

Résistance et résilience des communautés d'invertébrés en cours d'eau intermittents : comparaison multi-sites dans le bassin RM&C

Rapport Décembre 2015

Rédaction :

Bertrand LAUNAY : CDD en charge de la coordination et réalisation des expérimentations de terrain et du tri des échantillons

Supervision :

Thibault DATRY : chargé de recherche, responsable du projet, écologie aquatique, expérimentations, terrain, analyses des données

Référence :

Launay B. & Datry T. 2015. Résistance et résilience des communautés d'invertébrés en cours d'eau intermittents: comparaison multi-site dans le bassin RM&C. 55 pp.

Sommaire

1- Introduction et objectifs du projet.....	3
2-Méthodes.....	6
3-Analyse des bassins versants.....	10
4-Analyse inter-bassins.....	33
5-Influence des patterns spatiaux d'assèchement sur la résilience des communautés.....	38
6-La zone hyporhéique comme source de résilience	42
7-Première évaluation du potentiel de bio-indication des communautés d'invertébrés lors des phases asséchées	46
8-Synthèse internationale du statut juridique et des pratiques de gestion des cours d'eau intermittents.....	47
9-Synthèse.....	51
10-Références.....	53



La Clauge, en eau le 30/10/2013 et à sec le 17/04/2014

1- Introduction et objectifs du projet

Les cours d'eau qui cessent périodiquement de s'écouler représentent une proportion très importante de l'ensemble des eaux douces du globe. Aux USA par exemple, plus de 60% du linéaire hydrographique est composé de cours d'eau intermittents, soit plus de 3 200 000 km (Nadeau & Rains 2007). La majorité des cours d'eau des régions méditerranéenne sont intermittents (Tockner et al. 2009). En France, de récents travaux ont montré qu'entre 25 et 45% des cours d'eau présentent un fort risque d'assèchement, dont une forte proportion se trouve dans le bassin RM&C (Figure 1 Distribution des arcs du RHT (réseau hydrographique théorique) prédits comme intermittents à partir d'une classification environnementale des régimes hydrologiques de 628 stations de la Banque Hydro (Datry et al. 2012a), Datry et al. 2012a).

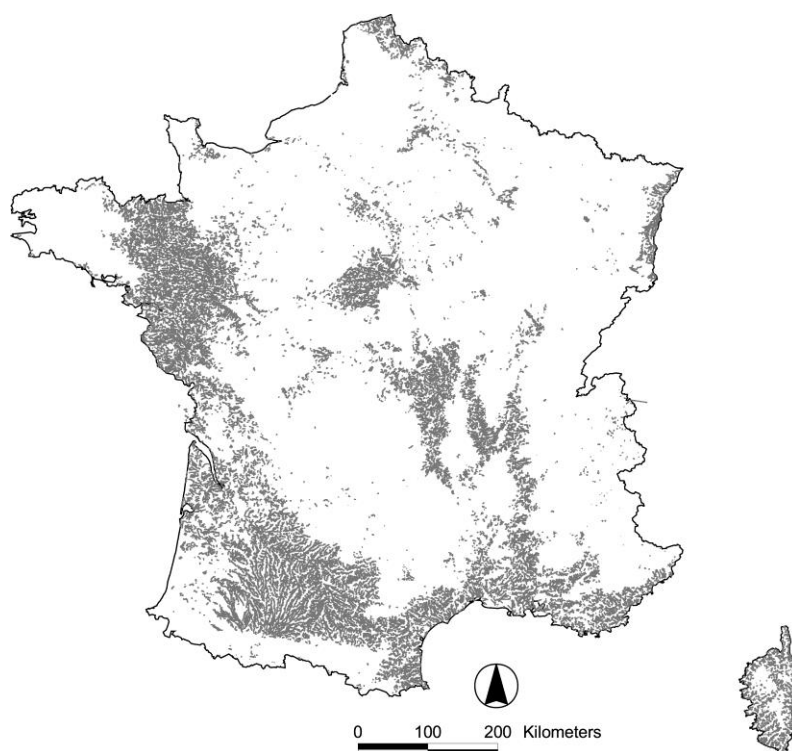


Figure 1 Distribution des arcs du RHT (réseau hydrographique théorique) prédits comme intermittents à partir d'une classification environnementale des régimes hydrologiques de 628 stations de la Banque Hydro (Datry et al. 2012a).

Le nombre et la longueur des cours d'eau intermittents sont amenés à s'accroître en réponse au réchauffement climatique et à la demande croissante de nos besoins en eaux. Les analyses des chroniques de débits révèlent des tendances de déclin important dans plusieurs régions du monde (Zhang et al. 2005, Cigizoglu et al. 2005, Pasquini & Depetris 2006, Renard 2006). En réponse au changement climatique, et pour la majorité des scénarios prédits, une décroissance globale des débits est observée notamment dans la moitié Sud de la France, ainsi qu'une forte augmentation des sécheresses (Arnell 1999, Jones et al. 2001, Sauquet et al. 2003, Renard 2006). D'autres études montrent que la fréquence et la sévérité des assèchements vont s'accroître; de nombreux cours d'eau pérennes vont devenir intermittents (Bernard et al. 2005, Stromberg et al. 2005, Larned et al. 2010, Döll & Schmied 2012). Les exemples les plus emblématiques de ces changements de régimes incluent le Nil, le Gange, l'Indus, le Mékong, le fleuve Jaune, le Rio Grande, le Colorado, le Danube et bien d'autres encore: ces fleuves et rivières sont très récemment devenus intermittents et s'assèchent une partie de l'année (Postel 2000, Maybeck 2003).

Du fait de leur importance aujourd'hui et de leur augmentation attendue dans les décades à venir,

il est indispensable de comprendre comment les communautés biologiques s'organisent dans les cours d'eau intermittents. De manière théorique, deux mécanismes permettent aux organismes de persister dans ces systèmes. La **résistance** se définit comme la capacité d'une communauté à rester inchangée lors d'une perturbation, comme un assèchement par exemple (Stanley et al. 1994). Elle est liée à l'existence de traits biologiques que des espèces ont développés pour résister à la dessiccation, comme des formes de dormance, des œufs résistants à la déshydratation ou des modes de respiration aérienne (Williams 2006). La **résilience** est définie comme la capacité d'une communauté à revenir à son état pré-assèchement, une fois la remise en eau effectuée. Celle-ci fait appel aux capacités de dispersion des espèces, que ce soit dans les airs, ou dans l'eau sous forme de dérive aquatique (Stanley et al. 1994). Le rôle respectif de la résistance et de la résilience dans le maintien des communautés biologiques n'est aujourd'hui pas clair dans les cours d'eau intermittents (Fritz et al. 2004). Une meilleure compréhension des mécanismes impliqués permettrait d'évaluer la sensibilité des cours d'eau intermittents à d'autres pressions, et de développer une typologie liée à leur vulnérabilité.

Dans un contexte général d'effondrement de la biodiversité, en particulier dans les systèmes aquatiques (Dudgeon et al. 2006), il est fondamental de pouvoir traduire les modifications de régime hydrologique attendues, et notamment l'accroissement de l'intermittence, en terme de structure et composition des communautés aquatiques. Dans un projet précédent (Datry et al. 2012b), les premières relations quantitatives entre durée et fréquence d'assèchement et des métriques structurelles et compositionnelles des communautés d'invertébrés aquatiques ont été générées dans deux cours d'eau intermittents du bassin RM&C. Ces travaux ont aussi permis de montrer que l'assèchement constitue une pression qui se mesure et se chiffre dans le temps et l'espace et dont les conséquences sont relativement prévisibles (Datry 2012).

Ainsi, une hausse de 10 jours du nombre de jour annuel moyen d'assèchement sur l'Albarine réduit la richesse taxonomique des communautés benthiques, et hyporhéiques, d'un facteur de 1.5 (Datry 2012). Toutefois, ces relations varient entre les deux rivières étudiées (l'Asse et l'Albarine), impliquant le rôle de facteurs supplémentaires dans l'expression des réponses des communautés aux assèchements (Datry et al. 2012b). Notamment, la localisation des assèchements au sein des bassins hydrographiques est susceptible d'influencer le fonctionnement écologique et les communautés de ces cours d'eau. En effet, les assèchements peuvent fragmenter le paysage aquatique de différentes façons. De manière schématique, 3 patterns spatiaux d'assèchement des cours d'eau intermittents existent : amont, aval, ou intermédiaire (Figure 2 Différents patterns spatiaux d'assèchement A) aval, B) amont et C) intermédiaire. Les lignes pointillées représentent les secteurs asséchés. D'après Lake (2003).). Dans le bassin du Rhône, ces différents patterns d'assèchement se rencontrent couramment. Si l'influence de la position des assèchements au sein des réseaux hydrographiques a été évoquée par plusieurs auteurs de manière théorique (Lake 2003), il n'existe à ce jour aucune étude ayant examiné cette influence. La position des assèchements dans les réseaux, et donc la connectivité au sein de ceux-ci, pourrait influencer les caractéristiques des communautés d'invertébrés en modifiant leur résistance et résilience (Fritz et al. 2004, Maasri et al. 2008). Par exemple, des assèchements localisés à l'amont des bassins seraient plus structurants pour les communautés d'invertébrés que des assèchements ponctuels ou localisés à l'aval, cela du fait de possibilités de recolonisation (résilience) différentes. Toutefois, ces prédictions doivent être testées. Comprendre l'influence de la position des assèchements dans les réseaux sur les dynamiques des communautés d'invertébrés permettrait de hiérarchiser les actions de conservation et de restauration.

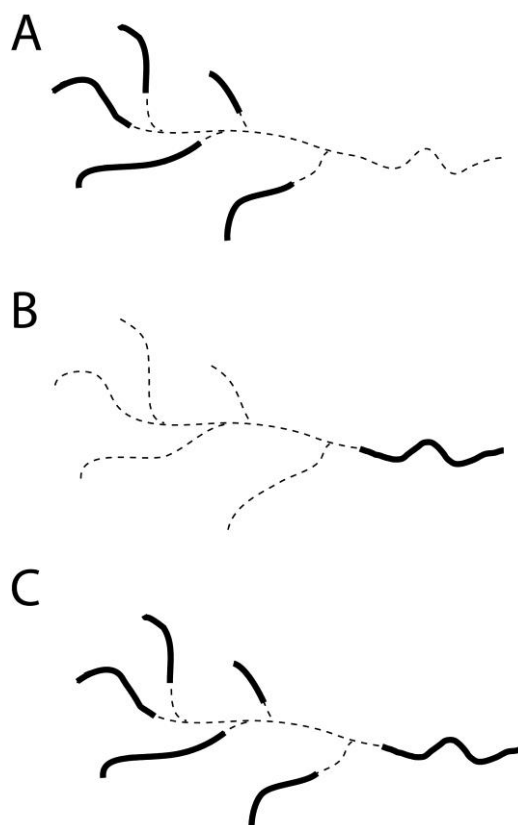


Figure 2 Différents patterns spatiaux d'assèchement A) aval, B) amont et C) intermédiaire. Les lignes pointillées représentent les secteurs asséchés. D'après Lake (2003).

Dans les cours d'eau intermittents, les phases et secteurs asséchés peuvent dominer les phases et secteurs en eau. Ces phases et secteurs sont soumis à d'intenses pressions anthropiques, étant utilisés à des fins récréatives (e.g., 4*4, quads, motocross), comme zones de décharges ou de rejets pour les stations d'épuration (Larned et al. 2010, Steward et al. 2012). Il a été montré que de nombreux invertébrés aquatiques restent sous des formes de résistance à la dessiccation dans ces sédiments asséchés, et que toutes modifications de la durée de la phase terrestre altéreraient la résilience des communautés aquatiques lors des remise en eau (Larned et al. 2007, Datry et al. 2012a;b;c). De plus, de riches communautés d'invertébrés terrestres colonisent progressivement les lits asséchés (Corti & Datry 2012, Steward et al. 2012). Ces communautés sont en étroite interaction avec les communautés aquatiques durant les phases en eau et ces interactions biotiques s'accroissent lors des phases d'assèchement (Paetzold et al. 2005, Greenwood & McIntosh al. 2010). De plus, certaines espèces terrestres pourraient être uniques à ces habitats singuliers (Steward et al. 2012). Aussi, toute amélioration de la gestion des cours d'eau intermittents doit passer par une prise en compte de ces phases terrestres (Steward et al. 2012, Corti & Datry 2012). Il est en effet fort possible que les communautés terrestres des lits asséchés soient plus sensibles et plus représentatives de l'état du milieu que les communautés aquatiques. De plus, leur altération pourrait avoir des conséquences en cascade sur les communautés aquatiques lors des remises en eau. Toutefois, la capacité des communautés terrestres des lits asséchés à répondre aux perturbations n'a encore jamais été testée.

Ce travail avait pour objectifs :

- a-** de généraliser à 11 rivières les relations quantitatives entre assèchement et composition/structure des communautés d'invertébrés aquatiques ;
- b-** de déterminer l'influence des patterns spatiaux d'assèchements dans les réseaux

hydrographiques sur la résilience des communautés ;

c- de proposer d'une typologie simple des cours d'eau intermittents sur la base de leur résilience, et donc de leur vulnérabilité, liée à la position des assèchements dans les réseaux hydrographiques.

d- de faire une première évaluation du potentiel de bio-indication des communautés d'invertébrés lors des phases asséchées.

e- de réaliser une synthèse du statut juridique et des pratiques de gestion de ces cours d'eau dans le monde.

2-Méthodes

2-1-Sélection des bassins versants :

En 2012, 11 bassins versants présentant des rivières intermittentes ont été sélectionnés en RM&C. La sélection s'est faite en fonction de trois critères : une diversité de configurations géomorphologiques et climatiques, la présence d'un gradient d'assèchement distinct pour chaque bassin versant (différentes durées et fréquences d'assèchement) et des patterns spatiaux d'assèchement contrastés.

A partir de l'été 2012, des recherches auprès de différents acteurs de la gestion des milieux aquatiques (Onema, syndicats, PNR, etc...) ont été effectuées, dans le but d'inventorier un maximum de cours d'eau subissant des assèchements dans le bassin RM&C. La liste de ces cours d'eau potentiels totalisait 24 bassins versants. Par la suite, nous avons réalisé plusieurs campagnes de prospections afin de valider ou non cette première sélection, pour finalement retenir 11 rivières pour le projet (Annexe 1).

2-2-Caractérisation temporelle des assèchements :

Cette première phase consistait à étudier de manière quantitative les durées d'assèchement en différents points (6) sur chaque bassin. Il s'agissait de mesurer, pendant une période donnée, les assèchements de chaque site, afin d'obtenir des chroniques de périodes en « eau » et en « assec ». Il ne s'agissait pas d'une mesure en continue, qui serait impossible à réaliser en partie à cause des crues hivernales parfois violentes ; mais d'une mesure de tous les systèmes sur une même période (généralement printemps-automne). Il est évident que des assèchements hivernaux peuvent se produire, mais ils ne seront pas mesurés par les mesures directes (cf. caractérisation spatiale).

Ces enregistrements ont été obtenus grâce à la pose systématique, sur chaque site, de capteurs d'état, constitué d'un boîtier étanche, d'un enregistreur Hobo « Data logger state », d'un câble électrique et d'une sonde. Le boîtier est placé en berge, le câble enterré et caché, et la sonde fixée dans le lit du cours d'eau (Figure 3 Capteurs utilisés pour déterminer les fréquences et durées d'assèchements). Au total, 76 capteurs ont été posés en 2013, en incluant les sites pérennes pour leur validation et 53 en 2014, uniquement sur les sites intermittents (Annexe 2).



Figure 3 Capteurs utilisés pour déterminer les fréquences et durées d'assèchements

2-3--Caractérisation spatiale des assèchements :

La première notion abordée ici est la position des assecs sur le bassin versant (pattern d'assèchement). On peut différencier, de façon très générale, trois patterns marqués : **amont**, **médian** et **aval** (Figure 2 Différents patterns spatiaux d'assèchement A) aval, B) amont et C) intermédiaire. Les lignes pointillées représentent les secteurs asséchés. D'après Lake (2003).). Ils rassemblent bien évidemment de nombreuses configurations intermédiaires, mais seront regroupés selon ces trois termes.

L'analyse spatiale des assèchements ne s'est cependant pas limitée au seul critère du pattern. En effet, l'intégration des observations réalisées sur le terrain dans un système d'information géographique (SIG) nous a permis de qualifier et de quantifier de manière exhaustive les secteurs qui sont **intermittents** ou **pérennes**. Cette analyse ne nous a pas seulement renseignée sur le régime hydrologique des tronçons (=arcs), mais nous a apporté deux autres notions : la **proportion** du linéaire intermittent, et une estimation de la **dynamique des assèchements** au cours du temps. Ces données pourront être comparées entre chaque bassin versant.

Durant 14 campagnes de terrain, une cartographie plus ou moins exhaustive du linéaire hydrographique (par points d'observations) a été réalisée. Au final, nous disposons des données numériques de chaque arc du réseau hydrographique pour 7 dates différentes en 2013-2014 (A), puis 7 autres pour 2014-2015 (B). Ce réseau utilisé a pour origine la base de données BD Topo de l'IGN, modifiée au fur et à mesure des observations terrain pour plus de précision. Le logiciel utilisé est Arcgis 10.0 d'ESRI (Figure 4 Exemple de suivi des assecs sur la Clauge en 2013 et 2014).

Au niveau de la base de données, le réseau hydrographique dispose d'une table attributaire qui comporte plusieurs variables « Etat » à une date donnée. Les facteurs utilisés sont les suivants :

-**eau** : arc en eau avec écoulements sur toute la surface longitudinale.

-**rupture** : lit avec présence de mouilles en eau, mais arrêt des écoulements en surface, parfois stagnation de l'eau dans les mouilles, parfois circulation hyporéique avec renouvellement de l'eau.

-**sec** : lit totalement asséché.

-**NA** : arc non renseigné, pas d'observation ou extrapolation trop incertaine.

Puis la phase de compilation de ces données a permis d'obtenir, pour chaque arc, un régime hydrologique défini comme suit (cf. Annexe 2) :

-**Intermittent** : arc subissant au moins un assec dans l'année.

-**Pérenne** : arc ne subissant jamais d'assec.

-**Rupture d'écoulement** : arc ne subissant jamais d'assec complet, mais simplement un arrêt des écoulements en surface et gardant des secteurs (mouilles) toujours en eau.

-**Rav** : arc correspondant à un ravin, jamais observé en eau durant les campagnes (catégorie possible).

-**NA** : arc sans donnée.

Enfin, pour l'analyse spatiale des assèchements, 2 variables ont été calculées:

Le **% total intermittent**, qui concerne tout le linéaire (ru, ruisseaux, cours principal, et ravins), et qui exige, pour être représentatif de la réalité, une connaissance très précise du milieu, ainsi que des prospections complètes du réseau.

Le **% du chenal principal**, qui va donner la proportion (temporaire/pérenne) de l'axe majeur du cours d'eau, et qui apporte une idée plus juste de l'ampleur des assèchements sur le bassin à partir d'observations par points comme réalisé dans le cadre de ce projet (Annexe 2).

