



HAL
open science

Changements globaux et assèchement des zones humides fluviales : conséquences sur les processus biogéochimiques et les communautés d'invertébrés

Arnaud Dehédin

► **To cite this version:**

Arnaud Dehédin. Changements globaux et assèchement des zones humides fluviales : conséquences sur les processus biogéochimiques et les communautés d'invertébrés. Sciences agricoles. Université Claude Bernard - Lyon I, 2012. Français. NNT : 2012LYO10237 . tel-00976026

HAL Id: tel-00976026

<https://theses.hal.science/tel-00976026>

Submitted on 9 Apr 2014

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

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

THÈSE

présentée à

L'UNIVERSITÉ DE LYON

ECOLE DOCTORALE 341 (E2M2)

« Evolution, Ecosystèmes, Microbiologie, Modélisation »

par Mr DEHÉDIN Arnaud

pour obtenir le grade de Docteur en Hydrobiologie

CHANGEMENTS GLOBAUX ET ASSÈCHEMENT DES ZONES HUMIDES FLUVIALES : CONSÉQUENCES SUR LES PROCESSUS BIOGÉOCHIMIQUES ET LES COMMUNAUTÉS D'INVERTEBRÉS

Directeurs de thèse : Pierre Marmonier et Bernard Montuelle

soutenue publiquement le 29 Novembre 2012

devant la commission d'examen formée de :

Mr Bruno Combourieu, Professeur, Université de Lyon

Mr Jean-Nicolas Beisel, Maître de conférences, Université de Metz

Mme Evelyne Franquet, Professeur, Université de Aix-Marseille

Mr Pierre Marmonier, Professeur, Université de Lyon

Mr Bernard Montuelle, Directeur de recherche, INRA-Thonon

Mr Emmanuel Castella, Maître de conférences, Université de Genève

Mr André-Jean Francez, Maître de conférences, Université de Rennes

Mr Christophe Piscart, Chargé de recherche CNRS, UMR 5023

Président du jury

Rapporteur

Rapporteur

Directeur de thèse

Co-Directeur

Examineur

Examineur

Examineur

Remerciements

J'adresse ma plus sincère gratitude à la Région Rhône-Alpes pour avoir financé ma thèse dans le cadre du Cluster Environnement, ainsi qu'au projet ANR Wetchange et la Zone Atelier Bassin du Rhône (ZABR) qui ont supporté financièrement et scientifiquement les travaux entrepris au cours de ces trois années.

Je tiens à remercier mon directeur de thèse, **Pierre Marmonier**, pour m'avoir accueilli au sein de l'équipe E3S du Laboratoire d'Ecologie des Hydrosystèmes Naturels et Anthropisés, et fait confiance pour mener mes travaux de manière autonome. Ses précieux conseils et son enthousiasme permanent ont contribué à rendre ces trois années aussi fructueuses qu'enrichissantes. Je remercie également **Bernard Montuelle**, co-directeur, pour son investissement au sein de l'ANR Wetchange, et sa participation lors de mes comités de pilotage.

Je remercie **Christophe Piscart**, co-encadrant, pour sa disponibilité et les nombreux échanges que nous avons eu, pour m'avoir réconcilié avec les statistiques et pour l'intérêt particulier qu'il portait à mes expérimentations en laboratoire. Je remercie également **Marie-José Dole-Olivier**, co-encadrante, pour son investissement lors du suivi des communautés à long terme, ses précieuses connaissances du milieu interstitiel et plus particulièrement l'identification des crustacés stygobies.

Merci à Pierre, Christophe et Marie-José, pour leur compagnie lors des nombreuses campagnes de prélèvement et leur expérience du terrain.

Toute ma reconnaissance à Madame **Evelyne Franquet** et Monsieur **Jean-Nicolas Beisel** pour l'honneur qu'ils m'ont fait en acceptant d'évaluer la qualité scientifique de mon manuscrit, ainsi qu'à Messieurs **Emmanuel Castella**, **Bruno Combourieu** et **André-Jean Francez** qui ont accepté de participer à mon jury.

Mes sincères remerciements vont à **Gudrun Bornette**, coordinatrice de l'ANR Wetchange. Je remercie également les différentes équipes et autres membres de ce projet ayant animé de précieuses discussions sur l'écologie des zones humides, échangé des données ou contribué directement à mes propres recherches, dont **Didier Gaillot** et **Djamel Mimoun** (Ecole de Mines de Saint-Etienne), **Sara Puijalon** et **Melissa De Wilde** (Equipe Ecologie

Végétale des Zones Humides, LEHNA), **Delphine Cottin**, **Natacha Foucreau** et **Frédéric Hervant** (Equipe E3S, LEHNA) et **Arnaud Foulquier** (IRSTEA de Lyon).

Je tiens à remercier Monsieur **Alain Poirel** et EDF pour les données historiques de thermie de la rivière d'Ain qu'ils m'ont gracieusement communiqué.

Merci également à l'ensemble des techniciens ayant facilité l'entreprise de mes travaux : **Felix Vallier** (Plate-forme analyse de l'eau, LEHNA), **Lara Konecny-Dupré** (Plate-forme d'écologie moléculaire, LEHNA), ainsi qu'à **Bernadette Volat** (Ecologie microbienne, IRSTEA). Un grand merci à **Julien Vallès** et **Mathilde Novel** (techniciens contractuels) pour leur contribution aux tris des invertébrés et le temps précieux qu'ils m'ont libéré.

Je remercie les étudiants et ex-étudiants qui ont participé à mes travaux, offrant une aide toujours appréciée : **Alexandre**, **Aurore**, **Clément**, **Léa**, **Marion**, **Nadia**, **Raoul**.

Ces trois années passées au sein de l'Equipe E3S se sont déroulées dans la bonne humeur et la convivialité, aidant à surmonter les difficultés inhérentes à toute thèse. Pour cela, un grand merci à toute l'équipe, en particulier à mes collègues de bureau : **Natacha**, **Delphine** et **Chafik**.

Un petit clin d'œil à **Laurence Volatier**, tutrice lors de mon stage de Master, qui a éveillé en moi la flamme du chercheur et donné l'envie de continuer sur cette voie.

Enfin, je remercie ma famille et mes proches pour m'avoir soutenu dans cette aventure. Remerciement particulier à mes parents sans qui je ne serais pas allé aussi loin, ainsi qu'à **Vincent** et **Manu**, pour nos soirées et escapades au bord de l'eau, des pauses toujours très appréciées.

Arnaud DEHEDIN

Avant-propos

Cette thèse, financée par la Région Rhône-Alpes, s'inscrit dans un programme scientifique plus large, le **projet ANR CEP 09_446043 « WETCHANGE »**, animé par G. Bornette et qui rassemble différentes équipes du Laboratoire des Hydrosystèmes Naturels et Anthropisés, de l'Ecole Nationale Supérieure des Mines de Saint-Etienne, et de l'IRSTEA de Lyon.

L'objectif de ce projet multidisciplinaire est de bâtir des outils de mesure de la vulnérabilité de zones humides fonctionnellement contrastées aux étiages provoqués par les changements globaux, en utilisant des modèles climatiques et hydrologiques à l'échelle d'une vallée alluviale, combinés à la connaissance de la sensibilité des communautés végétales, animales et microbiennes aux contraintes environnementales. Ces résultats permettront de formuler des prévisions sur les modifications hydrologiques attendues à 40 ans, intégrant le degré de pérennité des masses d'eau, les caractéristiques des habitats et les conséquences sur les organismes. Ces prévisions prenant en compte l'hétérogénéité des habitats seront extrapolables car elles reposeront sur des scénarios bâtis pour chaque type fonctionnel de zone humide.

Mon travail, centré sur la dynamique des communautés microbiennes et d'invertébrés, et sur certains processus écologiques effectués par ces organismes, constitue donc un élément inclus dans un ensemble plus large allant de l'hydrogéologie à la dynamique des communautés végétales. Au sein du même programme, Natacha Foucreau consacre sa thèse à l'écophysiologie de crustacés des zones humides. Nos travaux, bien qu'abordant des problématiques similaires, diffèrent par l'échelle d'étude : Natacha consacre ses recherches aux différences inter-populations alors que mes travaux portent sur les différences inter-spécifiques et entre les communautés.

Enfin, certains des résultats présentés dans ce manuscrit ont d'ores et déjà fait l'objet d'articles scientifiques publiés dans différentes revues (liste ci-dessous). Globalement similaires, leurs présentations et/ou discussions sont néanmoins susceptibles d'être différentes après révisions de la part des éditeurs :

- (1) Dehedin A., Piscart C., Marmonier P. (2013) Seasonal variations of the effect of temperature on lethal and sublethal toxicities of ammonia for three common freshwater shredders. *Chemosphere* 90, 1016-1022 (DOI: 10.1016/j.chemosphere.2012.07.055)
- (2) Dehedin A., Maazouzi C., Puijalon S., Marmonier P., Piscart C (2013) The impact of global change on organic matter processing by key freshwater shredders in alluvial wetlands. *Global Change Biology* 19, 763-774 (DOI: 10.1111/gcb.12084)
- (3) Dehedin A., Dole-Olivier M-J., Piscart C., Mimoun D., Bornette G., Marmonier P. (2013) Long-term changes and drying modality affect interstitial assemblages of alluvial wetlands. *Wetlands* 33, 537-550 (DOI: 10.1007/s13157-013-0411-3)
- (4) Foulquier A., Dehedin A., Piscart C., Montuelle B., Marmonier P. (submitted) Habitat heterogeneity influences the response of microbial communities to severe low-flow periods in alluvial wetlands. *Freshwater Biology*.

Résumé détaillé

Les zones humides alluviales constituent des secteurs à très forte valeur écologique et patrimoniale, aussi bien en raison des processus hydrologiques et biogéochimiques qui s'y déroulent (maintien des niveaux de la nappe, limitation des apports de pollution aux cours d'eau) que pour la diversité de la faune et de la flore qu'elles hébergent. La grande majorité des zones humides fluviales est maintenue en eau au cours de l'étiage grâce aux apports des nappes souterraines. Leur devenir, en particulier face aux changements climatiques, est donc un problème majeur. Au cours des prochaines décennies, ces changements climatiques devraient modifier la pluviométrie estivale, provoquer une augmentation de la fréquence des événements extrêmes, et du risque d'assèchement. Parallèlement, ces changements devraient faire évoluer les besoins agricoles notamment en stimulant les pompages pour l'irrigation. Les apports d'eau de la nappe aux systèmes aquatiques superficiels risquent donc de diminuer de manière notable, modifiant le fonctionnement écologique des zones humides, interfaces entre nappes et eaux de surface.

