



Etude Rhône Phase 4. Lot 3b.  
Dynamique des populations de Crustacés du  
Rhône à Saint-Alban. Suivi 2009-2011.

Version finale V.2 - Septembre 2012

Jeanne DESSAIX, Jean-François FRUGET  
& Michel CENTOFANTI



*Application de la Recherche A L'Expertise des Pollutions*

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

## SOMMAIRE

### RESUME

<b>1 – INTRODUCTION</b> .....	<b>1</b>
<b>1.1 – Objectif général</b> .....	<b>1</b>
<b>1.2 – Problématique spécifique aux Crustacés</b> .....	<b>1</b>
1.2.1 – Suivi long terme réglementaire et étude préliminaire 2006-2007.....	1
1.2.2 – Problématique 2009-2011.....	2
<b>1.3 – Sites et méthodologie d'étude</b> .....	<b>2</b>
<b>1.4 – Hydrologie et température de la période d'étude</b> .....	<b>4</b>
<b>2 – DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE CRUSTACES</b> .....	<b>6</b>
<b>2.1 – Evolution long terme des peuplements de crustacés du Rhône à St-Alban</b> .....	<b>6</b>
<b>2.2 – Suivi mensuel 2009-2011</b> .....	<b>9</b>
2.2.1 – Généralités.....	9
2.2.2 – Hydrologie et thermie de la période d'étude.....	10
2.2.3 – Abondances et effectifs.....	10
2.2.4 – Etude spatio-temporelle des peuplements de Crustacés.....	16
2.2.5 - Etude des espèces dominantes.....	17
2.2.6 – Aperçu de la dynamique des populations de <i>Dikerogammarus villosus</i> .....	23
<b>3 – SYNTHÈSE ET CONCLUSIONS</b> .....	<b>32</b>
<b>3.1 – Suivi long terme 1985-2011</b> .....	<b>32</b>
<b>3.2 – Suivi mensuel 2009-2011</b> .....	<b>32</b>
<b>3.3 – Amont vs aval immédiat rejet CNPE</b> .....	<b>32</b>
<b>3.4 – Limites sur la dynamique évolutive des populations de Crustacés</b> .....	<b>33</b>
<b>4 – REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES CITEES</b> .....	<b>34</b>

## RESUME

L'étude récente de longues chroniques de relevés montre la part croissante des espèces allochtones et euryèces dans les changements structurels des peuplements aquatiques sous l'influence du changement climatique. Ces espèces nouvelles deviennent parfois envahissantes par une colonisation rapide et un développement important de leurs populations, pouvant ainsi être à l'origine de changements écologiques associés à cette abondance.

Dans ce cadre, nous avons cherché à évaluer les effets biologiques sur les peuplements de macroinvertébrés de l'évolution thermique de l'hydrosystème Rhône, mais aussi à appréhender les changements dus aux espèces exotiques (voire invasives si elles deviennent envahissantes) dans la composition spécifique des peuplements de macroinvertébrés et la proportion des espèces. Les populations de Crustacés ont servi de support biologique à ce travail.

Depuis le début du suivi réglementaire du CNPE de St-Alban en 1985, 16 espèces de Crustacés ont été rencontrées, parmi lesquelles 13 espèces sont exotiques, dont 7 sont apparues dans les années 2000. L'analyse générale de ce peuplement fait ressortir que les effectifs de Crustacés sont globalement supérieurs en amont du CNPE et plus faibles dans le RCC. Les Gammarus natifs (*G. fossarum* et *G. pulex*) ainsi qu'*Asellus aquaticus* sont plus abondants lors des périodes de forte hydraulité. Les effectifs des deux espèces introduites, *Dikerogammarus villosus* et *Gammarus tigrinus*, s'accroissent notablement depuis 2003. La première espèce est significativement moins abondante en aval immédiat du rejet du CNPE (du simple au double) tandis que la seconde y est proportionnellement plus abondante (dans un rapport 1:1,5).

La quasi disparition du secteur des 2 espèces de Gammarus indigènes du fleuve (*G. fossarum* et *G. pulex*) est très probablement à mettre en relation avec la présence accrue de *D. villosus*, potentiellement accentué par l'hydrologie modérée de ces dernières années.

Le suivi réglementaire annuel du CNPE ne permet pas d'appréhender finement ces différentes interrogations, son protocole n'étant pas fait pour cela (4 campagnes saisonnières annuelles). Une première étude spécifique des populations de Crustacés et de leur dynamique temporelle a donc été réalisée sur un cycle annuel de février 2006 à janvier 2007, en marge du suivi scientifique classique. Tout comme pour le suivi réglementaire, l'échantillonnage a été réalisé à partir de substrats artificiels immergés durant 4 semaines dans la zone rivulaire du fleuve. Cette étude a permis de préciser diverses pistes de réflexion : (i) augmentation des effectifs hivernaux pour certaines espèces (*C. curvispinum* et *G. tigrinus* en particulier) ; (ii) limitation de certaines populations à la station aval réchauffée (*A. aquaticus*, *G. pulex*, *G. fossarum*, *A. desmarestii*) ; (iii) modification du cycle biologique (reproduction plus précoce mais de plus courte durée de *D. villosus* dans le secteur aval immédiat rejet) ; (iv) confirmation d'éventuels phénomènes de compétition interspécifique (*G. tigrinus* et *D. villosus*).

L'étude 2006 ayant ouvert de nouvelles interrogations et face à l'arrivée constante de nouvelles espèces, un nouveau suivi de la dynamique mensuelle des populations de Crustacés du site de Saint-Alban a été entrepris sur la chronique bi-annuelle mai 2009 – mai 2011. L'objectif est d'identifier la réponse, la répartition et le devenir des différents taxons de Crustacés ainsi que l'éventuel remplacement des espèces natives par des espèces invasives. Pour cela, une étude biométrique

spécifique des populations de *Dikerogammarus villosus* a été réalisée aux diverses stations.

Ce second suivi mensuel montre que la population de *D. villosus* du RCC se distingue de celle de la retenue amont par trois caractéristiques :

- des effectifs globaux souvent plus faibles (surtout au cours du premier cycle annuel) ;
- une présence des très jeunes individus beaucoup plus limitée ;
- et des adultes de tailles inférieures (sauf peut-être en fin de chronique).

Ces deux dernières caractéristiques sont du reste classiquement liées : les femelles plus petites étant moins fécondes. Les particularités de la population de cette station par rapport à l'amont sont difficiles à interpréter. On peut cependant avancer diverses hypothèses : (i) une meilleure adéquation entre les exigences optimales de *D. villosus* et les caractéristiques mésologiques de la retenue se traduisant par une installation de cet invasif plus avancée dans ce milieu moins « naturel » et hydrauliquement plus stable que le RCC ; (ii) une prédation accrue dans le RCC où classiquement le peuplement piscicole est plus riche et plus abondant (iii) une population en limite de ses possibilités vitales vis-à-vis du facteur température (pourcentage de femelles ovigères toujours bas, signe d'une mauvaise reproduction, peu d'individus juvéniles).

Ce suivi mensuel montre également un arrêt de la reproduction de *D. villosus*, classique, de novembre à janvier à ces deux stations, avec 3 pics annuels de reproduction (avril - juin-juillet - septembre). A l'opposé, on note à la station située en aval immédiat du rejet thermique une mortalité importante, voire une disparition des adultes en période « chaude », des juvéniles moins nombreux en dépit d'une reproduction plus précoce (présents dès décembre-janvier), mais aussi plus courte. La température n'est jamais  $<11^{\circ}\text{C}$  entre janvier et avril 2010.

Dans le cadre de cette étude, le rejet thermique du CNPE doit être considéré comme un facteur expérimental à grande échelle afin d'étudier le phénomène d'échauffement et l'influence que cela pourrait avoir en un endroit quelconque du fleuve si un tel phénomène de même ampleur se produisait pour une raison naturelle ou anthropique.

Les effectifs les plus bas sont rencontrés lorsque  $T > 20^{\circ}\text{C}$  (juillet et septembre 2009 ; juillet et octobre 2010 ; mai 2011), tant en amont qu'en aval immédiat du rejet, mais a fortiori à la seconde station. Quand le delta T aval/amont est  $> 2^{\circ}\text{C}$  les écarts d'effectifs se creusent (septembre 2009 et 2010 ; mai 2011).

Une disparition des adultes en aval du rejet est notée de mai à l'automne 2009 avec un delta  $T > 4^{\circ}\text{C}$  (que quelques juvéniles). Une reproduction précoce et plus courte a lieu entre décembre 2010 et février 2011 avec un delta T compris entre 4 et  $5^{\circ}\text{C}$ .

L'absence d'arrêt total de la reproduction de *D. villosus* en aval immédiat du rejet, la présence de très juvéniles tout au long de l'année, une reproduction plus précoce mais une raréfaction des femelles ovigères dès avril, des tailles inférieures à celles de l'amont (donc élimination rapide des adultes) sont les signes d'une perturbation d'origine thermique.

Bien que cette perturbation thermique limite les effectifs de *D. villosus* en aval immédiat du site, la présence plus ou moins continue de juvéniles représente une source potentielle de maintien et de dispersion de l'espèce sur le fleuve.

D'un point de vue écologique, il se confirme que *D. villosus* est significativement moins abondante en aval immédiat du rejet du CNPE (rapport 1,5:1 environ), tandis que, si *G. tigrinus* y est proportionnellement plus abondante (comme en 2006), ses effectifs sont toutefois moindres qu'il y a 5 ans, signe d'une possible compétition interspécifique avec *D. villosus*.

Il faut enfin mentionner que la durée de la chronique utilisée dans ce travail reste courte à l'échelle d'une étude de dynamique de populations. Ces tendances restent à confirmer (liens entre l'étude biométrique et les résultats thermiques et hydrologiques en particulier) afin de confirmer, ou non, les tendances précédemment mises en exergue.

# 1 – INTRODUCTION

---

## 1.1 - Objectif général

L'étude récente de longues chroniques de relevés montre la part croissante des espèces allochtones et euryèces dans les **changements structurels des peuplements aquatiques** sous l'influence du changement climatique (Daufresne et al., 2007 ; Dessaix & Fruget, 2008). Par ailleurs, ces espèces nouvelles deviennent parfois envahissantes par une colonisation rapide et un développement important de leurs populations, pouvant ainsi être à l'origine de **changements écologiques** associés à cette abondance.

Dans ce cadre, l'objectif principal de ce travail est d'**identifier et d'évaluer les effets biologiques de l'évolution thermique** (« naturelle » et anthropique) sur l'hydrosystème Rhône et les **stratégies d'adaptation des peuplements** associées à celle-ci.

Un objectif secondaire est également d'appréhender les **changements dus aux espèces exotiques dans la composition spécifique** des peuplements de macroinvertébrés et la proportion des espèces au travers de l'**exemple des populations de Crustacés**.

## 1.2 – Problématique spécifique aux Crustacés

### 1.2.1 – Suivi long terme réglementaire et étude préliminaire 2006-2007

La synthèse du suivi hydrobiologique du CNPE de Saint-Alban réalisée en 2003 montrait une diminution régulière et marquée des populations de Crustacés autochtones depuis une dizaine d'années, en particulier des Aselles (ARALEP, 2003). Parallèlement à cela, plusieurs espèces de Crustacés exotiques sont progressivement apparues.

L'étude de la chronique de température depuis le début du suivi du site au milieu des années 1980 met en évidence une dérive des températures sur la période considérée, s'accroissant sur les dernières années de la chronique, parallèlement à d'autres événements ponctuels importants tels que les épisodes de crue et de canicule. La station aval immédiat du rejet montre une précocité des différents seuils thermiques et un raccourcissement de la période froide.

Du point de vue biologique, une première vague de Crustacés exotiques (*G. tigrinus*, *D. villosus*) a été notée durant les années 1990 sur le Rhône Moyen (i.e. portion du fleuve comprise entre les confluences de la Saône et de l'Isère), principalement en relation avec d'importants épisodes hydrologiques qui accélèrent ces échanges initiés à l'origine par le développement des liaisons fluviales inter-bassins. La période de canicule et post canicule du début des années 2000 se traduit ensuite par le développement d'une seconde vague d'espèces exotiques (*A. desmarestii*, *H. anomala*, *C. curvispinum*) et l'installation durable des premiers arrivants.

Le suivi réglementaire annuel ne permet pas d'appréhender finement ces différentes interrogations, son protocole n'étant pas fait pour cela (4 campagnes saisonnières annuelles). Une **étude spécifique des populations de Crustacés** et de leur **dynamique temporelle** a donc été réalisée sur un **cycle**

**annuel** de février 2006 à janvier 2007, en marge du suivi scientifique classique (ARALEP, 2007 ; Dessaix & Fruget , 2008).

Le suivi spécifique mensuel durant un an des populations de Crustacés a permis de préciser diverses pistes de réflexion : (i) augmentation des effectifs hivernaux pour certaines espèces (*C. curvispinum* et *G. tigrinus* en particulier) ; (ii) limitation de certaines populations à la station aval réchauffée (*A. aquaticus*, *G. pulex*, *G. fossarum*, *A. desmarestii*) ; (iii) modification du cycle biologique (reproduction plus précoce mais de plus courte durée de *D. villosus* dans le secteur aval) ; (iv) confirmation d'éventuels phénomènes de compétition interspécifique (*G. tigrinus* et *D. villosus*).

### 1.2.2 – Problématique 2009-2011

L'étude 2006 ayant ouvert de nouvelles interrogations et face à l'arrivée constante de nouvelles espèces, un nouveau suivi de la dynamique mensuelle des populations de Crustacés du site de Saint-Alban a donc été entrepris sur la chronique bi-annuelle 2009-2011.

L'objectif est d'identifier la **réponse**, la **répartition** et le **devenir** des différents taxons de Crustacés ainsi que l'**éventuel remplacement des espèces** natives par des espèces exotiques.

## 1.3 – Sites et méthodologie d'étude

Les sites d'échantillonnage sont identiques à ceux du suivi 2006-2007, à savoir les **trois stations** suivantes du suivi classique :

- d'une part la station de **référence amont** du site (pk 47 – St.1) et la station **aval immédiat du rejet** (pk 49 – St.2), toutes deux situées sur la retenue de l'aménagement CNR de Péage-de-Roussillon, le canal de rejet débouchant dans le fleuve aux environs du pk 48,5 sur la retenue (Figure 1) ;
- d'autre part la partie-court-circuitée ou **RCC** (pk 54,5 – St.4), référence plus "naturelle".

L'échantillonnage est réalisé par **substrats artificiels** type IBGA mis au point dans le cadre du suivi de Saint-Alban (type mixte ficelle-cailloux, voir photo ci-dessous). Ces substrats sont déposés près des rives, zones où s'effectue préférentiellement l'échauffement à la station aval.

Un relevé mensuel des substrats est effectué durant deux années **entre mai 2009 et mai 2011**, soit **25 campagnes** d'échantillonnage, permettant de couvrir un double cycle biologique en appréhendant les premières cohortes de chaque année, les Crustacés présentant sous nos latitudes un arrêt de reproduction sur la période novembre-janvier (Dessaix, 1986). Les relevés sont réalisés toutes les 4 semaines, intervalle qui représente le temps de colonisation et de stabilisation nécessaire des substrats artificiels (Khalaf & Tachet, 1980). Toutefois, une période de débits trop importants fin février 2010 nous a alors contraint à retarder le retrait des substrats au début du mois de mars.

Tous les Crustacés, tant *Gammaridae* qu'*Asellidae* ou autres, sont récoltés, déterminés à l'espèce et comptés, mais l'étude de **dynamique** des populations a été limitée à *Dikerogammarus villosus*, seule espèce présente en quantité suffisante pour donner lieu à une telle interprétation.

Les paramètres suivants sont considérés : effectifs des différentes espèces, proportion mâles/femelles chez les adultes, état de maturité des femelles (ovigères ou non), proportion d'individus juvéniles, différenciation de classes de taille.

Parallèlement à ces relevés biologiques, des **enregistreurs thermiques** (VEMCO Minilog TR) ont été posés durant la durée de l'étude à proximité immédiate des substrats afin d'avoir précisément l'évolution de la température locale et de mettre en évidence des paliers thermiques potentiels (à une profondeur d'environ 1,80-2m).