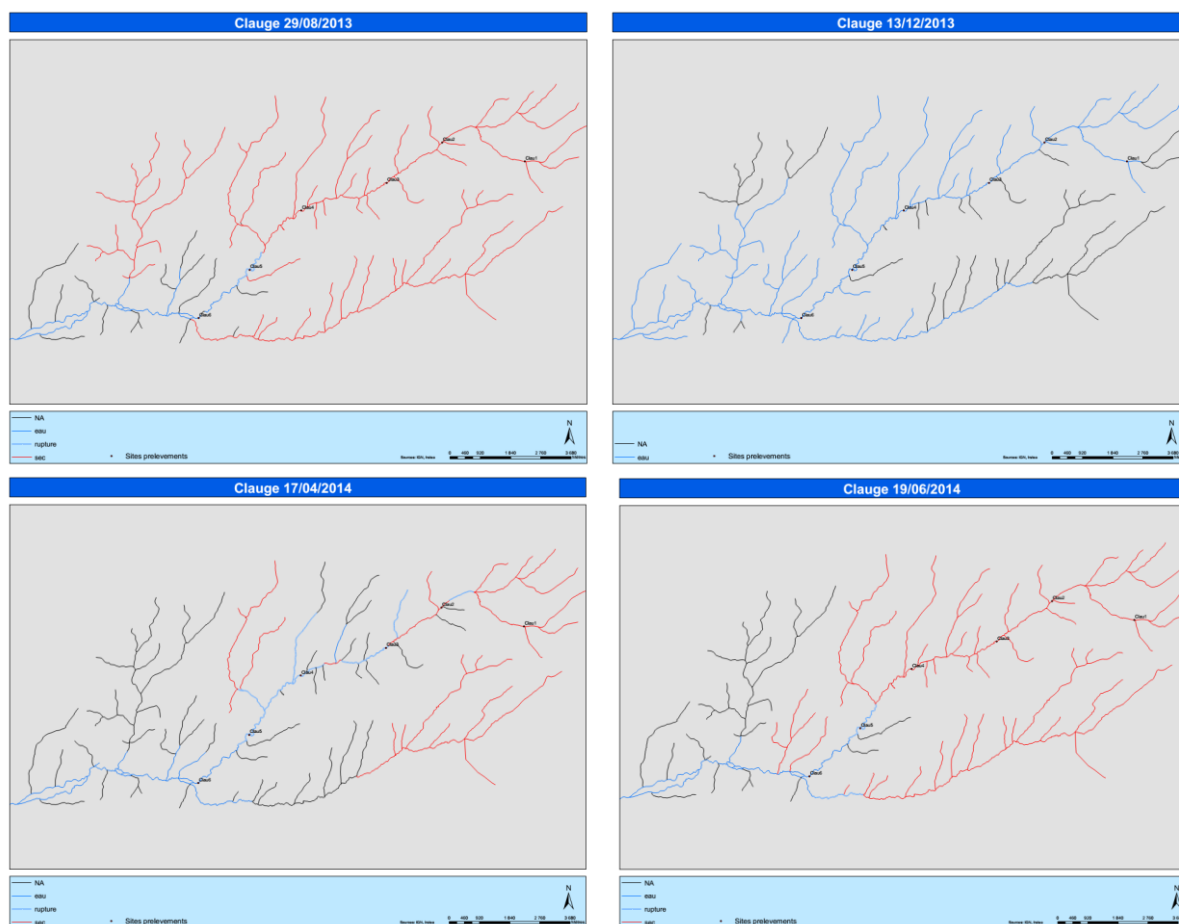


Figure 4 Exemple de suivi des asscs sur la Clauge en 2013 et 2014

2-4--Prélèvements de la faune benthique :

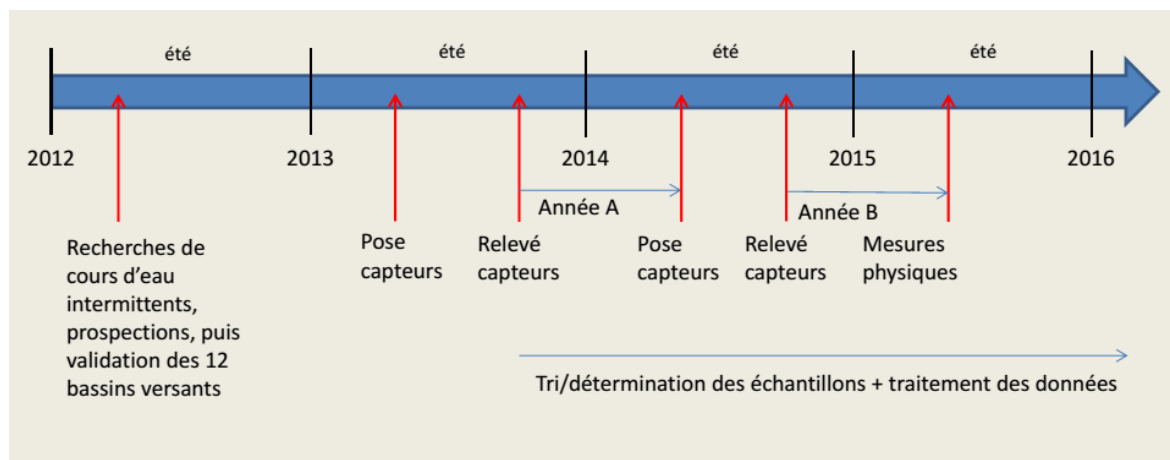
La faune a été échantillonnée sur chaque site, à raison de 2 échantillons séparés et prélevés en tête de radier. L'accent est mis sur la répétition des échantillonnages au cours de l'hydropériode (12 campagnes). Ils sont réalisés à l'aide d'un benthomètre, filtrés sur une maille de 250µm. Le refus du tamis est conditionné dans des sacs While pack, et fixés à l'alcool à 96°.

La première année de prélèvements a été opérée de novembre 2013 à juin 2014 (A) et la seconde de novembre 2014 à juillet 2015 (B). Simultanément, des mesures physico-chimiques sont réalisées sur chaque site à l'aide des appareils Hach Lang HQ40d et HQ14d, et comprennent l'Oxygène dissout, la température, le pH et la conductivité.

La détermination des invertébrés est réalisée au niveau du genre et/ou de la famille pour les taxons difficiles et les classes de tailles trop petites.

La première année de prélèvements a été opérée de novembre 2013 à juin 2014 (A), où les 12 bassins versants ont été échantillonnés systématiquement sur tous leurs sites (Annexe 2). Les prélèvements de la seconde année ont été réalisés de novembre 2014 à juillet 2015 (B). Des mesures des paramètres physico-chimiques sont effectuées à chaque campagne et sur chaque site. Le tri et la détermination des échantillons ont débuté dès les premiers prélèvements en 2013, et le tri de l'année B est en cours de réalisation.

2-5-Synthèse des étapes du projet :



Remarques

Le printemps et l'été 2013 ont été particulièrement pluvieux, ainsi 2 des 11 bassins versants n'ont subi aucun assèchement (Toulourenc et Petit Buëch). Le Lez et le Roubion ne se sont asséchés respectivement que sur un et deux sites.

En 2014, l'été a également été pluvieux par rapport aux moyennes. Le Toulourenc et le Petit Buëch ont quand même subi des assecs, mais sur seulement 2 sites sélectionnés. Sur le Calavon, ce sont des problèmes techniques liés au colmatage des sondes qui se sont posés. Les enregistrements par les capteurs ne sont donc pas précis et les données ont été extrapolées à partir des observations terrain.

Des prélèvements supplémentaires ont été réalisés en 2015 et seront utilisés dans une Action ultérieure (2016).

3-Analyse des bassins versants

3-1-Caractérisation des assèchements et physico-chimie

A l'issue de la sélection, il a été retenu 3 bassins aux assèchements amont, 7 aux assèchements médians et 1 unique aux assèchements aval (Tableau 1. Bassins versants étudiés. ¹:% du linéaire intermittent de l'axe principal du cours d'eau (sans les affluents). ²: Têtes de Bassin versant).

Bassin	Dept	Surface (Km ²)	Linéaire (Km)	Assèchement	% intermittent ¹
Clauge	39	145,22	177,814	amont	37,02
Séguissous	30	88,20	36,362	amont	42,56
Ibie	7	153,93	427,16	amont	81,61
Calavon	84	240,32	282,487	médian	36,36
Aigue brun	84	87,17	66,805	médian	15,41
Cèze	48-30	79,76	155,875	médian	15,26
Lez	26	275,16	617,641	médian	10,34
Petit Buëch	5	307,32	793,491	médian	8,15
Roubion	26	626,32	882,207	médian	10,00
Toulourenc	26-84	174,06	367,409	médian	13,94
Audeux	25	389,24	32,814	aval	47,07

Tableau 1. Bassins versants étudiés. ¹ : % du linéaire intermittent de l'axe principal du cours d'eau (sans les affluents).
² : Têtes de Bassin versant

Chaque site est caractérisé par les valeurs d'assèchement moyen, maximum et total, puis par des fréquences d'assec (analyse temporelle). Les mesures spatiales d'assèchements (cartographie) ont permis de calculer une permanence d'écoulement (FP) complémentaire aux mesures temporelles dérivée des capteurs. Le couplage de ces deux jeux de données a ainsi permis de quantifier les valeurs de FP annuelle de tous les sites (**Erreur ! Source du renvoi introuvable.**). Dans ce tableau sont aussi présentées les mesures physico-chimiques en moyenne annuelle.

année	cours d'eau	site	regime	dist sour (m)	code.site	Fp capteur	FP*	nbAssecs	nbAssecstot*	assecMax	assecMean	assecTot*	T moy (° C)	pH moy	cond (µS)	o2 (mg/L)	% sat
a	aigue brun	1	perenne	12127	aig1	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	9,767	8,287	429,500	11,063	101,250
a	aigue brun	2	perenne	13373	aig2	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	9,917	8,450	420,167	11,743	107,125
a	aigue brun	3	intermittent	14273	aig3	0,727	0,706	11,000	13,000	15,708	2,811	30,917	10,800	8,457	412,333	10,910	111,100
a	aigue brun	4	intermittent	15680	aig4	0,397	0,389	8,000	11,000	37,667	10,917	87,333	12,133	8,547	404,333	11,070	120,600
a	aigue brun	5	intermittent	17414	aig5	0,204	0,280	8,000	11,000	37,583	14,208	113,667	9,300	8,470	419,000	NA	NA
a	aigue brun	6	perenne	18398	aig6	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	12,283	8,058	527,000	9,988	97,425
a	audeux	1	perenne	10093	aud1	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	8,617	8,528	431,000	11,497	102,050
a	audeux	2	intermittent	12195	aud2	0,633	0,722	8,000	8,000	32,042	8,401	67,208	8,400	8,425	406,333	12,795	112,617
a	audeux	3	intermittent	14502	aud3	0,633	0,556	NA	2,000	NA	NA	NA	5,150	8,318	447,750	12,070	103,100
a	audeux	4	intermittent	22859	aud4	0,342	0,307	6,000	9,000	72,958	17,854	107,125	5,967	8,367	421,000	12,587	71,200
a	audeux	5	intermittent	28467	aud5	0,175	0,261	4,000	7,000	96,083	29,583	118,333	5,633	8,347	409,667	12,567	103,300
a	audeux	6	perenne	33978	aud6	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	9,820	8,442	474,200	12,690	115,120
a	calavon	1	perenne	3616	cal1	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	8,550	8,232	606,833	10,830	103,075
a	calavon	2	intermittent	5847	cal2	NA	0,833	NA	1,000	NA	NA	NA	5,020	8,333	673,600	10,743	91,800
a	calavon	3	intermittent	7407	cal3	NA	0,500	NA	3,000	NA	NA	NA	5,767	8,370	568,667	10,170	94,500
a	calavon	4	intermittent	10367	cal4	0,549	0,390	23,000	27,000	12,083	2,913	67,000	4,950	8,655	524,500	NA	NA
a	calavon	5	intermittent	12007	cal5	NA	0,333	NA	4,000	NA	NA	NA	6,600	8,200	689,000	NA	NA
a	calavon	6	perenne	12895	cal6	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	11,250	7,422	911,667	4,723	46,200
a	ceze	1	perenne	3560	cez1	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	10,583	7,212	68,833	10,240	96,420
a	ceze	2	intermittent	5290	cez2	NA	1,000	NA	0,000	NA	NA	NA	10,617	7,314	69,817	10,324	97,100
a	ceze	3	intermittent	6357	cez3	NA	NA	NA	0,000	NA	NA	NA	11,000	7,318	60,300	10,620	100,980
a	ceze	4	rupture	7588	cez4	0,783	0,874	6,000	6,000	12,167	5,063	30,375	10,817	7,198	60,883	10,082	95,000
a	ceze	5	intermittent	9343	cez5	0,646	0,795	3,000	3,000	27,167	16,528	49,583	10,767	7,316	56,233	10,382	97,740
a	ceze	6	perenne	12552	cez6	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	10,600	7,220	55,667	10,084	94,720
a	clauge	1	intermittent	2404	clau1	0,517	0,500	5,000	7,000	39,083	16,150	80,750	5,050	6,728	20,860	10,830	85,250
a	clauge	2	intermittent	5584	clau2	0,331	0,393	2,000	4,000	98,083	53,229	106,458	5,125	6,930	28,050	11,368	90,125
a	clauge	3	intermittent	8038	clau3	0,585	0,627	9,000	10,000	34,875	7,801	70,208	5,325	6,880	26,600	11,688	92,925
a	clauge	4	intermittent	11328	clau4	0,480	0,553	1,000	2,000	87,917	87,917	87,917	5,375	6,750	26,100	11,153	88,800
a	clauge	5	rupture	14159	clau5	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	6,125	6,913	25,950	11,460	92,925
a	clauge	6	perenne	16913	clau6	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	9,900	7,363	109,183	10,797	94,950
a	ibie	1	intermittent	3261	ibie1	0,311	0,313	8,000	11,000	62,125	13,161	105,292	11,733	7,920	520,333	9,810	93,700
a	ibie	2	intermittent	6155	ibie2	0,282	0,301	9,000	12,000	32,875	12,023	108,208	12,367	7,955	502,667	9,845	95,450
a	ibie	3	intermittent	8226	ibie3	0,436	0,355	1,000	4,000	95,083	95,083	95,083	12,980	7,765	535,333	9,365	91,050
a	ibie	4	perenne	13044	ibie4	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	13,467	7,718	512,333	10,096	79,080
a	ibie	5	intermittent	19187	ibie5	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	12,760	7,695	498,400	9,315	87,050
a	ibie	6	intermittent	23771	ibie6	0,479	0,443	8,000	10,000	52,583	11,766	94,125	13,633	7,630	495,000	9,675	95,250
a	lez	1	perenne	30059	lez1	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	12,317	8,295	426,667	10,342	98,050
a	lez	2	intermittent	33818	lez2	NA	0,833	NA	1,000	NA	NA	NA	10,740	8,362	433,200	11,350	103,980
a	lez	3	intermittent	34971	lez3	0,709	0,731	12,000	13,000	17,292	3,753	45,042	10,980	8,172	448,000	10,450	95,560
a	lez	4	perenne	36213	lez4	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	12,300	8,007	461,000	9,647	91,050
a	lez	5	rupture	37421	lez5	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	12,717	8,113	463,333	10,492	100,233
a	lez	6	perenne	39190	lez6	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	12,333	8,168	479,500	10,970	104,367
a	petit buech	1	perenne	18959	bue1	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	8,917	8,327	309,333	10,630	100,440
a	petit buech	2	perenne	20315	bue2	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	8,983	8,355	309,167	10,786	101,000
a	petit buech	3	perenne	25791	bue3	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	9,000	8,202	286,483	10,792	102,060
a	petit buech	4	perenne	28455	bue4	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	8,650	8,042	377,500	10,276	97,220
a	petit buech	5	perenne	31114	bue5	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	7,583	8,278	350,667	10,828	99,160
a	petit buech	6	perenne	34890	bue6	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	7,383	8,260	371,667	11,038	100,180
a	roubion	1	perenne	34532	rou1	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	10,817	8,303	472,667	11,463	105,417
a	roubion	2	perenne	38794	rou2	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	10,650	8,248	474,667	11,595	105,833
a	roubion	3	perenne	42969	rou3	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	10,867	8,138	501,000	11,168	101,700
a	roubion	4	intermittent	45941	rou4	NA	0,833	NA	1,000	NA	NA	NA	8,480	8,294	492,400	12,072	104,140
a	roubion	5	perenne	50631	rou5	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	10,683	8,115	509,167	11,615	106,333
a	roubion	6	perenne	55535	rou6	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	10,750	7,963	613,833	11,100	100,550
a	seguissous	1	intermittent	1425	seg1	0,269	0,474	3,000	4,000	24,792	14,944	44,833	12,375	7,773	716,000	9,095	91,750
a	seguissous	2	rupture	2094	seg2	1,000	1,000	NA	0,000	NA	NA	NA	10,540	8,010	617,200	11,483	107,200
a	seguissous	3	rupture	3025	seg3	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	10,340	7,984	562,400	9,083	81,733
a	seguissous	4	intermittent	4130	seg4	0,402	0,501	11,000	12,000	63,750	9,152	100,667	12,400	8,113	613,500	9,145	92,000
a	seguissous	5	intermittent	9038	seg5	0,074	0,052	16,000	22,000	51,333	6,776	108,417	NA	NA	NA	NA	NA
a	toulourenc	1	perenne	10035	tou1	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	10,460	8,412	451,600	10,880	99,875
a	toulourenc	2	perenne	13471	tou2	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	10,500	8,416	573,200	11,158	104,625
a	toulourenc	3	perenne	15687	tou3	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	11,060	8,446	559,800	11,100	105,150
a	toulourenc	4	perenne	19290	tou4	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	11,760	8,330	488,800	10,788	103,750
a	toulourenc	5	perenne	23357	tou5	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	11,880	8,294	467,400	10,843	102,675
a	toulourenc	6	perenne	27746	tou6	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	11,900	8,304	414,200	10,695	101,800

Tableau 2 Données assèchements et physico-chimie. * : issues des mesures temporelles + spatiales

3-2-Caractérisation des communautés

A l'heure de la rédaction de ce rapport, une seule année de benthos a été triée dans sa totalité (A). Ces résultats devront être confortés et/ou confirmés par la seconde année de prélèvements et de mesures (B) qui sera analysée ces prochains mois.

Parmi les variables écologiques mesurées, la richesse taxonomique permet de caractériser synthétiquement les communautés. Les analyses suivantes sont donc essentiellement axées autour de cette richesse totale, en observant celle-ci sur les différents sites. Les couleurs codent les régimes hydrologiques : **intermittents**, en **rupture d'écoulements** et **pérennes**.

Pour rappel, les numéros des sites (1 à 6) vont toujours dans l'ordre croissant suivant le gradient amont-aval.

Le Tableau 3 Moyennes par régime hydrologique des variables biotiques principales des 11 bassins versants résume les principales caractéristiques biotiques des 11 bassins versants étudiés.