Pour comprendre et prédire l'évolution à long terme de ces zones, il apparaît donc primordial de pouvoir traduire les perturbations hydrologiques attendues en termes de perturbations biologiques, afin d'estimer les conséquences potentielles de ces changements pour la biodiversité et le fonctionnement global des écosystèmes semi-aquatiques et zones humides. Cette thèse s'articule autour de deux objectifs essentiels :

- **Proposer un modèle conceptuel de fonctionnement écologique des zones humides soumises à des assèchements saisonniers, liant contraintes physiques (variations de température, niveaux des nappes, etc...), processus biogéochimiques (dynamique de l'oxygène et de l'azote, etc...) ;**
- **Estimer la vulnérabilité écologique de communautés faunistiques vivant dans ces zones humides devant le risque d'assèchement, en considérant conjointement les peuplements benthiques et interstitiels (principalement Crustacés).**

Nos principaux résultats démontrent que :

La morphologie des zones humides (eaux relativement courantes, apports phréatiques, eaux stagnantes) et leur mode d'assèchement (formation de mouilles isolées ou assec complet) jouent un rôle essentiel dans la structuration des communautés microbiennes et d'invertébrés, que ce soit à l'échelle saisonnière ou à moyen terme, et influence la réponse des organismes et les différentes stratégies qu'ils mettent en œuvre pour se maintenir face aux étiages sévères. Ces réponses sont également influencées/limitées par les traits biologiques de chaque espèce d'invertébré. L'activité enzymatique des **communautés microbiennes** (hydrolasique et desydrilasique) s'effondre dans les zones humides courantes ou alimentées par des apports phréatiques alors qu'elle augmente sensiblement dans les mouilles stagnantes. Les compositions des communautés bactériennes et fongiques (basées sur les gènes 16S et 18S) sont plus rapidement influencées dans les eaux de surface que dans le milieu interstitiel où elles répondent tardivement à l'étiage.

Les étiages sévères/assecs tendent à diminuer localement la richesse spécifique des communautés d'invertébrés (diversité α), du fait de la disparition des espèces les plus sensibles. Cependant, certaines espèces adaptées ou tolérantes aux conditions d'étiage, se développent exclusivement au sein des sites les plus affectés, assurant le maintien d'une diversité annuelle équivalente. Le développement exclusif de ces espèces adaptées au sein des sites les plus affectés augmente la diversité β (différence entre sites), favorisant ainsi l'hétérogénéité des communautés et l'augmentation de la richesse spécifique à l'échelle de la plaine alluviale (diversité γ). Le groupe trophique des insectes prédateurs semble particulièrement favorisé lors des étiages, alors que des assecs complets favoriseraient le développement des crustacés stygobies. Cependant, l'étiage induit une diminution de l'abondance relative des espèces sensibles (diminution de l'indice de Shannon). **Les perturbations hydrologiques liées à ces étiages sévères augmentent donc la richesse spécifique (théorie des perturbations intermédiaires), au détriment des espèces rares ou sensibles, modifiant ainsi la biodiversité à l'échelle de la plaine alluviale.**

Enfin, l'assèchement des zones humides réduit leur capacité de dégradation et de minéralisation de la matière organique particulaire. L'assec complet, mais aussi la détérioration de la qualité de l'eau dans les mouilles, modifient la distribution et réduisent l'abondance des invertébrés décomposeurs et leur contribution au recyclage de la matière organique particulaire *in natura*. Des études écotoxicologiques menées sur trois espèces de crustacés décomposeurs (*Gammarus pulex*, *G. roeselii* et *Asellus aquaticus*) ont mis en évidence une forte variation saisonnière de l'effet combiné de l'ammoniac et de la

température sur la survie des organismes. De plus, l'ammoniac a un effet direct sur la consommation de macrophytes et de litière à des concentrations sublétales. L'émersion, en modifiant les propriétés biomécaniques des macrophytes, agit également de façon indirecte sur le taux de consommation des feuilles par les décomposeurs.

Les changements mesurés sur les communautés d'invertébrés au cours des trente dernières années confirment l'importance du mode d'assèchement, de l'intensité des étiages, et de la morphologie des zones humides sur l'évolution des assemblages interstitiels. Ces caractéristiques environnementales devront être prises en compte pour l'évaluation des effets des changements globaux. En conclusion, l'intensification probable des étiages et des assèchements pourrait augmenter l'hétérogénéité spatiale et temporelle des zones alluviales, favorisant l'augmentation de la richesse spécifique régionale mais aussi la raréfaction des espèces sensibles, modifiant ainsi la biodiversité globale de celle-ci. Ces étiages pourraient également perturber les processus écologiques, en diminuant le recyclage de la matière organique et en détériorant la qualité des eaux superficielles. Les recherches futures devraient s'orienter vers des stratégies et des moyens efficaces pour garantir la durabilité écologique des zones humides.

Detail Abstract

Alluvial wetlands offer many ecological goods and services associated to hydrologic and biogeochemical processes (groundwater reload, enhance of water quality, etc) and support high biomass productivity and biodiversity. A majority of them was maintained in water by groundwater inputs during annual low flow periods. In a context of global changes, the future of wetlands remains relatively uncertain. Climate changes should reduce the precipitation rate and increase both frequency and intensity of drought events. Moreover, these changes should induce an increase in human water consumption and groundwater abstraction, mainly for irrigation and lead to a reduction of groundwater inputs to wetlands. These changes of hydrological exchanges may hence disturb the ecological functions of wetlands.

In order to study the long term impact of global changes, it was essential to translate the hydrological changes in terms of biological perturbation to estimate the consequences on biodiversity and ecosystem functioning. This PhD thesis focuses on two essential points:

-To propose a conceptual model of the ecological functioning of the wetlands that are subjected to seasonal drying, including physical and hydrological features (changes in temperature, groundwater level), and biogeochemical processes (oxygen and nitrogen dynamics);

-To estimate the ecological vulnerability of aquatic invertebrate communities of wetlands facing the increasing drought risk, by considering benthic and interstitial assemblages (with a particular interest on Crustacean).

Our main results demonstrate that:

The wetland morphology (running water, groundwater inputs, stagnant water) and their drying modalities (formation of isolated pools or complete drying) influence both the microbial and invertebrate community structures, at both seasonal and decennial scales, and influence the organism responses and their strategies to survive or to recolonize wetlands after severe low flow periods. These responses are also influenced/limited by biological traits of each invertebrate species. The enzymatic activities of microbial communities (hydrolasic and deshydrolasic) decrease in running water and upwelling zones, while they increase in isolated pools. The bacterial and fungal community compositions

(based on 16S and 18S sequences) are influenced faster by the low flow period in the surface water than in the interstitial habitat.

The low flow period / drying tends to decrease the local specific richness of invertebrate communities (α diversity), as a result of the sensitive species disappearance. However, tolerant/adapted species appear exclusively on the most disturbed sites, maintaining an equivalent inter-seasonal diversity and increase the β diversity (between-site differences). These seasonal changes in communities lead to an increase in the heterogeneity of invertebrate communities and a rise of the specific richness at the alluvial plain scale (γ diversity). The low flow period particularly favors the trophic group of insect predators, and complete drying enhances the crustacean stygobites. However, low flow periods also reduce the relative abundance of rare or sensible species (decrease in Shannon index). **The hydrological perturbations induced by the low flow period increase the specific richness (intermediate disturbance theory) but enhance the rarefaction of sensible species, inducing several changes in the global biodiversity over the entire alluvial plain.**

Finally, the wetland drying reduces both the degradation of particular organic matter and the mineralization capacity. Both the drying and the decrease in water quality in isolated pool reduce the repartition and the abundance of invertebrate shredders and thus their contribution to the organic matter recycling *in natura*. Ecotoxicological studies focused on three crustacean shredders (*Gammarus pulex*, *G. roeselii* and *Asellus aquaticus*) demonstrate a strong seasonal variation of the tolerance to combined effects of ammonia and temperature. Moreover, we measured a strong direct effect of ammonia on the consumption rate on both macrophyte and leaf litter by shredders. The emersion, by changing the biomechanical properties of macrophytes, reduces also indirectly the leaves consumption rate by shredders.

The changes observed over the last thirty-year period confirm the importance of the drying modality and intensity, and the morphology of wetlands on the responses of interstitial assemblages. These environmental characteristics should be taken into account for the estimation of the global changes' impact. As a conclusion, the potential increase in the low flow period and drying intensity could increase the spatial and temporal heterogeneity of wetlands, inducing an increase in the regional specific richness but the rarefaction of sensible species, enhancing several changes in the global biodiversity. Furthermore, they could disturb the ecological functioning of wetlands, reducing the organic matter recycling and surface waters' quality. Future studies should develop efficient strategies to support the ecological durability of wetlands.

Sommaire

Remerciements	1
Résumé détaillé	5
Detail Abstract.....	8
Sommaire	11
Liste des tableaux	15
Liste des figures	17
Chapitre 1 : Contexte scientifique et objectifs	27
Partie I - Les zones humides fluviales	28
I.1. Origine et formation des zones humides fluviales	28
I.2. Valeurs écosystémiques des zones humides fluviales	30
I.3. Hydrologie des écosystèmes temporaires	35
Partie II - Changements globaux et risques d'assèchement en Europe	38
II.1. Changement climatique à l'échelle européenne	38
II.2. Changement du paysage et pressions anthropiques	42
II.3. Risque d'assèchement des zones humides fluviales	43
Partie III - L'assèchement : stress complexe et multidimensionnel pour les organismes	46
III.1. Facteur temps et chronologie des assèchements	46
III.2. Résistance et résilience des hydrosystèmes face à l'assèchement.....	47
Partie IV- Impact de l'assèchement sur le fonctionnement des hydrosystèmes	51
IV.1. Effets directs de l'assèchement : arrêt des flux et disparition de la colonne d'eau.....	51
IV.2. Effets indirects de l'assèchement : modifications de paramètres physico- chimiques	55
IV.3. Impact sur la biodiversité : biodiversités α , β et γ	58
IV.4. Impact de l'assèchement sur la production de biomasse et modification des réseaux trophiques	60
IV.5. Minéralisation et séquestration du carbone	63
IV.6. Impact de l'assèchement sur le cycle de l'azote	65
IV.7. Remise en eau et « hot moment » biogéochimiques	66

IV.8. Difficulté à évaluer l'effet de l'assèchement sur le fonctionnement global des écosystèmes.....	67
Partie V - Objectifs	69
Chapitre 2 : Description des sites : Lônes du Rhône et de la basse vallée de l'Ain.....	71
Introduction.....	72
Partie I - Description hydrogéologique.....	74
I.1. Contexte géologique et géomorphologique	74
I.2 Réseau hydrographique.....	75
I.3. Hydrogéologie et caractéristiques des aquifères	80
Partie II - Impact du Changement Global dans la Basse Vallée de l'Ain.....	82
II.1. Changement climatique	82
II.2. Pression anthropique et prélèvements dans les nappes.....	84
II.3. Reconstitution et évolution des niveaux piézométriques.....	86
Partie III - Sensibilité des lônes face au risque d'assèchement	88
III.1. Influence du chenal principal :	88
III.2. Interactions nappes-lônes :	88
Chapitre 3 : Assèchement saisonnier et impact <i>in natura</i> sur la biodiversité et la dégradation de la matière organique des zones humides	93
Introduction générale et design expérimental	94
Partie I - Impact de l'étiage et de l'assèchement sur les communautés microbiennes	95
I.1. Introduction	95
I.2. Material and methods.....	97
I.3. Results	102
I.4. Discussion	110
I.5. Conclusions	113
Partie II - Impact de l'étiage et de l'assèchement sur les communautés d'invertébrés	114
II.1. Matériels et méthodes	114
II.2. Résultats.....	117
II.4. Conclusion	138
Partie III - Impact de l'étiage sur le recyclage de la matière organique et dégradation de la litière.....	144
III.1. Matériels et méthodes.....	144