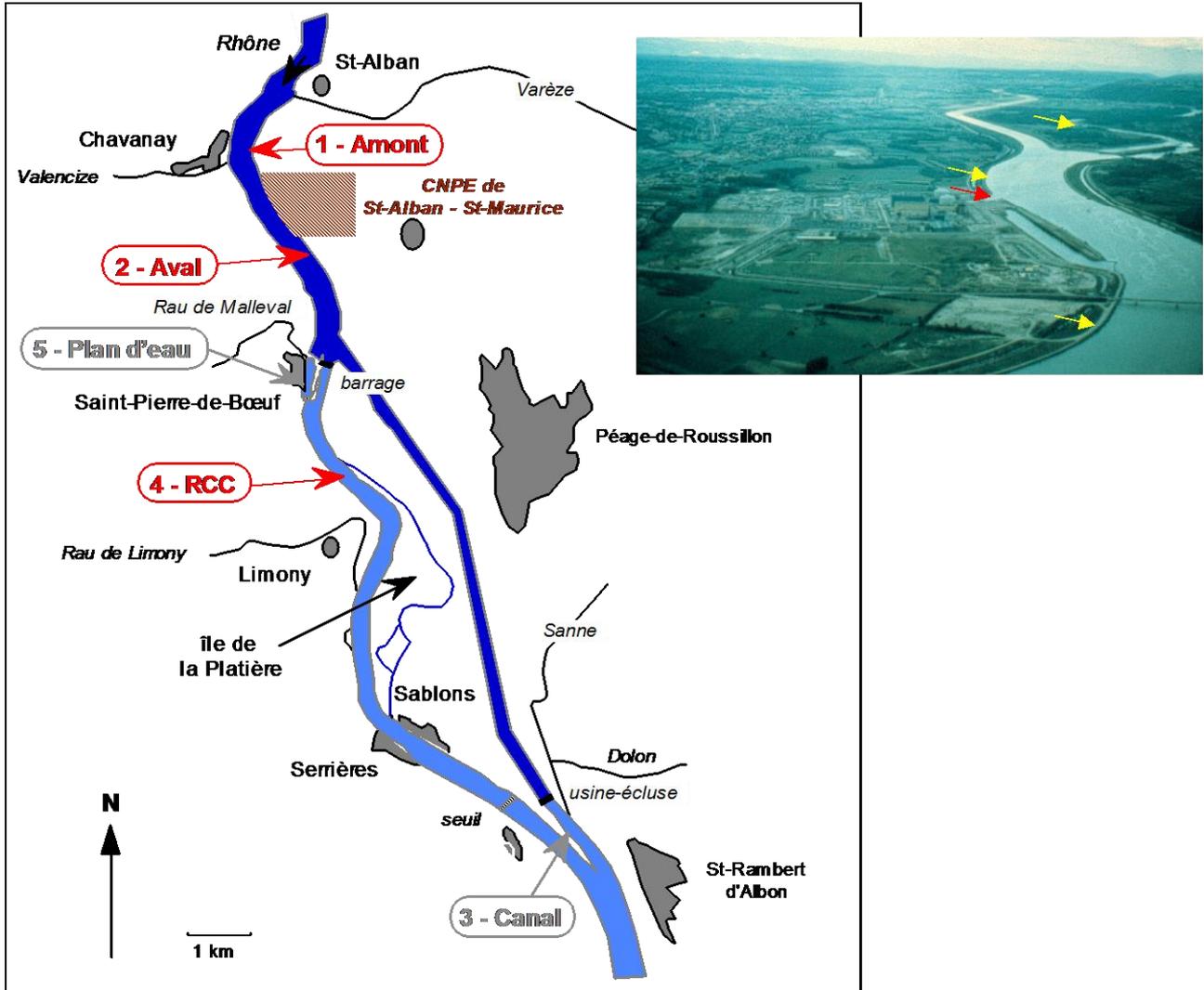


Figure 1. Localisation des stations d'échantillonnage du chenal (retenue et RCC). Les flèches jaunes sur la photo indiquent la position des 3 stations d'échantillonnage et la flèche rouge indique le rejet du CNPE.



Substrat artificiel mixte type IBGA.

## 1.4 – Hydrologie et température de la période d'étude

Du point de vue **hydrologique**, les années 2009 à 2011 dans lesquelles se situe notre période d'étude sont globalement déficitaires (2009 – 814 m<sup>3</sup>/s), voire très déficitaires (2011 – 680 m<sup>3</sup>/s), seule 2010 étant proche du module (993 m<sup>3</sup>/s vs 1030 m<sup>3</sup>/s).

Quelques crues notables ont été enregistrées durant cette période (Figure 2) : en particulier en janvier 2010 et 2011, épisodes voisins de 2500 m<sup>3</sup>/s toutefois inférieurs à la crue annuelle, et surtout en décembre 2010 avec un épisode supérieur à la crue annuelle (3070 m<sup>3</sup>/s vs 2740 m<sup>3</sup>/s). Cette crue sera suivie du seul mois de l'année 2011 présentant un coefficient d'hydraulicité « normal » (1,05). Par la suite, l'hydrologie « s'effondrera » pour atteindre des coefficients de 0,39 en avril et 0,28 en mai lors des deux derniers mois d'étude. On peut préciser que notre période d'étude a été précédée en février 2009 d'une crue équivalente à celles des mois de janvier 2010 et 2011.

Les valeurs tendanciennes (voir Figure 4 par la suite), correspondant à la moyenne calculée entre le jour de pose et la veille du retrait des substrats artificiels, font apparaître 2 périodes d'hydrologie excédentaire supérieure au module mensuel interannuel, d'une part en janvier et février 2010, d'autre part en décembre 2010 – janvier 2011. A l'opposé, 2 mois ont un débit tendanciel inférieur au QMNA5 (< 300 m<sup>3</sup>/s vs 315 m<sup>3</sup>/s), octobre 2009 et mai 2010.

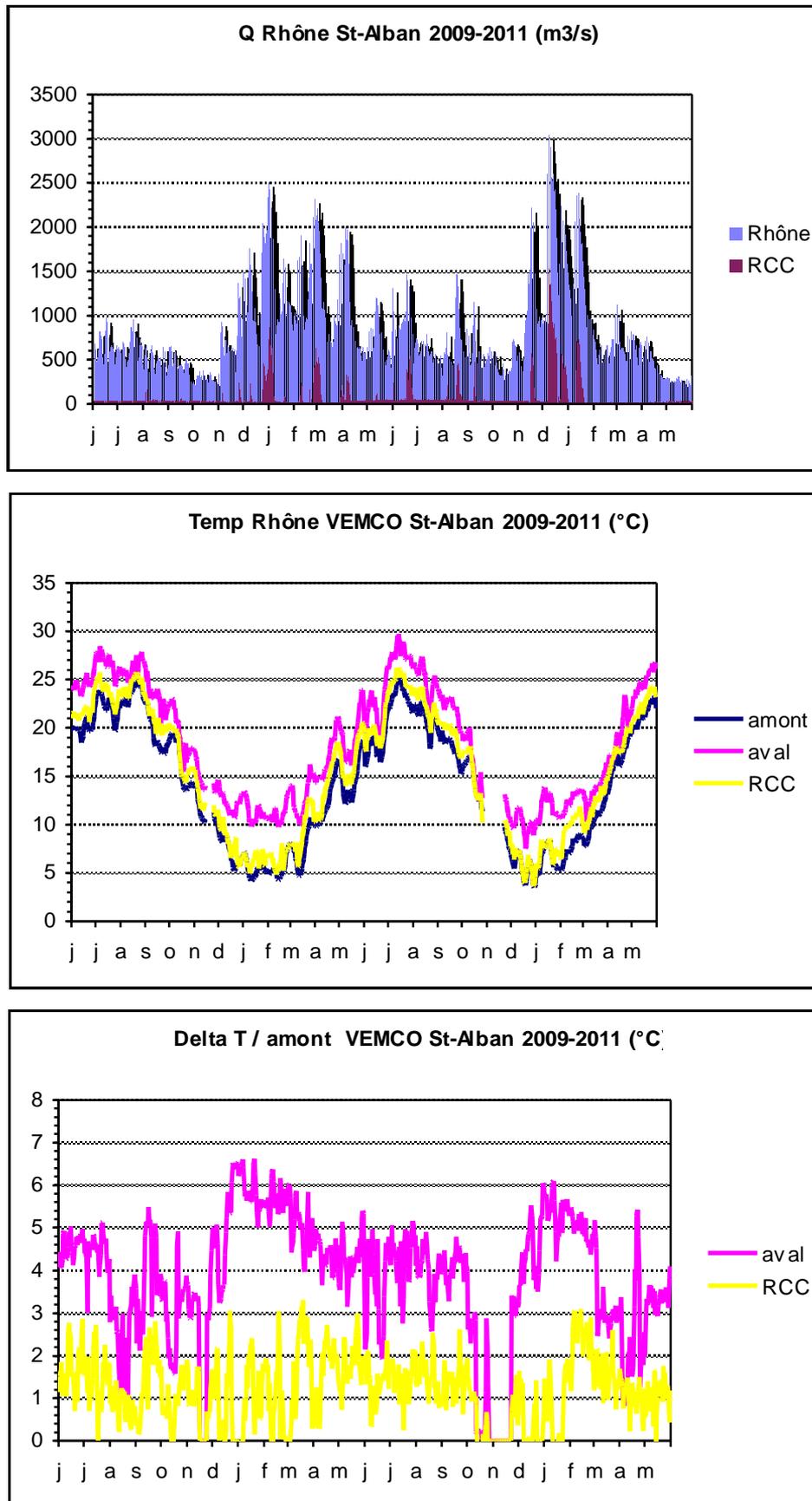
Du point de vue **thermique**, les trois années sont contrastées : proche de la moyenne de la chronique en 2009, inférieure à celle-ci en 2010, très nettement supérieure en 2011 (Tableau I). Ceci peut s'expliquer par des événements climatiques particuliers : froid et neige début 2010, printemps précoce et chaud en 2011.

Ainsi, la valeur moyenne annuelle 2011 de la station située à l'amont du CNPE représente de loin la valeur la plus chaude enregistrée sur la chronique de suivi. Elle est supérieure de près de 0,5°C à celle de 2003 et de plus de 1°C à la moyenne de la chronique 2000-2011 (Tableau I). Les différents enregistrements thermiques traduisent bien les épisodes météorologiques et hydrologiques qui se sont déroulés au cours de la période considérée.

**Tableau I.** Valeurs caractéristiques de température des 3 années d'étude issues des enregistrements des stations EDF en amont du CNPE et dans le RCC. Valeurs moyennes journalières. Moyenne 2000-2011 = 14,2°C en amont et 15,4°C dans le RCC.

		Moyenne	mini	Maxi	Delta T / amont
<b>Amont - pk 47.5</b>	2009	14,3	3,5	25,1	
	2010	13,0	3,0	25,0	
	2011	15,5	4,1	25,1	
<b>RCC – pk 54.0</b>	2009	15,9	4,6	25,8	3,5
	2010	14,4	3,5	26,1	3,7
	2011	16,6	5,2	25,9	3,3

Les données issues des enregistreurs implantés à proximité des différents substrats artificiels (Figure 2) mettent en évidence le delta T existant par rapport à l'amont, particulièrement marqué à la station située en aval immédiat du rejet du CNPE (1,2°C en moyenne sur la période d'étude dans le RCC et 3,9°C à la station aval).



**Figure 2.** Valeurs moyennes journalières du débit du Rhône (débit total - données EDF St-Alban) et du RCC (données CNR) et de la température issue des enregistreurs VEMCO durant l'étude (01/06/2009 – 31/05/2011).

## 2 - DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE CRUSTACÉS

### 2.1 - Evolution long terme des peuplements de crustacés du Rhône à St-Alban

Le tableau II synthétise, pour la période 1985-2011, les données concernant les crustacés recueillis au cours des suivis annuels réglementaires du site de St-Alban aux 3 stations considérées dans cette étude (4 campagnes annuelles saisonnières).

**Tableau II.** Effectif total des différents taxons de crustacés échantillonnés par substrat artificiel rivulaire à St-Alban entre 1985 et 2011. Pour les espèces invasives, l'année d'apparition à St-Alban et l'origine sont précisées.

Crustacés Saint-Alban 1985-2011	Amont	Aval	RCC	Origine des espèces exotiques
Nb total de substrats	117	118	116	
<i>Hemimysis anomala</i>	15	1	6	2003 - Ponto-caspien
<i>Limnomysis benedeni</i>	2	3	1	2009 - Ponto-caspien
<i>Crangonyx pseudogracilis</i>	14	16	7	1995 - Am. Nord
<i>Gammarus fossarum</i>	637	126	493	
<i>Gammarus pulex</i>	26	13	13	
<i>Gammarus roeseli</i>	5	4	35	< 1985 - Balkans
<i>Gammarus tigrinus</i>	356	547	119	1995 - Am. Nord
<i>Dikerogammarus villosus</i>	7869	3467	5044	1999 - Ponto-caspien
<i>Gammarus sp. (juv.)</i>	404	114	613	
<i>Gammaridae + Pontogammaridae sp. (juv.)</i>	3002	1318	869	
<i>Chelicorophium curvispinum + sowinskyi</i>	175	120	953	2002 et 2011 - Ponto-caspien
<i>Asellus aquaticus</i>	79093	30862	21193	indét. - Sud-est Asie
<i>Proasellus meridianus</i>	1587	1834	842	
<i>Asellidae sp. (juv.)</i>	25919	5936	5464	
<i>Jaera istri</i>	194	11	59	2009 - Ponto-caspien
<i>Jaera danubica</i>	2	1	0	2009 - Ponto-caspien
<i>Orconectes limosus</i>	47	133	39	< 1985 - Am. Nord
<i>Atyaephyra desmarestii</i>	69	4	31	2000 - Méditerranéen

**NB :** le nombre d'individus d'*A. desmarestii* est probablement sous-évalué en raison du caractère plutôt pélagique de cette espèce (crevette).

D'un point de vue écologique, les Crustacés échantillonnés appartiennent à la sous-classe des **Malacostracés**, c'est-à-dire qu'ils ont ventralement des oostégites formant un marsupium protégeant les œufs chez la femelle. Ils se répartissent dans **4 ordres systématiques** :

- Les Mysidacés, caractérisés par la présence d'yeux pédonculés et représentés par une seule famille, les Mysidae.
- Les Amphipodes, dont la tête et le corps sont aplatis latéralement, sont représentés par 4 familles (Gammaridae, Pontogammaridae, Corophiidae, Crangonyctidae).
- Les Isopodes, aplatis dorso-ventralement et représentés par les Asellidae et les Janiridae.
- Les Décapodes, représentés par les familles des Atyidae et des Cambaridae (« crevettes » et « écrevisses »), présentent une carapace céphalo-thoracique.

On notera que l'espèce exotique *Dikerogammarus villosus* appartient maintenant à la famille des *Pontogammaridae* créée au sein de la famille des *Gammaridae* à laquelle appartient toujours le genre *Gammarus*.

**16 espèces** de Crustacés ont été rencontrées depuis 1985, dont **seulement 3 sont autochtones** (*Gammarus fossarum*, *Gammarus pulex* et *Proasellus meridianus*). Parmi les espèces exotiques présentes sur le secteur, 7 sont apparues au cours des années 2000 (Tableau II).

**Par rapport à l'étude 2006**, on note la présence de **4 nouvelles espèces exotiques** :

- Une deuxième espèce de la famille des *Mysidae* *Limnomysis benedeni*, présente aux 3 stations mais plus spécialement dans le chenal du RCC (cf. suivi réglementaire 2011 ; ARALEP 2012).
- Deux Isopodes de la famille des *Janiridae*, *Jaera istri* et *Jaera danubica*, surtout récoltés dans le chenal du canal de fuite (cf. suivis réglementaires 2009 à 2011). Tout comme l'espèce précédente, ces deux taxons sont apparus en 2009.
- Une nouvelle espèce de *Chelicorophium*, *C. sowinskyi*, a fait son apparition en 2011 dans le secteur, mais en raison de la difficulté d'identification des nombreux jeunes individus, les deux espèces n'ont pas été séparées dans le cadre de cette étude.