Bassin	Régime	Abondance	sdab	Richesse	sdrich	Richesse EPT	sdR EPT
aigue brun	intermittent	435,13	393,62	19,75	5,59	6,13	2,66
aigue brun	perenne	642,83	390,33	27,42	4,38	9,33	2,39
audeux	intermittent	291,78	276,7	17,09	9,19	7	4,68
audeux	perenne	1350,86	1598,16	32,95	3,64	15,09	2,56
calavon	intermittent	328,46	266,52	15,63	6,49	7,54	3,05
calavon	perenne	903,75	1150,44	21,33	6,12	9,21	3,35
ceze	intermittent	1126,69	1137,37	32,11	7,29	17,36	3,77
ceze	perenne	947,33	824,71	33,96	6,96	18	3,87
ceze	rupture	1180,17	1118,19	32,92	5,2	18,75	3,19
clauge	intermittent	753	720,16	15,63	3,33	5,28	2,26
clauge	perenne	1592,67	1599,07	35,58	3,18	12,5	3,34
clauge	rupture	566,25	356,01	19	2	8,13	1,36
ibie	intermittent	315,12	407,22	14,74	6,76	5,79	2,98
ibie	perenne	674,33	370,72	24,17	6,13	11,08	2,15
lez	intermittent	543,9	631,61	16,65	6,01	7,95	3,19
lez	perenne	432,28	484,3	18,86	7,46	8,22	3,32
lez	rupture	388	321,37	20,75	6,63	9,92	3,37
petit buech	perenne	274,89	629,66	12,33	6,52	7,58	3,97
roubion	intermittent	795,3	712,82	22,6	6,83	11,5	2,07
roubion	perenne	1050,02	1045,79	24,08	6,75	11,3	3,1
seguissous	intermittent	379,5	388,78	15,75	6,32	5,25	2,7
seguissous	rupture	378	270,9	18,85	6,21	6,55	2,91
toulourenc	perenne	469,49	629,79	18,18	8,6	9,32	4,28

Tableau 3 Moyennes par régime hydrologique des variables biotiques principales des 11 bassins versants

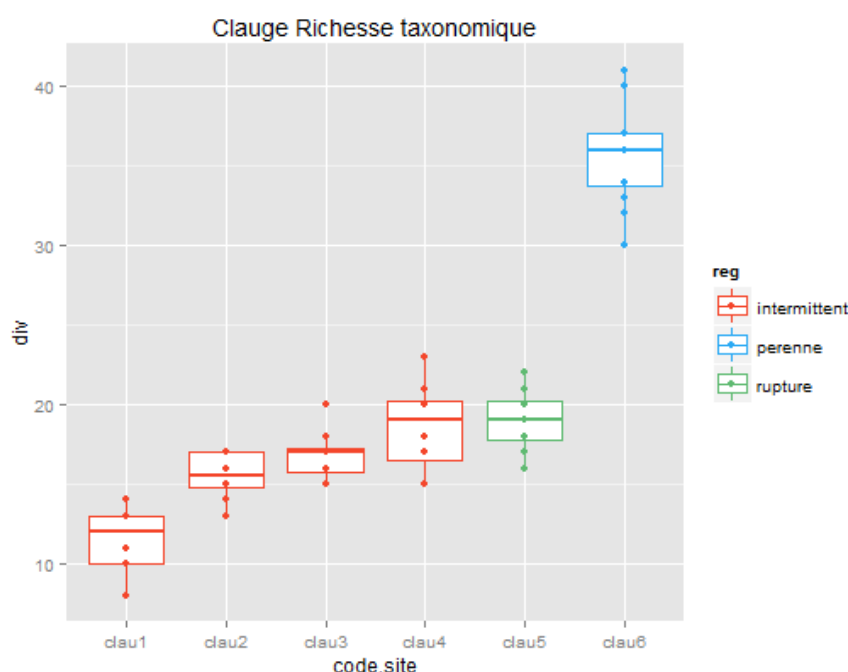
Ces 11 bassins présentent des caractéristiques biotiques contrastées. La richesse taxonomique moyenne varie de 32,9 à 12,3 taxons (respectivement pour la Cèze et le Petit Buëch), les abondances moyennes d'individus suivant approximativement la même distribution entre les bassins versants (de 1084,7 individus à 274,8 pour la Cèze et le petit Buëch).

La structure des communautés pouvant être variable, il n'y a cependant aucun bassin taxonomiquement spécifique, mis à part certains rares taxons présents occasionnellement dans un ou deux cours d'eau.

Les EPT représentent régulièrement une forte proportion des taxons, tous bassins confondus. Ceci pouvant être lié à la méthode d'échantillonnage (milieu lotique) et/ou au bon état de conservation des systèmes échantillonnés.

3-3-Analyse spécifique par bassin versant

La Clauge (Forêt de Chaux, 39)



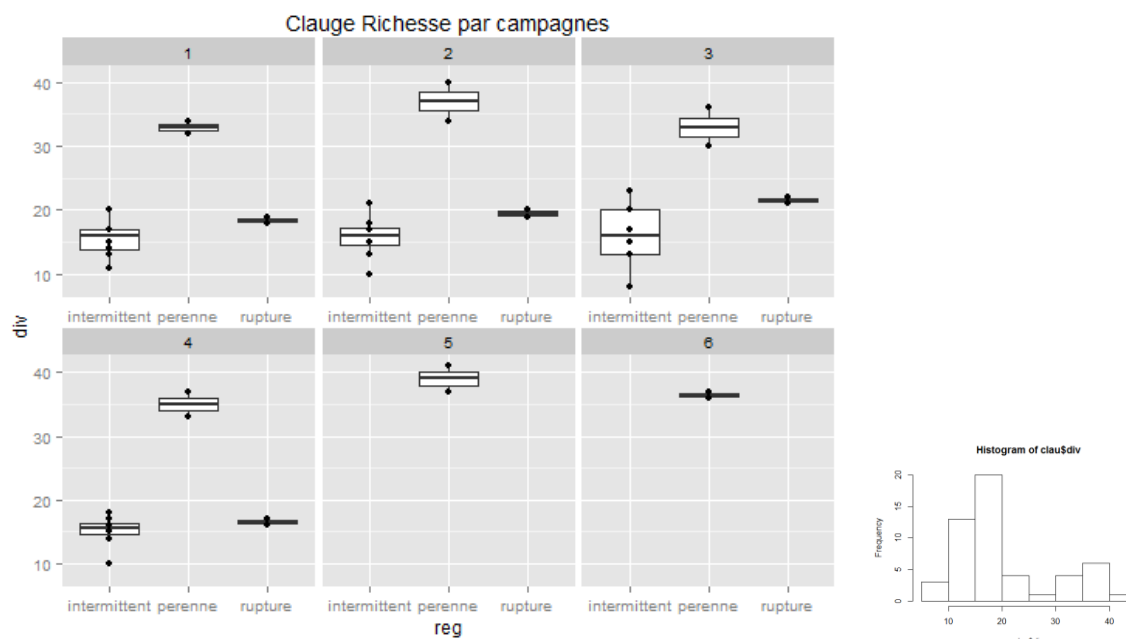
Boxplot des richesses taxonomiques par sites (1:amont, 6:aval)

Communautés :

La richesse taxonomique varie considérablement entre les sites du tronçon pérenne et l'intermittent ($p < 2.2 \times 10^{-16}$). Il y a également de fortes disparités entre le site pérenne clau6 et le site subissant des ruptures d'écoulement clau5 ($p < 1.248 \times 10^{-10}$), ce dernier étant taxonomiquement plus similaire aux sites intermittents ($p = 0.009528$). Les assèchements ont donc un fort effet sur les communautés en limitant le nombre de taxons présents.

Evolution temporelle :

Ces différences significatives sont également stables dans le temps, tout au long de l'hydropériode. A partir de la remise en eau, la richesse taxonomique évolue très peu dans le temps, quel que soit le site intermittent ($p = 0.4667$) (Figure 5 Boxplots de la richesse taxonomique en fonction du régime par campagne, et test Anova2).



```
anova(lm(div ~ reg*date,clau))
```

Analysis of Variance Table

Response: div

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
reg	2	3505.3	1752.67	168.2914	<2e-16 ***

date	5	48.9	9.78	0.9394	0.4667
------	---	------	------	--------	--------

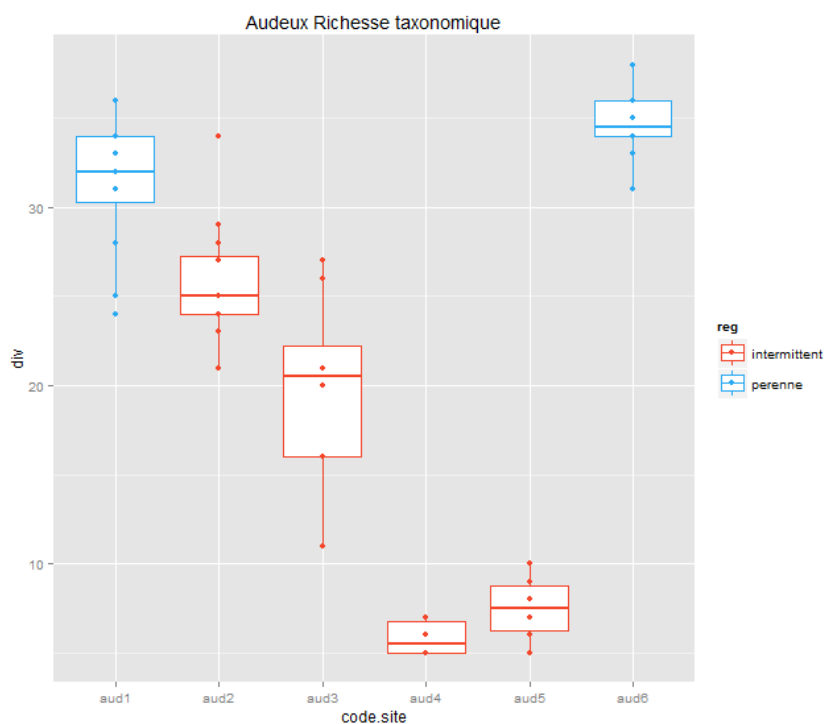
reg:date	6	37.8	6.29	0.6041	0.7253
----------	---	------	------	--------	--------

Residuals	38	395.7	10.41
-----------	----	-------	-------

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Figure 5 Boxplots de la richesse taxonomique en fonction du régime par campagne, et test Anova2

Audeux (Massif du Jura, 25)



Boxplot des richesses taxonomiques par sites (1:amont, 6:aval)

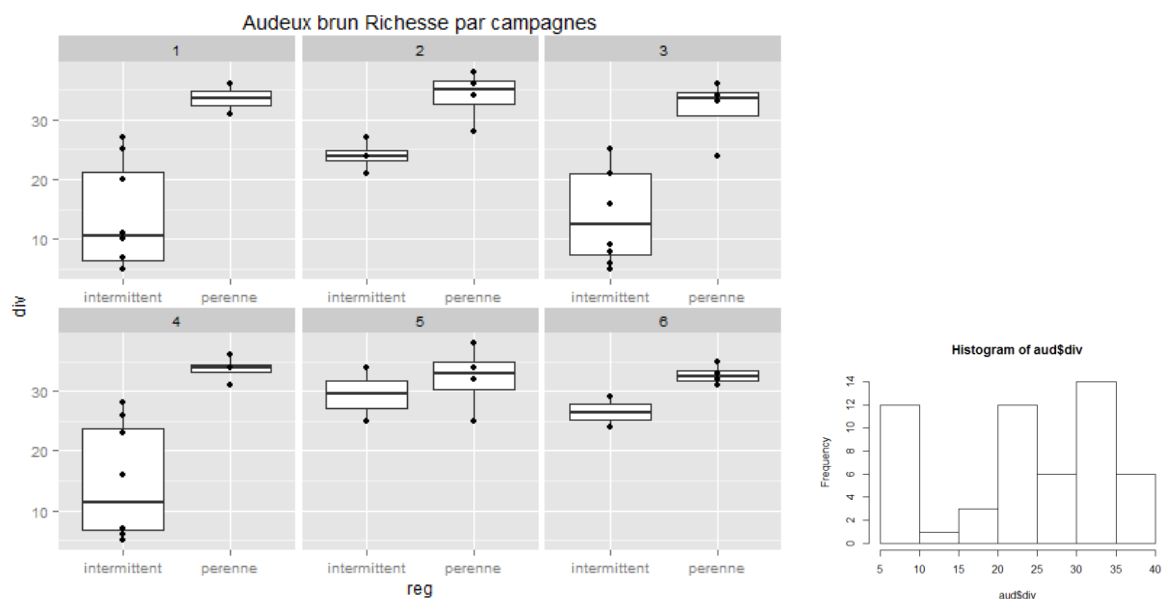
Communautés :

Sur ce cours d'eau, la richesse taxonomique est significativement différente entre les sites intermittents et les sites pérennes ($p=4.176 \times 10^{-10}$), les sites 4 et 5 étant soumis à des assèchements plus longs et plus fréquents.

Ce cours d'eau subie d'importantes concrétions calcaires, particulièrement dans les sites pérennes, limitant parfois les habitats disponibles.

Evolution temporelle :

Il n'y a pratiquement pas de variations inter-campagnes de la richesse taxonomique ($p=0.1027$) (Figure 6. Boxplots de la richesse taxonomique en fonction du régime par campagne, et test Anova2).



```
anova(lm(div ~ reg*date,aud))
```

Analysis of Variance Table

Response: div

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
reg	1	3279.7	3279.7	69.2755	1.989e-10 ***
date	5	466.9	93.4	1.9723	0.1027

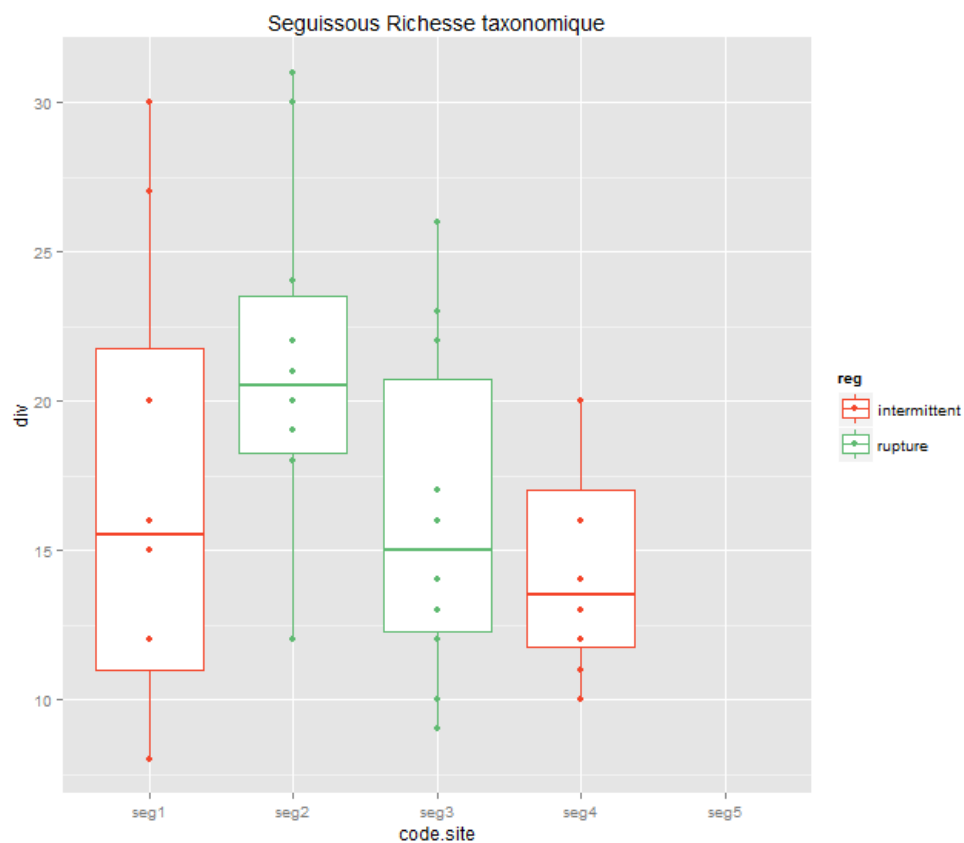
	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
reg:date	5	440.4	88.1	1.8606	0.1219

Residuals 42 1988.4 47.3

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Figure 6. Boxplots de la richesse taxonomique en fonction du régime par campagne, et test Anova2

Seguissous (Ruisseau de garrigue, 30)



Boxplot des richesses taxonomiques par sites (1:amont, 5:aval)

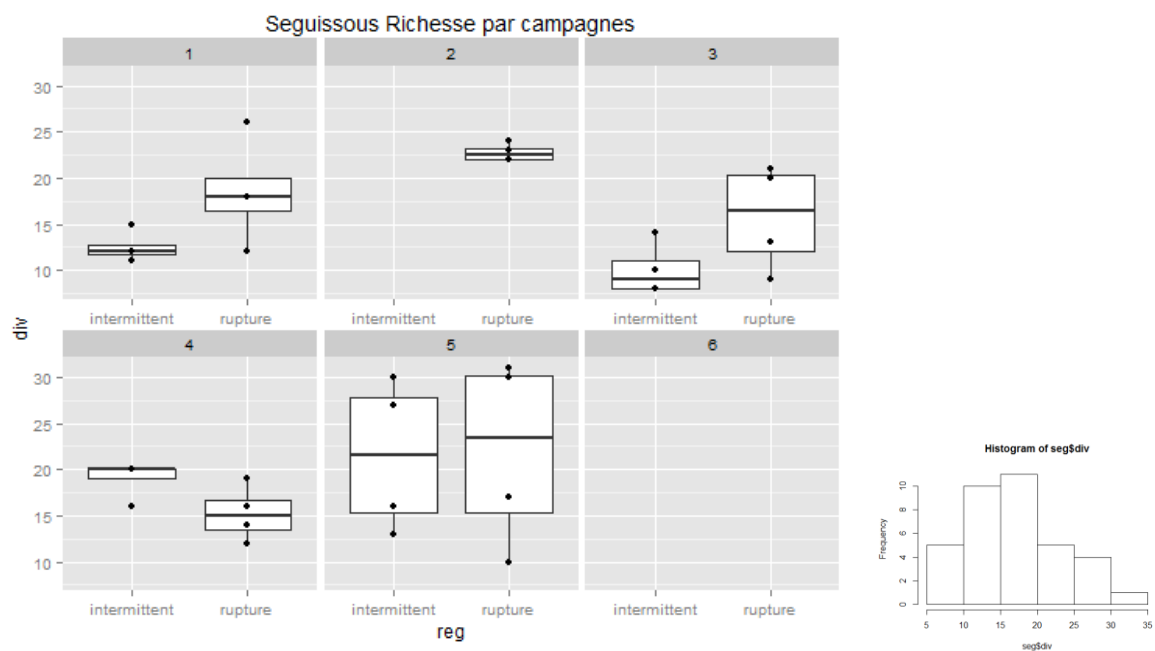
Communautés :

Sur ce cours d'eau, il n'existe aucun secteur aux acoulements de surface pérennes. Tous les sites qui ne subissent pas d'assecs complets se retrouvent en rupture d'écoulement.

Il n'y a pas de différence significative de richesse taxonomique entre les sites en rupture d'écoulements et les sites intermittents ($p=0.1489$).

Evolution temporelle :

Ces différences évoluent également peu dans le temps, mais tout de même de façon significative ($p=0.02006$) (Figure 7. Boxplots de la richesse taxonomique en fonction du régime par campagne, et test Anova2).



```
anova(lm(div ~ reg*date,seg))
```

Analysis of Variance Table

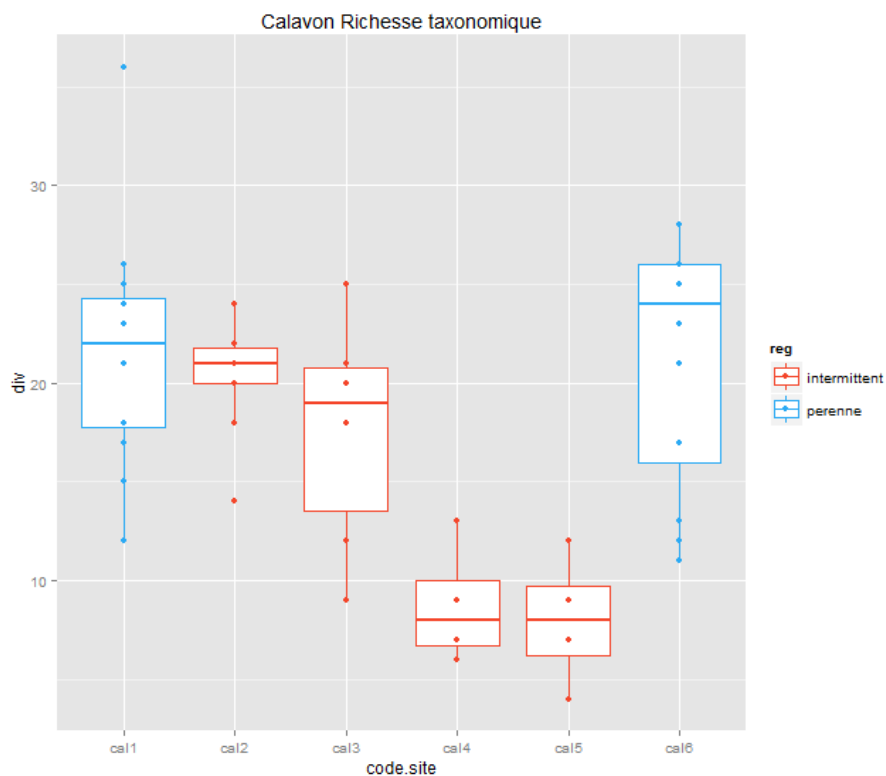
Response: div

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
reg	1	85.42	85.422	2.9149	0.09924 .
date	4	409.68	102.419	3.4949	0.02006 *
reg:date	3	130.62	43.542	1.4858	0.24069
Residuals	27	791.25	29.306		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Figure 7. Boxplots de la richesse taxonomique en fonction du régime par campagne, et test Anova2

Calavon (Plateau d'Albion, 84)



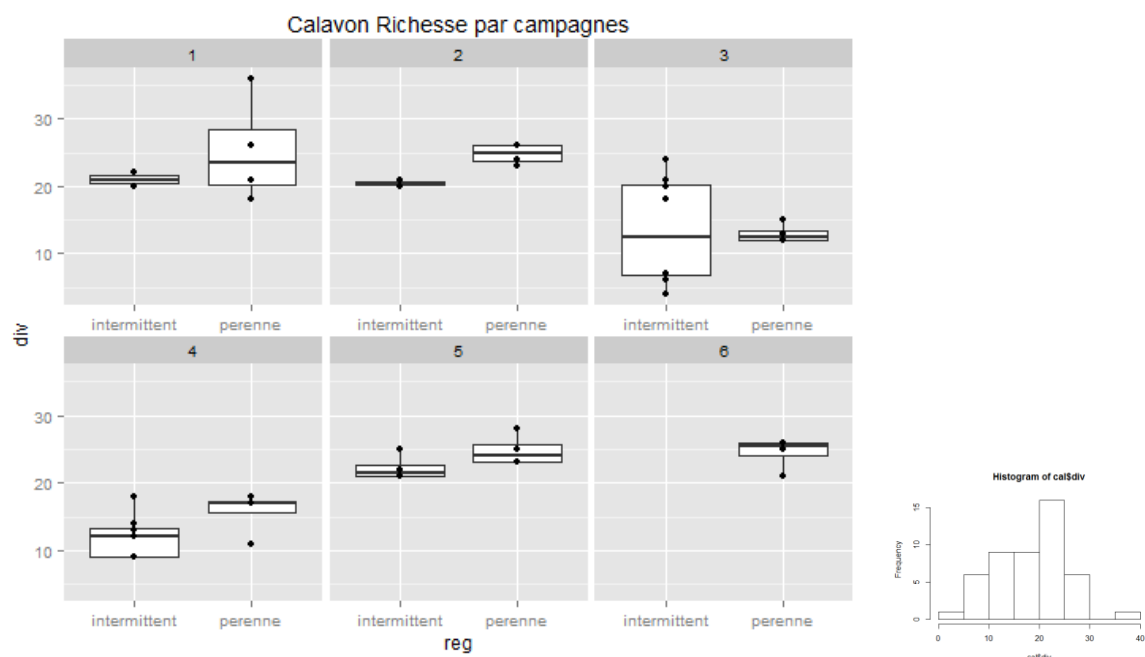
Boxplot des richesses taxonomiques par sites (1:amont, 6:aval)

Communautés :

La richesse taxonomique est significativement différente entre tous les sites intermittents et les sites pérennes ($p=0.002983$), les sites 4 et 5 étant soumis à des assèchements plus fréquents et plus longs que les deux autres sites intermittents.