III.2. Résultats et discussion.....	145
III.3. Conclusion.....	147
Conclusions du chapitre.....	149
Chapitre 4 : Assèchement à moyen terme et impact <i>in natura</i> sur la structure des communautés d'invertébrés interstitiels	155
Introduction.....	156
Partie I - Impact des changements globaux et de la modalité d'assèchement sur les assemblages interstitiels des zones humides fluviales – Suivis des communautés avant étiage.	157
Abstract.....	157
I.1. Introduction	158
I.2. Materials and Methods	160
I.3. Results	163
I.4. Discussion	173
I.5. Conclusion.....	175
Partie II - Intensification des étiages et contribution à l'évolution des communautés à long terme.....	176
II.1. Matériel et méthodes.....	176
II.2. Résultats.....	177
II.3. Discussion.....	179
Conclusions du chapitre.....	182
Chapitre 5 : Impact de l'étiage et expérimentations en laboratoire : effets de la température, de l'ammonium et de l'exondation des ressources	185
Introduction générale	186
Partie I - Variation saisonnière de l'effet de la température sur la toxicité de l'ammoniac. 187	
Abstract.....	187
I.1. Introduction	188
I.2. Materials and methods	190
I.3. Results	192
I.4. Discussion	196
Conclusion.....	199
Partie II - Impact de l'émersion des macrophytes et de l'augmentation de la concentration en ammoniac sur les activités de consommation des crustacés décomposeurs	200

Abstract.....	200
II.1. Introduction.....	201
II.2. Materials and methods	203
II.3. Results.....	208
II.4. Discussion.....	213
II.5. Conclusion	217
Conclusions du chapitre.....	218
Conclusion générale	221
Perspectives.....	227
Références bibliographiques	231
Résumé/Abstract	250

Liste des tableaux

Chapitre 1 :

Tableau 1-1 : Liste des fonctions écologiques et valeurs économiques des zones humides (adaptée de Lasron et al., 1989).....	30
Tableau 1-2 : Définitions des termes « intermittent » et « éphémère » d'après différents auteurs.....	36
Tableau 1-3 : Durée minimum d'inondation pour déclencher les processus écologiques dans les hydrosystèmes temporaires (exemples, adaptés de Larned et al., 2010).....	67

Chapitre 2 :

Tableau 2-1 : Sites d'étude et coordonnées.....	73
---	----

Chapitre 3 :

Tableau 3-1 : Seasonal shift in physicochemical characteristics according to the type of wetlands and the depth (Mean \pm standard error, n=6).	103
Tableau 3-2 : Spatial heterogeneity effect on surface community composition and microbial processes before the low flow period and global depth effect.....	110
Tableau 3-3 : Effect of the low flow period on community compositions and microbial processes (Ss: Sørensen's similarity index, Cn and Cm as distinct communities, Cn and Cn' as near-identical communities)	111
Tableau 3-4 : Principales caractéristiques hydrologiques et physicochimiques des eaux de surface des trois types d'habitat échantillonnés.....	117
Tableau 3-5 : Réponse de l'assemblage des crustacés face à l'étiage en fonction du type d'habitat. (+) effet positif ou valeur élevée ; (-) effet négatif ou valeur faible ; \emptyset : effet non-significatif.....	139
Tableau 3-6 : Réponse de l'assemblage des insectes à adultes émergents face à l'étiage en fonction du type d'habitat. (+) effet positif ou valeur élevée ; (-) effet négatif ou valeur faible ; \emptyset : effet non-significatif.....	140
Tableau 3-7 : Liste des crustacés des zones humides de l'Ain et stratégies observées face à l'étiage. * : observé lors d'un étiage modéré (maintien en eau) ; (A) : observé lors d'un assec complet.	141

Tableau 3-8 : Liste des espèces d'insectes émergents des ZH de l'Ain et stratégies avérées face à l'étiage. * : observé lors d'un étiage modéré (maintien en eau) ; (A) : observé lors d'un assec complet.....	142
--	-----

Tableau 3-9 : Hétérogénéité spatiale et temporelle des zones humides et principales caractéristiques physicochimiques et hydrologiques (+ ; augmentation modérée ; ++ : augmentation importante/extrême ; Ø : critère absence ou absence de variation; -- : diminution).....	149
--	-----

Chapitre 4 :

Tableau 4-1 : Changes in hydrology and physical characteristics of habitats between sampling dates at the floodplain scale (Upwelling intensity: **, high numbers of spring; * , few springs ; -, no spring. Connectivity to the main channel: 2, site connected at both up- and downstream; 1, connected at only once up- or downstream; 0, no connection; interstitial habitat: 50 cm depth).	166
---	-----

Tableau 4-2 : Abundance and percent of microcrustaceous at 50 cm depth in the Meant river (site M2) over the thirty-years period. Ostracoda was identified to species level (N = abundance and % = percent of taxa regarding the total abundance of microcrustaceous. Percent of Ostracoda species was calculated regarding the total abundance of Ostracoda.	170
--	-----

Chapitre 5 :

Tableau 5-1 : Seasonal variation of the LC ₂₅ and LC ₅₀ values (mgNH ₃ L ⁻¹) after 24h and 96h for Gammarus pulex, G. roeselii and A. aquaticus at 12°, 18° and 24°C.....	192
--	-----

Tableau 5-2 : Comparisons of the 96h LC ₅₀ with respect to species, temperature and season (mixed model ANOVA with species and temperature as fixed factors and the season of collection as repeated measurements).....	194
--	-----

Tableau 5-3 : Comparisons of the O ₂ consumption rate for the same stress level (i.e. 24h LC ₂₅) with respect to species, temperature and season (mixed model ANOVA with species and temperature as fixed factors and the season of collection as repeated measurements).	196
--	-----

Liste des figures

Chapitre 1 :

- Figure 1-1: Production de biomasse et séquestration du CO₂ atmosphérique par les zones humides..... 33
- Figure 1-2 : Les différentes dimensions de la connectivité hydrologique à l'échelle de la plaine alluviale. Connexion longitudinale d'amont vers l'aval (1); connectivité latérale entre le chenal et les zones humides : connexion superficielle épisodique (2) ou permanente (3), et souterraine par infiltration (4) ; connexion verticale par exfiltration phréatique (5) ou infiltration vers la nappe (6). 37
- Figure 1-3 : Origines complexes de l'assèchement des zones humides fluviales : diversité des facteurs et interactions potentielles (Liste non exhaustive, causes naturelles et climatiques à gauche, et pressions anthropiques à droite). 44
- Figure 1-4 : Conséquences multiples de l'assèchement des zones humides fluviales : diversité des effets et interactions potentielles (Liste non exhaustive, focalisée autour des réseaux trophiques, des communautés d'invertébrés et leur contribution au recyclage de la matière organique particulaire). 68

Chapitre 2 :

- Figure 2-1 : L'Ain en amont de sa confluence avec le Rhône (secteur de la basse vallée de l'Ain). Localisation de zones humides étudiées. 77
- Figure 2-2 : Le Rhône en aval de sa confluence avec l'Ain (secteur de Jons). Localisation des zones humides étudiées..... 79
- Figure 2-3 : Principales zones d'écoulement à proximité de la confluence du Rhône et de l'Ain. 80
- Figure 2-4 : Evolution des températures annuelles moyenne et maximale de l'air à Bron sur la période 1970-2011 (données Météo France). 82
- Figure 2-5 : Variation historique de l'Indice de Précipitation Standardisé (IPS) dans la basse vallée de l'Ain entre 1970 et 2010. (a) IPS moyen et b) pourcentages relatifs des événements météorologiques à l'échelle des années (Données Ecole des Mines de St-Etienne). 83

Figure 2-6 Evolution des températures annuelles moyenne et maximale de l'eau à Pont de Chazey sur la période 1977-2006 (données EDF - DTG)	84
Figure 2-7 : Niveaux piézométriques des nappes d'accompagnement du Rhône (A) et de l'Ain (B), et de la nappe de la Vabonne (C) dans le secteur des lînes de Jons en 2010.....	89
Figure 2-8 : Variations locales des échanges entre eaux de surface et eaux de nappe en fonction de la hauteur des niveaux piézométriques. E : Exfiltration (la nappe alimente la zone humide) et I : Infiltration (la zone humide alimente la nappe).....	91
Figure 2-9 : Variations des températures moyennes et des températures maximales journalières au sein de trois lînes de l'Ain dominées par des régimes hydrologiques différents : Bellegarde (eau relativement courante), Vers la Borne (apports phréatiques) et Brotteaux (mouilles déconnectées et eaux stagnantes).....	92
Chapitre 3 :	
Figure 3-1 : Study area, the floodplain of the Ain river (France) and habitat characteristics (RW: relatively running water; UP: upwellings; IP: isolated pools)	98
Figure 3-2 : Low flow effect on physicochemical characteristics of water and sediments (a) and seasonal variation according to the type of wetlands (b). The correlation circle for the tow projections (a and b) was presented in c.	102
Figure 3-3 : Low flow effect on bacterial community compositions (16S) according to the type of wetlands, in surface and interstitial habitat. T1: before; T2: during; T3: after the low flow period respectively.....	105
Figure 3-4 : Low flow effect on fungal community according to the type of wetlands, in surface and interstitial habitat. T1: before; T2: during; T3: after the low flow period respectively.	106
Figure 3-5 : Effect of the low flow period on microorganism biomass (a), bacterial richness (b) and fungal richness (b) according to the type of wetland, at surface and in interstitial habitats (-20 cm and -50 cm depth). RW: relatively running water wetlands; UP: upwelling zones; IP: isolated pools, mean \pm SE, n = 6).	108
Figure 3-6 : Low flow effect on in microbial activities according to the type of wetlands, at surface, -20 cm and -50 cm depth. (mean \pm ES, n = 6).	109

Figure 3-7 : NMDS réalisée sur l'assemblage de crustacés. Représentation factorielle de la variation saisonnière de la structure des assemblages en fonction du type d'habitat. Av : avant étiage, Pt : pendant étiage, Ap : après étiage.....	118
Figure 3-8 : Variations saisonnières de l'abondance des microcrustacés en fonction du type d'habitat et de la profondeur (Moyenne \pm ET, n = 6). Les abondances mesurées en surface (ind/0.03m ²) et dans les sédiments (ind/5L) ne peuvent être comparées directement.....	120
Figure 3-9 : Variations saisonnières de l'abondance des macrocrustacés en fonction du type d'habitat et de la profondeur (Moyenne \pm ET, n = 6). Les abondances mesurées en surface (ind/0.03m ²) et dans les sédiments (ind/5L) ne peuvent être comparées directement.....	121
Figure 3-10 : Courbes de raréfaction des espèces de crustacés respectivement pour 1, 2 ou 3 habitats (a) avant étiage, (b) pendant étiage et (c) annuelle. $\Delta 1$ représente la différence induite par l'hétérogénéité des habitats et $\Delta 2$ représente la différence induite par l'étiage.	122
Figure 3-11 : Variation saisonnière de la richesse (S) et des diversités α et β de l'assemblage des crustacés en fonction du type d'habitat (Moyenne \pm ET, n = 6).	123
Figure 3-12 : Variation saisonnière de la richesse (S) et des diversités α et β des assemblages des cladocères et des ostracodes en fonction du type d'habitat (Moyenne \pm ET, n = 6).	124
Figure 3-13 : Variation de l'indice de Shannon de l'assemblage des crustacés en réponse à l'étiage en fonction de l'habitat et de la profondeur (RW : eau relativement courante ; UP : apports phréatiques ; IP : formation de mouilles isolées, moyenne \pm ET, n = 6).	125
Figure 3-14 : Impact de l'étiage sur l'indice de Shannon calculé sur l'assemblage des crustacés, en fonction de l'habitat (RW : eau relativement courante ; UP : apports phréatiques ; IP : formation de mouilles isolées), toutes profondeurs confondues (Moyenne \pm ET, n = 18). Cet indice synthétique, regroupant des échantillons de surface et interstitiels échantillonnés selon des méthodes différentes, ne peut être utilisé que pour des comparaisons inter-stations et inter-dates.	126

