre communautés (beta-diversité) évolueront également, sous-tendues par deux mécanismes distincts : en aval et en amont, elles seraient principalement liées à une modification de la richesse spécifique au sein même des communautés (colonisation ou extinction) alors qu'en situation intermédiaire, le mécanisme principal serait lié à un renouvellement d'espèces (c.-à-d., nouvelles espèces issues de communautés adjacentes remplaçant des espèces éteintes localement, Figure 46) (Tisseuil *et al.* 2012b).

Figure 46



Evolution projetée de la richesse spécifique des communautés de poissons (a) et de la composition taxonomique (b) selon les scénarios B2 et A1F1. Ces modifications sont présentées spatialement (gauche) ainsi que le long du gradient amont-aval (droite) (Buisson et Grenouillet 2009).



Conclusions et perspectives

Ces dernières années, de nombreux outils ont vu le jour dans l'objectif d'évaluer l'impact du changement climatique sur les organismes vivants. Parmi ceux-ci les modèles statistiques de distribution occupent une place importante car ils sont relativement simples et permettent de projeter dans le futur l'évolution potentielle des habitats d'une espèce donnée, et ce en réponse à différents scénarios d'évolution climatique. Certains processus écologiques n'étant pas pris en compte dans ces modèles, d'autres outils ont été développés en parallèle (modèles mécanistes). Plus puissants, ils nécessitent néanmoins beaucoup de connaissances sur la biologie des espèces. Leur application à un grand nombre d'espèces reste donc encore limitée.

Bien que de nombreuses hypothèses sous-jacentes limitent la transposition des résultats à une échelle locale, les projections issues des modèles de distribution donnent des tendances permettant d'évaluer d'une part la vulnérabilité de chaque espèce et d'autre part l'évolution de la richesse et de la composition des communautés le long du gradient amont – aval.

De manière générale, l'ensemble des modèles annonce un glissement des aires de répartition des espèces d'eau froide vers les zones amont. L'aire de répartition des espèces inféodées aux têtes de bassin se réduirait à des zones refuges en altitude, avec un risque d'extinction accru dans certains bassins de plus faible altitude (piedmont, plaine). A l'inverse, les espèces situées dans les zones intermédiaires ou aval telles que les cyprinidés ou les centrarchidés seraient favorisées. A l'échelle des communautés, une augmentation de la richesse spécifique est attendue sur l'ensemble du cours d'eau accompagnée d'une homogénéisation des communautés. En d'autres termes, elles seraient probablement plus riches mais se ressembleraient davantage, d'où une perte de diversité. Il est néanmoins important de noter que les espèces rares ne sont pas prises en compte, faute de données suffisantes.

La vulnérabilité des espèces au changement climatique dépend des exigences écologiques de chacune, alors que certaines ne sont actuellement pas prises en compte dans les modèles pour les poissons d'eau douce en France métropolitaine (capacité de dispersion, pressions anthropiques, processus d'adaptatifs et évolutifs, etc.). Une approche quantitative accompagnée d'une analyse critique des résultats à dire d'experts apparaît aujourd'hui être une solution pour préciser les cartes de distribution potentielle de chaque espèce sous forçage climatique. Dans l'avenir, l'élaboration de modèles hybrides alliant modèles statistiques et modèles mécanistes devrait permettre d'affiner les projections issues des modèles de distribution sous réserve de données disponibles.

Figure 47



© N. Poulet - Onema

Les chabots, ces petites espèces benthiques inféodées aux cours d'eau froids, devraient être affectés par le changement climatique.

Le développement de ces modèles doit s'accompagner d'une poursuite de tous les travaux de recherche déjà engagés sur la compréhension des relations pressions/impacts qui interviennent dans la définition des mesures d'adaptation (modifications des régimes thermiques et hydrologiques, dynamique sédimentaire, invasions biologiques...). La capitalisation de longues séries temporelles à la fois biologiques et environnementales (débits, température de l'eau, etc.) est également essentielle. Par ailleurs, il apparaît que les connaissances sur l'écologie des espèces – même les plus communes – sont bien trop parcellaires pour permettre la réalisation de modèles mécanistes : combler ces lacunes doit être une priorité.

Enfin, trop peu d'études s'intéressent à des horizons temporels de quelques décennies qui constituent pourtant une cible intermédiaire très importante pour la gestion. Beaucoup de travaux restent donc à réaliser dans ce sens.