Evolution temporelle :

Même si la richesse taxonomique varie beaucoup entre les campagnes, il ne semble pas y avoir de variations de la richesse entre les sites intermittents et pérennes ($p=0.8110297$) (Figure 7. Boxplots de la richesse taxonomique en fonction du régime par campagne, et test Anova2).



```
Anova(lm(div ~ reg*date,cal))
```

Analysis of Variance Table

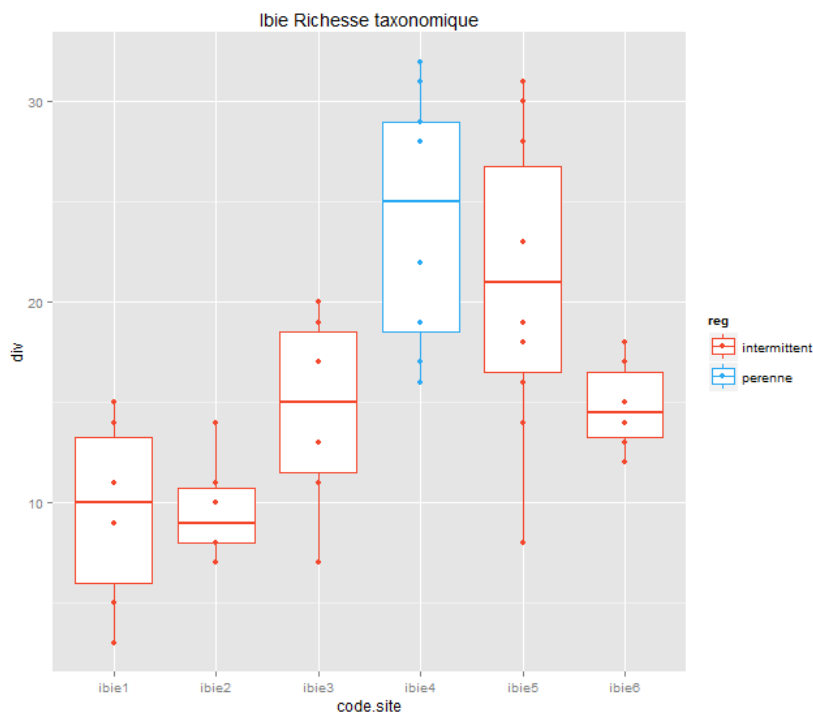
Response: div

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
reg	1	391.02	391.02	17.9696	0.0001434 ***
date	5	989.47	197.89	9.0943	1.044e-05 ***
reg:date	4	34.36	8.59	0.3948	0.8110297
Residuals	37	805.13	21.76		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Figure 8. Boxplots de la richesse taxonomique en fonction du régime par campagne, et test Anova2

Ibie (Plateau calcaire, 07)



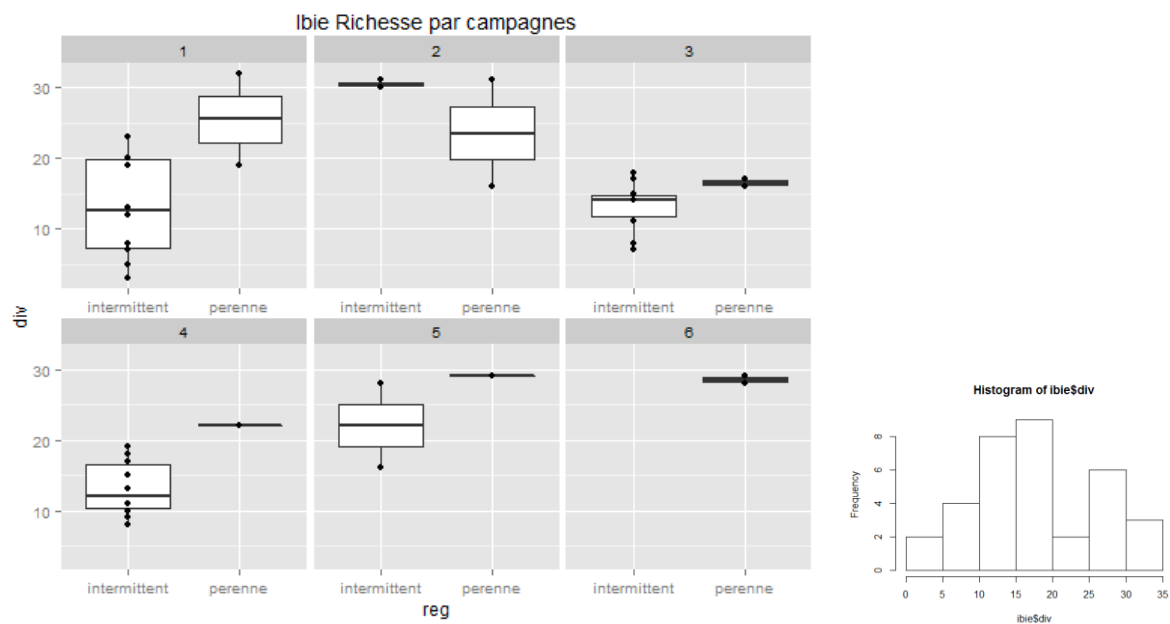
Boxplot des richesses taxonomiques par sites (1:amont, 6:aval)

Communautés :

Ce cours d'eau étant spécifique du point de vue des assèchements, ils se produisent en amont et en aval, le seul site pérenne étant localisé au milieu du bassin versant (sites 4 et 5). La richesse taxonomique des sites intermittents est très différente de celle du site prérenne ($p=0.0001095$), le site 5 étant cependant plus similaire au pérenne puisque n'ayant pas séché en 2013 (A).

Evolution temporelle :

Malgré sa variabilité temporelle inter-campagnes ($p=0.003929$), la richesse taxonomique entre sites intermittents et sites pérennes diffère peu dans le temps ($p=0.088928$) (Figure 9. Boxplots de la richesse taxonomique en fonction du régime par campagne, et test Anova2).



```
anova(lm(div ~ reg*date,ibie))
```

Analysis of Variance Table

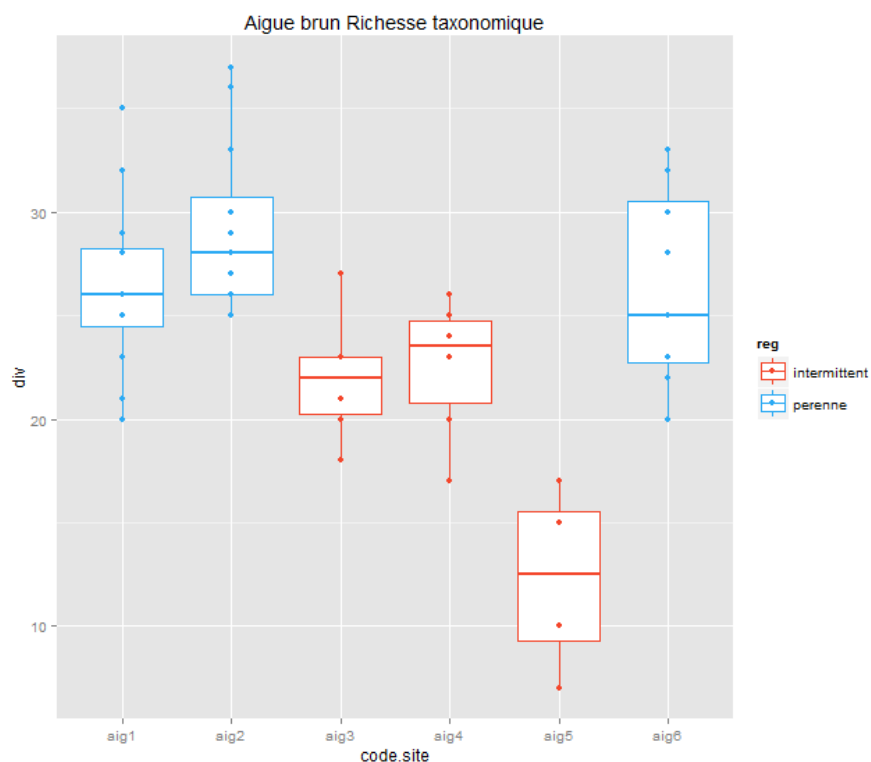
Response: div

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
reg	1	788.95	788.95	26.7287	9.593e-06 ***
date	5	629.20	125.84	4.2633	0.003929 **
reg:date	4	259.98	64.99	2.2019	0.088928 .
Residuals	35	1033.10	29.52		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Figure 9. Boxplots de la richesse taxonomique en fonction du régime par campagne, et test Anova2

Aigue brun (Luberon, 84)



Boxplot des richesses taxonomiques par sites (1:amont, 6:aval)

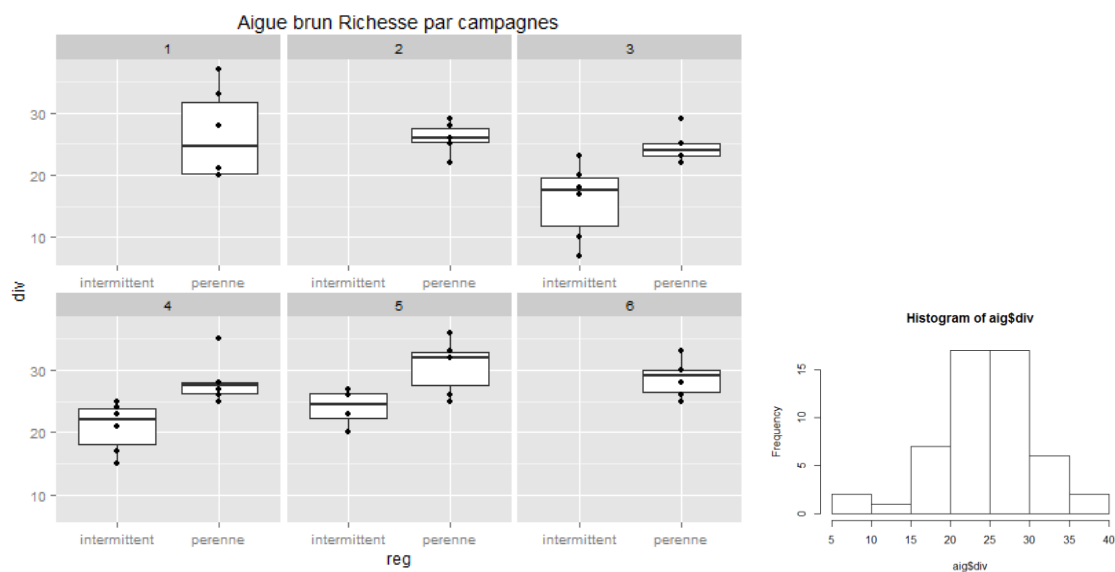
Communautés :

Deux groupes se séparent nettement, les sites intermittents (3,4,5) et les sites pérennes (1,2,6). La richesse taxonomique de ces groupes est très significativement différente ($p=2.277 \times 10^{-6}$).

Ce cours d'eau est également concerné par une très forte concrétion calcaire sur les habitats aquatiques (comme l'Audeux), pouvant parfois les limiter.

Evolution temporelle :

Malgré une variabilité temporelle inter-campagnes ($p=0.01466$), la richesse taxonomique entre sites intermittents et sites pérennes diffère peu dans le temps ($p=0.86226$) (Figure 10. Boxplots de la richesse taxonomique en fonction du régime par campagne, et test Anova2).



```
anova(lm(div ~ reg*date,aig))
```

Analysis of Variance Table

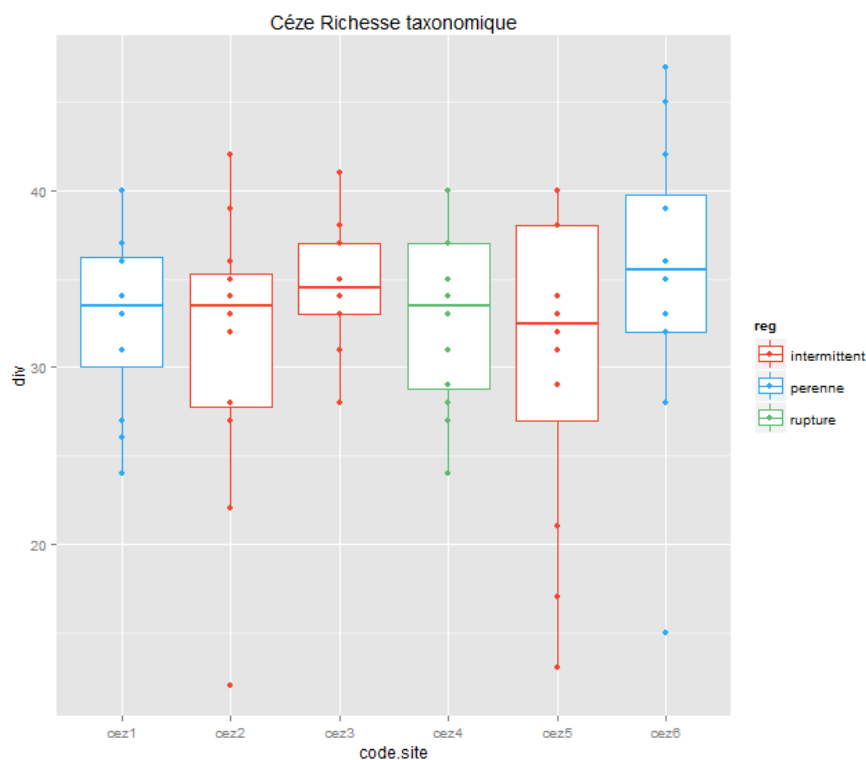
Response: div

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
reg	1	651.08	651.08	33.8870	6.65e-07 ***
date	5	309.87	61.97	3.2256	0.01466 *
reg:date	2	5.71	2.86	0.1487	0.86226
Residuals	43	826.17	19.21		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Figure 10. Boxplots de la richesse taxonomique en fonction du régime par campagne, et test Anova2

Cèze (Cevennes, 48-30)



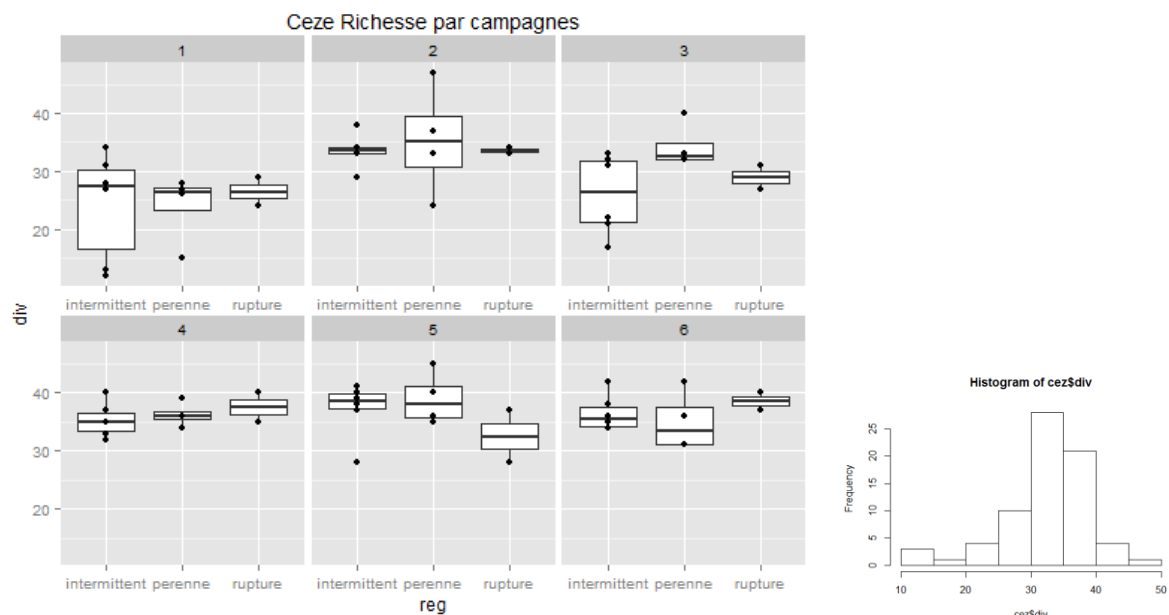
Boxplot des richesses taxonomiques par sites (1:amont, 6:aval)

Communautés :

Malgré l'existence des trois types de régime hydrologiques, il n'existe aucune différence significative de richesse taxonomique entre eux, tous sites confondus ($p=0.5974$). Les communautés benthiques sont très similaires malgré l'effet des assèchements et/ou le gradient longitudinal. Dans ce cas, les variables spatiales et temporelles mesurées n'influencent pas la distribution des communautés.