- Figure 3-15 : Exemples de dynamiques saisonnières des populations de microcrustacés en fonction de l'intensité de l'étiage. Absence/Présence (●/-), et abondance approximative des organismes de l'espèce résidants à 0, -20 et -50 cm de profondeurs (trois tailles de point selon l'abondance de la population résidant à la profondeur considérée). 127
- Figure 3-16 : Variations saisonnières de l'abondance des macrocrustacés benthiques et stygobies à 0, -20 et -50 cm de profondeur en fonction de l'intensité de l'étiage (maintien en eau, n = 15 ; ou assec complet, n = 3, moyenne ± ES). Les abondances mesurées en surface (ind/0.03m²) et dans les sédiments (ind/5L) ne peuvent être comparées directement. 129
- Figure 3-17 : NMDS réalisé sur l'assemblage des insectes à adultes aériens. Représentation factorielle de la variation saisonnière de la structure des assemblages des insectes à adultes aériens en fonction du type d'habitat..... 130
- Figure 3-18 : Variations saisonnières de l'abondance totale des insectes à adultes aériens à 0, -20 et -50 cm de profondeur en fonction du type d'habitat (Moyenne ± ES, n = 6). Les abondances mesurées en surface (ind/0.03m²) et dans les sédiments (ind/5L) ne peuvent être comparées directement. 131
- Figure 3-19 : Variations saisonnières de l'abondance et du pourcentage des insectes prédateurs sur l'ensemble des individus présents à 0, -20 et -50 cm de profondeur en fonction du type d'habitat (Moyenne ± ES, n = 6). Les abondances mesurées en surface (ind/0.03m²) et dans les sédiments (ind/5L) ne peuvent être comparées directement.. 132
- Figure 3-20 : Courbes de raréfaction des espèces d'insectes à adultes émergents respectivement pour 1, 2 ou 3 habitats (a) avant étiage, (b) pendant étiage et (c) annuelle. Δ1 représente la part de variabilité induite par l'hétérogénéité des habitats et Δ2 représente la part de variabilité induite par l'étiage. 133
- Figure 3-21 : Variation saisonnière de la richesse (S) et diversité α et β de l'assemblage des insectes à adultes aériens en fonction du type de zones humides (Moyenne ± ET, n = 6). 134
- Figure 3-22 : Variation de l'indice de Shannon de l'assemblage des insectes à adultes émergents en réponse à l'étiage en fonction du type d'habitat et de la profondeur. La diminution de l'indice traduit une raréfaction des espèces minoritaires. (RW : eau relativement courant ; UP : apports phréatiques ; IP : formation de mouilles isolées ; moyenne ± ET, n = 6). 135

Figure 3-23 : Impact de l'étiage sur l'Indice de Shannon calculé sur l'assemblage des insectes à adultes émergents, en fonction du type d'habitat (RW : eau relativement courant ; UP : apports phréatiques ; IP : formation de mouilles isolées ; moyenne \pm ET, n = 18).	135
Figure 3-24 : Variations saisonnières de l'abondance des insectes à adultes aériens à 0, -20 et -50 cm de profondeur en fonction de l'intensité de l'étiage (maintien en eau, n = 15 ; ou assec complet, n = 3 ; moyenne \pm ES).	136
Figure 3-25 : Exemples de dynamiques saisonnières des populations d'insectes à adultes aériens en fonction de l'intensité de l'étiage. Absence/Présence (●/-), et abondance approximative des organismes de l'espèce résidants à 0, -20 et -50 cm de profondeurs (deux tailles de point proportionnelles à l'abondance des populations résidant à la profondeur considérée). ²²	137
Figure 3-26 : Impact de l'étiage sur le pourcentage de masse restante (a) et le taux de dégradation de la MOP (b) en surface par les invertébrés (moyenne \pm ET, n = 15). ...	145
Figure 3-27 : Impact de l'étiage sur le pourcentage de masse restante (a) et le taux de dégradation de la MOP (b) en surface par les microorganismes (moyenne \pm ET, n = 15).	146
Figure 3-28 : Impact de l'étiage sur le pourcentage de masse restante (a) et le taux de dégradation de la MOP (b) en milieu interstitiel (moyenne \pm ET, n = 15).	147
Figure 3-29 : Modèle conceptuel de l'hétérogénéité spatiale et temporelle des communautés d'invertébrés entre les habitats (diversité β), et contribution de leurs compositions faunistiques respectives (diversité α) à la richesse spécifique régionale (diversité γ). 150	
Figure 3-30 : Ensemble des stratégies utilisées par les communautés d'invertébrés aquatiques pour se maintenir face à l'étiage (maintien en eau et/ou assec).	152
Figure 3-31 : Impact de l'assèchement sur le recyclage de la matière organique particulaire dans les zones humides	153

Chapitre 4 :

Figure 4-1 : Study area, the floodplain of the Rhône river in the Jons sector (France)	161
--	-----

Figure 4-2 : Variation of (a) annual atmospheric temperatures from 1970 to 2011 and (b) surface water temperatures from 1977 to 2006 (white point represent the maximal monthly value and dark point represent the mean annual value)	164
Figure 4-3 : The Standardized Precipitation Index (SPI) of the Jons sector floodplain (France).	165
Figure 4-4 : Variation of total abundance, taxonomic richness, abundance of microcrustaceous and percent of hypogean taxa in the Meant River (site M2) at 50 cm (white) and 100 cm depth (black), over the thirty-year period.	167
Figure 4-5 : Correpondance Analysis (COA) of interstitial assemblages data from the Meant river (site M2) over the thirty-year period, using log (x + 1)-transformed densities : (a) Ordination diagram of taxa, (b) Mean factorial scores of sampling dates (1=1979, 2=1980, 3=1981, 4=1987, 5=1990, 6=2010).	168
Figure 4-6 : Between dates variation (white = 1987, black = 2010) of total abundance, diversity (Shannon index), percent of hypogean taxa and percent of shredders on the whole floodplain (n=7), and according drying modalities: formation isolated pool (n=3) or water disappearance (n=3), at 50 cm and 100 cm depth.	171
Figure 4-7 : Correpondance Analysis (COA) of interstitial assemblages data from the entire floodplain of the Rhône river between 1987 and 2010, using log (x + 1)-transformed densities: (a) Ordination diagram of taxa, (b) Mean factorial scores of sites (1=M1, 2=M2, 3=M3, 4=IN, 5=CH, 6=PI, 7=GG). Individual points represent sampling dates (1=April 1987, 2=April 2010)	172
Figure 4-8 : Représentation factorielle de l'impact des étiages issue de la NMDS réalisée sur les assemblages interstitiels (-50 et -100 cm de profondeur) des lônes de Jons (7 sites) prélevés avant et pendant les étiages de 1987 et 2010. Les ellipses représentent les amplitudes de variations saisonnières au cours de chacun des étiages.	177
Figure 4-9 : Représentations factorielles des sites issues de la NMDS réalisée sur les assemblages interstitiels (-50 et -100 cm de profondeur) des lônes de Jons (7 sites) prélevés avant et pendant les étiages de 1987 (a) et 2010 (b).	178
Figure 4-10 : Représentation factorielle des taxons issue de la NMDS réalisée sur les assemblages interstitiels (-50 et -100 cm de profondeur) des lônes de Jons (7 sites) prélevés avant et pendant les étiages de 1987 et 2010.	179

Figure 4-11 : Exemple de variations verticales de la teneur en oxygène dans le milieu interstitiel de sites sujets à étiage modéré (M3) et à étiage sévère (M1).	183
Figure 4-12 : Modèle conceptuel d'évolution de la communauté d'invertébrés interstitiels des zones humides en fonction de la modalité d'assèchement (de gauche à droite) et de l'intensité de l'étiage (de haut en bas).	184
Chapitre 5 :	
Figure 5-1 : Seasonal variations of the mean lethal concentrations of NH ₃ after 96h (96h LC ₅₀) of <i>Gammarus pulex</i> , <i>Gammarus roeselii</i> and <i>Asellus aquaticus</i> at 12°, 18° and 24°C.	193
Figure 5-2 : Seasonal variation of the oxygen consumption rates of <i>Gammarus pulex</i> , <i>Gammarus roeselii</i> and <i>Asellus aquaticus</i> at similar stress levels (24h LC ₂₅ , see values in Table 1).	195
Figure 5-3 : Mechanical characteristics of leaves of submerged and emerged <i>Berula erecta</i> and <i>Alnus glutinosa</i> (mean±sd, N = 20).	208
Figure 5-4 : Leaves elemental composition of submerged and emerged <i>Berula erecta</i> and <i>Alnus glutinosa</i> leaves (mean±sd, N = 3)	209
Figure 5-5 : Mean (± SE) feeding rate of the three shredder species (<i>Gammarus pulex</i> , <i>Gammarus roeselii</i> and <i>Asellus aquaticus</i>) on immersed(A) and emerged(B) <i>Berula erecta</i> and <i>Alnus glutinosa</i> (C) leaves according to NH ₃ concentration (N = 20). Note the differences in the scales NH ₃ concentrations and in the intensity of the response for <i>A. aquaticus</i> . Significant between-condition differences (Tukey's HSD test following the factorial ANOVAs) in feeding rates are indicated by different letters.	210
Figure 5-6 : Mean (± SE) glycogen content of the three shredder species (<i>Gammarus pulex</i> , <i>Gammarus roeselii</i> and <i>Asellus aquaticus</i>) on immersed (A) and emerged(B) <i>Berula erecta</i> and <i>Alnus glutinosa</i> (C) leaves according to NH ₃ concentration (N = 10). Note the differences in the scales NH ₃ concentrations and in the body glycogen contents for <i>A. aquaticus</i> . Significant between-condition differences (Tukey's HSD test following the factorial ANOVAs) in glycogen content are indicated by different letters.	212

- Figure 5-7 : Linear regression lines between the normalized mean glycogen content and the normalized mean feeding rate of the three shredder species (*Gammarus pulex*, *Gammarus roeselii* and *Asellus aquaticus*) fed with immersed and emerged *Berula erecta* leaves and *Alnus glutinosa* leaves. Only significant regression lines ($p < 0.05$) were added. 213
- Figure 5-8 : Effets croisés de l'accumulation d'ammoniac, de l'augmentation des températures et de l'émersion des ressources nutritives sur l'activité de dégradation de la MOP par les crustacés des zones humides fluviale. (+), stimulation ; (-) effet négatif ; (– –) effets additifs et/ou synergiques. 219

Chapitre 1 : Contexte scientifique et objectifs

Partie I - Les zones humides fluviales

I.1. Origine et formation des zones humides fluviales

I.1.1. Mobilité des cours d'eau et métamorphose fluviale

Dans les hydrosystèmes naturels, les alluvions déposées le long des rivières peuvent être remobilisées lors des périodes de hautes eaux. De fait, avec l'augmentation des débits et de la vitesse du courant, les bancs de gravier et les rives des différents chenaux restent relativement mobiles et dynamiques, au rythme des crues (Hickin and Sickingabula 1988), créant d'intenses périodes de métamorphose fluviale au cours desquelles la localisation des chenaux dans la plaine est naturellement modifiée (Bravard 2010, Magdaleno et Frenandez-Yuste, 2011).