La figure 3 illustre l'évolution inter-annuelle de l'abondance moyenne par substrat artificiel unitaire des espèces de crustacés les plus abondamment représentées :

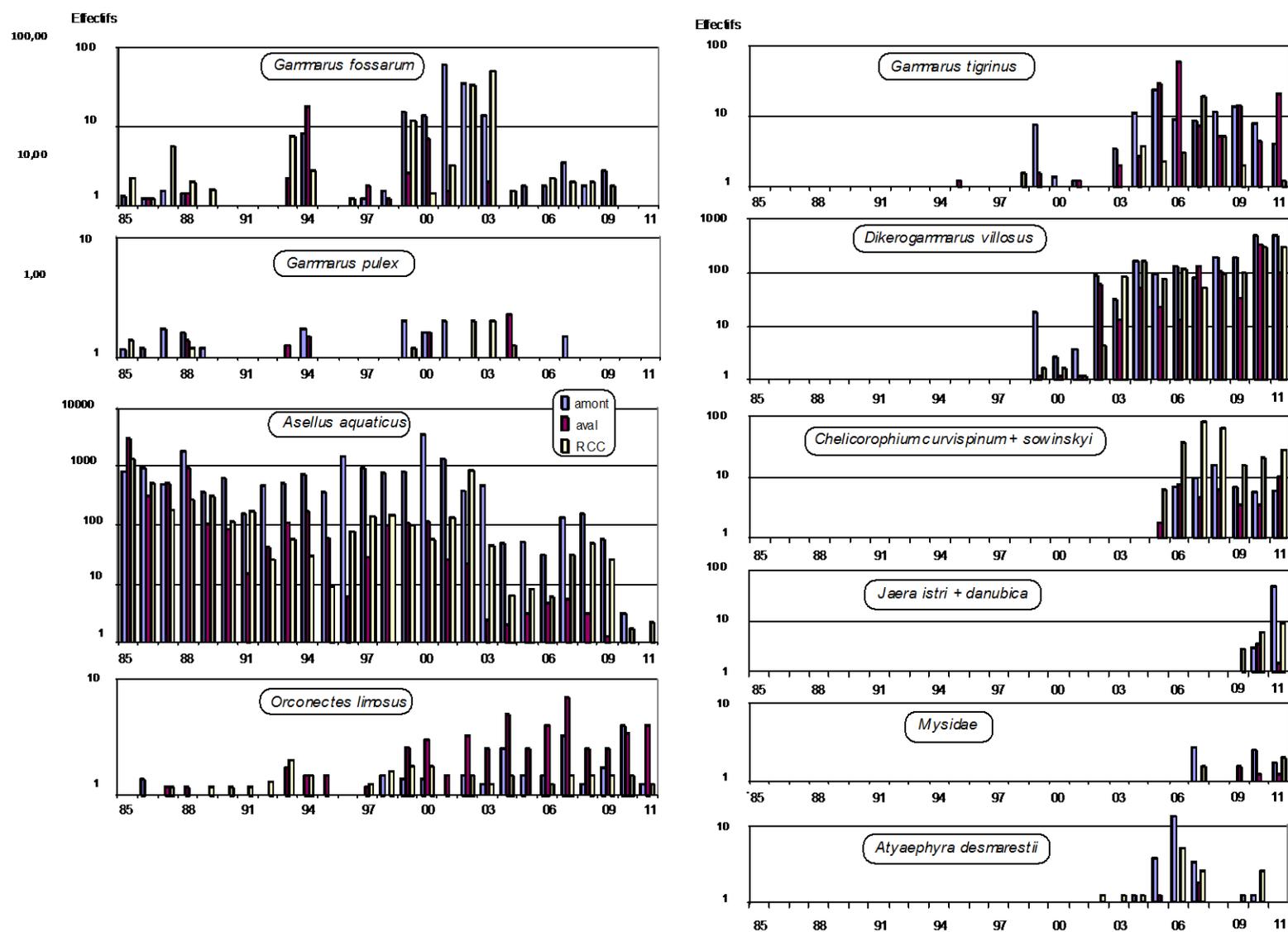
- d'une part, les deux Amphipodes natifs *Gammarus pulex* et *Gammarus fossarum*, l'Isopode *Asellus aquaticus* et l'écrevisse américaine *Orconectes limosus* tous deux apparus de longue date ;
- d'autre part, six taxons exotiques plus récents, le *Gammaridae* *Gammarus tigrinus* et le *Pontogammaridae* *Dikerogammarus villosus*, ainsi que les 2 espèces regroupées du genre *Chelicorophium*, les 2 espèces regroupées du genre *Jaera*, les 2 taxons de la famille des *Mysidae* et la crevette *Atyaephyra desmarestii*.

Cette figure met en évidence la décroissance progressive des 3 premiers et l'apparition puis le maintien ou l'extension des 6 autres. Dans le dernier cas, le parallèle peut à nouveau être fait avec l'hydrologie, et en particulier les épisodes de crues (janvier et décembre 2010, cf § 1.4) qui accélèrent ces échanges, initialement favorisés par le développement des liaisons fluviales inter-bassins (cf Dessaix & Fruget, 2008).

Les Gammares natifs qui présentaient une certaine concordance entre les années de présence plus abondante et les années de forte hydraulité (1987-88, 1994-(95), 1999, 2001-2002) sont très peu nombreux à partir de 2004 et même absents du suivi saisonnier lors des deux dernières années.

Bien que les effectifs d'*A. aquaticus*, espèce à cycles de reproduction nombreux et à fécondité élevée (Henry & Magniez, 1983), présentent classiquement des variations inter-annuelles importantes, on peut mettre en évidence une régression presque constante sur l'ensemble du secteur depuis l'année 2000, et qui s'accroît nettement au cours des 2 dernières années. D'autre part ces effectifs sont, depuis la fin des années 80, notablement plus faibles à la station aval : au point d'être nuls au cours des 8 dernières campagnes.

L'écrevisse américaine *O. limosus* est toujours échantillonnée en petits nombres depuis le début du suivi, mais il se confirme que sa présence devient plus régulière depuis 1997 dans l'ensemble des stations, avec une préférence plus particulière pour la station aval « réchauffée ».



**Figure 3.** Evolution inter-annuelle des effectifs moyens récoltés par substrat artificiel pour les principales espèces de Crustacés lors du suivi annuel réglementaire du CNPE.

Les deux taons exotiques, *G. tigrinus* et *D. villosus*, sont récoltés régulièrement depuis 1999 et de façon nettement plus abondante à partir de 2003, première année d'une période d'hydraulicité basse. Leurs populations demeurent globalement stables au cours des années 2006-2008 à hydraulicité proche de 1 ainsi qu'en 2009 globalement déficitaire. Cependant l'abondance globale de *D. villosus* augmente en 2010-2011 dans l'ensemble du secteur. Si la préférence de la première espèce pour les eaux plus chaudes en aval de la centrale ne semblait pas constante, elle se manifeste à nouveau en 2009 et surtout en 2011 : 2 années à hydraulicité franchement déficitaire. A l'inverse la présence moins abondante du second en secteur réchauffé se confirme également en 2009 et 2011 : ce phénomène étant plus marqué les années de faible hydraulicité .

Les Amphipodes filtreurs vivant dans un tube limoneux fixé au substrat du genre *Chelicorophium* confirment à ce jour leur installation (plus notable encore dans les chenaux : ARALEP 2007, 2010, 2011 et 20112) ainsi que leur préférence pour les eaux plus courantes du RCC par rapport à celles de la retenue où le rejet d'eau chaude paraît les gêner.

Depuis son apparition, le petit Isopode racleur de substrat du genre *Jaera* (2 espèces depuis 2011) semble se banaliser à l'ensemble des stations du secteur avec toutefois des effectifs encore faibles dans les substrats des rives alors qu'ils sont parfois beaucoup plus élevés dans le chenal (du RCC ou du canal de fuite : ARALEP, 2011 et 2012). Bien que considérées comme limnophiles dans la littérature (Tachet *et al*, 2009) ces 2 familles (*Corophiidae* et *Janiridae*) sont probablement soumises à une concurrence beaucoup moins forte dans le chenal où les effectifs de *Gammaridae* sont beaucoup plus faibles que dans les substrats des rives.

Les effectifs des 2 représentants de la famille des *Mysidae*, limnophiles également mais prédateurs-filtreurs liés à la présence de végétation, restent limités.

La crevette pélagique *A. desmarestii* toujours présente dans le secteur devient plus rare à partir de 2008, année où elle est absente ainsi qu'en 2011. Sa tendance à éviter le rejet de la centrale semble se confirmer avec des effectifs plus faibles ou nuls à cette station.

## 2.2 – Suivi mensuel 2009-2011

### 2.2.1 – Généralités

Les détails des effectifs des différents taxons récoltés lors des 25 campagnes de prélèvements sont consignés dans le tableau III en annexe. Ces résultats sont synthétisés dans le tableau IV.

Depuis 2006, quatre nouveaux taxons exotiques ont complété la classe des Crustacés : le *Mysidae* *L. benedeni*, les *Janiridae* *J. istri* et *J. danubica* et le *Corophiidae* *C. sowinskyi* (cf § 2.1). Cependant, parmi les espèces rencontrées antérieurement, le Gammare *G. pulex*, déjà très rare, n'a pas été retrouvé sur la période 2009-2011.

Sur un total de **16 espèces présentes**, 6 taxons sont récoltés en quantités trop faibles pour donner lieu à une représentation graphique. Il s'agit de :

- la famille des *Mysidae* avec *Hemimysis anomala*, récolté en 8 exemplaires au total en **amont** du CNPE (en octobre 2009, août et octobre 2010) et *Limnomysis benedeni* avec également 8 individus trouvés dans la retenue dont 7 en **aval immédiat du rejet** de la centrale (campagnes de juillet, octobre et novembre 2009, juin et novembre 2010) ;

- la famille des *Crangonyctidae* avec *Crangonyx pseudogracilis*, rencontré aux 3 stations avec des effectifs toutefois inférieurs à 2 individus à chacune des 8 occurrences ;
- l'espèce *Gammarus fossarum* trouvé en un exemplaire à l'amont de la retenue en mai 2009 ;
- l'espèce *Gammarus roeseli* trouvée seulement en petits nombres de mai à septembre 2009 dans le RCC (cette espèce est "traditionnellement" plus abondante dans le plan d'eau de St-Pierre-de-Bœuf) ;
- le second représentant de la famille des *Asellidae*, *Proasellus meridianus*, qui ne compte que 14 individus, presque tous récoltés dans le RCC.

Tableau IV. Synthèse des résultats enregistrés à chaque station.

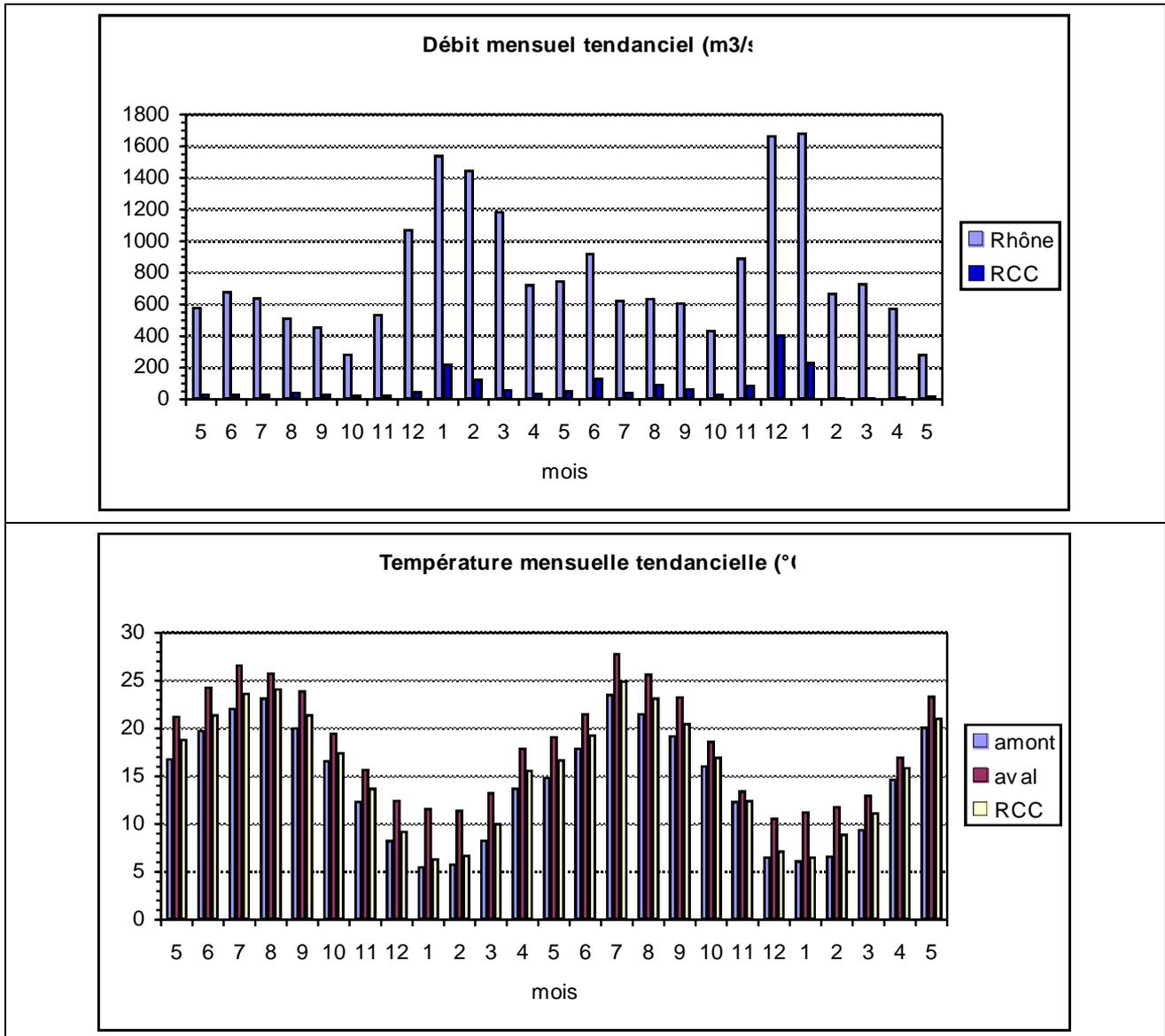
Crustacés St-Alban 2009-2011	Stations	Amont		Aval		RCC		Total	
		Ab.	Occ./25	Ab.	Occ./25	Ab.	Occ./25	Ab.	Occ./75
Famille									
<i>Mysidae</i>	<i>Hemimysis anomala</i>	8	3	0	0	0	0	8	3
	<i>Limnomysis benedeni</i>	1	1	7	5	0	0	8	6
<i>Crangonyctidae</i>	<i>Crangonyx pseudogracilis</i>	2	2	3	2	4	4	9	8
<i>Corophiidae</i>	<i>Chelicorophium curv.+sow.</i>	285	23	104	24	535	24	924	71
<i>Gammaridae</i>	<i>Gammarus fossarum (&gt;6mm)</i>	1	1	0	0	0	0	1	1
	<i>Gammarus roeseli (3-20mm)</i>	0	0	0	0	11	4	11	4
	<i>Gammarus tigrinus (3-20mm)</i>	182	20	299	21	14	7	495	48
		1043							
<i>Pontogammaridae</i>	<i>Dikerogammarus villosus (3-25mm)</i>	6	25	6340	25	5314	25	22090	75
<i>Gammaridae + Pontogammaridae</i>	<i>juv. (1-3mm)</i>	7056	23	2886	24	986	20	10928	67
<i>Asellidae</i>	<i>Asellus aquaticus</i>	511	11	1	1	550	17	1062	29
	<i>Proasellus meridianus</i>	0	0	1	1	13	3	14	4
	<i>Asellidae sp. (juv. = 0-1)</i>	52	2	1	1	132	2	185	5
<i>Janiridae</i>	<i>Jaera istri</i>	51	11	48	12	159	11	258	34
	<i>Jaera danubica</i>	1	1	1	1	1	1	3	3
<i>Cambaridae</i>	<i>Orconectes limosus</i>	40	14	98	18	14	11	152	43
<i>Atyidae</i>	<i>Atyaephyra desmarestii</i>	3	3	3	1	51	8	57	12

### 2.2.2 – Hydrologie et thermie de la période d'étude

La figure 4 montre le débit et la température moyennes de chaque période d'immersion des substrats artificiels (30 jours approximativement, i.e. température tendancielle). L'écart de température par rapport à l'amont est en moyenne supérieur de près de 4°C en aval immédiat du rejet et d'un peu plus de 1°C dans le RCC. Il est maximal en aval en janvier 2010 (6,1°C) et en février 2011 dans le RCC (2,3°C). Excepté en novembre 2010, il n'est jamais < 2,3°C en aval et globalement > 0,5°C dans le RCC.