Evolution temporelle :

On note en revanche une très forte variabilité inter-campagnes de la richesse taxonomique ($p=6.748 \times 10^{-7}$) (Figure 11. Boxplots de la richesse taxonomique en fonction du régime par campagne, et test Anova2).



```
anova(lm(div ~ reg*date,cez))
```

Analysis of Variance Table

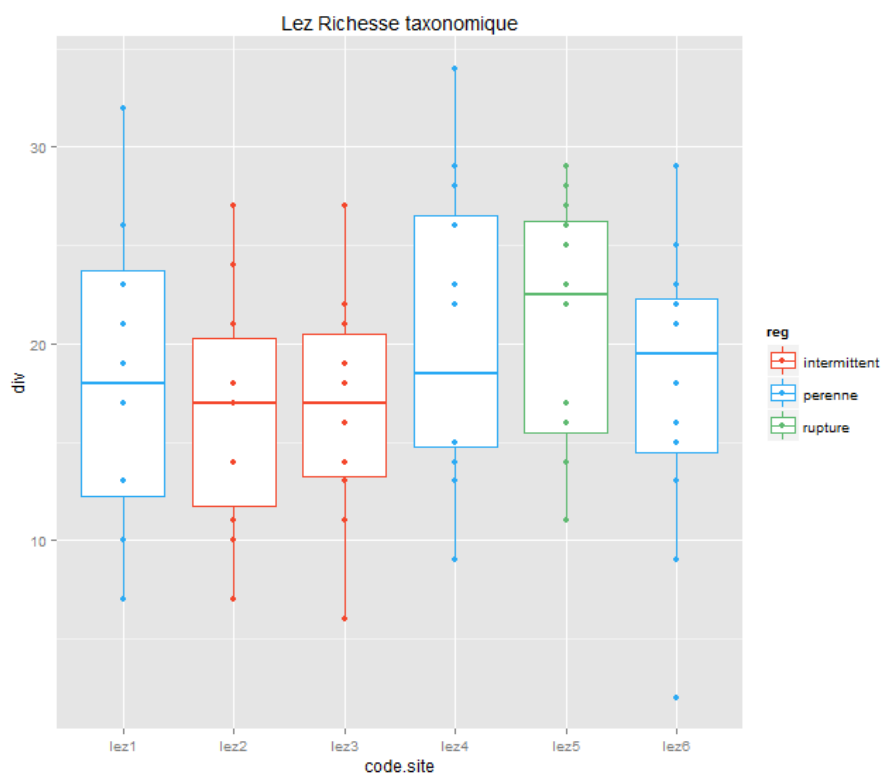
Response: div

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
reg	2	49.18	24.590	0.8432	0.4359
date	5	1481.78	296.356	10.1624	6.748e-07 ***
reg:date	10	212.90	21.290	0.7301	0.6929
Residuals	54	1574.75	29.162		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Figure 11. Boxplots de la richesse taxonomique en fonction du régime par campagne, et test Anova2

Lez (Préalpes calcaires, 26)



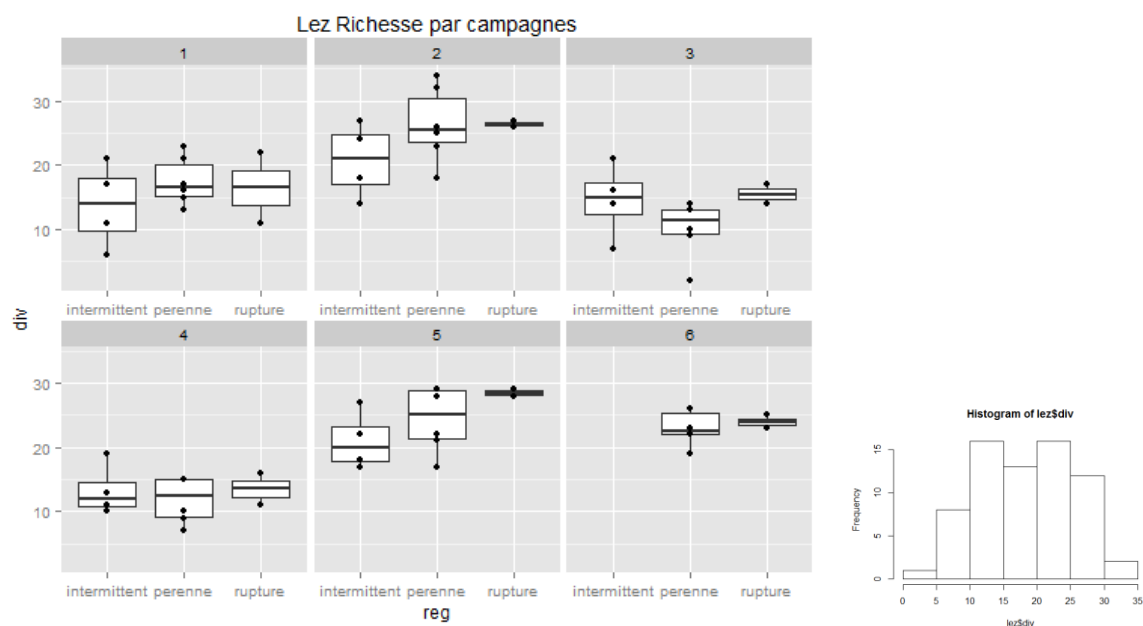
Boxplot des richesses taxonomiques par sites (1:amont, 6:aval)

Communautés :

Ce cas est similaire au précédent, la richesse taxonomique des sites intermittents est identique à celle des sites pérennes ($p=0.2557$). Ni les assèchements, ni le gradient longitudinal ne semble influencer la distribution des communautés.

Evolution temporelle :

La variabilité temporelle des richesses taxonomiques (tous sites confondus) est également très importante ($p=7.075 \times 10^{-10}$) (Figure 12. Boxplots de la richesse taxonomique en fonction du régime par campagne, et test Anova2.



```
anova(lm(div ~ reg*date,lez))
```

Analysis of Variance Table

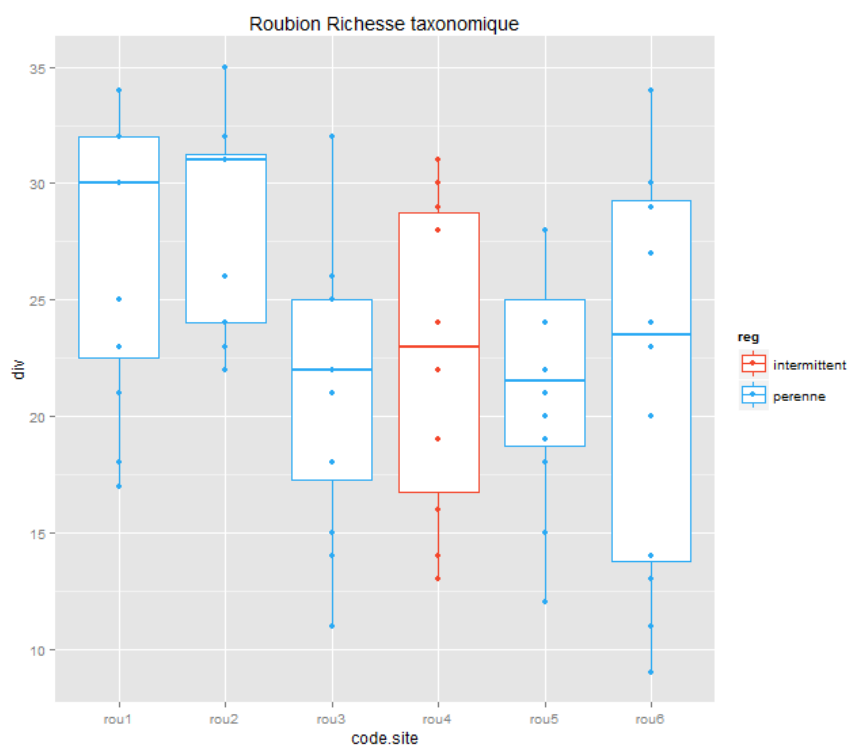
Response: div

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
reg	2	133.76	66.88	3.1077	0.05327 .
date	5	1833.10	366.62	17.0353	7.075e-10 ***
reg:date	9	190.42	21.16	0.9831	0.46520
Residuals	51	1097.58	21.52		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Figure 12. Boxplots de la richesse taxonomique en fonction du régime par campagne, et test Anova2

Roubion (Préalpes calcaires, 26)



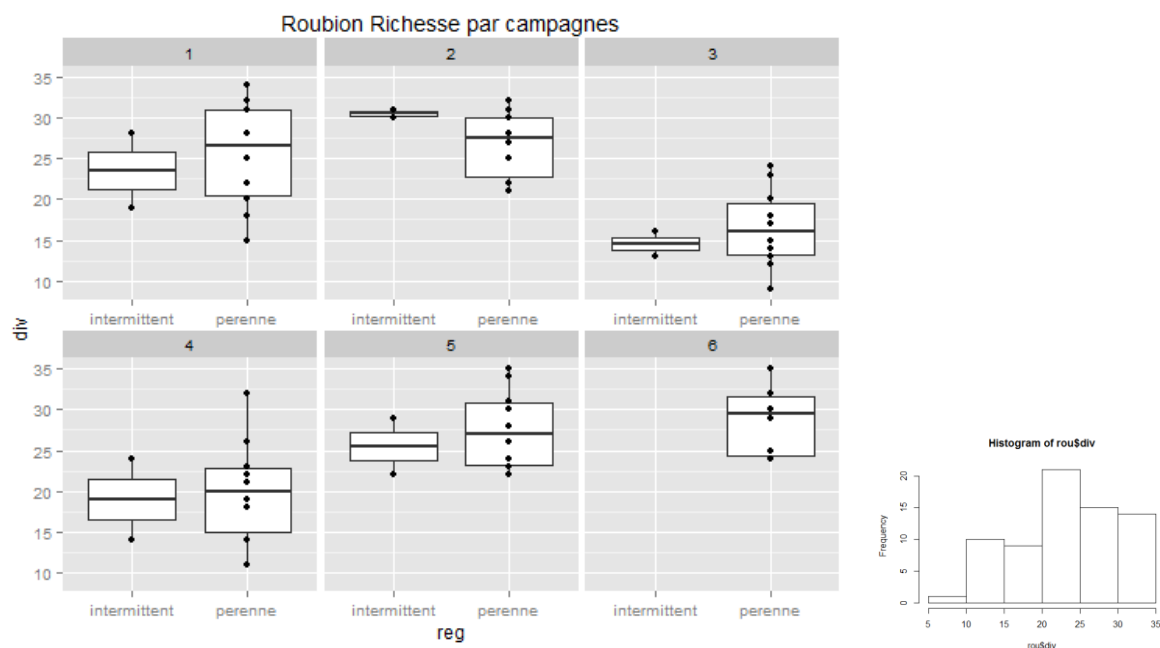
Boxplot des richesses taxonomiques par sites (1:amont, 6:aval)

Communautés :

La situation est également similaire aux deux cours d'eau précédents, il n'y a pas de différences de richesse entre sites pérennes et site intermittent ($p=0.5226$).

Evolution temporelle :

Dans ce cours d'eau, la variabilité temporelle de la richesse taxonomique est très forte, quel que soit le régime du milieu, intermittent ou pérenne ($p=3.875 \times 10^{-7}$) (Figure 13. Boxplots de la richesse taxonomique en fonction du régime par campagne, et test Anova2).



```
anova(lm(div ~ reg*date,rou))
```

Analysis of Variance Table

Response: div

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
reg	1	18.86	18.860	0.6809	0.4126
date	5	1428.32	285.663	10.3140	3.875e-07 ***
reg:date	4	42.57	10.642	0.3842	0.8191
Residuals	59	1634.10	27.697		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Figure 13. Boxplots de la richesse taxonomique en fonction du régime par campagne, et test Anova2

3-4-Conclusion :

L'analyse au cas par cas révèle des **différences de distribution** des communautés benthiques nettes et significatives entre certains **bassins versants**. De façon générale, on peut regrouper **deux types** de bassins, ceux dont les sites intermittents diffèrent nettement des sites pérennes (Clauge, Calavon, Aigue brun, Ibie, Audeux, Seguisous), et ceux pour lesquels il n'y pas de différences (Cèze, Lez, Roubion). Les données B devront apporter plus de précisions sur ce second type.

Cependant, deux points sont à souligner :

- Il ne semble pas exister de différences de structure des communautés entre les sites subissant des ruptures d'écoulements et ceux strictement intermittents. Il s'agit, dans ce cas, uniquement de la faune lotique colonisant les habitats des radier, mais en aucun cas une constatation concernant la faune globale et particulièrement celle des habitats lentières (mouilles par exemple). Ceci pouvant être lié à la méthode d'échantillonnage.

- Dans certains cours d'eau, en plus de la variabilité spatiale, on observe une forte variabilité temporelle des communautés benthiques, tous sites et régimes confondus. Ceci pourrait être lié aux caractéristiques mésologiques des bassins versants ou des tronçons (climat, morphologie, typologie...). Les données physiques (habitat) collectées en 2015 pourront probablement apporter des éléments de réponses à cette question.

4-Analyse inter-bassins

4-1-Généralisation des relations quantitatives assèchements/communautés benthiques

A partir des listes faunistiques totales issues des 11 bassins versants, plusieurs métriques descriptives des communautés benthiques sont calculées : Richesse taxonomique, densité (m^{-2}), richesse EPT¹, % EPT, abondance en diptères, richesse en diptères, % diptères, abondance en OCH², richesse en OCH, % OCH, diversité taxons aquatiques stricts³, % taxons aquatiques stricts, indice de Shannon et indice de Simpson. Ces métriques biotiques sont ensuite confrontées aux métriques abiotiques descriptives des assèchements (Tableau 2 Données assèchements et physico-chimie. * : issues des mesures temporelles + spatiales) : nombre d'assecs, durée moyenne d'assec (j), assec maximum (j), assec total (j) et la Flow Permanence (capteurs, annuelle).

L'objectif étant de mesurer les liens existants entre ces 2 groupes de variables (biotiques et abiotiques « assèchement »), nous chercherons à calculer leur corrélation et à construire un modèle linéaire permettant de prédire les réponses des communautés aux assèchements.

Ces métriques étant nombreuses, il importe tout d'abord de tester leurs corrélations entre elles pour sélectionner la ou les plus répondante(s). Une matrice des corrélations a donc été construite à partir des variables abiotiques et biotiques calculées (Figure 14. Matrice des corrélations entre les variables abiotiques « assèchement » et les variables biotiques. Les croix correspondent aux valeurs non significatives au seuil 5%)

Cette matrice met en évidence les corrélations entre variables (R^2 en échelle verticale, couleur des cases) et leur significativité au seuil de 5% (les croix correspondent aux valeurs non-significatives).

La variable biotique la plus significativement corrélée aux variables abiotiques d'assèchement est la **Richesse taxonomique totale** (nombre de taxons), même si les richesses résultant directement de cette première (EPT, Diptères, OCH) répondent également très bien.

La variable abiotique ayant la meilleure réponse face aux variables biotique est la **fréquence d'écoulement (FP)** ($R^2=0.96$, $P\text{-value}<0.0002$). Pour les analyses, le choix se portera donc sur ces deux variables. (Tableau 4. Matrices des coefficients de corrélations R^2 et des P-values entre la diversité taxonomique et EPT et les variables abiotiques « assèchement »)

¹ EPT, ordres des Ephéméroptères, Plécoptères et Trichoptères

² OCH, ordres des Odonates, Coléoptères et Hétéroptères

³ taxons réalisant la totalité de leur cycle biologique dans l'eau, sans stade terrestre ou aérien

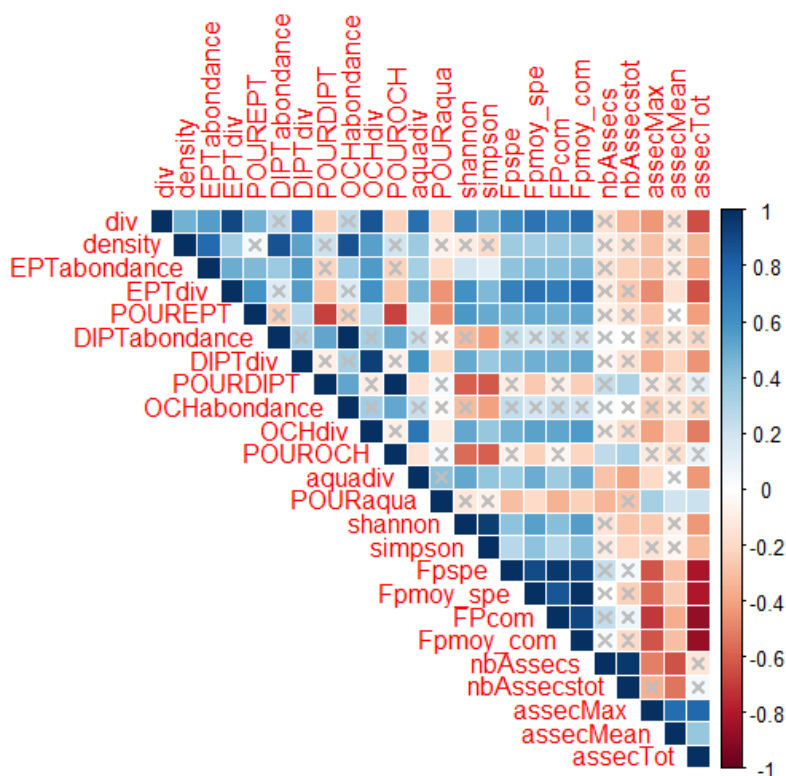


Figure 14. Matrice des corrélations entre les variables abiotiques « assèchement » et les variables biotiques. Les croix correspondent aux valeurs non significatives au seuil 5%

R²

	div	EPTdiv	Fpmoy_com	nbAssecs	nbAssecstot	assecMax	assecMean	assecTot
div	1.00	1.00	0.96	-0.13	-0.38	-0.69	-0.36	-0.91
EPTdiv	1.00	1.00	0.97	-0.08	-0.33	-0.72	-0.41	-0.92
Fpmoy_com	0.96	0.97	1.00	0.09	-0.16	-0.83	-0.55	-0.99
nbAssecs	-0.13	-0.08	0.09	1.00	0.97	-0.62	-0.86	-0.25
nbAssecstot	-0.38	-0.33	-0.16	0.97	1.00	-0.40	-0.71	0.01
assecMax	-0.69	-0.72	-0.83	-0.62	-0.40	1.00	0.91	0.90
assecMean	-0.36	-0.41	-0.55	-0.86	-0.71	0.91	1.00	0.65
assecTot	-0.91	-0.92	-0.99	-0.25	0.01	0.90	0.65	1.00

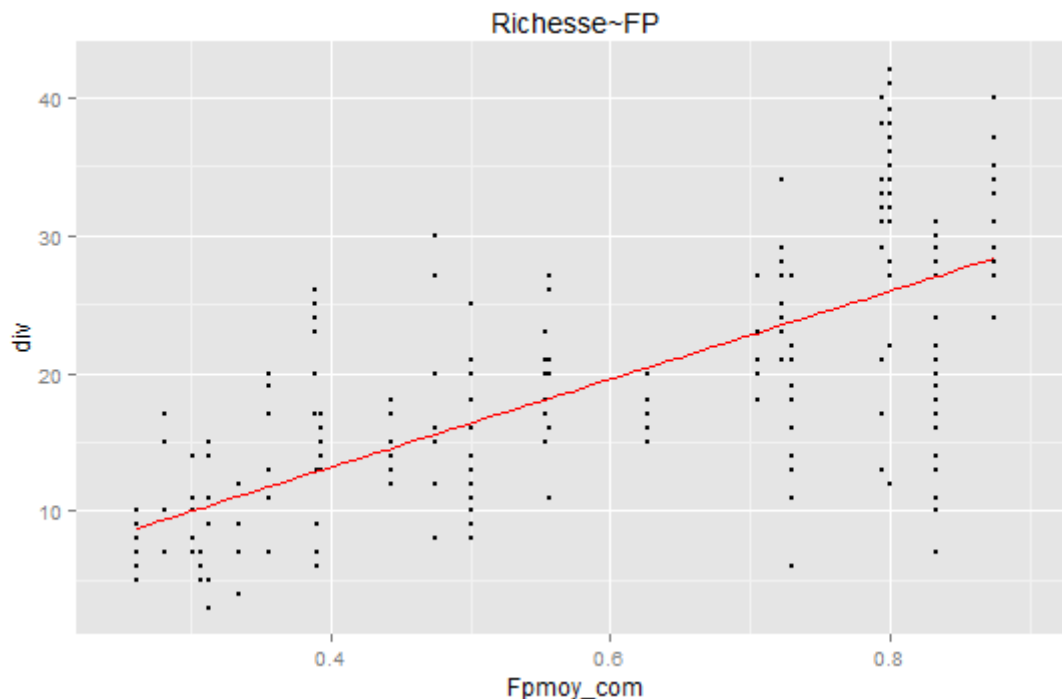
P-values

	div	EPTdiv	Fpmoy_com	nbAssecs	nbAssecstot	assecMax	assecMean	assecTot
div	0.0000	0.0002	0.7531	0.3575	0.0608	0.3782	0.0019	
EPTdiv	0.0000	0.0000	0.8496	0.4288	0.0432	0.3154	0.0010	
Fpmoy_com	0.0002	0.0000		0.8266	0.6984	0.0105	0.1601	0.0000
nbAssecs	0.7531	0.8496	0.8266		0.0000	0.0984	0.0066	0.5584
nbAssecstot	0.3575	0.4288	0.6984	0.0000		0.3197	0.0505	0.9848
assecMax	0.0608	0.0432	0.0105	0.0984	0.3197		0.0017	0.0021
assecMean	0.3782	0.3154	0.1601	0.0066	0.0505	0.0017		0.0805
assecTot	0.0019	0.0010	0.0000	0.5584	0.9848	0.0021	0.0805	

Tableau 4. Matrices des coefficients de corrélations R² et des P-values entre la diversité taxonomique et EPT et les variables abiotiques « assèchement »

4-2-Modèle linéaire :

Nous cherchons à modéliser les relations entre la durée des assèchements (résumée par une fréquence de mise en eau annuelle, la Flow Permanence) et la richesse taxonomique des sites échantillonnés. Dans ce cas, tous les sites intermittents de 9 bassins versants seront pris en compte (2 bassins n'ayant subi aucun assèchement en 2013).



```
lm(formula = biotindicestemp$Fpmoy_com ~ biotindicestemp$div)
Residuals:
    Min       1Q   Median       3Q      Max
-0.30823 -0.10897 -0.00899  0.07693  0.41565
Coefficients:
            Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept)   0.314643   0.023115   13.61  <2e-16 ***
biotindicestemp$div 0.014719   0.001057   13.93  <2e-16 ***
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
Residual standard error: 0.1472 on 220 degrees of freedom
(126 observations deleted due to missingness)
Multiple R-squared:  0.4687,    Adjusted R-squared:  0.4663
F-statistic: 194.1 on 1 and 220 DF, p-value: < 2.2e-16
```

Figure 15. Régression linéaire entre la Flow Permanence (FP) et la richesse taxonomique totale

Il existe donc un lien positif ($R^2=0.46$) entre la Flow Permanence et la richesse taxonomique, très significative ($p<2.2 \times 10^{-16}$), suivant le modèle linéaire (Figure 15. Régression linéaire entre la Flow Permanence (FP) et la richesse taxonomique totale) :

$$Y = 0.014x + 0.314$$

De façon très générale, ces résultats montrent que plus les assèchements sont longs dans le temps, plus la richesse taxonomique décroît.