Lorsque les apports en alluvions sont importants et la capacité de charge du lit est élevée, les sédiments s'accumulent, forment des bancs de gravier et favorisent l'apparition de secteurs à chenaux multiples, appelées « rivières en tresse » (Schumm, 1977 ; Bravard, 2010). Au fil du temps, certains chenaux peuvent se retrouver isolés du lit principal, par la formation d'un bouchon d'alluvion ou de bancs de gravier en amont puis en aval de ce lit naturellement isolé. Dans d'autres cas, lorsque les apports en sédiments diminuent et que la pente est relativement faible, la rivière occupe alors un chenal simple et sinueux, adoptant alors un style à « méandres » (Leopold and Wolman, 1957; Shumm 1977, Starkel, 1983). La dynamique sédimentaire entraîne ainsi un dépôt de matériel sédimentaire fin et résistant à l'érosion à l'intérieur des courbes des méandres (rive convexe), là où la vitesse du courant est la plus faible. A l'inverse, l'érosion est plus importante à l'extérieur de la courbe du méandre (rive concave), accentuant la sinuosité du cours d'eau jusqu'à l'autocapture de deux méandres successifs (rapprochement des rives concaves du méandre amont et du méandre aval au point qu'elles se rejoignent) créant un nouveau chenal pour la rivière et qui abandonne ses anciens méandres en bordure de la plaine alluviale (Schumm and Kahn 1972). Cette dynamique fluviale conduit généralement à la formation de larges zones humides fluviales, constituées d'un ensemble de bras-morts, d'anciens chenaux ou méandres, connectés ou non au chenal principal (Amoros et al., 1987; Bravard et al., 1986).

Ces différentes zones humides fluviales bordant les fleuves comme le Rhône, les rivières comme l'Ain ou l'Isère, portent le nom de « lônes », un terme local issu de la racine germanique *lûhno* (bras-mort).

Le remodelage permanent des alluvions favorise une forte perméabilité des dépôts alluvionnaires et le développement de puissants aquifères. Les aquifères sont des couches de sédiments suffisamment poreuses et perméables pour stocker et laisser circuler l'eau souterraine, sous forme de nappes d'eau libre. Ces flux souterrains contribuent de façon significative au maintien en eau des zones humides isolées et déconnectées du chenal principal.

1.1.2. La zone interstitielle

La zone interstitielle correspond à une zone de mélange entre les eaux souterraines et les eaux de surface, au sein des sédiments superficiels, en bordure et/ou sous-jacent aux zones humides (Stanford et Ward, 1993). Elle est l'équivalent de la « zone hyporheïque » des cours d'eau (Orghidan, 1959). Des flux d'eau, d'énergie et de matière peuvent s'effectuer verticalement de la surface vers les eaux souterraines (infiltration) et inversement, depuis les eaux souterraines vers la surface (exfiltration), mais aussi horizontalement, entre le chenal principal et les zones humides. Du fait de la forte perméabilité des aquifères dans les plaines alluviales, la zone interstitielle représente une interface particulièrement active entre la rivière, les zones humides et le compartiment sous-jacent. Elle constitue une zone privilégiée d'échanges et de transformation de matière et d'énergie (Jones & Holmes, 1996 ; Boulton et al., 1998) et est le siège de nombreux processus biotiques et abiotiques contribuant au fonctionnement biogéochimique et à la qualité des cours d'eau.

La zone interstitielle constitue un habitat à part entière. La faune résidente, dite « interstitielle », est composée à la fois d'espèces typiquement benthiques pouvant s'enfouir dans les sédiments, mais aussi d'espèces stygobies, caractéristiques des eaux souterraines (Marmonier et al., 1992 ; Dole-Olivier, 1998). A l'instar des processus observés en surface, la faune interstitielle contribue, par exemple, à la dégradation de la matière organique enfouie dans les sédiments, représentant jusqu'à 80% de la matière organique totale dans les cours d'eau (Piscart et al., 2009).

Outre l'action sur la transformation de la matière, ces organismes modifient l'environnement sédimentaire, notamment à travers l'action de bioturbation des fouisseurs (Van de Bund et al., 1994 ; Gerino, 1990 ; Boulton et al., 1998, Navel et al., 2010, Mermillod-Blondin, 2011). Par leur activité de brassage et de mélange des sédiments, ce groupe fonctionnel influence les flux hydriques et conditionne les échanges de solutés dans les

sédiments (Aller & Yingst, 1978 ; Krantzberg, 1985). En modifiant les conditions locales d'écoulement de l'eau et les caractéristiques physico-chimiques du milieu, la bioturbation par les invertébrés peut affecter la composition du compartiment microbien dans le sédiment (Chatarpaul et al., 1980 ; McCall & Tevesz, 1982) et donc par là-même le processus de minéralisation de la matière organique (MO) et l'ensemble des processus biogéochimiques en milieu sédimentaire décrits précédemment.

Enfin, le milieu interstitiel, comme tous les milieux souterrains, est caractérisé par l'absence de photosynthèse et une production primaire quasi-nulle. Le fonctionnement du milieu interstitiel, en tant qu'habitat ou interface biogéochimique, dépend donc de la connectivité verticale entre les eaux de surface et les eaux souterraines, et des flux de matières et d'énergie associés.

I.2. Valeurs écosystémiques des zones humides fluviales

Pendant longtemps, les zones humides ont été considérées comme des zones sans valeur et inutilisables, dont le drainage et l'assèchement étaient la seule exploitation possible (Mitsch and Gosselink, 1986), notamment pour l'expansion des aires urbaines, industrielles et agricoles (Pinder and Witherick, 1990). Aujourd'hui, il est reconnu que les zones humides constituent des secteurs à très forte valeur écologique et patrimoniale (Larson et al., 1989, Turner et al., 2000 ; Woodward et Wui, 2001).

I.2.1. Fonctions écologiques et services économiques

Afin d'évaluer la valeur des zones humides, les gestionnaires et les scientifiques distinguent les fonctions écologiques des services économiques associés, qui profitent directement aux sociétés (Tableau 1-1, Larson et al., 1989).

Tableau 1-1 : Liste des fonctions écologiques et valeurs économiques des zones humides (adaptée de Larson et al., 1989).

Fonctions écologiques	Services et valeurs économiques
Régulation et atténuation des crues	Réduction des dégâts liés aux inondations
Recharge des cours d'eau et atténuation des étiages	Réservoirs, réduction des dégâts liés aux sécheresses
Stabilisation des sédiments	Réduction de l'érosion
Rétention et transformation des nutriments	Réduction des coûts de purification et stimulation de la productivité
Autoépuration et qualité des eaux	Réduction des coûts de purification
Production et transfert de biomasse animale et végétale	Production de denrées alimentaires (chasse, pêche, récolte)
Habitat pour de nombreuses espèces animales et végétales, terrestres et aquatiques	Maintient de la biodiversité, écotourisme
Recharge des nappes phréatiques	Augmentation de la quantité et de la qualité des eaux phréatiques
Favorise l'exfiltration des eaux phréatiques	Augmentation de la productivité

Les paragraphes suivants apportent des précisions supplémentaires sur trois fonctions et services détaillés dans ce mémoire : le rôle réservoir de biodiversité, le recyclage de la matière organique, et les processus biogéochimiques associés au cycle de l'azote.

1.2.2. Biodiversité et zones humides

Ecotone entre milieu terrestre et milieu aquatique, mais aussi entre eaux superficielles et eaux souterraines, les zones humides fluviales offrent une grande variété d'habitats, favorisant ainsi le développement d'une importante diversité de la faune et de la flore (Larson et al., 1989 ; Pollock et al. 1998). Maintenir la biodiversité permet non seulement de préserver des espèces à forte valeur patrimoniale, mais aussi d'assurer le bon fonctionnement des écosystèmes (réseaux trophiques, dégradation de la matière organique, etc...).

En France métropolitaine, les zones humides fluviales ont fortement régressé et ne couvrent désormais que 3 % du territoire. Cependant, elles hébergent près du tiers des espèces végétales remarquables ou menacées, la moitié des espèces d'oiseaux et la totalité des espèces d'amphibiens et de poissons. En effet, la diversité des habitats offre des lieux de protection, de nourrissage et de reproduction pour de nombreuses espèces. Elles constituent des étapes migratoires, des lieux de reproduction ou d'hivernage pour de nombreuses espèces d'oiseaux aquatiques et de poissons.

A l'échelle des plaines alluviales, la biodiversité des zones humides peut s'appréhender à travers différentes composantes (Amoros et Bornette, 2002) :

- La diversité alpha correspondant à la diversité d'une communauté au sein d'un habitat, pouvant se mesurer notamment par la richesse spécifique (nombre d'espèces présentes), à une date donnée (ex : pendant l'été) ou sur l'année.
- La diversité beta correspondant à l'hétérogénéité spatiale des communautés entre différents habitats, prenant en compte le turn-over spatial, et augmente lorsque les communautés divergent l'une de l'autre (en fonction du nombre d'espèces caractéristiques d'un seul habitat).
- La diversité gamma correspond à la biodiversité totale de l'ensemble de la mosaïque d'habitats (la plaine alluviale et toutes ses îles), et est fonction de la diversité intra-habitat (alpha), de la diversité inter-habitat (beta). La diversité des habitats au sein de la plaine alluviale est donc ici essentielle.

1.2.3. Production primaire, minéralisation et séquestration du carbone

Les zones humides entretiennent et supportent une importante production de biomasse (Brinson et al., 1981), et contribuent également à la minéralisation et la séquestration du carbone. Bien qu'elles ne couvrent que 6 à 8 % de la surface des eaux douces de la planète, les zones humides sont des écosystèmes hautement productifs (Bernal & Mitsch, 2012) et représentent près du tiers du stock de carbone organique des sols (Mitra et al., 2005 ; Mitsch & Gosselink, 2007). La minéralisation et la séquestration du carbone dans les zones humides dépendent des caractéristiques hydrogéologiques, ainsi que des communautés végétales dominantes contrôlant la nature et la qualité de la biomasse produite (Bernal & Mitsch, 2012). De plus, les communautés d'invertébrés peuplant les milieux aquatiques contribuent de façon significative à la minéralisation de la matière organique particulaire, et plus particulièrement le groupe fonctionnel des décheteteurs/décomposeurs dont l'abondance et la diversité

apparaissent comme des facteurs déterminant de la vitesse de dégradation (Petersen & Cummins, 1974 ; Smith & Lake, 1993 ; Huryn et al., 2002 ; Hieber et al., 2002 ; Dangles et al., 2004 ; Lecerf et al., 2006 ; Marmonier et al. 2010, Piscart et al. 2011). De plus, les invertébrés contribuent à la séquestration du carbone et son transfert vers les sédiments par le processus de bioturbation (Mermillod-Blondin, 2011).

Lorsque la séquestration de la matière organique (MO) est optimale, les zones humides contribuent au transfert du CO₂ atmosphérique vers les sédiments (Figure 1-1). Cette fonction écologique des zones humides dépend directement des liens entre les caractéristiques physiques/hydrologiques, la diversité végétale et animale, et de la nature des interactions entre ces organismes, plus particulièrement des interactions trophiques. Cependant, lorsque les conditions environnementales se dégradent (anoxie), le recyclage de la MO est perturbé. Cette dernière s'accumule et/ou fermente, conduisant au relargage de méthane (CH₄), un gaz à effet de serre considérablement plus puissant que le CO₂.