### 2.2.3 - Abondances et effectifs

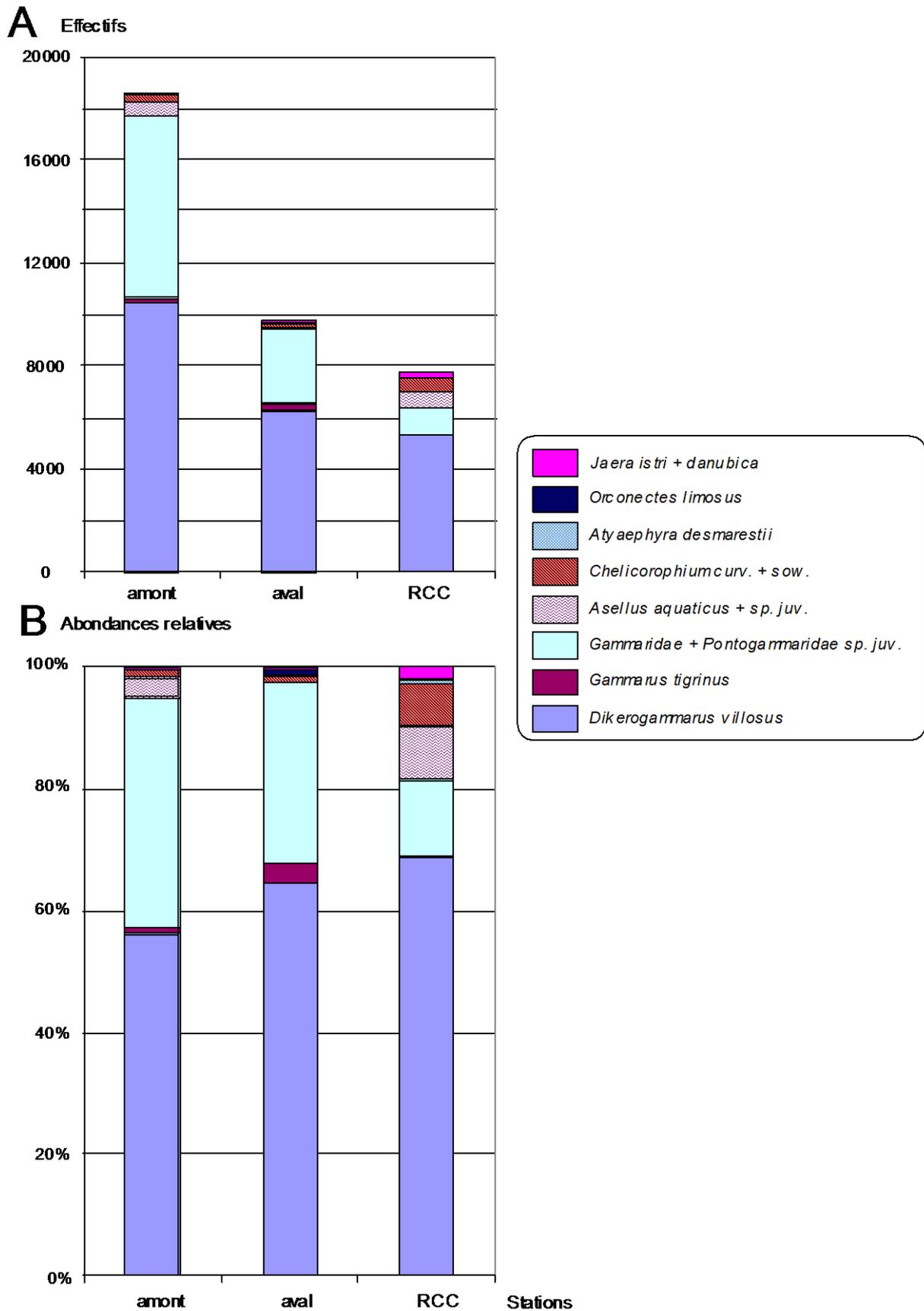
Comme en 2006, les **effectifs** de Crustacés sont nettement plus abondants en amont qu'en aval immédiat de la centrale (presque du simple au double) où les effectifs totaux sont assez proches de ceux du RCC bien que la composition des peuplements soit différente (Figure 5A). Cette abondance amont est essentiellement due à une plus forte quantité de jeunes individus de *Gammaridae* et de *Pontogammaridae* ainsi que de *Dikerogammarus villosus* (voir Tableau précédent).



**Figure 4.** Débit et température moyennes tendancielle (approximativement 30 jours) des différentes périodes d'immersion des substrats artificiels. Données EDF et CNR pour Q, enregistreurs VEMCO pour T.

Les proportions des diverses unités taxonomiques au sein de ces peuplements globaux (Figure 5B) sont sensiblement différentes dans les 3 stations :

- Ainsi, à l'**amont du CNPE** *D. villosus* avec les jeunes *Gammaridae* et *Pontogammaridae* (probablement principalement juvéniles de cette espèce dans ce cas), en progression constante, représentent 94 % des individus récoltés (86 % en 2009 et 75 % en 2006). *Asellus aquaticus* passe sur l'ensemble des 25 dates à 3 % alors qu'au cours des 12 premiers mois de cette même étude ils approchaient encore les 10 % contre 20 % en 2006. Ensuite seul le genre *Chelicorophium* (1,5 %) franchit le seuil des 1 % contrairement à *G. tigrinus* juste en dessous de ce seuil (1,8 % en 2006).



**Figure 5.** Effectifs totaux (A) et abondances relatives totales (B) des principaux Crustacés récoltés au cours des 2 cycles annuels mai 2009-mai 2011, aux 3 stations.

- Dans la **station aval immédiat** soumise au rejet d'eau chaude, les *G. tigrinus*, bien qu'en régression par rapport à 2006 (16,5 %), sont numériquement et proportionnellement (3,1 %) plus nombreux qu'à l'amont, alors que *Dikerogammarus villosus* bien que moins nombreux, sont proportionnellement plus abondants qu'à la station de référence (65 % à l'aval vs 56 % en amont). Les juvéniles de ces familles sont en proportion plus faible à l'aval (30 % vs 38 % à l'amont). C'est à cette station que l'écrevisse *O. limosus* (1,0 %) est la mieux représentée bien qu'en légère régression par rapport à 2006 (1,7 %), à égalité avec les *Corophiidae* (1,1 %). Enfin, *Asellus aquaticus* a quasiment disparu de cette station (0,02 %).
- Dans le **secteur court-circuité**, l'abondance relative de *Dikerogammarus villosus* progresse (68 % contre 45 en 2006) alors que les jeunes *Gammaridae* sont un peu mieux représentés qu'en 2006 (12,7 % contre 8,7 %) concurrencés par *Asellus aquaticus* et ses juvéniles (8,8 %) ainsi que par *Chelicorophium curvispinum* + *sowinskyi* (6,9 %), tous deux en régression par rapport à 2006 où ils représentaient respectivement 10,5 et 28,2 %.

La **quasi disparition du secteur** (à une exception près) **des 2 espèces indigènes du fleuve** (*G. fossarum* et *G. pulex*) est très probablement à mettre **en relation avec la présence accrue de *D. villosus*** (espèce dite « tueuse » selon les termes des auteurs britanniques...) au cours d'une période où globalement l'hydraulicité a été soit « normale » en 2006-2007-2008 et 2010, ou même franchement déficitaire en 2009 et 2011 (cf § 1.4).

La lecture des **évolutions temporelles** des **effectifs** des divers taxons (Figure 6) nous permet de faire un certain nombre d'observations dont certaines peuvent être confirmées et affinées par l'interprétation des **abondances relatives** de ces mêmes taxons (Figure 7).

Si l'on s'intéresse dans un premier temps à la **comparaison** des peuplements **des 2 stations de la retenue**, on constate tout d'abord que l'allure générale de l'évolution des effectifs des principaux composants du peuplement de ces 2 stations (*D. villosus* et « juvéniles ») est assez proche, s'expliquant sans doute en grande partie par le cycle biologique des espèces concernées (fluctuations saisonnières des effectifs de *D. villosus* adultes) et par les contraintes du milieu (impact par exemple des forts débits de novembre et décembre 2010 pendant lesquels la retenue peut servir de refuge). Cependant, des différences sont visibles : en périodes chaudes (étés 2009 et 2010) on retrouve comme en 2006 une très faible présence de ces Crustacés (mortalité importante des adultes ; cf Figure 6) en secteur réchauffé où, de plus, les « juvéniles » sont moins nombreux bien que la reproduction soit plus précoce (présence de « juvéniles » en aval dès les mois de janvier ; cf Figure 7). On constate aussi que les abondances relatives des autres taxons sont sensiblement différentes de part et d'autre du rejet (Figure 7). Ainsi, le **réchauffement** du milieu en aval immédiat de la **centrale paraît responsable de la disparition anticipée** de l'isopode *A. aquaticus* par rapport aux autres stations du secteur alors qu'au contraire les **nouveaux arrivants** *O. limosus* et *G. tigrinus* **profitent à nouveau de cet impact**, tout comme, semble-t-il, *Chelicorophium spp.* Ces trois espèces sont plus tolérantes au réchauffement que *D. villosus* qui exerce dans ces circonstances une compétition moins efficace.

Dans un deuxième temps on remarque que **dans le RCC**, où *D. villosus* est présent en plus petits nombres (Figure 6), *A. aquaticus* se maintient en proportions non négligeables (Figure 7) jusqu'au début de l'année 2010. Mais, par la suite, dans ce milieu plus courant, mais aussi plus « naturel », il paraît remplacé par *Chelicorophium spp.* ainsi que par *Jaera spp.* qui s'installent de façon plus constante que dans la retenue (ceci restant à confirmer pour le dernier genre notamment).

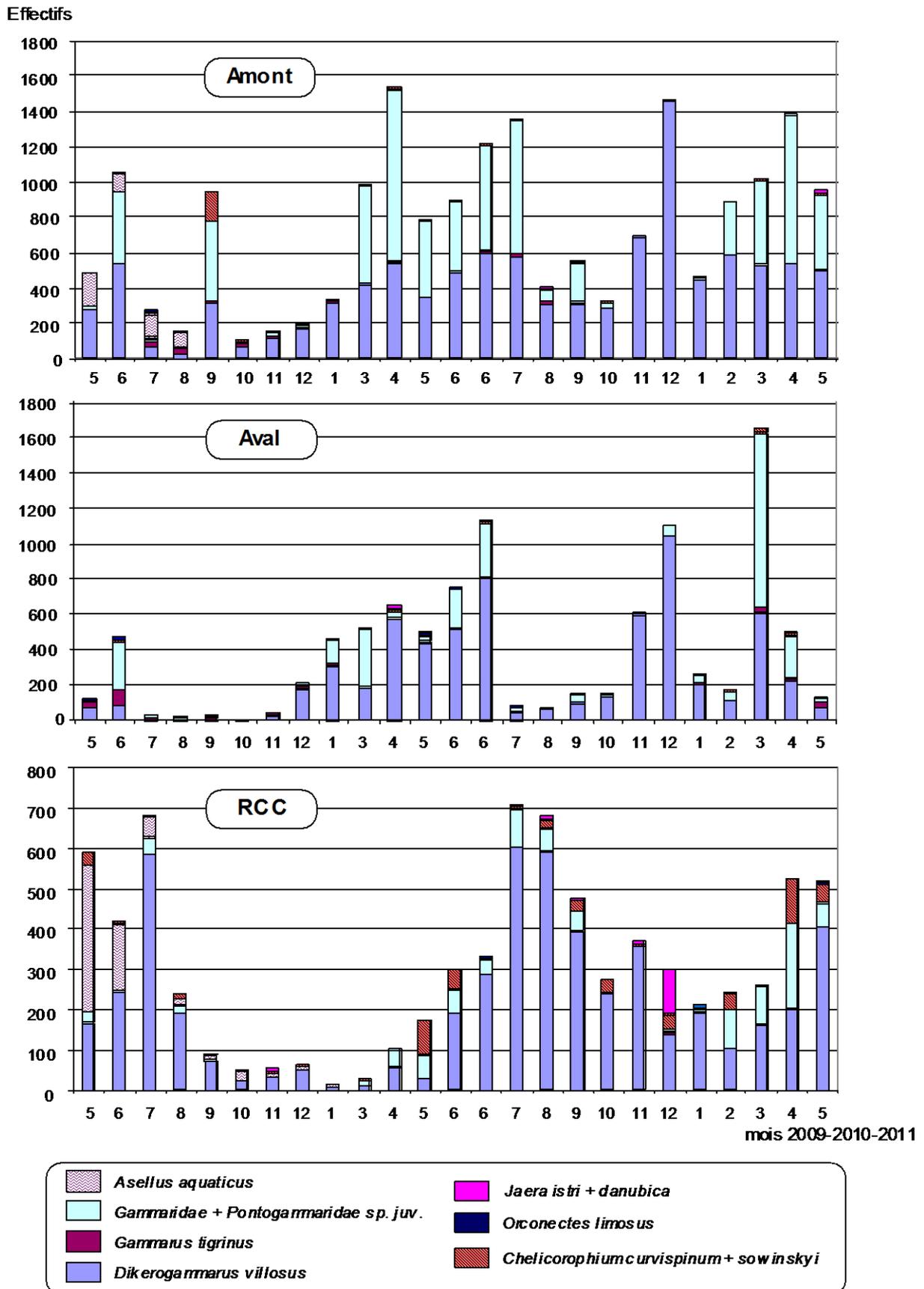


Figure 6. Evolution mensuelle des effectifs des principaux Crustacés récoltés aux 3 stations.

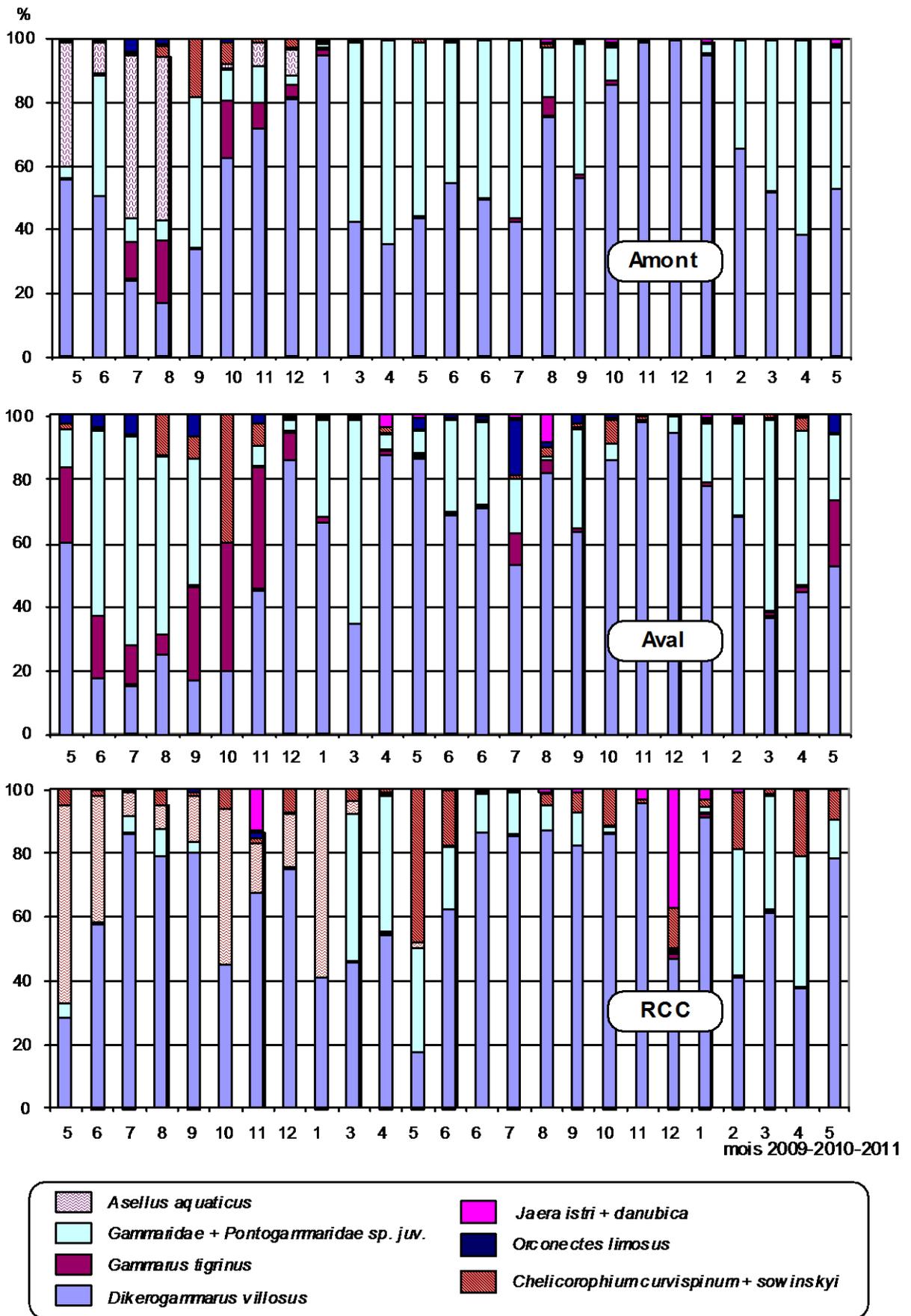


Figure 7. Evolution temporelle des abondances relatives des principaux Crustacés récoltés aux 3 stations.