On obtient des résultats similaires en utilisant la richesse taxonomique en EPT (Figure 16 Régression linéaire entre la Flow Permanence (FP) et la richesse EPT).

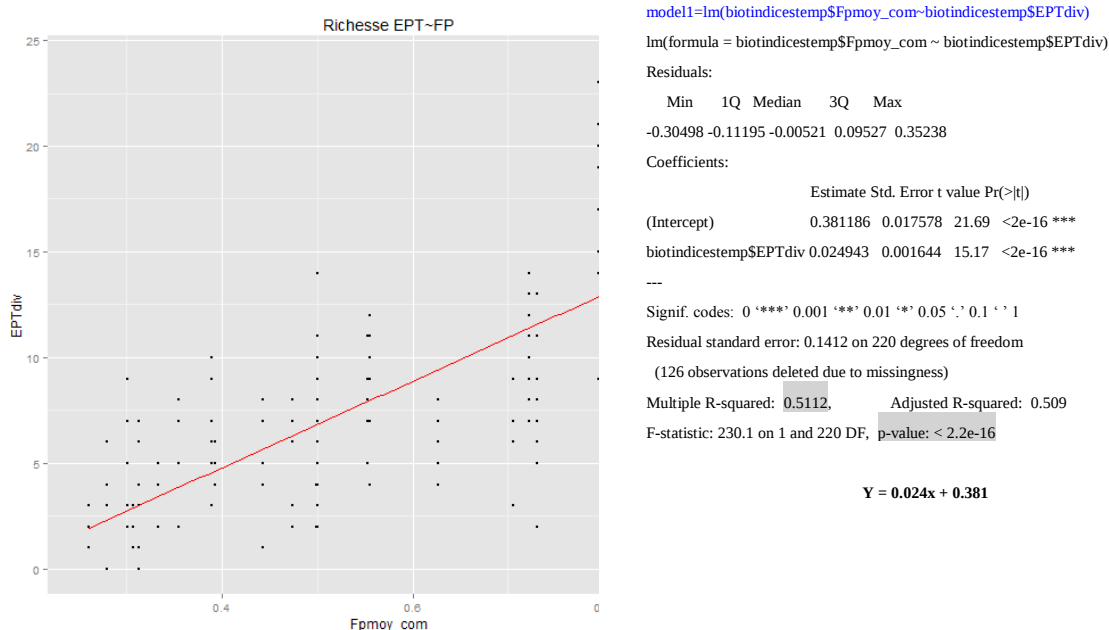


Figure 16 Régression linéaire entre la Flow Permanence (FP) et la richesse EPT

Ces taxons, pour la plupart rhéophiles, sont majoritairement présents dans les habitats lotiques, et de ce fait particulièrement sensibles :

-d'une part à la méthode de prélèvement utilisée ici (échantillonnage en tête de radier)

-et d'autre part aux effets directs des assèchements ou des déconnexions des mouilles (perte d'habitats lotiques).

De plus, ce sont les ordres d'insectes aquatiques comprenant les taxons les plus sensibles aux perturbations (hydrologiques, morphologiques, chimiques...).

Les communautés d'EPT semblent donc globalement bien répondre aux assèchements ; plus ces derniers durent dans le temps et moins ces taxons sont diversifiés ($R^2=0.51$; $P\text{-value}<2.2e-16$) et abondants ($R^2=0.24$; $P\text{-value}<2.946e-15$).

4-3-Influence du bassin versant :

L'analyse individuelle des bassins versants met en évidence une variabilité des corrélations (Tableau 5. Coefficients R^2 et $P\text{-values}$ des régressions linéaires entre richesse taxonomique et FP par bassin versant- * : bassins avec seulement 1 ou 2 sites intermittents en 2013.). Parmi ces 9 bassins, certains ne montrent pas de liens statistiques entre la richesse taxonomique et les assèchements, alors que ce lien existe à l'échelle inter-bassins. Les compléments de la seconde année (B) seront indispensables à une hiérarchisation et à une généralisation plus ou moins robuste des relations assecs/communautés par type de cours d'eau.

L'effet des assèchements sur les communautés, lorsqu'il est quantifiable, est détaillé dans le tableau 4, par bassin versant. Il s'agit des corrélations entre la durée des assèchements (FP) et la richesse taxonomique.

Cours d'eau	R ²	P-value
Aigue brun	0,4247	<1,667e-07
Audeux	0,8747	<2,2e-16
Calavon	0,3925	<1,901e-06
Cèze	0,01359	0,3751
Clauge	0,5418	<5,059e-10
Ibie	0,4559	<1,183e-05
Lez*	0,02859	0,1681
Petit Buëch	NA	NA
Roubion*	0,006037	0,5226
Seguissous	0,05795	0,1573
Toulourenc	NA	NA

Tableau 5. Coefficients R² et P-values des régressions linéaires entre richesse taxonomique et FP par bassin versant-* : bassins avec seulement 1 ou 2 sites intermittents en 2013.

Les bassins versants pour lesquels les liens assèchements/communautés sont significatifs sont : l'Aigue brun, l'Audeux, le Calavon, la Clauge et l'Ibie. Ceux ne montrant pas de liens statistiques sont la Cèze, le Seguissous, le Lez et le Roubion.

4-4-Influence du pattern d'assèchement :

amont : $p\text{-value}$: 0.0002572, R^2 = 0.1748 ; médian : $p\text{-value}$: 3.13e-13, R^2 = 0.4627 ; aval : $p\text{-value}$: 8.516e-14, R^2 = 0.8478

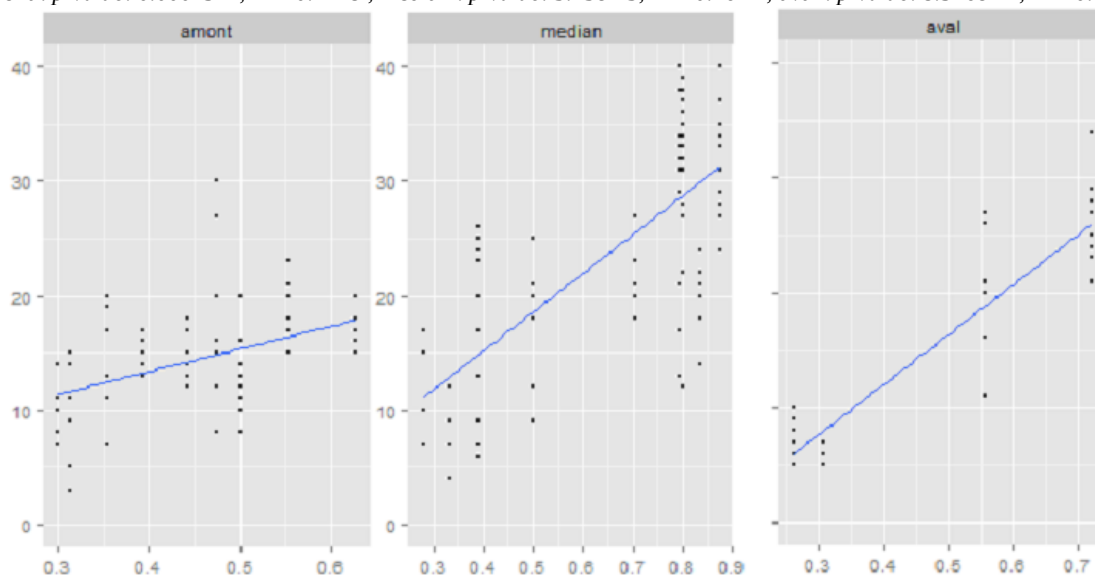


Figure 17 Modèles linéaires richesse~FP par patterns d'assèchements (x=FP, y=Richesse)

La Figure 17 Modèles linéaires richesse~FP par patterns d'assèchements (x=FP, y=Richesse) met nettement en évidence les corrélations entre assècs et communautés, en fonction du pattern d'assèchement. Ces liens, qui restent néanmoins toujours significatifs, peuvent être variables.

Il faut donc tester le modèle initial en incluant la variabilité spatiale des corrélations (par bas sin versant et/ou par pattern d'assèchement). Pour cela des modèles linéaires à effets mixtes ont été utilisés. Il s'agit de fitter des modèles linéaires richesse = f(FP) avec une pente fixe (la même pour chaque BV) ou aléatoire (la pente peut varier légèrement entre les BV suivant une loi Normale) et de sélectionner le modèle le plus performants et parcimonieux en effectuant des tests de vraisemblance. Le facteur « position spatiale des assèchements dans le BV » a lui aussi été testé. Dans ce cas, ont été conservés les bassins avec au moins deux sites intermittents (soit 2 valeurs de FP différentes).

Résultats du modèle mixte :

```
lm00=lme(div~1, random=~1 | cours.eau, data=biotindicestemp, method="ML")
> ### LME avec intercept random et pente fixe
> lm1=lme(div~Fpmoy_com, random=~1 | cours.eau, data=biotindicestemp, method="ML")
> ### LME avec intercept et pente random
> lm2=lme(div~Fpmoy_com, random= ~ Fpmoy_com | cours.eau, data=biotindicestemp, method="ML")
> ### LME avec slope random et pente random et introduction facteur PATTERNS
> lm3=lme(div~Fpmoy_com*pattern, random= ~1| cours.eau, data=biotindicestemp, method="ML")

anova(lm00,lm1, lm2, lm3)
  Model df   AIC    BIC  logLik  Test L.Ratio p-value
lm00   1  3 1286.702 1296.475 -640.3510
lm1    2  4 1205.922 1218.952 -598.9610 1 vs 2 82.78002 <.0001
lm2    3  6 1200.192 1219.737 -594.0962 2 vs 3  9.72961  0.0077
lm3    4  8 1198.000 1224.060 -590.9998 3 vs 4  6.19288  0.0452
```

4-5-Conclusion :

Le meilleur modèle est celui qui donne une pente aléatoire variant entre les 3 catégories de position spatiale d'assèchement : la pente est la plus **forte** pour les assèchements **médians** et **faible** pour les assèchements **amont**.

5-Influence des patterns spatiaux d'assèchement sur la résilience des communautés

5-1-Résilience

La résilience d'une communauté est définie comme étant sa capacité à revenir à un état initial ou à un état déterminé après une modification ou une altération. Dans le cas d'un secteur intermittent, elle correspond à la capacité de ses communautés à revenir à un état pré-assèchement, une fois la remise en eau effectuée.

La mesure de cette résilience, sous cet angle, nécessite de disposer de deux années d'échantillonnage sur les mêmes sites afin de comparer les communautés pré et post assèchement, ce qui sera réalisés à partir des données B.

Mais une autre perspective est également possible, il s'agit de comparer les sites intermittents aux sites pérennes, en ciblant les communautés « pérennes » comme référentiel.

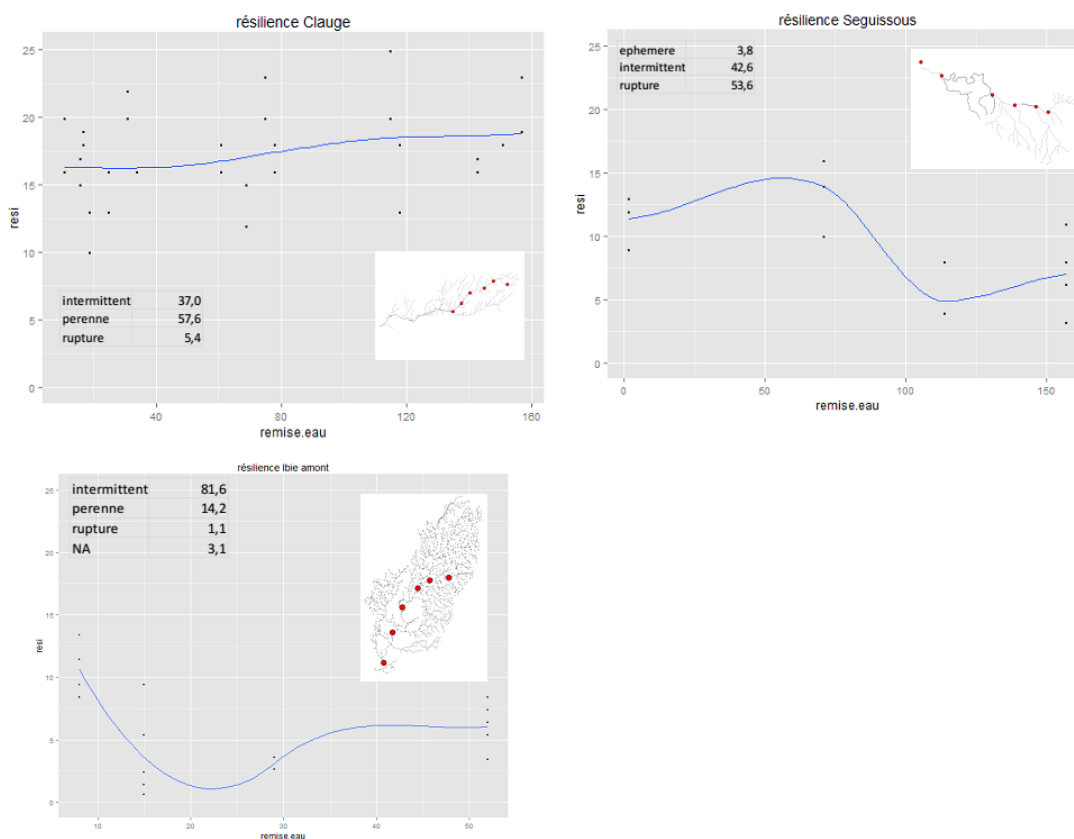
Le calcul se fait par cours d'eau à partir de la richesse taxonomique. Pour chaque prélèvement en site intermittent, il s'agit de calculer une différence à la moyenne des sites pérennes, en valeur

absolue. Ces écarts sont ensuite plotés en fonction de la durée de la remise en eau (jours), par bassin versant.

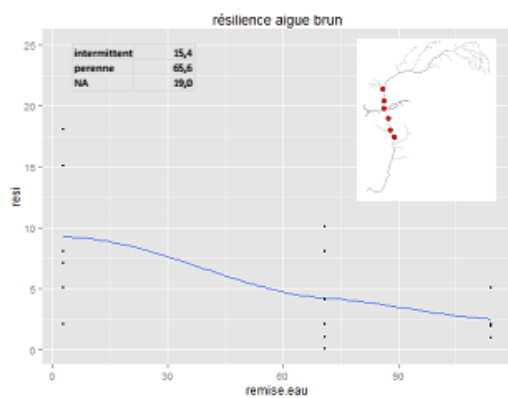
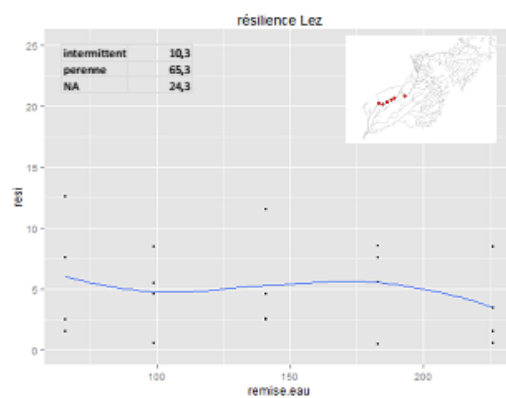
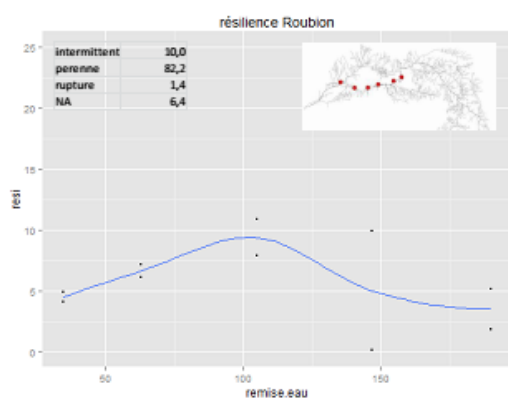
On trace finalement une courbe de tendance qui renseignera sur l'évolution des écarts à la référence « pérenne ». Dans le cas où la richesse taxonomique pérenne est supérieure à celle intermittente, plus la courbe s'approche de 0, plus les communautés s'enrichissent d'un point de vue numéraire (plus elles se rapprochent de la richesse des sites pérennes). A l'inverse, plus la courbe s'éloigne de l'axe des abscisses, plus les communautés se raréfient en taxons et s'éloignent de celles des sites pérennes.

L'objectif étant de hiérarchiser cette résilience par rapport à la position spatiale des assèchements, les résultats sont présentés en regroupant les bassins par patterns.