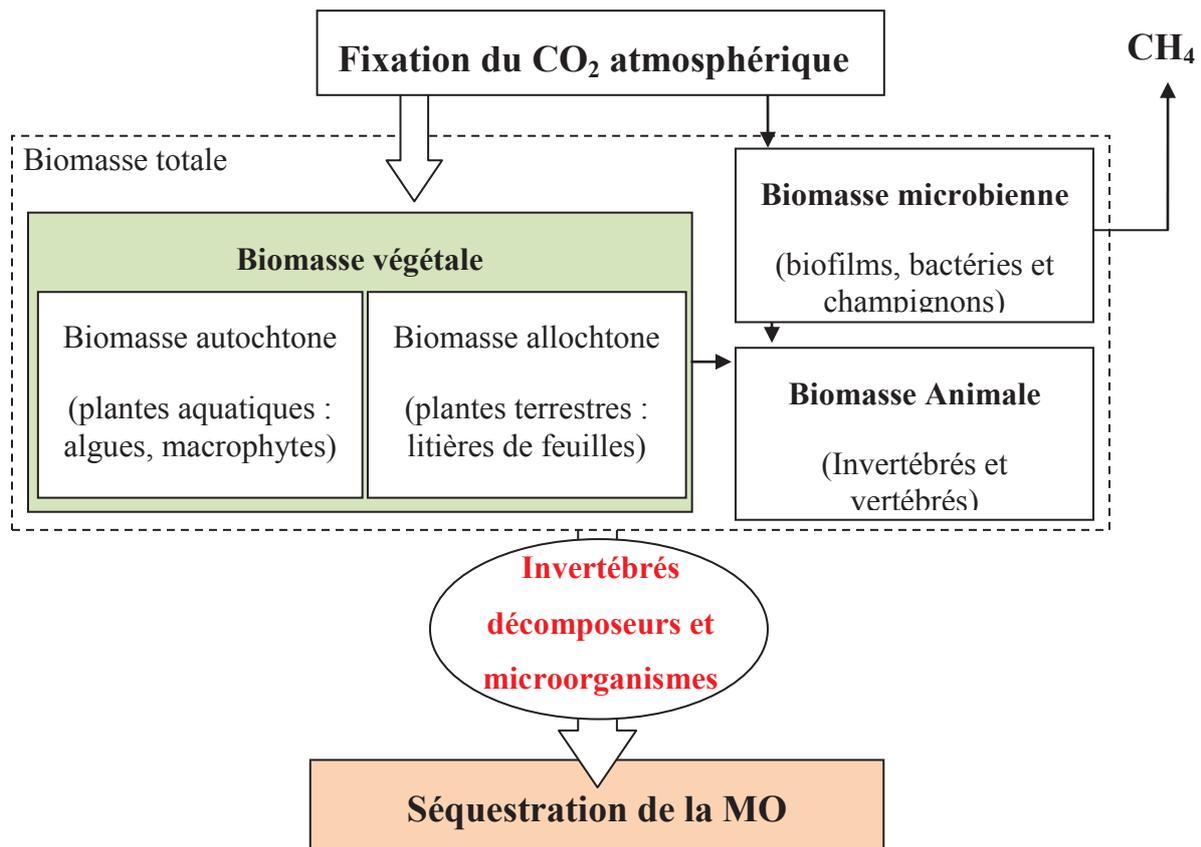


Figure 1-1: Production de biomasse et séquestration du CO₂ atmosphérique par les zones humides.

1.2.4. Cycles biogéochimiques et qualité de l'eau

De nombreux cycles biogéochimiques associés aux principaux flux d'énergie, de matière et de nutriments ont également lieu au sein des zones humides, et contribuent à leur capacité d'autoépuration et au contrôle de la qualité des eaux (Johnston et al., 1990 ; Jansson et al., 1998). De façon générale, les zones humides sont considérées comme étant plus efficaces que les milieux courants pour retenir et transformer les nutriments, du fait d'un temps de résidence plus important (Saunders and Kalff, 2001, Clément et al., 2002).

Interface entre le milieu terrestre et le milieu aquatique, mais aussi entre les eaux superficielles et les eaux de nappe, elles interceptent et transforment de nombreuses substances dissoutes dans les eaux de ruissellement et les cours d'eau, notamment des composés azotés. Les nitrates ($\text{NO}_3\text{-N}$) ou encore l'ammoniac ($\text{NH}_3\text{-N}$), toxiques à forte concentration, sont les responsables majeurs de l'eutrophisation des cours d'eau. Leur présence dans le milieu aquatique peut avoir différentes origines, dont les pollutions d'origines agricoles (excès d'engrais), urbaines (dysfonctionnement de stations d'épuration) ou industrielles, mais aussi résulter de processus naturels dont la minéralisation de la MO. Les zones humides sont reconnues pour leur pouvoir filtrant et épurateur grâce à des processus d'origine microbienne comme la nitrification ($\text{NH}_3 \rightarrow \text{NO}_2 \rightarrow \text{NO}_3^-$) et la dénitrification ($\text{NO}_3^- \rightarrow \text{N}_2\text{O} \rightarrow \text{N}_2$), qui aboutissent à la formation de diazote (N_2), un composé volatile relargué dans l'atmosphère ne contribuant pas à l'effet de serre. Le biofilm, les macrophytes ou encore le couvert végétal terrestre (ripisylve) relativement développés et abondants dans les zones humides fluviales contribuent également à l'élimination du NH_4 et NO_3^- par assimilation (Costerton et al., 1995 ; Chapman et al., 2001 ; McCain et al., 2003 ; Clément et al., 2002).

Enfin, certains microorganismes et végétaux sont capables de fixer ou transformer de nombreux composés toxiques relargués par les activités humaines, notamment des produits phytosanitaires (pesticides) issus de l'agriculture, ou encore des métaux lourds et composés aromatiques biologiquement actifs issus de l'industrie et de l'urbanisation (Delpa et al., 2009). Ces différents processus sont grandement influencés par l'état oxydo-reducteur du milieu, et plus particulièrement les conditions d'oxygénation. Ils sont donc dépendants de l'hydrologie locale et varient au cours des cycles d'assèchement/remise en eau.

I.3. Hydrologie des écosystèmes temporaires

I.3.1. Généralités

Pendant longtemps, les hydrosystèmes temporaires, à mi-chemin entre milieux terrestres et aquatiques, ont été négligés par la communauté scientifique, autrefois focalisée sur les écosystèmes terrestres ou aquatiques. Le fonctionnement de ces zones humides est aujourd'hui relativement bien décrit, notamment à travers les échanges longitudinaux (amont - aval), latéraux (zones humides - cours d'eau) et verticaux (nappe - colonne d'eau). Cependant, leur devenir dans les décennies à venir reste incertain. Depuis une quinzaine d'années, considérant le changement climatique et l'augmentation du risque d'assèchement, ces écosystèmes font l'objet d'un intérêt croissant auprès de la communauté scientifique et des gestionnaires. En 2009, la majorité des études concernant l'impact du changement climatique sur les hydrosystèmes continentaux se focalisait sur les eaux courantes ou les lacs, les zones humides représentant seulement 1.1% des publications (Spikay et al., 2009). Néanmoins, la plupart des observations réalisées dans les cours d'eau et les lacs sont applicables aux zones humides, méandres et bras-morts, étroitement liés aux cours d'eau et/ou assimilables à de petits lacs ou de petites rivières. C'est pourquoi, en raison du relatif manque d'information sur les zones humides temporaires, j'utiliserai les cours d'eau temporaires, davantage décrits, pour résumer les effets des assèchements. Notons simplement que la cinétique et l'intensité des différents processus diffèrent dans les zones humides : ils sont amplifiés ou tamponnés, en fonction des caractéristiques intrinsèques des zones humides (un hydrosystème lentique, caractérisé par des écoulements plus lents et un renouvellement limité) d'autant plus prononcées dans un contexte d'assèchement global.

I.3.2. Hydropériode et régimes hydrique

L'hydropériode d'un écosystème aquatique est une notion couramment utilisée pour décrire la nature et l'intensité des assèchements, opposant des régimes à écoulement « permanent » à des écoulements « temporaires » (Stubbington et al., 2009). La classification des régimes hydriques des écosystèmes aquatiques temporaires est cependant plus complexe, faisant appel à une terminologie plus variée : « transitoire », « intermittent », « éphémère », « saisonnier » ou encore « proche-permanent », reflétant la difficulté à définir des limites entre des types d'habitats très divers (Hughes, 2005). En effet, les hétérogénéités spatiales et temporelles liées à l'assèchement affectent différemment les organismes et rendent difficile l'étude des relations entre les deux du fait de leur complexité respective (Bonada et al.,

2007). Ainsi, selon les auteurs, des termes identiques sont parfois utilisés pour décrire des assèchements de natures différentes (Tableau 1-2), et inversement, des termes différents pour évoquer une même idée.

Tableau 1-2 : Définitions des termes « intermittent » et « éphémère » d'après différents auteurs.

Régime temporaire		Reference
Régime intermittent	Régime éphémère	
Durée annuelle totale des assecs < 6 mois	Durée annuelle totale des assecs > 6 mois	Stubbington et al., 2009
Formation de mouilles isolées	Assec complet du lit de la rivière	Bonada et al., 2007b
Alimenté par exfiltration de la nappe (et par des eaux de ruissellement)	Déconnecté de la nappe, alimenté uniquement par des eaux de surface /ruissellement	Datry et al., 2010

1.3.3. Connectivité hydrologique

La connectivité hydrologique des cours d'eau à l'échelle de la plaine alluviale désigne la connexion physique, permanente ou temporaire, entre différentes composantes (zones humides, chenal principal, amont-aval) d'un écosystème aquatique (c.a.d. plaine alluviale). Il est couramment admis que les échanges hydrologiques se font selon trois axes (Figure 1-2, Ward, 1989 ; Pringle, 2001 ; Lake, 2003) : longitudinalement, de l'amont vers l'aval du bassin versant ; verticalement, de la surface vers les écoulements souterrains (zone interstitielle et/ou nappe), et latéralement entre les différentes annexes des chenaux principaux (bras-mort, étangs, zones humides). La connectivité hydrologique est au cœur de nombreux concepts, dont le River Continuum Concept (Vannote et al., 1980) ou celui de Discontinuité (Ward and Stanford, 1983) pour la connectivité longitudinale, de Flood Pulse Concept (Junk et al., 1989) pour les connexions latérales, ou encore du Concept de Corridor hyporhéique (Stanford and Ward, 1983) intégrant les échanges verticaux au sein de la zone hyporhéique. Cette connectivité hydrologique se réfère non seulement aux flux d'eau mais aussi aux transferts de

matière, d'énergie et d'organismes étroitement liés aux flux hydrologiques (Pringle, 2003 ; Lake, 2003). Ces transferts sont vitaux pour le fonctionnement des zones humides fluviales et contribuent de façon significative aux flux de matière, de sédiments, et de nutriments à l'échelle des paysages et de la plaine alluviale (Junk et al., 1989; Tockner et al., 2000) et au maintien de la biodiversité dans ces écosystèmes (Aspetsberger et al., 2002; Tockner & Stanford, 2002).