En comparaison avec les résultats de 2006, **la domination de *D. villosus* paraît plus affirmée dans l'ensemble des 3 stations**, portant de surcroît sur des effectifs plus abondants dans chaque échantillon :

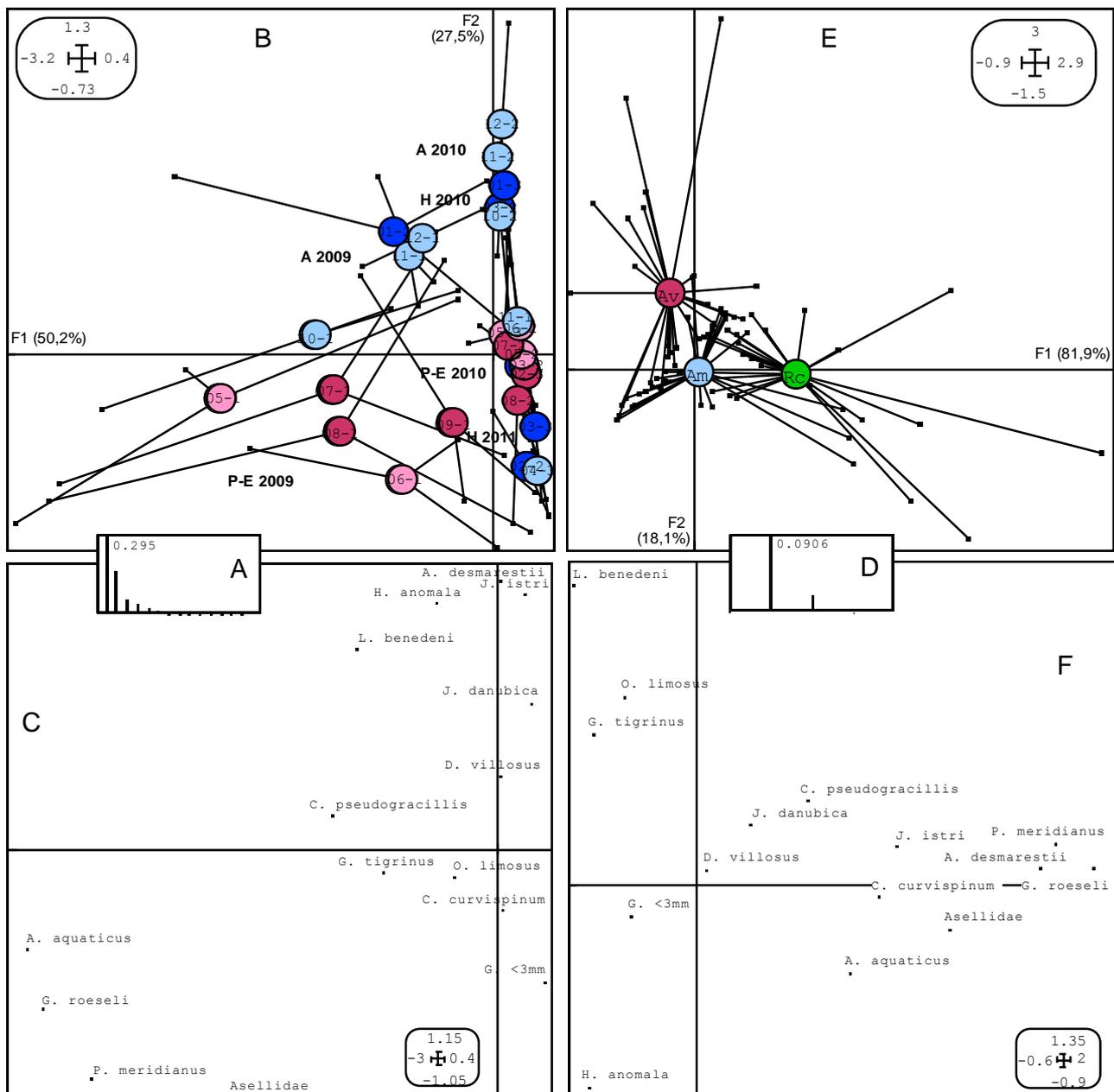
- A l'amont, les Aselles, principaux concurrents au début des années 2000, ont beaucoup régressé ;
- en aval immédiat, la compétition hivernale avec *G. tigrinus* est pour la période 2009-2011 moins favorable qu'auparavant à ce dernier ;
- enfin, dans le RCC, *A. aquaticus* et *Chelicorophium spp.* sont en proportions plus faibles.

#### 2.2.4 - Etude spatio-temporelle du peuplement de Crustacés

Une Analyse Factorielle des Correspondances inter-classes (Dolédec & Chessel, 1989) a été réalisée sur le tableau de données 75 relevés unitaires x 15 taxons afin de synthétiser les informations précédentes (Figure 8). Les calculs ont été effectués à l'aide du logiciel ADE-4 (Thioulouse *et al.*, 1997).

L'analyse **inter-dates** présente un cycle temporel entre les périodes chaudes et froides ainsi qu'une évolution au fil du temps en lien probable avec l'évolution hydrologique (axe 1 pour la saison chaude, axe 2 pour la saison froide). Les premiers échantillons sont encore caractérisés par la présence des différents taxons d'*Asellidae* ainsi que *G. roeseli*. L'hiver 2010 fait apparaître l'arrivée de *J. danubica* (partie positive de l'axe 2) tandis que celui 2011 montre de forts effectifs de jeunes *Pontogammaridae* (partie négative de l'axe 2). Une dispersion importante est notée pour une même date, signe d'une composition faunistique assez différente entre les stations.

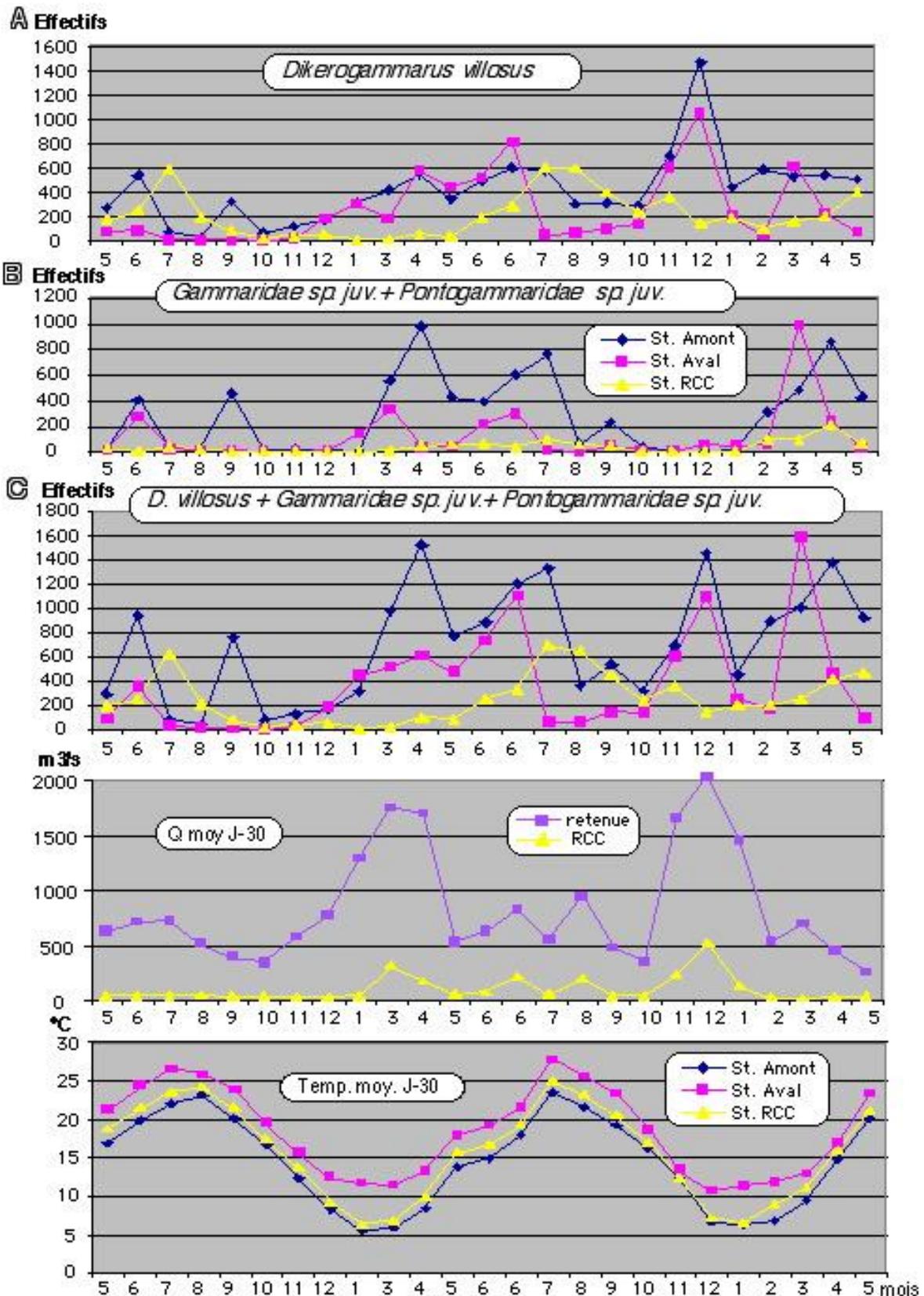
L'analyse **inter-stations** oppose, d'une part, la station aval immédiat réchauffée aux deux autres stations sur l'axe 2 (limitation des effectifs généraux à la station aval mais effectifs particuliers plus élevés pour *G. tigrinus* et *O. limosus*) et, d'autre part, les stations de la retenue au RCC sur l'axe 1 (abondance notable de *C. curvispinum* dans la partie court-circuitée, diversité spécifique plus élevée). Un constat similaire avait été déjà fait en 2006. De façon identique aux dates, chaque station montre une dispersion notable des dates autour du centre de gravité, témoin de la variabilité des échantillons individuels.



**Figure 8.** Analyse inter-classes des peuplements de Crustacés 2009-2011. AFC inter-dates : (A) Graphe des valeurs propres, (B) Carte factorielle 1x2 des relevés (dates), (C) Carte factorielle 1x2 des espèces. AFC inter-stations : (D) Graphe des valeurs propres, (E) Carte factorielle 1x2 des relevés (stations), (F) Carte factorielle 1x2 des espèces. Dates = mois d'immersion des substrats artificiels. Codes couleurs dates : bleu clair automne, bleu foncé hiver, rose printemps, bistre été.

### 2.2.5 – Etude des espèces dominantes

Comme en 2006, les individus de *Dikerogammarus villosus* déterminables (i.e. de taille > à 3 mm) sont, au cours de ces deux nouveaux cycles annuels, globalement dominants aux 3 stations, totalisant de 56 à 68 % des Crustacés récoltés (cf. Figure 4). Il a donc paru légitime d'associer dans une même figure (Figure 9.1) ces derniers, au graphique obtenu à partir du dénombrement des individus très juvéniles indissociables (< 3mm) des 2 familles (*Pontogammaridae* et *Gammaridae*) étant donné aussi que l'autre espèce *G. tigrinus* ne représentait au total que 4,5 % des individus déterminables de ces deux familles et donc aussi un faible % des juvéniles.



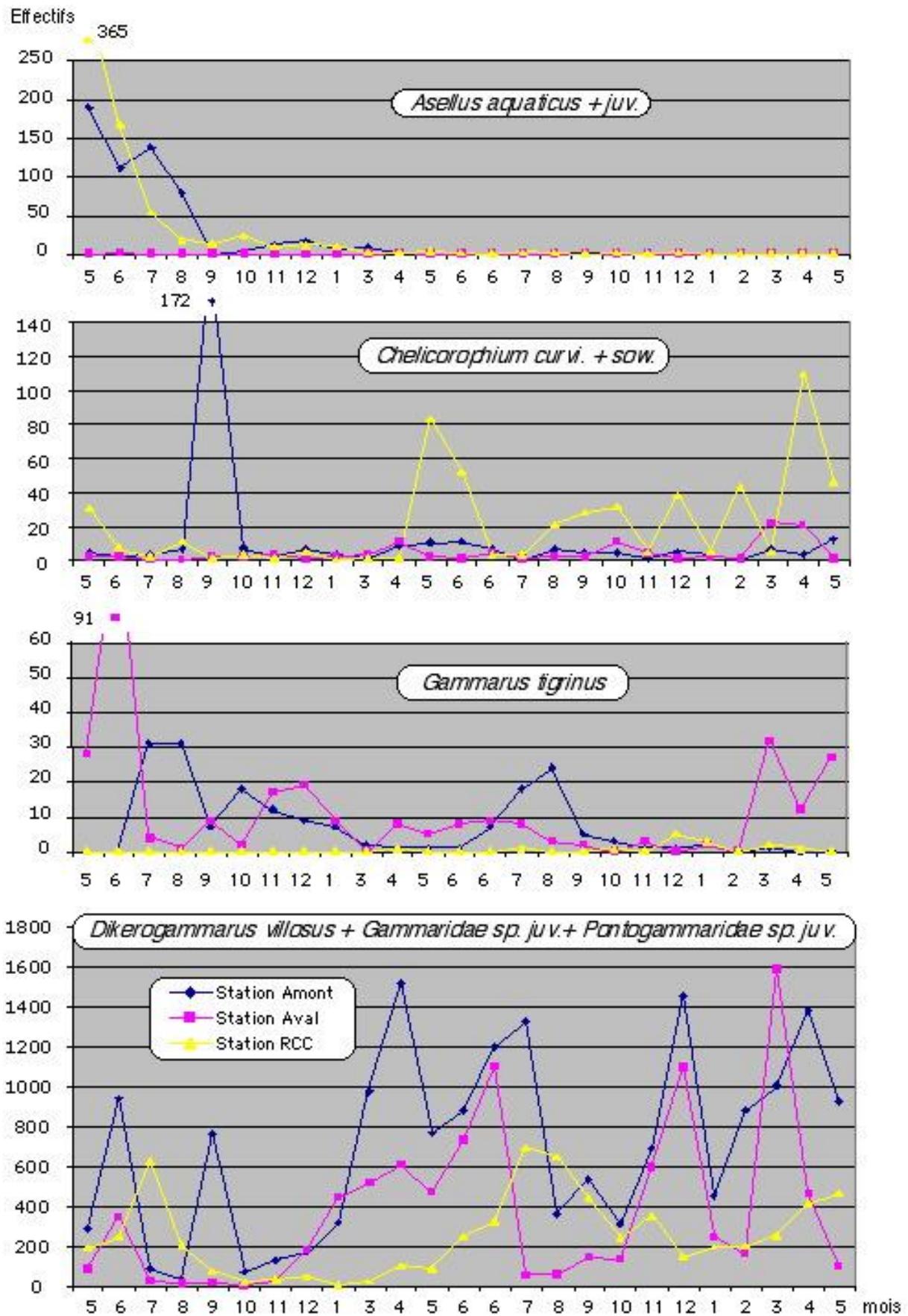
**Figure 9.1.** Evolution temporelle des effectifs récoltés lors des 25 campagnes d'échantillonnage (mai 2009 à mai 2011) de *D. villosus* (A), des juvéniles (B) et de la somme de ces 2 catégories (C). Indication des valeurs moyennes du débit du fleuve à St-Alban (données EDF St-Alban), de la température de l'eau aux 3 stations (données enregistreurs VEMCO). Pour ces 2 derniers paramètres les valeurs moyennes des 30 jours précédant l'échantillonnage ont été utilisées (i.e. Q et T tendanciels).

Les courbes des 2 stations de la **retenue** montrent, dans les 3 premiers graphiques (Figures 9.1 A, B et C), des évolutions assez voisines, marquées par une **irrégularité importante**. Ce **parallélisme** est à mettre en relation avec les **caractéristiques mésologiques proches** ces des 2 stations, soumises en outre aux mêmes variations de débit. Ainsi, les **forts débits** de mars-avril puis novembre-décembre 2010 sont visiblement responsables des **augmentations d'effectifs** totaux récoltés à ces mêmes dates où les rives de la retenue peuvent servir de refuge aux populations alors présentes (juvéniles et individus plus grands au printemps puis à ces derniers seulement en fin d'année).