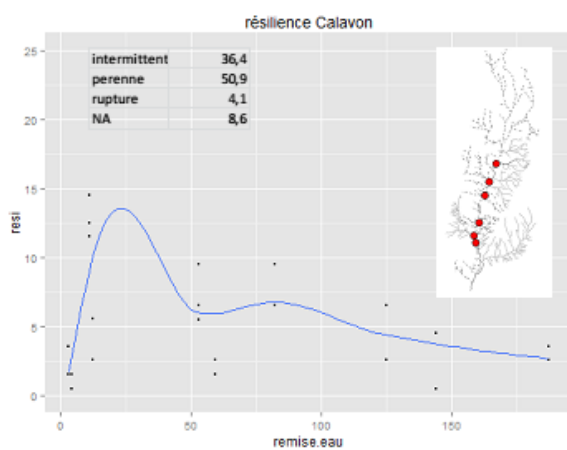
Assèchements amonts



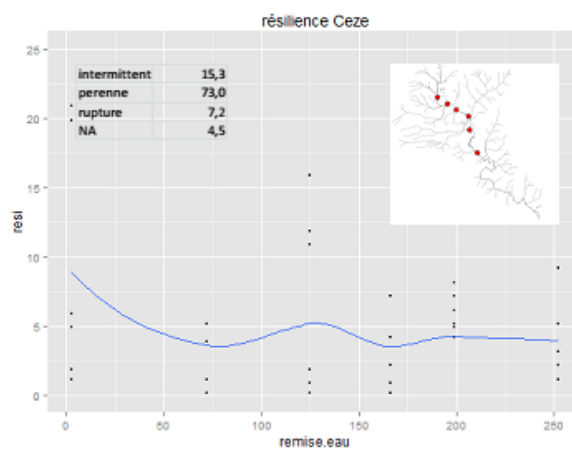
Assèchements médians



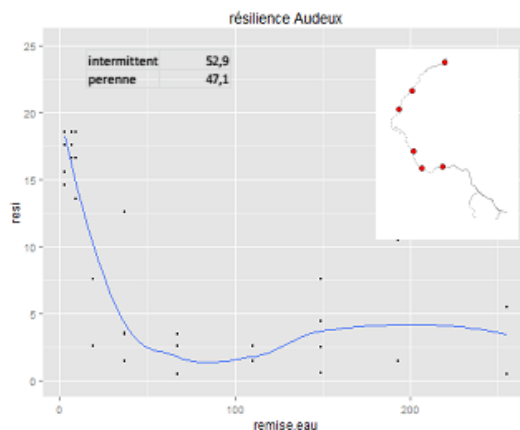
97



98



Assèchements aval



Il y a un modèle dominant dans ces résultats, c'est la tendance à la baisse de cet écart, et donc à un rapprochement, dans le temps, des communautés intermittentes de celles des pérennes (seulement en terme de richesse taxonomique). Concernant les patterns d'assèchements médians, plus la durée depuis la **remise en eau est longue**, plus les **communautés s'enrichissent en taxons** et tendent vers celles des secteurs pérennes, avec plus ou moins d'intensité.

Le bassin subissant des assèchements en aval est d'autant plus marqué par cette tendance, qui se voit bien plus rapide.

En revanche, les bassins aux assèchements amont, ne répondent pas de cette façon. L'écart peut se resserrer, mais il se stabilise toujours, et parfois même augmente comme dans le cas de la Clauge (la richesse taxonomique diminuant). De façon simplifiée, le pool de taxons est très rapidement à son optimum après la remise en eau et peut même décroître progressivement par la suite, sans tendre vers celui des sites pérennes.

5-2-Proposition d'une typologie simple des cours d'eau intermittents sur la base de leur résilience, et donc de leur vulnérabilité, liée à la position des assèchements dans les réseaux hydrographiques.

Suite à ces analyses, deux points peuvent être relevés :

- il existe des cours d'eau intermittents où l'effet des assèchements n'est pas visible sur les communautés benthiques (Roubion, Cèze...), alors qu'il l'est significativement sur d'autres systèmes.

- Dans ce second type de cours d'eau, la position des assèchements influence la résilience et la structure des communautés.

Concernant le premier point, la seconde année d'échantillonnage sera indispensable pour l'explorer plus précisément.

Concernant le second, on peut d'ores et déjà affirmer que les secteurs intermittents situés en aval de réseaux pérennes (patterns médians et avals) semblent plus résilients, ils pourraient se rapprocher plus rapidement de leur « optimum taxonomique » que les cours d'eau aux assèchements amont.

Il en est de même pour ces derniers, mais de façon bien plus **contrastée**. La résilience est beaucoup plus lente et suit rapidement un schéma de « latence ». En effet, la richesse taxonomique tend, au début, à se rapprocher de celle des sites pérennes, mais elle se stabilise très rapidement après la remise en eau, et peut parfois diminuer. Les bassins présentant des assèchements amont n'ont sans doute pas de sources de colonisateurs importantes à proximité car la dérivé ou la zone hyporhéique, qui sont tous deux impliqués fortement dans la résilience, ne peuvent être efficace dans les tête de bassins.

En cours d'eau intermittent, les patterns médians subissent les mêmes pressions sélectives d'assèchement que les patterns amont, mais la connexion depuis l'amont avec les sites pérennes admettrait une résilience différente. Le flux amont-aval (dérive), présent uniquement dans de ce type de milieu, pourrait contribuer continuellement à l'augmentation de la richesse taxonomique en apportant des taxons, contrairement aux milieux confinés en amont dont le flux amont-aval est impossible.

Dans ce cas, les communautés pourraient être préférentiellement sélectionnées par leurs caractères de résistance aux assèchements. La richesse de ces milieux leur est propre et différente des sites pérennes et ce quel que soit la durée depuis la remise en eau (cf. site rupture de la Clauge).

Les données de la seconde année (B) permettront d'approfondir et de chiffrer ces résultats.

6-La zone hyporhéique comme source de résilience

Dans un travail de thèse connexe à ce projet mené par Ross Vander Vorste à l'IRSTEA, le rôle de la zone hyporhéique sur la résilience des communautés a été mis en évidence.

L'assèchement (disparition complète d'eau en surface pour une durée donnée) est une perturbation naturelle affectant les cours d'eau dans de nombreuses régions du monde. De plus en plus de cours d'eau pérenne s'assèchent en réponse au changement global et des besoins croissants en eau. L'assèchement agit comme un filtre environnemental fort qui diminue la richesse et modifie l'abondance et la composition des communautés aquatiques. La persistance des communautés est en grande partie expliquée par leur résilience. Toutefois, cela peut ne pas être généralisable à tous les hydro-systèmes car les communautés peuvent être plus ou moins sensibles à l'assèchement en fonction du régime de perturbations rencontré. Il s'agit du principe de co-tolérance : les communautés des cours d'eau naturellement très perturbés (i.e. crues, remobilisations du substrat) devraient être dominées par des taxons possédant des traits biologiques leur conférant une résilience ou résistance élevée à d'autres perturbations tels que les assèchements. De plus, les processus sous-jacents à cette forte résilience (i.e. la dérive, l'oviposition, la migration verticale dans la zone hyporhéique) et leur

importance respective sont encore peu étudiés, notamment à des échelles spatiales pertinentes avec celles auxquelles agissent les perturbations. Si la compréhension des processus qui favorisent la résilience des communautés est actuellement un axe majeur de recherche en écologie des communautés, elle permet aussi en d'améliorer la gestion et la restauration des cours d'eau face aux changements environnementaux futurs.

Dans cette thèse, l'objectif était d'étudier et de comprendre la résilience des communautés dans un écosystème largement répandu et naturellement très perturbé, à savoir les rivières alluviales intermittentes. Utilisant les invertébrés aquatiques comme modèle biologique, ont été couplé différentes approches méthodologiques, allant des suivis de terrain, des expérimentations *in-situ* et des mésocosmes en laboratoire.

6.1. Les communautés d'invertébrés des rivières alluviales sont très résilientes à l'assèchement (Vander Vorste et al., 2015a)

Dans cette étude, la résilience des communautés dans 8 rivières alluviales du sud-est de la France a été décrite. Pour cela ont été comparé les communautés d'invertébrés aquatiques avant et après des assèchements modérés (2-3 semaines) et sévères (1-3 mois) dans des tronçons pérennes. Aucune différence de richesse taxonomique, composition ou diversité fonctionnelle des communautés n'a été trouvée entre les tronçons pérennes et intermittents, et ce quelle que soit la durée d'assèchement. Notamment, dans les tronçons soumis à de sévères assèchements, les communautés étaient, 19 jours après la remise en eau, similaires à celles observées dans les tronçons pérennes. Ces résultats indiquent une résilience exceptionnelle de ces communautés dans les rivières alluviales et ont de nombreuses implications en termes de gestion et de prédiction des effets du changement global sur la biodiversité aquatique. Le régime très perturbé de ces rivières sélectionne vraisemblablement des espèces résistantes et résilientes, augmentant ainsi la résilience des communautés. Toutefois, il est fort probable qu'il existe d'autres explications complémentaires, et notamment la présence de refuges lors des assèchements. Dans ces systèmes alluviaux, la zone hyporhéique (sédiments saturés en eau sous le lit de la rivière) est notamment très développée et accessible. Il est fort possible que cette zone soit une source de colonisateurs lors des remises en eau.

6.2. Est-ce que la dérive est le principal processus permettant la résilience des communautés d'invertébrés aquatiques? Une expérience de terrain dans une rivière alluviale et intermittente (Vander Vorste et al., 2015b).

La dérive a longtemps été considérée comme le processus principal permettant la résilience des communautés. Cette hypothèse a été testée dans une rivière alluviale intermittente par des expériences *in situ*, notamment pour explorer l'idée que la zone hyporhéique pourrait être une source majeure de colonisateurs. Six chenaux ont été totalement asséchés pendant 1 semaine, tandis que 3 autres (contrôles) ont été laissés en eau. Puis, les chenaux ont été remis en eau pendant 4 semaines, en retenant (n=3) ou non (n=3) les flux d'organismes issue de la dérive. La structure des communautés, leur composition et leur fonction ont été comparées entre les traitements, et le potentiel de colonisation par la dérive, la zone hyporhéique, l'oviposition et la capacité de résistance à la dessiccation ont été quantifiés. Les communautés recolonisaient tous les sites après deux semaines de remise en eau,

confirmant la forte résilience de ces dernières dans les systèmes alluviaux. Contrairement aux hypothèses, la structure des communautés d'invertébrés, leur composition et leur traits fonctionnels n'étaient pas modifiés que la dérive soit bloqué ou non. Ces résultats indiquent que la dérive n'était pas le processus principal permettant la résilience des communautés dans cette rivière. Au contraire, les résultats suggèrent que la zone hyporhéique est la principale source de recolonisation expliquant la forte résilience des communautés. Par conséquent, le rôle de la zone hyporhéique dans la résilience des communautés doit être considéré comme essentiel par les gestionnaire face l'augmentation des pressions provenant du changement climatique et de l'altération des débits. Toutefois, les facteurs environnementaux stimulant l'utilisation de la zone hyporhéique par les invertébrés dans les rivières intermittentes restent un mystère.

6.3. *Gammarus pulex* (crustacés: amphipodes) évite les fortes températures de l'eau et la compétition par une migration verticale dans la zone hyporhéique: une expérience en mésocosmes.

Avant la disparition complète d'eau en surface, durant les phases initiales de l'assèchement, la température de l'eau peut dépasser les seuils physiologiques de tolérance de nombreuses espèces. De plus, la réduction de la taille de l'écosystème conduit à une concentration des organismes, résultant en une compétition intra et interspécifique très élevée. Pour tester l'influence respective de ces deux facteurs sur la migration verticale des organismes dans la zone hyporhéique, 36 mésocosmes consistant en des colonnes de PVC recréant ce qui se produit dans une rivière alluviale qui s'assèche ont été utilisés, tout en conservant une zone hyporhéique avec des températures plus faibles. Les hypothèses suivantes ont été testée i) *Gammarus pulex* migre dans la zone hyporhéique afin d'éviter l'augmentation de la température en surface et la compétition intraspécifique, ii) la migration aurait des conséquences négatives sur la survie, sur la consommation de feuilles et sur la réserve énergétique des organismes, iii) ces deux facteurs sont synergiques. L'augmentation de la température à 25°C ainsi que l'augmentation de la densité par 3 entraîne une migration de *G. pulex* dans la zone hyporhéique. De même, la survie, la consommation de feuilles et la réserve en glycogène ont été réduites dans les traitements à haute température et densité, indiquant la présence d'un compromis entre des conditions de surfaces difficile et un environnement hyporhéique contraint. En revanche, l'interaction des deux facteurs ne semble pas synergique, la compétition n'étant pas plus forte que prévue à hautes températures. Cette étude montre que les invertébrés évitent les températures supérieures à 20°C et la compétition intraspécifique en utilisant la zone hyporhéique comme refuge. Ces résultats ont des implications importantes dans un contexte de changement climatique entraînant des hausses de température et l'assèchement accru des cours d'eau. Il reste toutefois à déterminer comment la capacité de la zone hyporhéique à servir de refuge évolue dans le temps, puisque son utilisation a un coût physiologique

6.4. La profondeur de la zone hyporhéique pendant l'assèchement de la rivière influence la résilience de *Gammarus pulex* et altère le fonctionnement de l'écosystème (Vander Vorste et al., 2015c).

Les migrations verticales des invertébrés dans la zone hyporhéique favorisent la résilience des communautés. Cependant, les facteurs limitant ces mouvements, comme la profondeur de la zone hyporhéique, sont relativement peu connus. En mésocosmes, il a été testé comment la résilience de

Gammarus pulex, mesurée par la survie et le % de individus retourné à la surface (% RTS), était affectée par un assèchement d'une semaine avec différentes profondeurs de zone hyporhéique (contrôle, -5 cm, -30 cm, à sec). La décomposition des feuilles a été suivie en surface afin d'évaluer les effets du niveau de l'eau sur le fonctionnement de l'écosystème et les réserves en glycogène des organismes afin d'estimer le coût énergétique associés à la migration dans la zone hyporhéique. Deux populations, provenant de rivières intermittentes et pérennes, ont été testés afin d'évaluer la variabilité inter-population de la réponse aux assèchements et la potentiel adaptation locale. La survie et % RTS ont été respectivement réduits jusqu'à 39 et 52%, dans les traitements -30 cm et à sec, induisant des effets en cascade sur la décomposition des feuilles, qui a été réduite jusqu'à 46%. Une forte variabilité inter-population est mesurée concernant le % RTS, mais en général, peu de différences ont été observées sur la survie et la décomposition des feuilles. Ces résultats suggèrent que des variations, même faible, de la profondeur de la zone hyporhéique lors d'assèchements, pourraient réduire la résilience et entraîner des effets en cascade sur le fonctionnement des écosystèmes en diminuant le rôle de la zone hyporhéique comme source de colonisation dans les rivières intermittentes. Ces résultats préconisent une gestion accrue de la zone hyporhéique, notamment dans les systèmes où celle-ci est menacée par les prélèvements en eau dans la nappe.

En conclusion de ce travail de thèse, les assèchements n'ont pas toujours des effets sévères sur les communautés d'invertébrés des rivières alluviales qui semblent très résilientes. Cette résilience est en partie due au filtrage des espèces du pool régional et la co-tolérance à de multiples perturbations naturelles. Ceci implique de bien considérer les régimes de perturbations actuels et historiques afin d'affiner les prédictions des effets des assèchements des cours d'eau sur leur biodiversité et fonctionnement écologique. D'autre part, dans ces rivières alluviales, la zone hyporhéique peut constituer une source d'invertébrés jouant un rôle primordial dans la résilience des communautés. A la manière de banque de graines, ces « réserves » d'organismes favorisent la persistance des communautés, diminuent les risques d'extinction locale, permettent la coexistence d'espèces compétitrices et influencent sans doute la structure génétique des populations et communautés. Cependant, l'utilisation de la zone hyporhéique par les organismes a sans doute des limites puisqu'elle a un coût physiologique. En termes de gestion, l'accent devrait être mis sur la préservation de l'existence et accessibilité de la zone hyporhéique dans les rivières alluviales afin de préserver cette capacité de résilience face aux changements globaux. De futures travaux pourraient généraliser ces résultats en explorant comment la résilience des communautés est affectée par les perturbations sur différents types d'écosystèmes présentant des gradients de perturbations. Il sera également important de quantifier les effets de la compétition en conditions environnementales stables ou sévères afin de comprendre le rôle de « storage effect » de la zone hyporhéique, notamment sur la coexistence des espèces. De plus en plus de rivières autrefois pérennes s'assèchent, d'où l'intérêt de mener des études permettant de tester les impacts de l'assèchement sur la résistance à la dessiccation, la tolérance thermique et le comportement de migration verticale et cela avec des peuplements provenant de cours d'eau intermittents et pérennes. Cela permettra de tester si les organismes de populations de milieux pérennes ont acquis les mêmes adaptations physiologiques et comportementales que ceux des populations de rivières naturellement intermittentes. Enfin, en terme de gestion, il apparaît essentiel de localiser à large échelle les tronçons de rivières où la zone hyporhéique pourrait jouer un rôle majeur dans la résilience en développant un outil de gestion basé sur la géomorphologie (i.e. tronçons contraints vs plaines alluviales, dépôts sédimentaires, taille du substrat), l'hydrologie (i.e. profondeur de la zone hyporhéique) et l'occupation de sol (i.e. % sol cultivés, prélèvements dans la nappe, risque de colmatage).

7-Première évaluation du potentiel de bio-indication des communautés d'invertébrés lors des phases asséchées.

Si le présent projet n'avait pas vocation à prendre en compte les phases terrestres en vue de tester des outils de bio-indications, des résultats obtenus, couplés à ceux de la littérature, permettent de dégager 3 pistes qu'il s'agira d'explorer dans de futures recherches.

7-1-Les invertébrés hyporhéiques

Dans les cours d'eau alluviaux, la zone hyporhéique peut persister durant les phases d'assecs. C'est le cas de l'Eygues (Vaucluse) sur laquelle des expérimentations ont mis en évidence que cette zone était la principale source de colonisateurs après un assec en surface (Vander Vorste et al. 2015). Composées essentiellement d'espèces benthiques durant les assecs, les communautés de la zone hyporhéique pourraient alors être utilisées pour suivre l'état écologique des CEIs. Toutefois, pour cela, il est nécessaire de déterminer leur capacité à rendre compte de perturbations anthropiques tout en étant dans un environnement plus « stressant » (zone hyporhéique) que leur habitat en général (zone benthique). Il sera donc nécessaire de tester l'indice I2M2 en utilisant les communautés de la zone hyporhéique et de l'adapter du fait des particularités liées à cet habitat (zone interstitielle, diversité d'habitat réduite, densités différentes, etc).

7-2-Les invertébrés aquatiques sous forme de résistance à l'assèchement

Dans d'autres cas, la zone hyporhéique s'assèche également au cours des phases d'assec, comme par exemple sur l'Albarine (Datry 2012). Il existe aussi des cours d'eau sans zone hyporhéique du fait de leur position dans les têtes de bassin ou de la géologie. Dans ces 2 cas, les invertébrés aquatiques peuvent persister sous des formes de résistance à l'assèchement dans les premières dizaines de centimètres du lit (Datry et al. 2012) et ce pendant plusieurs semaines ou mois en attendant le retour de conditions favorables (écoulement en surface). Sur l'Albarine, 50% des espèces d'invertébrés benthiques se trouvent sous des formes de résistance durant les premières semaines d'assec, bien que leur diversité et densité décroît considérablement avec la durée d'assèchement (Datry et al. 2012). Cette « banque de graine » qu'il est possible de ré-inonder en conditions contrôlées pourrait donc être utilisée pour évaluer l'état écologique d'un site lors d'absence d'eau en surface. Toutefois, il est nécessaire de déterminer si elle traduirait des perturbations autres que l'assèchement, sa durée ou sa fréquence. De plus, il faudrait mettre au point un protocole simple de ré-inondation en laboratoire pour que cette piste devienne réalisable en routine. Il sera important de vérifier la fonctionnalité d'un tel bio-indicateur sur des cours d'eau naturellement intermittents ainsi que des cours d'eau s'asséchant suite à des pressions humaines.