L'importance de cette connectivité et l'impact de l'homme sur ces connexions ont largement été décrits dans la littérature ces 30 dernières années (Planton, et al., 2009), que ce soit sur la rupture du continuum amont-aval par les barrages hydroélectriques (Ward and Stanford, 1983; Nilsson et al., 2005; Graf, 2006) ou sur la zone hyporhéique (Hancock, 2002; Amoros et Bornette, 2002) par le biais de pompages intensifs. Si les crues favorisent la connectivité (Junk et al. 1989), l'assèchement tend à favoriser la déconnexion des sites les uns par rapport aux autres (Lake, 2003). La dynamique hydrologique, la fréquence et l'amplitude des événements extrêmes (inondation/assèchement) sont des facteurs majeurs régulant la connectivité au sein des plaines alluviales (Junk et al. 1989 ; Tockner et al., 2000, Hohensinner et al., 2004).

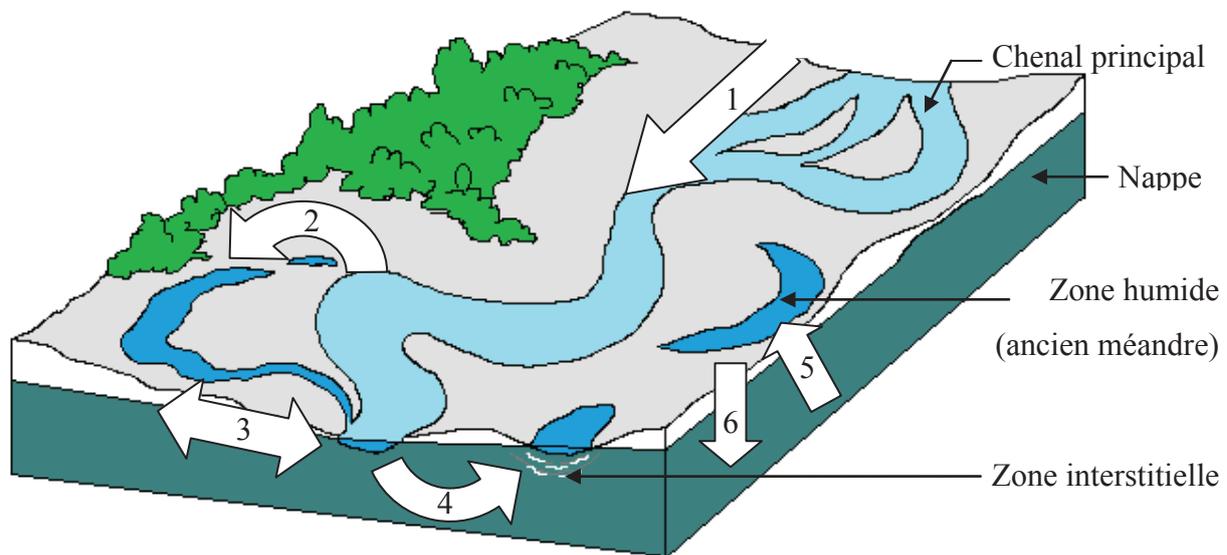


Figure 1-2 : Les différentes dimensions de la connectivité hydrologique à l'échelle de la plaine alluviale. Connexion longitudinale d'amont vers l'aval (1); connectivité latérale entre le chenal et les zones humides : connexion superficielle épisodique (2) ou permanente (3), et souterraine par infiltration (4) ; connexion verticale par exfiltration phréatique (5) ou infiltration vers la nappe (6).

Partie II - Changements globaux et risques d'assèchement en Europe

Le rapport du GIEC [Groupe d'experts intergouvernementaux sur l'évolution du climat, *Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC)*], publié en 2007, renforce le consensus scientifique selon lequel les gaz à effets de serre (GES) émis par les activités humaines contribuent de façon significative au changement climatique actuel observé et devraient conduire à des changements significatifs du climat global dans les décennies à venir, à travers notamment une modification du cycle hydrologique.

Le réchauffement climatique global présentant de grande disparité à l'échelle planétaire, la synthèse suivante se concentrera sur l'Europe, bien que des tendances similaires soient attendues dans de nombreuses autres régions du monde, dont l'Amérique du Nord ou l'Asie.

Outre le changement climatique, le développement des sociétés humaines (urbanisation et augmentation de la demande en eau, pour l'agriculture notamment) induit également de profondes modifications du paysage à l'échelle des plaines alluviales (endiguement, drainage, pompage dans les nappes) et accentue les modifications du cycle hydrologique.

II.1. Changement climatique à l'échelle européenne

II.1.1. Modèles, scénarios et modification du cycle hydrologique

A ce jour, de nombreux modèles ont été développés afin de simuler l'impact des changements climatiques. Parmi eux, des modèles à haute résolution, à l'échelle planétaire, dont les « Global Atmospheric General Circulation Models (GMCs) », sont couramment utilisés (IPCC, 2007 ; Beniston et al., 2007) afin de comparer les différences observées entre la période 1961-1990 (état de référence) aux simulations produites pour la période 2071-2100. Néanmoins, ces modèles ne fournissent qu'une estimation grossière des changements climatiques à l'échelle des régions ou des bassins hydrologiques. En effet, selon la région du globe considérée, les perturbations attendues pourront être nuancées par la présence de courant atmosphérique et/ou océanique, la proximité des océans et/ou des reliefs, ou encore

différentes pressions d'origine anthropique, dont la demande en eau et l'irrigation arrivent au premier plan. Pour réduire les incertitudes, d'autres modèles « Regional Climate Models (RCMs) » se focalisent sur certaines régions du globe, comme l'Europe (Beniston et al., 2007 ; Van Vliet et al., 2012).

Différents scénarios d'émission de gaz à effet de serre ont également été développés par l'IPCC, afin d'évaluer l'amplitude des variations possibles, allant de scénarios catastrophiques (A2, forte émission) à des scénarios plus modérés (B2, faible émission). Les simulations à long terme (2090-2099) divergent selon les scénarios, de +1.8 à 4°C, par rapport à la période (1980-1999). Ainsi, selon le scénario considéré, le changement climatique pourrait avoir diverses conséquences, de nature et d'intensité proportionnelle à l'augmentation moyenne des températures. Néanmoins, l'ensemble des scénarios s'accordent sur une augmentation moyenne des températures de 0.4°C au cours des vingt prochaines années à l'échelle planétaire. A l'échelle européenne, les simulations selon le scénario A2 prévoient une augmentation moyenne des températures estivales, passant de 16.8°C pour la période de référence (1960-1990) à 19.9 °C ou 23.3°C pour la période 2070-2100 (Van Vliet et al., 2012).

Cette augmentation des températures atmosphériques globales devrait induire une modification significative des cycles hydrologiques et des régimes de précipitations, à l'origine du risque d'assèchement en Europe, mais également modifier localement de nombreux autres processus (détaillés ci-dessous) agissant généralement en synergie avec les modifications hydrologiques.

II.1.2. Intensification des régimes de précipitation

Les modifications des régimes de précipitations sur l'Europe résulteraient essentiellement de la modification des flux atmosphériques d'origine océanique (modèles GCMs et RCMs, IPCC, 2007a).

Les simulations concernant l'impact du changement climatique sur les précipitations en Europe prédisent une intensification des régimes actuels, soit une augmentation des précipitations dans le Nord, plus particulièrement en hiver, accompagnée d'une réduction des précipitations dans le Sud, plus particulièrement en été (IPCC, 2007a ; Maracchi et al., 2005, Planton et al., 2005), conformément aux simulations à l'échelle planétaire concernant les moyennes latitudes (Douville et al., 2002).

Une réduction de l'intensité des précipitations est notamment attendue dans la région méditerranéenne, et plus particulièrement dans la péninsule ibérique, les Alpes, et à l'est de l'Adriatique (Beniston et al., 2007). Une fois encore, bien que l'impact diffère selon les scénarios, pouvant conduire localement à une augmentation des précipitations, toutes les tendances confirment une région méditerranéenne de plus en plus aride, caractérisée par des sécheresses estivales de plus en plus longues (entre 20 et 30 jours de plus pour la période 2070-2100, en péninsule ibérique, respectivement selon les scénarios B2 et A2).

II.1.3. Dynamique des écoulements et humidité des sols

La dynamique hydrologique continentale, et plus particulièrement la représentation des écoulements, est plus complexe et difficile à évaluer que la dynamique hydrologique atmosphérique (Planton et al., 2005). L'impact du changement climatique sur le débit des fleuves dépend fortement de la résolution des modèles utilisés, bien que la tendance générale suppose une augmentation des amplitudes saisonnières des débits corrélée aux régimes de précipitation.

Directement liés aux précipitations, le ruissellement et l'humidité des sols sont eux-aussi susceptibles d'être modifiés par le changement climatique. Dans le Nord et Nord-Ouest de l'Europe, le ruissellement annuel augmenterait de 5-15% en réponse à l'intensification des précipitations (Andreasson et al., 2004 ; Alcamo et al., 2007), jusqu'à 25% de plus pendant l'hiver (Arnell, 1999). Dans le Sud et Sud-Est de l'Europe, le ruissellement pourrait diminuer de 0-23% (Iglesias et al., 2005, Falloon and Betts, 2006 ; Alcamo et al., 2007), et jusqu'à 50% durant l'été (Arnell, 1999).

L'humidité des sols dans le Nord serait ainsi augmentée, en particulier durant l'hiver (Douville 2002) alors que dans le Sud, l'humidité des sols devrait diminuer du fait de la diminution des précipitations et des ruissellements, particulièrement en été.

II.1.4. Intensification des canicules, évaporation, et évapotranspiration

L'augmentation des températures estivales a pour conséquence majeure l'augmentation de la durée, de la fréquence et de l'intensité des épisodes caniculaires en Europe (IPCC, 2007 ; Beniston et al., 2007). La durée moyenne et l'intensité des canicules pourraient augmenter d'un facteur de 1 à 8 sur l'ensemble de l'Europe. Le nombre de jours et la fréquence augmenteraient d'un facteur 10 pour le sud de la France et l'Espagne, et le nombre de jours supérieurs à 30°C à proximité de Paris passerait de 9 à 50 jours pour la période 2070-

2100 (Beniston et al., 2007). De plus, ces événements jusqu'alors retréints à la période estivale, seront observés de plus en plus tôt ou plus tardivement dans la saison.

Avec l'augmentation de l'intensité et de la fréquence des canicules, l'évaporation estivale (Arnell, 1999 ; Hulme et al., 2002) ainsi que l'évapotranspiration induite par le couvert végétal (Falloon and Smith, 2003, Bradley et al., 2005) devraient eux aussi augmenter, renforçant la dessiccation estivale des sols et l'assèchement à l'échelle des plaines alluviales. L'évapotranspiration annuelle moyenne devrait augmenter de +17% à +36% pour la période 2070-2100, et plus particulièrement au cours de la période estivale (e.g. +21% to +49% en Juillet, Van Vliet et al., 2012).

En outre, l'absence d'évaporation de surface en hiver et son augmentation au cours de l'été devraient accentuer l'impact de l'intensification des régimes de précipitations à l'échelle des régions (Planton et al., 2005).

II.1.5. Fonte des glaces et pics printaniers

En Europe, les fleuves peuvent être classés en deux types de régimes hydriques (Arnell, 1999) :

- Un régime dominé par des pluies et de l'évaporation, dont le maximum d'écoulement a lieu en automne et en hiver (régions maritimes et continentales de basse altitude).
- Un second, dominé par des chutes puis la fonte des neiges, dont le maximum d'écoulement à lieu au printemps (régions froides ou alpines).