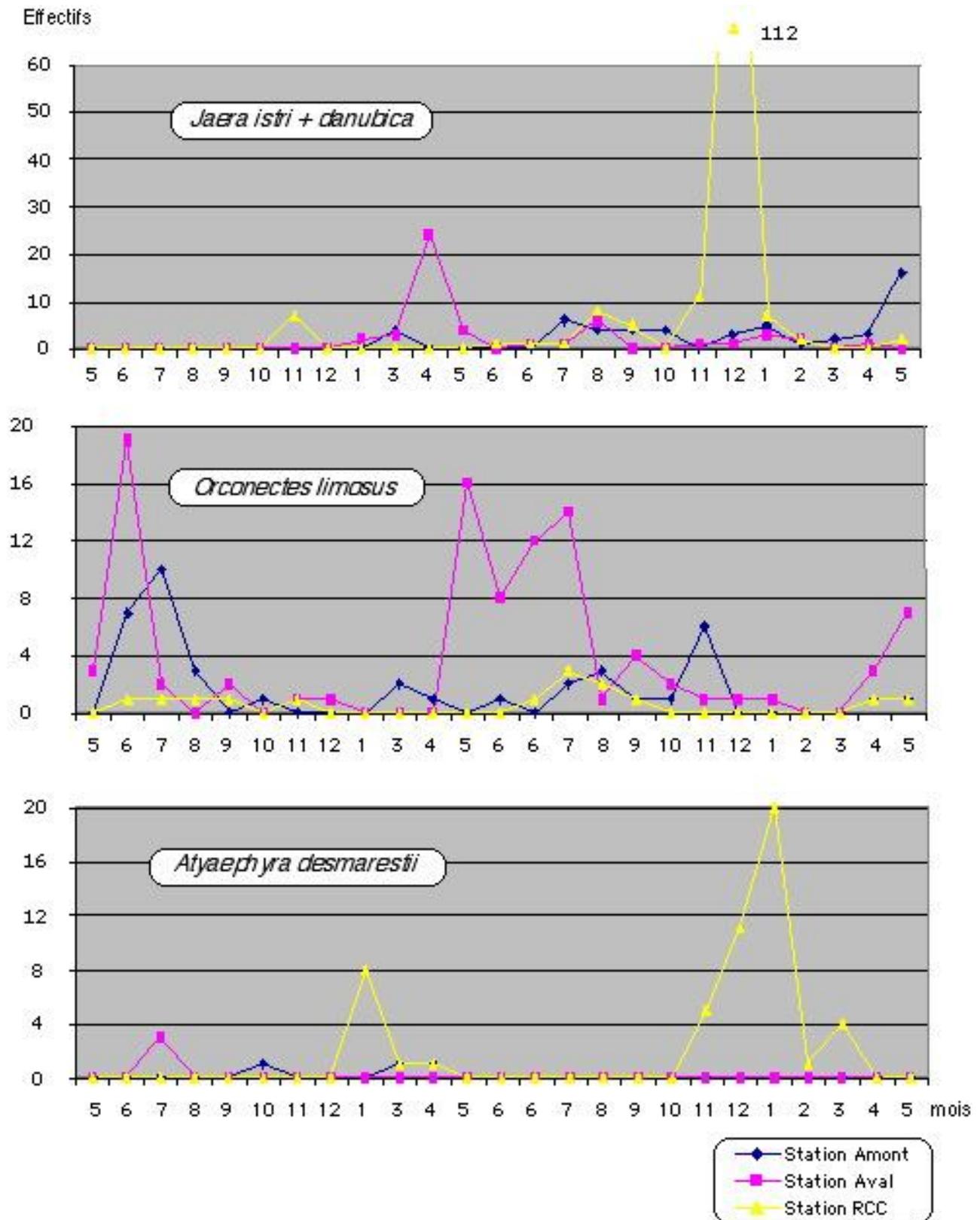
Dans les 2 stations, mais plus nettement encore en aval immédiat du rejet, les **températures** de l'eau proches ou supérieures à 20°C coïncident avec les **plus bas effectifs** globaux (juillet à septembre 2009, juillet à octobre 2010, mai 2011). L'évolution temporelle des effectifs de très jeunes individus de la partie amont de la retenue semble mettre en évidence **2 (ou peut-être 3) pics annuels de reproduction** en avril puis juin-juillet et septembre (Figure 9.1 B). L'**impact négatif** du **rejet d'eau chaude** sur ce taxon se fait de plus sentir pratiquement tout au long des 2 cycles étudiés, sauf en janvier 2010 et mars 2011 grâce aux tout jeunes individus (Figure 9.1 B), en tout début de période de reproduction où l'eau du fleuve étant encore froide, le rejet peut alors jouer un rôle attractif ou favorable à une reproduction plus précoce ou plus intense. On remarque également que **quand le delta T de la station aval dépasse 2°C** alors que l'eau du fleuve est « chaude » (septembre 2009 et 2010 puis mai 2011), **les écarts d'effectifs globaux se creusent en l'amont et l'aval du rejet**.

Les rives du **RCC**, moins lentiques (i.e. plus courantes) que celles de la retenue, les variations d'effectifs semblent **indépendantes** des variations de **débit** (Figure 9.1 C). A cette station, les **très jeunes** individus sont presque toujours remarquablement **peu nombreux** et en effectifs inférieurs à ceux de la retenue (Figure 9.1 B), les effectifs globaux étant très voisins de ceux des individus de taille > à 3 mm. En conséquence, l'évolution temporelle à cette station est plus régulière et correspond à **un cycle de reproduction plus naturel** : effectifs faibles en saison froide avec une quasi absence des individus les plus jeunes, puis augmentation des effectifs au printemps et diminution en automne.

*Asellus aquaticus*, initialement originaire du sud-est de l'Asie, est présent depuis longtemps dans ce secteur du fleuve. La diminution de ses effectifs, qui avait été constatée lors des **suivis saisonniers** de la centrale, depuis le début des années 2000 (suivis réglementaires 2005 et 2006), aux 2 stations de la retenue, et principalement en aval du rejet, semblait s'infléchir au cours des 3 années (2006-2009). Mais elle se confirme franchement en 2010 et 2011 en disparaissant même de la station aval (cf. Figure 5). Si, à partir des **relevés mensuels** de la présente étude, cette espèce est encore visible dans l'analyse globale des peuplements de la station amont et du RCC (Figure 4), on ne la récolte en fait qu'au cours des 11 premières campagnes à l'amont, et guère plus longtemps dans le RCC (i.e. jusque qu'en mai 2009 où les jeunes individus sont encore présents en grand nombre avec 270 individus) et en seulement 2 exemplaires lors des 25 campagnes à l'aval (Figure 9.2). Après mars 2010, on ne récolte plus que 2 unités en amont et 11 dans le RCC. Il est très probable que l'on puisse voir dans l'**effondrement de la population des stations amont et RCC** la conséquence de la **compétition avec *D. villosus*** dont l'abondance globale dans l'ensemble du secteur a beaucoup augmenté depuis 2006 (1/4 seulement des échantillons ayant des effectifs > à 100 en 2006 contre 70 % en 2009-2011). De plus, à ces 2 stations les baisses d'effectifs (juin et septembre en amont, juin et juillet 2009 dans le RCC) correspondent à une plus forte présence de *D. villosus* (Figure 9.2). Au printemps suivant, la population d'Aselles a presque disparu. **A l'aval du rejet, la raréfaction, constatée de longue date, reste donc anticipée par l'effet du rejet d'eau chaude.**



**Figure 9.2.** Evolution temporelle des effectifs récoltés lors des 25 campagnes d'échantillonnage pour les principaux Crustacés (mai 2009 à mai 2011).



**Figure 9.3.** Evolution temporelle des effectifs récoltés lors des 25 campagnes d'échantillonnage pour les principaux Crustacés (mai 2009 à mai 2011).

Les effectifs des l'Amphipodes filtreurs Ponto-Caspiens *Chelicorophium curvispinum* (et *C. sowinshyi*), nettement plus limités qu'au cours du cycle d'étude de 2006, sont difficilement interprétables bien que son occurrence soit élevée (cf. tableau IV : 71 / 75). Malgré cela on rencontre une nouvelle fois le plus grand nombre en septembre (Fig.9.2), mais cette fois-ci dans l'amont de la retenue au lieu du RCC où la population est cependant plus constante avec des effectifs plus importantes au contraire surtout au printemps : mai 2009, mai-juin, décembre 2010 et février, avril-mai 2011 (Fig.9.2). On remarque que cet ensemble de dates coïncide par ailleurs bien avec celles où *D. villosus* est plus modestement présent.

C'est à nouveau à l'aval du rejet (Figure 9.2) que *Gammarus tigrinus*, tolérant aux températures élevées et aux rapides réchauffements, est présent en plus grand nombre (299 individus contre 182 en amont soit respectivement 3 et 1 % du peuplement de ces stations). Cette **préférence** pour les **eaux « chaudes »**, très sensible aux printemps 2009 et 2011, est plus limitée en hiver 2009 et printemps 2010. D'autre part, dès 2006 on pouvait mettre en évidence une **compétition entre ce taxon et l'autre invasif dominant *D. villosus* dans toutes les stations**. Cette fois-ci elle est aussi assez évidente à l'**amont** de la retenue lors des 2 cycles saisonniers où les courbes se croisent. Exception faite du printemps 2009 (voire 2011) où elle apparaît également, cette concurrence est beaucoup moins lisible à l'aval du rejet où toutefois la présence plus constante de *D. villosus* au cours des 6 premiers mois de 2010 a pu aussi limiter la population de *G. tigrinus* pendant la même période. Dans le RCC, *G. tigrinus* reste très peu présent (14 exemplaires seulement au total), mais c'est sans doute le caractère plus lotique de cette station qui défavorise ce dernier, contrairement à *D. villosus* considéré comme plus rhéophile.

Le genre *Jaera*, Isopode racleur de substrat dur, trouvé pour la première fois en 2009 (249 individus dans le dragage du canal de fuite en novembre : cf. ARALEP, 2010) est maintenant représenté par deux espèces *J. istri* et *J. danubica*. Mais le premier reste très dominant à ce jour : 258 individus contre 3 avec une occurrence de 34 au lieu de 3. Les deux espèces sont par conséquent traitées ensemble sur la Figure 9.3. Au début de 2010, *Jaera istri* semblait avoir une abondance et occurrence plus importantes en aval du rejet d'eau chaude. Mais à partir de l'été, il semble être globalement plus abondant dans le RCC (cf. Tableau III et Figure 9.3). Cette tendance est confirmée par le suivi saisonnier de la centrale en 2011 où sa préférence pour les stations plus **courantes** (RCC et canal de fuite), en particulier pour le chenal de ces stations, est constatée à plusieurs reprises (ARALEP, 2012).

Le suivi mensuel de l'écrevisse américaine *Orconectes limosus* confirme sa présence plus constante notée dès 1997 dans ce secteur, ainsi que sa préférence, surtout estivale, pour les rives de la retenue abritées du courant par la végétation aquatique. C'est à nouveau à l'**aval du rejet** qu'elle est notée en plus grands nombres, l'eau plus chaude, loin de lui être défavorable, peut au contraire lui faciliter la prédation d'invertébrés fragilisés par le réchauffement (*D. villosus* par exemple). Beaucoup plus rare dans le RCC, on la rencontre toutefois en petits nombres en saisons chaudes.

La crevette pélagique *Atyaephyra desmarestii* reste peu présente globalement (cf. Tableau IV) et presque constamment absente du secteur réchauffé. Cependant, l'échantillonnage « inattendu » d'une petite population dans le RCC en janvier 2010 se reproduit en fin d'année et début 2011. Le caractère limnophile de cette espèce aurait laissé supposer, comme pour l'écrevisse, une préférence pour les stations de la retenue, où du reste sa présence estivale à proximité des herbiers est confirmée lors des pêches électriques. Mais il se peut que de cette espèce nageuse de pleine eau soit mal échantillonnée par les substrats dans les rives protégées de la retenue alors que, dans le RCC, les substrats constituent un refuge pour des populations automnales entraînées là par les forts débits de fin d'année.

## 2.2.6 - Aperçu de la dynamique des populations de *Dikerogammarus villosus*

Au cours de ces deux années de suivi du peuplement de crustacés *Dikerogammarus villosus* s'est révélée la seule espèce présente en nombres à peu près suffisants pour permettre d'aborder la comparaison de sa dynamique de population de part et d'autre du rejet d'eau chaude de la centrale (cf. tableau III en annexe).

### 2.2.6.1- Structure des populations

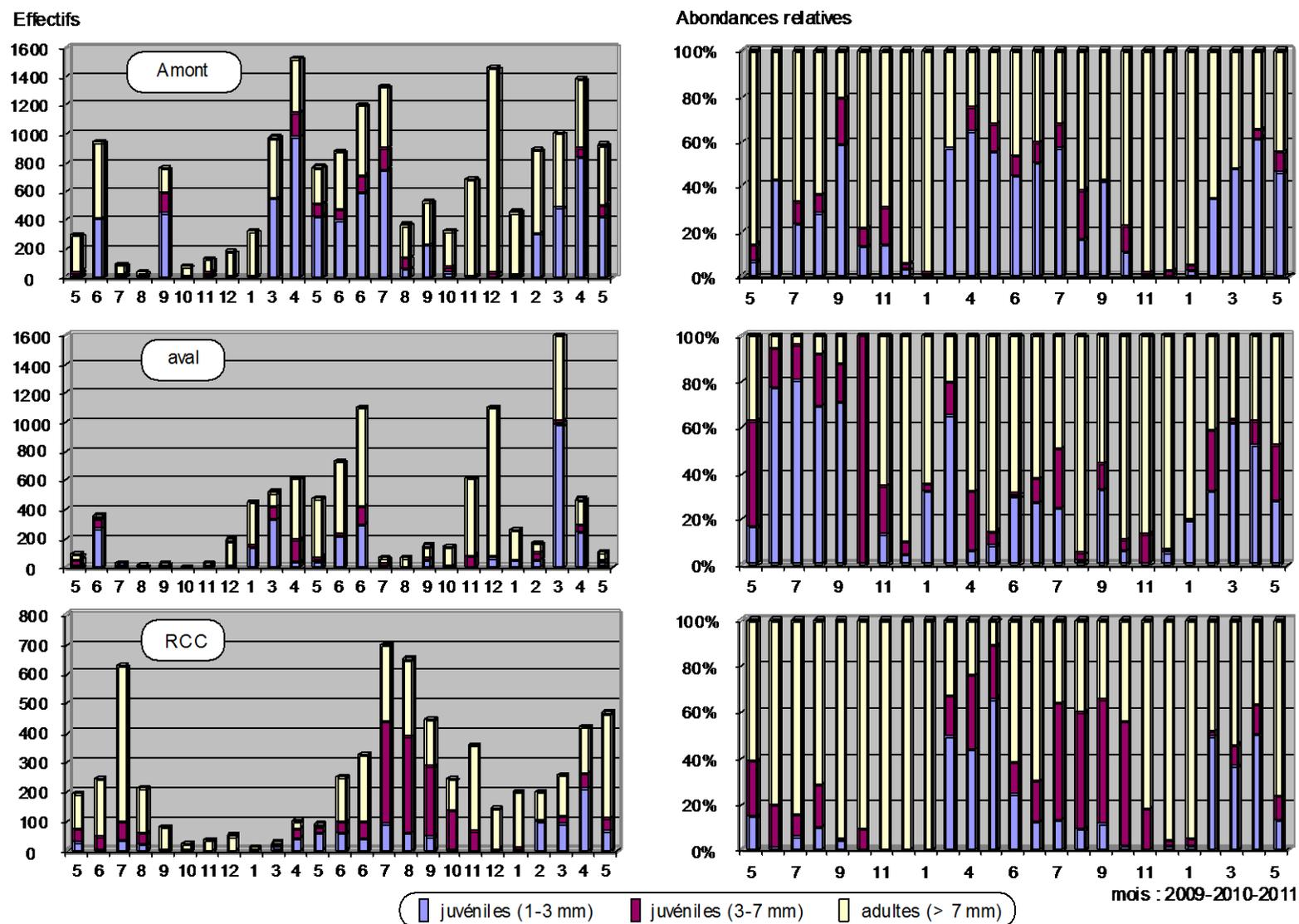
Dans un premier temps la structure des populations des 3 stations est abordée par l'analyse de leurs diverses composantes : adultes (>7 mm), juvéniles (3 à 7 mm), très jeunes individus (1 à 3 mm). Plus de 22 000 individus ont ainsi été mesurés sous la loupe binoculaire.

La figure 10 nous enseigne en premier lieu qu'à certaines dates les effectifs récoltés sont très faibles, principalement au cours de la première année d'étude, entraînant alors une grande prudence d'interprétation, et même parfois une absence de résultats (cf. § suivant). Dans la retenue, c'est pratiquement le cas tout au long des 8 premiers mois entraînant en particulier en aval très peu de crédibilité aux premières abondances relatives. Le constat est similaire dans le RCC de septembre 2009 à mai 2010. Malgré cela, cette figure nous confirme en **amont** et dans le **RCC** un **arrêt de reproduction en période hivernale** (octobre à janvier) avec une présence quasi exclusive d'individus adultes. En **aval du rejet**, la reproduction semble seulement **ralentie en hiver**, avec la présence de quelques très jeunes individus tout au long de l'année. Dans le RCC, il est possible de suivre la succession temporelle des 3 catégories d'individus : 1-3 mm de mars à septembre, 3-7 mm d'avril à novembre, puis > 7 mm de juin à janvier avec une certaine reproductibilité d'un cycle annuel au suivant.