7-3-Les invertébrés terrestres

Durant les phases asséchées, des communautés d'invertébrés terrestres colonisent les lits de rivières asséchés (Steward et al. 2011, Corti et al. 2013, Corti & Datry 2015). Ces communautés peuvent être de simples sous échantillons de celles des zones ripariennes, comme c'est le cas sur l'Albarine (Corti & Datry 2015) ou alors être plus spécifiques, comme c'est le cas sur des rivières en Italie et en Australie (Steward et al. 2011). La richesse de ces communautés peut être 4-5 fois

supérieures à celle des communautés aquatiques au même site durant les périodes en eaux (Corti & Datry 2015). Dans tous les cas, ces communautés pourraient être utilisées pour rendre compte de l'état écologique de la rivière durant les phases d'assecs. Certains développements en Australie montrent qu'il est ainsi possible de coupler une surveillance aquatique et terrestre des réseaux (Steward et al. 2012). Toutefois il reste nécessaire 1) de déterminer comment ces communautés répondent à divers types de perturbations, 2) de mettre au point un protocole de terrain adapté au suivi en routine sur les réseaux hydrographiques, 3) de cibler des taxons dont la taxonomie est bien établie (eg. Fourmis, Coléoptères, Araignées), et 4) de construire un bio-indicateur. Il sera important de vérifier la fonctionnalité d'un tel bio-indicateur sur des cours d'eau naturellement intermittents ainsi que des cours d'eau s'asséchant suite à des pressions humaines. Enfin, des liens entre état écologique de la zone riparienne, et son évaluation, et celui des lits de rivières asséchées devra être explorés, notamment dans les cas où les communautés seraient très proches.

8-Synthèse internationale du statut juridique et des pratiques de gestion des cours d'eau intermittents

Le statut légal des CEI et leur intégration dans les pratiques de gestion, les textes législatifs et les décisions dépendent largement de leur définition par les autorités et de l'intention de les protéger. Même dans les pays où les CEI sont dominants, ils ne sont pas légalement reconnus comme faisant partie du réseau hydrographique (Acuña et al. 2014). Par exemple, aux USA, the Clean Water Act protège les cours d'eau navigables pérennes et leurs affluents pérennes, considérés comme « jurisdictional waters » tandis que ceux qui sont intermittents le sont au cas par cas (EPA 2009, Doyle & Bernhardt 2011, Tableau 6 Critères et implications pour l'inclusion des CEIs aux USA, en Europe et Australie (Queensland). D'après Acuña et al. (2014)). Ceci provoque des délais conséquents dans les prises de décisions, une confusion et un flou auprès des propriétaires, gestionnaires et juristes. Il y a notamment eu un cas juridique en 2006 (the Rapanos case) au cours duquel l'étendue du champ d'application de la Clean Water Act a été réduit: il est désormais nécessaire de démontrer que la masse d'eau concernée a un nexus significatif avec une masse d'eau navigable (Tableau 6 Critères et implications pour l'inclusion des CEIs aux USA, en Europe et Australie (Queensland). D'après Acuña et al. (2014)). Un travail est en cours par l'US Environmental Protection Agency pour définir plus clairement les masses d'eau protégées par la Clean Water Act en tentant notamment d'inclure des critères sur la permanence d'écoulement.

Dans l'Union Européenne, la reconnaissance des masses d'eau intermittente est aléatoire et dépend des classifications internes au pays Tableau 6 Critères et implications pour l'inclusion des CEIs aux USA, en Europe et Australie (Queensland). D'après Acuña et al. (2014)). La Grèce ou l'Espagne ont 1-3 types de masses d'eau intermittents, la France ou l'Allemagne aucun, bien que 20-35% du réseau y soit intermittent (Munné & Prat 2004, Snelder et al. 2013). Sous la Directive Cadre Européenne, chaque autorité de bassin peut choisir la méthode de classification des masses d'eau, la méthode autorisant le plus de flexibilité étant souvent privilégiée. Ceci a conduit à des inconsistances dans les classifications nationales conduisant souvent à ignorer le caractère intermittent des masses d'eau (Tableau4, Acuña et al. 2014).

Au contraire, en Australie, tant au niveau fédéral qu'étatique, les CEIs sont souvent explicitement reconnu comme des cours d'eau, bien que la vieille définition légale de cours d'eau implique la pérennité de l'écoulement (Tableau 6 Critères et implications pour l'inclusion des CEIs aux USA, en Europe et Australie (Queensland). D'après Acuña et al. (2014), Burke 2012). Les CEIs sont souvent inclus dans les plans de gestion (eg. Le Murray-Darling Basin). Par exemple, dans le Queensland, une politique de gestion quantitative des débits pour protéger les valeurs écologiques des CEIs a été mise en place, définissant les durées maximales de périodes de débit nuls pour permettre la persistance des refuges aquatiques et ne pas stresser la végétation rivulaire (Acuña et al. 2014).

8-1-Prospective

Pour intégrer les CEIs dans les politiques de gestion de l'eau, il faut qu'ils soient définis comme faisant partis à part entière des réseaux hydrographiques du moment 1) qu'ils coulent une partie de l'année (sans indication de durée minimale car aucun élément ne permet d'en définir une) et que ce débit permette une connexion hydrologique avec le réseau pérenne, ou 2) qu'ils abritent une faune aquatique ou terrestre unique. Toutefois, il est aussi impératif d'y associer les écosystèmes souterrains et latéraux auxquels ils sont fonctionnellement liés.

Il est urgent de lever les freins scientifiques et sociaux qui limitent la mise en place des politiques de gestion intégrant les CEIs. Tout d'abord, il est nécessaire de déterminer leur présence et caractéristiques hydrologiques au sein des réseaux. Les photos aériennes ou satellitaires étant peu efficaces pour les détecter (au moins en milieu tempéré, Benstead & Leigh 2012), un travail de terrain (eg ONDE, réseau en Poitou Charente) et/ou la pause de capteurs appropriés est nécessaire (Datry et al. 2014). En second lieu, il est nécessaire de raffiner les bio-indicateurs actuels, voire en développer de nouveaux basés sur les organismes en forme de résistance aux assecs, les organismes hyporhéiques ou les organismes terrestres. Il sera intéressant de s'inspirer de ce qui est fait en Californie ou dans certains états Australien (Acuña et al. 2014, Mazor et al. 2014), mais également d'innover. Une étude de l'US EPA a montré que les gains économiques liés à la protection des CEIs dépassaient largement les coûts, même élevés de leur prise en compte dans la gestion de la ressource en eau (EPA 2013). Ceci est d'autant plus vrai dans les régions où la ressource en eau est tendue et où les sociétés dépendent des CEIs, comme le pourtour Méditerranéen.

Il apparait aussi important de lister et de chiffrer les services écosystémiques que les CEIs rendent, de manière à améliorer la perception sociale négative dont ils font l'objet (Boulton 2014). Si l'intermittence n'est pas un stresser mais une composante à part entière du régime hydrologique des CEIs naturels, il n'en est pas de même pour les CEIs d'origine anthropique. Arriver à faire la part des choses entre origine naturelle ou anthropiques de l'intermittence sera un challenge nécessaire pour développer des actions de conservation, suivi et restauration efficaces et adaptées.

Une synthèse complète établie par des juristes et gestionnaires de plusieurs pays (USA, Espagne, Australie, Afrique du Sud) est en cours et sera publiée sous forme d'un chapitre dans le livre 'Intermittent Rivers & Ephemeral Streams : Ecology & Management » édité notamment par T. Datry

419 chez Elsevier (publication prévu 01/01/2017). Il est à noter qu'un projet Européen (SMIRES, Science
420 & Management of Intermittent Rivers and Ephemeral Streams) auquel participe notamment Benoit
421 Terrier et des partenaires tant scientifiques que gestionnaires de 16 pays démarre en 2016 (coordination
422 T. Datry) sur la question de la gestion des CEIs à l'échelle Européenne.

423

Continent	Inclusion criteria	Implications of inclusion	Implications of exclusion
USA	Is navigable; A tributary connected to a navigable waterway AND flows at least seasonally; OR, Significantly affects chemical, physical or biological integrity of navigable waters	Pollutant discharge allowed only where permits are issued and it is consistent with meeting water quality standards Compensatory mitigation required if dredge or fill material discharged Assessment of status every 2 years	Unprotected Potential to be designated as a regulated point source No assessment of status
Europe	Depends on typology method used in a given River Basin District	Human activities of any kind restricted by the River Basin Management Plan (RBMP) Assessment of status every 1 year	Likely restrictions on human activities based on the RBMP, if likely affecting downstream water bodies No assessment of status
Australie (Queensland)	Under the Queensland Water Act (2000) a watercourse is defined as "a river, creek or other stream, including a stream in the form of an anabranch or a tributary, in which water flows permanently or intermittently, regardless of the frequency of flow events", and so it is explicit in including temporary streams.	Temporary rivers and streams are regularly included in water resource policy and management and in ecological status assessment	not applicable

Tableau 6 Critères et implications pour l'inclusion des CEIs aux USA, en Europe et Australie (Queensland). D'après Acuña et al. (2014).

RBD	Mean length (km WB-1)	River network density (m km- 2)	Consideration of intermittency	Intermittency extent (% of WB)
Catalan	15.5	231	Yes	62.40
Cyprus	11.8	273	Yes	92.12
Ebro	18.7	152	Yes	20.08
Guadalquivir	32.5	163	Yes	4.70
Jucar	18	121	Yes	10.10
Albarine	19.8	320	No	0
Asse	52	250	No	0

Tableau 7 Caractérisation des masses d'eau (RBD) dans différents bassins en Europe et confrontation à l'intermittence réelle suite à la mise en place de la DCE. WB pour water body. D'après Acuña et al. (2014).

9-Synthèse générale

A la suite de ces analyses, il apparaît tout d'abord que la variable mesurant les assèchements définie par la permanence d'écoulement ou Flow Permanence (**FP**), de par son caractère intégrateur de toutes les autres variables d'assèchement (durée, moyenne, etc...) est celle **expliquant le mieux les variables biologiques** des communautés benthiques.

Ensuite, l'étude au cas par cas des différents bassins versants a montré que les assèchements structurent les communautés benthiques dans la plupart des cours d'eau intermittents, mais qu'il existe également des systèmes pour lesquels les assèchements ont peu d'effets sur ces communautés, comme les cours d'eau alluviaux.

L'étude à large échelle a permis une généralisation des relations quantitatives entre les assèchements et la structure des communautés en cours d'eau intermittents obtenu sur l'Albarine et l'Asse en 2009-2012 à 11 nouveaux bassins. Les modèles statistiques expliquant les liens assèchements-biodiversité sont généralisables. Il en ressort une relation forte, qui peut être variable en fonction du contexte hydromorphologique et du pattern d'assèchement. De manière synthétique, chaque 10% de FP en moins à l'année, 1-1,5 taxons disparaissent des communautés. Ces relations générales ont des implications fortes quand à 1) notre capacité prédictive pour évaluer les changements de biodiversité sous contrainte climatique (seule la température est généralement considérée), 2) la généralité des mécanismes impliqués dans la résilience des communautés.

Les communautés des réseaux hydrographiques subissant des assèchements en tête de bassin (patterns amont) sont moins corrélées à la FP (et moins résilientes). Celles des réseaux s'asséchant au milieu ou en aval répondent différemment et dans ce sens, sont beaucoup plus corrélées à la FP.

La résilience est également variable selon le pattern d'assèchement, puisque les communautés se voient beaucoup plus résilientes, en comparaison des secteurs pérennes, dans les contextes d'assèchements médians par rapport aux contextes amont.

Ceci permet d'établir une première hiérarchisation des cours d'eau intermittents basée sur leur résilience, et donc sur la vulnérabilité de leurs communautés à se rétablir à la suite des assèchements ou tout autre perturbation. Lorsque les assèchements surviennent en têtes de bassin (pattern amont), les communautés sont plus spécifiques et souvent moins diversifiées, et ni la dérive (car en amont), ni la zone hyporhéique (car composé d'un substrat peu poreux en général) ne peuvent contribuer à la résilience de ces communautés qui ne peuvent jamais atteindre les caractéristiques de celles des secteurs pérennes aval. A l'inverse, lorsque les assèchements surviennent en parties médianes ou avals, les communautés sont plus proches de celles des secteurs pérennes et sont également plus résilientes puisqu'elles tendent structurellement, dans le temps, à se rapprocher de celles des secteurs pérennes de manière rapide. **Le pattern spatial d'assèchement influence donc à la fois la structure des communautés et leur résilience.**

Dans les prochains travaux, il s'agira d'explorer les mécanismes de résilience. Si le rôle joué par la zone hyporhéique a été montré dans un projet connexe (Vander Vorste et al. 2015a ;b ;c), les autres sources de résilience et les dynamiques de recolonisation des communautés dans les têtes de bassins devront faire l'objet de travaux spécifiques.

10-Références

- Acuña, V., Datry, T., Marshall, J., Barceló, D., Dahm, C. N., Ginebreda, A., ... & Palmer, M. A. (2014). Why should we care about temporary waterways. *Science*, 343(6175), 1080-1081.
- Arnell N.W., (1999). Climate change and global water resources. *Global Environmental Change* 9: S31–S46.
- Benstead, J. P., & Leigh, D. S. (2012). An expanded role for river networks. *Nature Geoscience*, 5(10), 678-679.
- Bernard T., & Moetapele N., (2005). Desiccation of the Gomoti River: Biophysical process and indigenous resource management in Northern Botswana. *Journal of Arid Environments* 63(1): 256-283.
- Boulton, A. J. (2014). Conservation of ephemeral streams and their ecosystem services: what are we missing?. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 24(6), 733-738.
- Cigizoglu H.K., Bayazit M. & Önöz B., (2005). Trends on the maximum, mean and low flows of Turkish rivers. *Journal of Hydrometeorology* 6: 280–295.
- Corti, R., & Datry, T. (2012). Invertebrates and sestonic matter in an advancing wetted front travelling down a dry river bed (Albarine, France). *Freshwater Science*, 31(4), 1187-1201.
- Datry, T., Larned, S. T., & Tockner, K. (2014). Intermittent rivers: a challenge for freshwater ecology. *BioScience*, bit027.
- Datry T., (2012). Benthic and hyporheic invertebrate assemblages along a flow intermittence gradient: effects of duration of dry events. *Freshwater Biology* 57(3): 563-574.
- Datry T., Snelder T., Pella H., Sauquet E., Catalogne C., & Sauquet E., (2012)a. Typologie des cours d'eau temporaires en France métropolitaine. Cemagref - ONEMA, 52 pp.
- Datry T., Corti R., Philippe M., Claret C., Dumont B., Sauquet E., Le Goff G., & Roger P., (2012)b. Rivières intermittentes du bassin RMC: fonctionnement écologique dans un contexte de mise en application de la DCE. Rapport final Cemagref – Agence de l'Eau RM&C. 61 pp.
- Datry T., Corti R., & Philippe M., (2012)c. Spatial and temporal aquatic-terrestrial transitions in the temporary Albarine River, France: responses of invertebrates to experimental rewetting. *Freshwater Biology* 57(4): 716-727.
- Döll P. & Schmied H.M., (2012). How is the impact of climate change on river flow regimes related to the impact on mean annual runoff? A global-scale analysis. *Environmental Research Letters* 7: 014-037.
- Doyle, M. W., & Bernhardt, E. S. (2010). What is a stream? *Environmental science & technology*, 45(2), 354-359.

- Dudgeon D., Arthington A.H., Gessner M.O., Kawabata Z.I., Knowler D.J., Leveque C., et al., (2006). Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation. *Biological Review* 81: 163-182.
- EPA (2009) Clean Water Act, Definition of “Waters of the U.S.”; <http://water.epa.gov/lawsregs/guidance/wetlands/CWAwaters>.
- EPA (2013) Economic analysis of proposed revised definition of waters of the United States; www.eenews.net/assets/2013/12/06/document_pm_04.pdf.
- Fritz K.M. & Dodds W.K., (2004). Resistance and resilience of macroinvertebrate assemblages to drying and flood in a tallgrass prairie stream. *Hydrobiologia* 527: 99–112.
- Greenwood M.J. & McIntosh A.R., (2010) Low river flow alters the biomass and population structure of a riparian predatory invertebrate. *Freshwater Biology* 55: 2062-2076.
- Lake, P. S. (2003). Ecological effects of perturbation by drought in flowing waters. *Freshwater biology*, 48(7), 1161-1172.
- Larned S.T., Datry T., & Robinson C., 2007. Invertebrate and microbial responses to inundation in an ephemeral river reach in New Zealand: effects of preceding dry periods. *Aquatic Sciences* 69: 554–567.
- Larned S.T., Datry T., Arscott D.B., & Tockner K., (2010). Emerging concepts in temporary-river ecology. *Freshwater Biology* 55: 717-738.
- Maasri A., Dumont B., Claret C., Archambaud-Suard G., Gandouin E., & Franquet E., (2008). Tributaries under Mediterranean climate: their role in macrobenthos diversity maintenance. *C. R. Biologies* 331 : 547–558.
- Mazor, R. D., Stein, E. D., Ode, P. R., & Schiff, K. (2014). Integrating intermittent streams into watershed assessments: applicability of an index of biotic integrity. *Freshwater Science*, 33(2), 459-474.
- Meybeck M., (2003). Global analysis of river systems: from Earth system controls to Anthropocene syndromes. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 358: 1935-1955.
- Munné, A., & Prat, N. (2004). Defining river types in a Mediterranean area: a methodology for the implementation of the EU Water Framework Directive. *Environmental management*, 34(5), 711-729.
- Nadeau T.L., & Rains M.C., (2007). Hydrological connectivity of headwaters to downstream waters: introduction to the featured collection. *Journal of the American Water Resources Association* 43(1): 1-4.
- Paetzold A., Schubert C. & Tockner K., (2005). Aquatic terrestrial linkages along a braided-river: Riparian arthropods feeding on aquatic insects. *Ecosystems* 8: 748-759.

- Pasquini A.I., & Depetris P.J., (2007). Discharge trends and flow dynamics of South American rivers draining the southern Atlantic Seaboard: an overview. *Journal of Hydrology* 333: 385-399.
- Postel S.L., (2000). Entering an era of water scarcity: the challenges ahead. *Ecological Applications* 10(4): 941–948.
- Renard B., (2006). Détection et prise en compte d'éventuels impacts du changement climatique sur les extrêmes hydrologiques en France. Thèse de l'INP Grenoble, soutenue le 20 septembre 2006, 361 p.
- Sauquet E., & Haond M., (2003). Examen de la stationnarité des écoulements du Rhône en lien avec la variabilité climatique et les actions humaines. Actes du colloque " Barrages et développement durable en France ", 18 novembre 2003, Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable, Paris, France, Cemagref Ed., 261-270.
- Snelder, T. H., Datry, T., Lamouroux, N., Larned, S. T., Sauquet, E., Pella, H., & Catalogne, C. (2013). Regionalization of patterns of flow intermittence from gauging station records. *Hydrology and Earth System Sciences*, 17(7), 2685-2699.
- Stanley E.H., Buschman D.L., Boulton A.J., Grimm N.B., & Fisher S.G., (1994). Invertebrate resistance and resilience to intermittency in a desert stream. *American Midland Naturalist* 131: 288-30.
- Steward, A.L., von Schiller, D., Tockner, K., Marshall, J.C. & Bunn, S.E. (2012). When the river runs dry: human and ecological values of dry riverbeds. *Frontier in Ecology & Environment* 10(4): 202–209.
- Stromberg J. C., Bagstad K. J., Leenhouts J. M., Lite S. J. & Makings E., (2005). Effects of increased stream flow intermittency on channel vegetation of a semi-arid region river (San Pedro River, Arizona). *River Research & Applications* 21:1–14.
- Vander Vorste, R., Corti, R., Sagouis, A., & Datry, T. (2015)a. Invertebrate communities in gravel-bed, braided rivers are highly resilient to flow intermittence. *Freshwater Science*, 10 (1086).
- Vander Vorste, R., Malard, F., & Datry, T. (2015)b. Is drift the primary process promoting the resilience of river invertebrate communities? A manipulative field experiment in an intermittent alluvial river. *Freshwater Biology*.
- Vander Vorste, R., Mermillod- Blondin, F., Hervant, F., Mons, R., Forcellini, M., & Datry, T. (2015)c. Increased Depth to the water table during river drying decreases the resilience of *Gammarus pulex* and alters ecosystem function. *Ecohydrology*.
- Williams D.D. (2006). *The Biology of Temporary Waters*. Oxford University Press, Oxford, U.K., 337 p.
- Zhang Q., Jiang T., & Germmer M., (2005). Precipitation, temperature and discharge analysis from 1951 to 2002 in the Yangtze River basin, China. *Hydrological Sciences Journal* 50(1): 65–80.