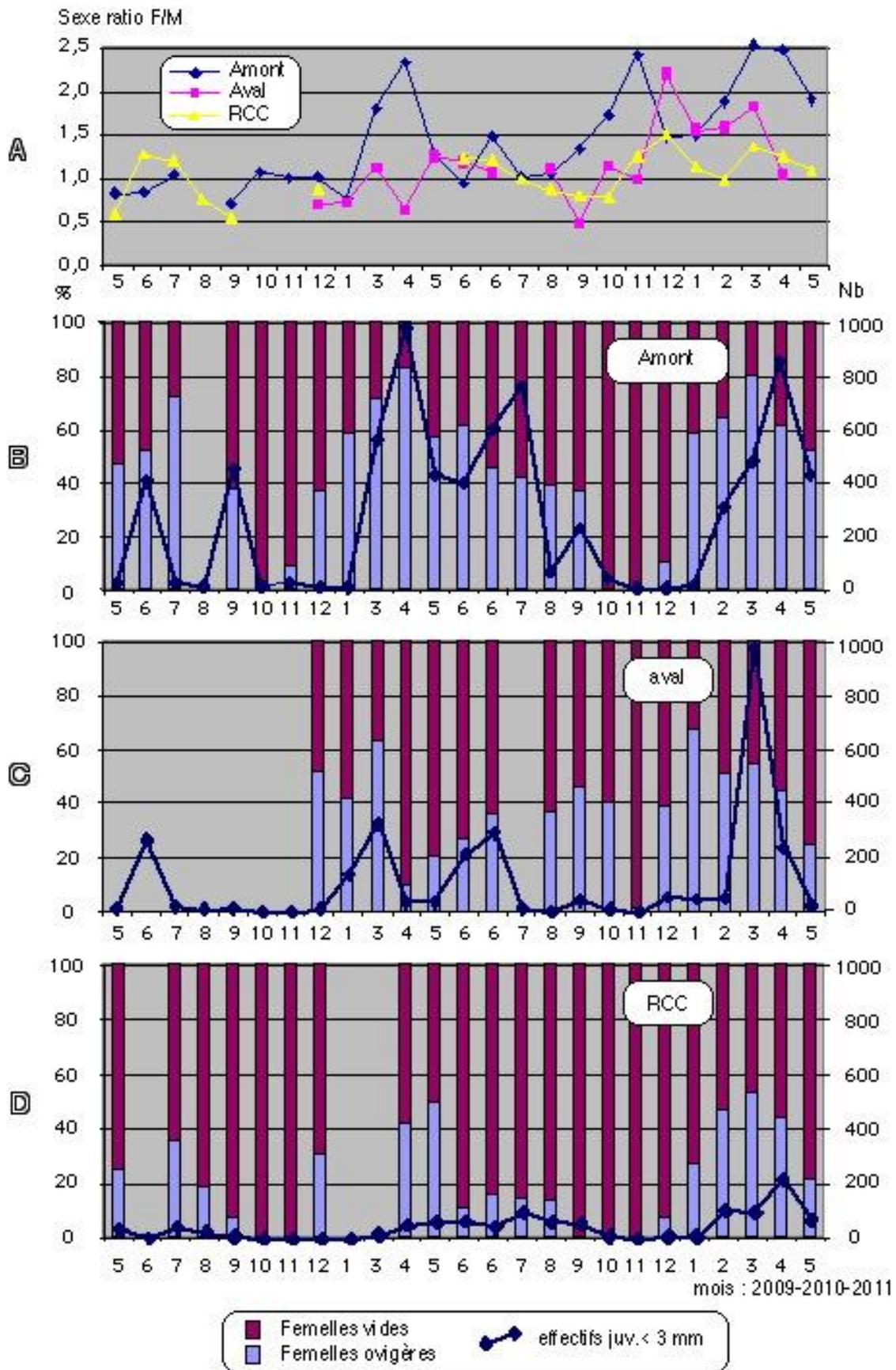
Dans un deuxième temps, parmi les adultes ont été dénombrés les mâles, les femelles vides et les femelles ovigères. La séparation des sexes et l'observation de la présence d'un marsupium ont été réalisées sur les individus de taille supérieure à 7 mm. Pour la figure 11, il a été jugé préférable d'éliminer la représentation des dates ayant de très faibles effectifs : mâles + femelles < 50 pour l'examen du sexe ratio (A) et effectif total des femelles < 12 pour l'abondance relative des femelles ovigères dans l'ensemble des femelles (B, C, D) :

Le **sexe ratio** moyen de la période d'étude est de 1,5 en amont, 1,2 en aval et 1,0 dans le RCC. Un tel ratio **en faveur des femelles** est souvent cité dans la littérature (Devin *et al.*, 2004 ; Pöckl, 2009) avec également une augmentation de ce rapport en début de période de reproduction. On note le même phénomène en amont de la retenue en mars et avril 2010 et 2011. Dans la retenue, un sexe ratio plus faible lors de la première moitié de l'étude peut probablement être mis en relation les effectifs les plus bas à cette période (Casellato *et al.*, 2006), correspondant à des conditions moins favorables alors pour ce taxon, conditions au cours desquelles les mâles (plus grands et plus agressifs) pourraient être moins défavorisés.

En **amont** de la retenue et dans le **RCC** les évolutions temporelles des % de **femelles ovigères** sont tout à fait **parallèles** : quasi absence en octobre- novembre, augmentation rapide en début d'année, suivie d'une diminution plus lente au cours de l'été et de l'automne. Cependant, leurs proportions restent notablement plus basses dans le RCC (0 à 50%) qu'en station amont (0 à plus de 80 %), tout comme les effectifs des **très jeunes individus** qui, par ailleurs, dans les 2 stations, montrent des variations temporelles du même ordre mais **décalées dans le temps** par rapport à celles des femelles ovigères de la station correspondante. A l'**aval** du rejet, en hiver 2010-2011, l'**interruption** de la reproduction est beaucoup **plus courte** qu'aux 2 autres stations et, si la



**Figure 10.** Evolutions temporelles lors des 25 campagnes d'échantillonnage (mai 2009 à mai 2011) des effectifs et des abondances relatives des très jeunes individus (< 3mm), des juvéniles (3-7 mm) et des adultes (< 7mm) de *Dikerogammarus villosus*.



**Figure 11.** Evolutions temporelles lors des 25 campagnes d'échantillonnage (mai 2009 à mai 2011) du sexe ratio de *Dikerogammarus villosus* (A) et du % de femelles ovigères ainsi que de l'abondance des très jeunes individus (< 3mm) à chacune des stations (B, C et D).

reproduction semble démarrer plus tôt (décembre 2009 et 2010), les femelles ovigères se raréfient plus tôt également, dès le mois d'avril, indiquant une **perturbation de la reproduction**.

### 2.2.6.2 - Classes de taille

Pour chaque échantillon des 25 campagnes, tous les individus de taille supérieure à 3 mm ont été également mesurés sous la loupe binoculaire, par l'intermédiaire de la distance entre la base de l'antenne I et la base du telson, puis comptabilisés dans des classes de taille de 1 mm. Ainsi les tailles maximales et moyennes de chaque catégorie d'individus ont pu être estimées pour l'ensemble de la période ainsi que pour chaque date de prélèvement.

**Tableau V.** Tailles maximales et moyennes des diverses catégories d'individus aux 3 stations au cours de la période d'étude.

		<b>Amont</b>	<b>Aval</b>	<b>RCC</b>
	Nb d'individus	10 165	6 883	5 010
Longueur maximum (mm)	mâles	22,9	21,6	21,1
	femelles ovigères	19,6	22,7	19,7
	femelles vides	23,3	19,4	18,8
	juvéniles	8,5	8,2	8,2
Longueur moyenne (mm)	mâles	14,3	12,9	11,4
	femelles ovigères	13,5	13,4	12,5
	femelles vides	11,9	11,1	9,9
	juvéniles	5,1	4,9	5,5

Dans le **RCC**, les longueurs maximales et moyennes de tous les groupes d'adultes sont **inférieures** à celles des 2 stations de la retenue. De même, sauf pour la taille maximum des femelles ovigères, **les longueurs maximales et moyennes sont plus faible à l'aval du rejet**. A cette dernière, les tailles maximales 22,9 mm pour les mâles et 22,7 mm pour les femelles sont proches de celles citées dans la littérature (Devin *et al.*, 2004) pour la région d'origine (30 mm). Dans la retenue, la mortalité plus tardive des adultes traduit peut-être une meilleure adaptation de ce taxon invasif aux caractéristiques mésologiques très artificialisées par rapport à celles du secteur court-circuité demeurées sensiblement plus naturelles. A l'inverse, les longueurs moyennes ainsi que maximales (sauf femelles ovigères) plus faibles de la **station réchauffée** témoigne d'une **élimination plus rapide des individus âgés**.

Même à la station **amont**, où les effectifs récoltés sont souvent les plus importants, l'évolution temporelle de la répartition en classes de taille est délicate à interpréter (Figure 12.1). En **mai et juin** 2009 la population est essentiellement constituée de **jeunes adultes** avec cependant en **juin** l'apparition d'un nombre important de **très jeunes** individus. Au cours des 2 mois suivants pendant lesquels la **température de la retenue dépasse 20°C**, les **effectifs de la plupart des classes s'effondrent, notamment ceux des individus âgés** (août). En **septembre**, on remarque à nouveau un fort recrutement de **jeunes individus** dont la croissance est lisible au cours des 4 mois suivants (octobre à janvier) pendant lesquels le recrutement ralentit fortement jusqu'à l'**arrêt en janvier**. Dès le **début de mars**, et jusqu'en **juillet** 2010 on assiste à une **reprise de la reproduction** (Figure 12.1) et à une **croissance** des individus sans qu'il soit possible de mettre en évidence différentes cohortes, ce qui est attendu pour une espèce qui se reproduit en continu. L'**été 2010** paraît beaucoup plus « supportable » à la population (températures élevées moins précoces, Figure 9.1), avec **fin juin et juillet** un deuxième pic (cf. nombres de la Figure 12.1) d'apparition de **très jeunes** individus. En fin d'été et **automne**, la **croissance** des plus jeunes se poursuit alors que les plus **âgés disparaissent**. En septembre, le recrutement est plus marqué qu'en août indiquant un

troisième pic annuel de reproduction cf. septembre 2009). L'**accroissement** des effectifs de novembre et décembre 2010 peut être mis en relation avec le rôle de **refuge** de la retenue lors des forts débits du fleuve (cf. aussi décembre 2009 et début d'année 2010). En **février** 2011 la **reproduction** interrompue d'octobre à janvier **reprend**, puis se poursuit jusqu'à la fin de l'échantillonnage en mai 201, alors que les grands adultes se raréfient.

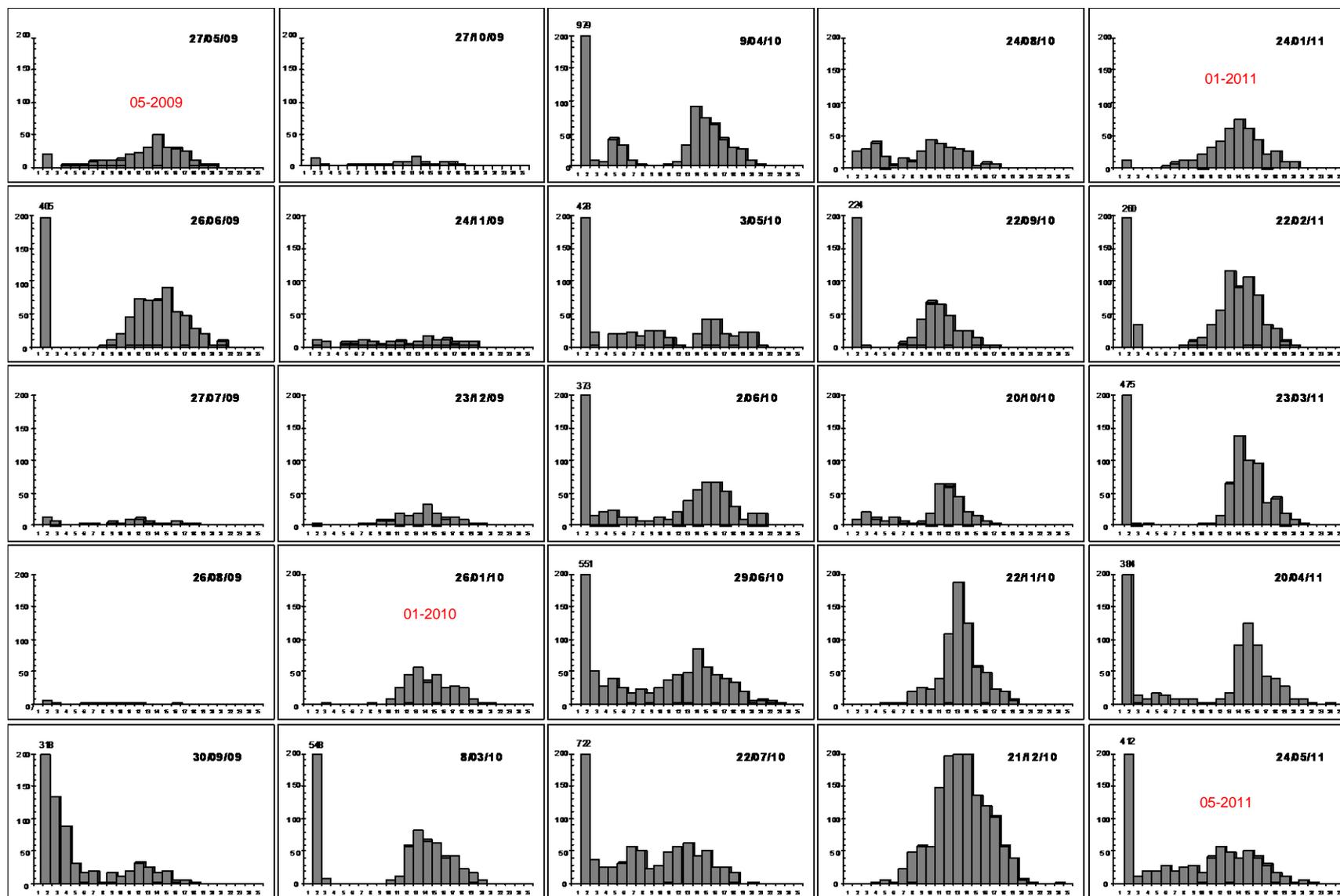


Figure 12.1. Evolution mensuelle des effectifs de *Dikerogammarus villosus* par classe de taille millimétrique à la station Amont.

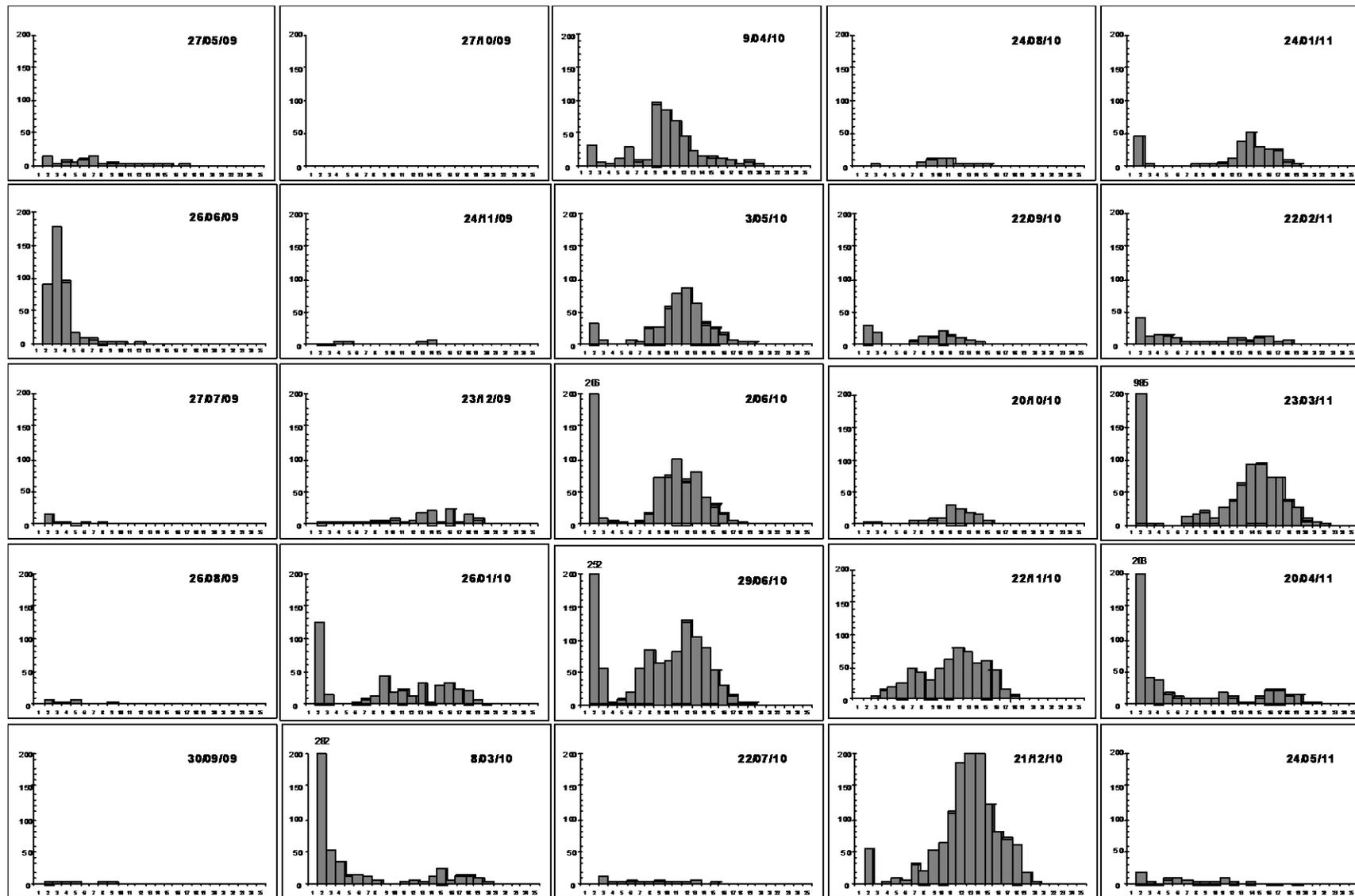


Figure 12.2. Evolution mensuelle des effectifs de *Dikerogammarus villosus* par classe de taille millimétrique à la station Aval immédiat rejet.

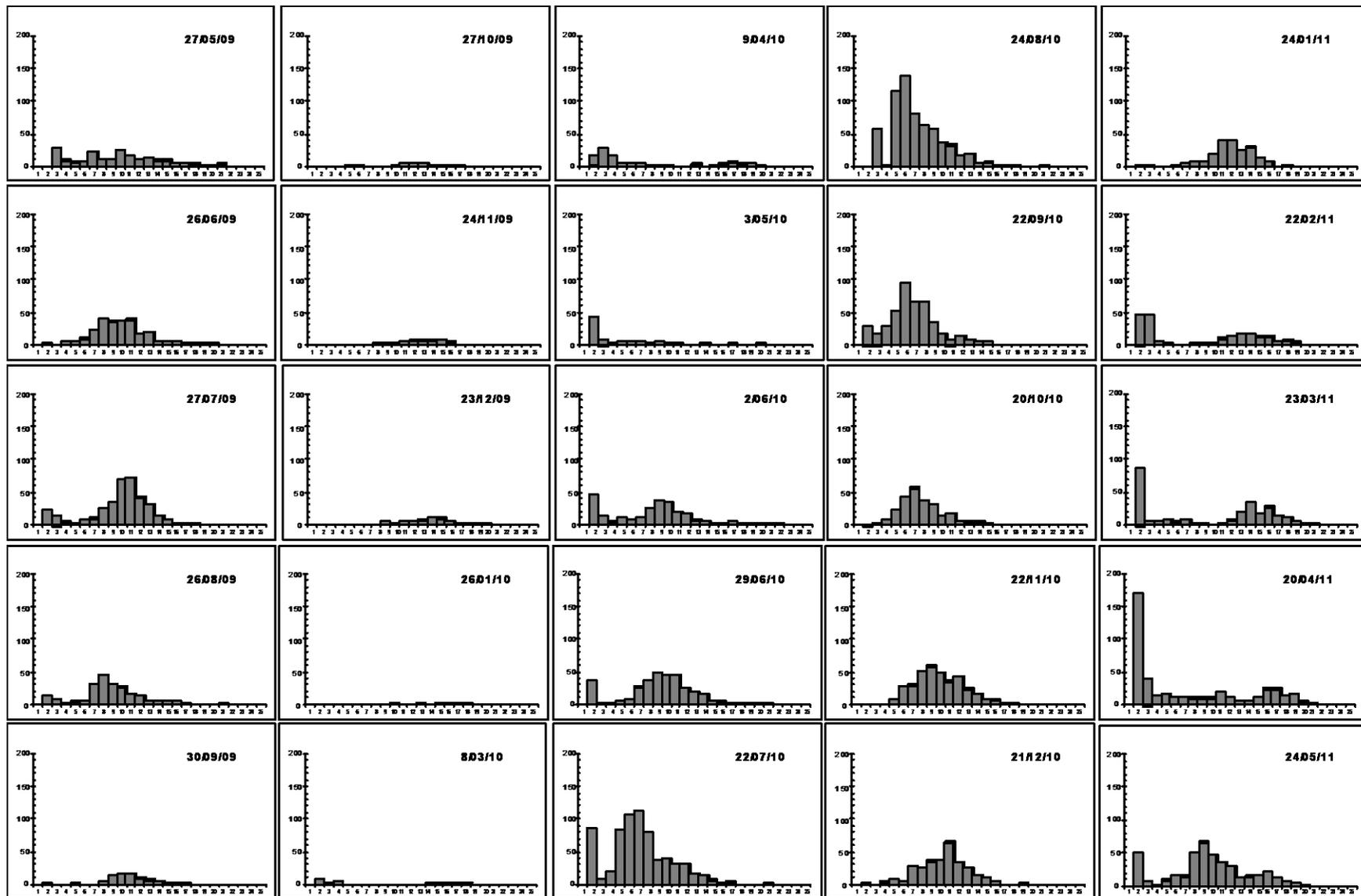


Figure 12.3. Evolution mensuelle des effectifs de *Dikerogammarus villosus* par classe de taille millimétrique à la station RCC.

En 2009, à la **station aval** impactée par le rejet (Figure 12.2), les **adultes** aptes à se reproduire sont **éliminés dès le mois de mai** et les quelques jeunes individus présents en juin disparaissent presque tous au cours des 5 mois suivants. En **mai** déjà, l'**élévation de température** entre l'amont et l'aval de la retenue était en **moyenne de 4,4°C** : écart qui s'est maintenu durant les 2 mois suivants. En **décembre**, une petite population d'**adultes** réapparaît, probablement amenée de l'amont par les **forts débits**. En **janvier** 2010 des **jeunes sont présents** en nombre dans les premières classes de taille alors qu'à l'amont on ne les retrouve que le mois suivant, confirmant ainsi une **reproduction** apparemment **plus précoce** des adultes arrivés de l'amont en décembre. Au cours de cet hiver les températures moyennes en aval du rejet sont restées supérieures à celles de l'amont de 4 à 6°C (jamais inférieures à 11°C) ce qui, en présence d'un nombre suffisant d'adultes aurait pu autoriser une reproduction en continu. D'**avril à fin juin** la population est constituée d'animaux de taille inférieure à ceux de l'amont, ce qui correspond bien à une **mortalité plus rapide des animaux les plus âgés**. De **juillet** à octobre 2010, la population est à nouveau **décimée** par les températures élevées de juillet et août (> à 25°C en moyenne, soit augmentées de plus de 4°C par rapport à l'amont) et ce n'est qu'en **novembre** (avec de nouveau de forts débits) qu'elle se **reconstitue**. En raison de la crue, en **décembre** 2010 la structure de la population est pratiquement **identique** à celle de l'amont avec en plus la présence de quelques très jeunes animaux issus vraisemblablement des adultes présent en novembre. De **décembre à février** la **reproduction hivernale** se poursuit (delta T entre 4 et 5,2°C en moyenne pendant cette période), puis s'intensifie les 2 mois suivants alors que les individus âgés sont progressivement éliminés. En **mai** 2011, la population de *D. villosus* décline à nouveau contrariée par des températures supérieures à 20°C.

**La population du RCC** (Figure 12.3) **se distingue de celle de la retenue amont** par 3 caractéristiques :

- des **effectifs globaux souvent plus faibles** (surtout au cours du premier cycle annuel) ;
- une présence des **très jeunes individus** beaucoup **plus limitée** ;
- et des **adultes de tailles inférieures** (sauf peut-être en fin de chronique).

Ces deux dernières caractéristiques sont du reste classiquement liées : les **femelles plus petites étant moins fécondes** (Devin *et al.*, 2004). De mai à août une petite population se maintient : se reproduit et grandit, avec toutefois une disparition des grands adultes anticipée. De **septembre 2009 à mars 2010**, les *D. villosus* sont presque **absents** du secteur. En mars puis les mois suivants quelques **très jeunes** individus, puis de **jeunes adultes**, réapparaissent et les effectifs augmentent alors que la reproduction se poursuit jusqu'en septembre. D'**octobre 2010 à janvier 2011** les adultes **grandissent** sensiblement mais sans atteindre les plus grandes classes observées dans la retenue. En **février**, la **reproduction redémarre** mais **ralentit en mai** alors que la température moyenne des 30 jours précédant dépasse déjà les 20° C à cette station.

Les particularités de la population de cette station par rapport à l'amont sont **difficiles à interpréter**. On peut toutefois avancer **quelques hypothèses** :

- une **meilleure adéquation** entre les exigences optimales de *D. villosus* et les caractéristiques mésologiques de la retenue se traduisant par une installation de cet invasif plus avancée dans ce milieu moins « naturel » et hydrauliquement plus stable que le RCC (cf variations brutales du débit réservé et donc de la vitesse du courant et de la hauteur d'eau).
- Une **prédation accrue** dans le RCC où classiquement le peuplement piscicole est plus riche et plus abondant. (cf suivis réglementaires ARALEP 2009, 2010 et 2011).
- Enfin, une **population en limite de ses possibilités vitales vis-à-vis du facteur température** avec un pourcentage de femelles ovigères toujours bas, signe d'une mauvaise reproduction, et peu d'individus juvéniles. Maazouzi *et al.* (2011) indiquent en effet la vulnérabilité de *D. villosus* à des températures supérieures à 25°C.

## 3 – SYNTHÈSE ET CONCLUSIONS

---

### 3.1 - Suivi long terme 1985-2011

Depuis le début du suivi réglementaire du CNPE de St-Alban en 1985, **16 espèces de Crustacés** ont été rencontrées, parmi lesquelles **13 espèces sont exotiques**, dont 7 sont apparues dans les années 2000. L'analyse générale de ce peuplement fait ressortir que les effectifs de Crustacés sont globalement supérieurs en amont du CNPE et plus faibles dans le RCC. Les Gammarus natifs (*G. fossarum* et *G. pulex*) ainsi qu'*Asellus aquaticus* sont plus abondants lors des périodes de forte hydraulité. Les effectifs des deux espèces introduites, *Dikerogammarus villosus* et *Gammarus tigrinus*, s'accroissent notablement depuis 2003. La première espèce est significativement **moins abondante en aval immédiat du rejet du CNPE** (du simple au double) tandis que la seconde y est proportionnellement plus abondante (dans un rapport 1:1,5).

La **quasi disparition du secteur des 2 espèces de Gammarus indigènes du fleuve** (*G. fossarum* et *G. pulex*) est très probablement à mettre **en relation avec la présence accrue de *D. villosus***, potentiellement accentué par l'hydrologie modérée de ces dernières années.

### 3.2 - Suivi mensuel 2009-2011

Le suivi mensuel mai 2009 – mai 2011 montre que **la population du RCC se distingue de celle de la retenue amont** par 3 caractéristiques :

- des **effectifs globaux souvent plus faibles** (surtout au cours du premier cycle annuel) ;
- une présence des **très jeunes individus beaucoup plus limitée** ;
- et des **adultes de tailles inférieures** (sauf peut-être en fin de chronique).

Ces deux dernières caractéristiques sont du reste classiquement liées : les **femelles plus petites étant moins fécondes**. Les particularités de la population de cette station par rapport à l'amont sont **difficiles à interpréter**. On peut cependant avancer diverses hypothèses : (i) une **meilleure adéquation** entre les exigences optimales de *D. villosus* et les caractéristiques mésologiques de la retenue se traduisant par une installation de cet invasif plus avancée dans ce milieu moins « naturel » et hydrauliquement plus stable que le RCC ; (ii) une **prédation accrue** dans le RCC où classiquement le peuplement piscicole est plus riche et plus abondant (iii) une **population en limite de ses possibilités vitales vis-à-vis du facteur température** (pourcentage de femelles ovigères toujours bas, signe d'une mauvaise reproduction, peu d'individus juvéniles).

Ce suivi mensuel montre également un **arrêt de la reproduction**, classique, de novembre à janvier à ces deux stations, avec **3 pics annuels de reproduction** (avril - juin-juillet - septembre). A l'opposé, on note à la **station aval immédiat du rejet** une mortalité importante, voire une **disparition des adultes** en période « chaude », des **juvéniles moins nombreux** en dépit d'une **reproduction plus précoce** (présents dès décembre-janvier), mais aussi **plus courte**. La température n'est **jamais <11°C entre janvier et avril 2010**.

### 3.3 - Amont vs aval immédiat rejet CNPE

Dans le cadre de cette étude, le rejet thermique du CNPE doit être considéré comme un **facteur**

**expérimental** à grande échelle afin d'**étudier le phénomène d'échauffement** et l'influence que cela pourrait avoir en un endroit quelconque du fleuve si un tel **phénomène de même ampleur** se produisait pour une **raison naturelle ou anthropique**.

Les **effectifs les plus bas** sont rencontrés lorsque  $T > 20^{\circ}\text{C}$  (juillet et septembre 2009 ; juillet et octobre 2010 ; mai 2011), tant en amont qu'en aval immédiat, mais a fortiori à la seconde station. Quand le **delta T aval/amont est  $> 2^{\circ}\text{C}$  les écarts d'effectifs se creusent** (septembre 2009 et 2010 ; mai 2011).

Une disparition des adultes en **aval** réchauffé est notée de mai à l'automne 2009 avec un delta  $T > 4^{\circ}\text{C}$  (que quelques juvéniles). Une reproduction précoce et plus courte a lieu entre décembre 2010 et février 2011 avec un delta T compris entre 4 et  $5^{\circ}\text{C}$ .

L'absence d'arrêt total de la reproduction de *D. villosus* en **aval immédiat du rejet**, la présence de très juvéniles tout au long de l'année, une reproduction plus précoce mais une raréfaction des femelles ovigères dès avril, des tailles inférieures à celles de l'amont (donc élimination rapide des adultes) sont les signes d'une **perturbation d'origine thermique**.

Bien que cette perturbation thermique limite les effectifs de *D. villosus* en aval du site, **la présence plus ou moins continue de juvéniles** représente une source potentielle de maintien et de **dispersion de l'espèce** sur le fleuve.

D'un point de vue écologique, il se confirme que *D. villosus* est significativement **moins abondante en aval immédiat du CNPE** (rapport 1,5:1 environ), tandis que, si *G. tigrinus* y est proportionnellement plus abondante (comme en 2006), ses effectifs sont toutefois **moindres qu'il y a 5 ans**, signe d'une possible **compétition interspécifique** avec *D. villosus*.

### 3.4 – Limites sur la dynamique évolutive des populations de Crustacés

La durée de la chronique utilisée dans ce travail reste **courte à l'échelle d'une étude de dynamique** de populations. Ces **tendances restent à confirmer** (liens entre l'étude biométrique et les résultats thermiques et hydrologiques en particulier) afin de **confirmer, ou non, les tendances** précédemment mises en exergue.

## 4 –REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES CITEES

---

- ARALEP, 2012-2011-2010. *Suivi hydrobiologique du Rhône au niveau de la centrale nucléaire de Saint-Alban - Saint-Maurice. Années 2009-2010-2011*. Rapport à EDF CNPE de St-Alban.
- ARALEP, 2007. Effet de l'échauffement du Rhône au niveau du CNPE de Saint-Alban sur les populations de Crustacés. Rapport à EDF R&D, 23 p.
- ARALEP 2003. *Suivi hydrobiologique du Rhône au niveau de la centrale nucléaire de Saint-Alban - Saint-Maurice. Synthèse 1985-2001*. Rapport à EDF St-Alban, 58 p.
- Castellato S., La Piana G., Latella L. & Ruffo S., 2006. *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) (Crustacea, Amphipoda, Gammaridae) for the first time in Italy. *Italian Journal of Zoology*, 73 (1), 97-104.
- Daufresne M., Bady P., Fruget J.F., 2007. Impacts of global changes and extreme hydroclimatic events on macroinvertebrate community structures in the French Rhône River. *Oecologia* 151, 544-559.
- Dessaix J., 1986. Structure et fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône Français. 27. Dynamique des populations de gammares. *Archiv für Hydrobiologie*, 106 (4), 541-558.
- Dessaix J. & Fruget J.F., 2008. Evolution des peuplements de Crustacés du Rhône Moyen au cours des 20 dernières années, relation avec la variabilité hydroclimatique. *Hydroécologie Appliquée*, 16, 1-27.
- Devin S., Piscart C., Beisel J.N. & Moreteau J.C., 2004. Life history traits of the invader *Dikerogammarus villosus* (Crustacea, Amphipoda) in the Moselle River, France. *Internat. Rev. Hydrobiol.*, 89 (1) : 21-34.
- Khalaf G., Tachet H., 1980. Colonization of artificial substrata by macroinvertebrates in a stream and variations accordind to stone size. *Freshwater Biology* 10, 475-482
- Maazouzi C., Piscard C., Legier F. & Hervant F., 2011. Ecophysiological responses to temperature of the "killer shrimp" *Dikerogammaris villosus*: Is the invader really stronger than the native *Gammarus pulex*. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 159, 268-274.
- Pöckl M., 2009. Success of the invasive Ponto-Caspian amphipod *Dikerogammarus villosus* by life history traits and reproductive capacity. *Biol. Invasions*, 11, 2021-2041.
- Tachet H., Bournaud M., Richoux P., Dessaix P. & Pattee E., 2009. *Introduction aux invertébrés des eaux douces*. AFL, 186 p.