La dynamique des fleuves sous influence maritime ne sera pas affectée d'un point de vu chronologique, mais uniquement à travers l'amplitude des variations saisonnières (Arnell, 1999). En revanche, la fonte précoce de la neige en réponse au réchauffement climatique devrait conduire à un avancement du pic printanier des écoulements et une diminution de son intensité du fait d'une accumulation réduite de neige (Douville et al., 2002). Ainsi, les fleuves dominés par la fonte des neiges devraient subir des étiages de plus en plus importants et une augmentation du risque d'assèchement estival. En Europe du Sud, les flots estivaux pourraient ainsi diminuer de près de 50% (Eckhardt and Ulbrich, 2003 ; Falloon and Betts, 2006) et plus particulièrement dans les Alpes, où l'écoulement estival était jusqu'alors assuré par la fonte de glaciers (Zierl et Bugmann, 2005).

II.1.6. Recharge des nappes

Les nappes phréatiques sont essentiellement alimentées par l'infiltration des eaux de surface, qu'il s'agisse d'eau de ruissellement ou de cours d'eau plus importants. En Europe, la diminution des pluies et des écoulements au sein des cours d'eau en réponse aux changements climatiques pourrait donc entraîner une diminution de la recharge des nappes (Eitzinger et al., 2003 ; Mauser et al., 2006), plus particulièrement dans les vallées (Krüger et al., 2002) et dans les plaines (Somlyódy, 2002). De plus, cette recharge sera limitée par l'augmentation des besoins en eau et les pompages permanents dans les nappes.

II.2. Changement du paysage et pressions anthropiques

II.2.1. Déconnexion entre le lit majeur et le chenal principal

L'endiguement et la réduction des pics de crues notamment grâce aux installations hydroélectriques entraînent une diminution de la fréquence des inondations dans la plaine alluviale (Rollet, 2007) et donc une déconnexion entre le chenal et les écosystèmes riverains.

II.2.2. Incision du lit et niveau piézométrique

L'incision du lit dans le chenal principal résulte de différents phénomènes d'érosion. Parfois naturelle, l'érosion est souvent favorisée par les activités humaines telles que l'augmentation de la vitesse du courant faisant suite à l'endiguement réduisant la largeur du chenal, ou plus particulièrement l'extraction de graviers du chenal principal qui induisent de profonds remodelages géomorphologiques et un abaissement progressif du lit (Bornette & Heiler, 1994). Les niveaux de la nappe d'accompagnement sont étroitement liés au niveau de la ligne d'eau du chenal principal (Scott et al., 1999). Ainsi, un effondrement du lit du chenal principal entraîne souvent un abaissement de la nappe d'accompagnement, plus ou moins important et à des distances plus ou moins grandes du chenal, selon la perméabilité des alluvions (Bravard et al., 1999). Ces différents changements hydrologiques affectent directement les milieux aquatiques périfluviaux (Bornette et al., 1996) qui tendant alors à s'assécher (Rollet, 2007).

II.2.3. Augmentation des pompages dans les nappes

Les changements saisonniers du régime hydrologique des rivières, l'assèchement des sols et l'augmentation du taux d'évaporation pourraient avoir de sérieux impacts sur la

disponibilité en eau pour l'agriculture. La demande en eau pour maintenir la production agricole pourrait augmenter de près de 10%, plus particulièrement dans le sud et les régions méditerranéennes (Giannakopoulos et al., 2005, Audslet et al., 2006) et pourrait conduire à des restrictions notoires pour l'irrigation (Fallon et Betts, 2009).

La forte augmentation de la demande en eau pour l'agriculture pourrait également affecter la disponibilité de l'eau pour les autres secteurs (Betts, 2005). Du fait de l'intensification des assèchements estivaux, une augmentation significative de la demande globale en eau est attendue, particulièrement autour de la Méditerranée (Alcamo et al., 2003 ; Schröter et al., 2005). Ainsi, dans les années 2070, la surface des zones d'approvisionnement en eau difficile à exploiter, pourrait passer de 19 à 35 % du territoire européen (Lehner et al., 2001) et le nombre d'habitants concernés de 16 à 44 millions (Schröter et al., 2005).

II.3. Risque d'assèchement des zones humides fluviales

II.3.1. Interactions entre les différents facteurs

Les zones humides fluviales sont caractérisées par une hydrologie particulièrement complexe et il n'est pas rare que plusieurs des facteurs décrits précédemment (intensification des sécheresses estivales, hausse de l'évapotranspiration, pics printaniers précoces, demande en eau et besoins agricoles...) interviennent simultanément, agissant en synergie les uns avec les autres accentuant ainsi le risque d'assèchement (Figure 1-3).

Les interactions entre ces facteurs complexifient les modèles et rendent les prévisions difficiles. De même, les mesures correctives ou préventives pour lutter contre l'assèchement des zones humides nécessitent souvent d'agir simultanément sur plusieurs de ces facteurs, que ce soit à travers des aménagements ou une réglementation adaptée.

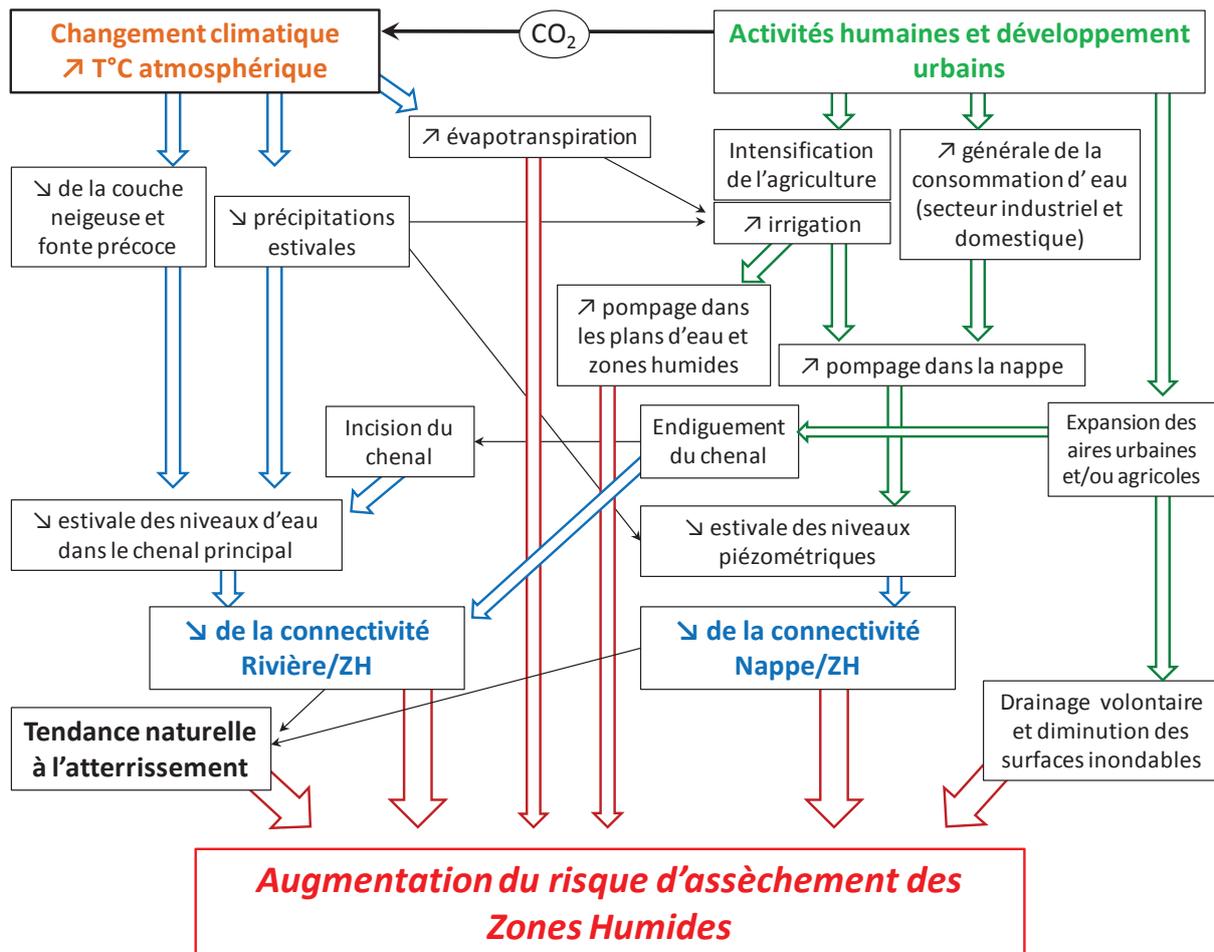


Figure 1-3 : Origines complexes de l'assèchement des zones humides fluviales : diversité des facteurs et interactions potentielles (Liste non exhaustive, causes naturelles et climatiques à gauche, et pressions anthropiques à droite).

II.3.2. Différentes sensibilités des zones humides fluviales

Les zones humides dépendant uniquement des précipitations et du réseau hydrographique de surface sont plus vulnérables aux changements climatiques que celles influencées par les eaux souterraines. En effet, celles-ci jouent un rôle tampon en assurant des apports hydriques plus réguliers et une relative stabilité des paramètres physico-chimiques (Winter, 2000). Les premières tendent à s'assécher rapidement lors de l'été alors que les secondes persistent plus durablement (Dodds 2002 ; Mitsch and Gosselink, 2007)

II.3.3. Événements extrêmes

Les événements extrêmes sont des épisodes atypiques modifiant plus ou moins durablement les propriétés physico-chimiques et hydrologiques des habitats, au delà des caractéristiques moyennes du milieu. De fait, ils affectent les organismes locaux peu ou pas adaptés à ces nouvelles caractéristiques, et perturbent le fonctionnement des écosystèmes. Ils peuvent être définis et classés selon différents critères (Beniston et al., 2007) :

- La fréquence : Un événement extrême peut être caractérisé par sa relative rareté par rapport à une valeur de référence. L'IPCC (2001) définit un événement météorologique extrême comme un événement « rare » à l'intérieur d'une distribution statistique de référence pour un endroit donné. La définition de « rare » peut varier mais est généralement considéré comme ayant une fréquence au delà des percentiles 10 et 90.
- L'intensité : Un événement extrême peut être caractérisé par une faible ou une forte valeur, dont la déviation par rapport à une norme est relativement importante. Un événement intense n'est pas systématiquement rare.
- La sévérité : Un événement extrême peut également être caractérisé à travers l'impact socio-économique et les pertes engendrées.

Les changements globaux attendus devraient induire une augmentation de la fréquence et de l'intensité des événements extrêmes (Planton et al., 2005, IPCC 2007). Cependant, l'impact estimé du changement climatique dépendant grandement de la méthodologie employée (nature et résolution des modèles), ainsi que de la définition utilisée pour décrire un événement extrême (fréquence, intensité, sévérité). De façon générale, les étés seront plus chauds et secs (IPCC, 2007a) et de plus en plus de sécheresses sont attendues en Europe (Alcamo et al., 2006 ; Beniston et al., 2007), plus particulièrement dans l'Europe de l'Ouest (Fowler and Kilsby, 2004) et du Sud (Lehner et al., 2006). Les zones humides seront donc sujettes à des assèchements de plus en plus sévères, affectant des sites jusqu'alors épargnés par l'étiage.

Toutefois, la diminution des précipitations devrait être accompagnée par une fréquence des précipitations extrêmes plus élevée (IPCC, 2007a), augmentant également le risque de crue, malgré un nombre de jours pluvieux réduit (Frei et al., 2006).

Partie III - L'assèchement : stress complexe et multidimensionnel pour les organismes

III.1. Facteur temps et chronologie des assèchements

A ce jour, nombre d'études sur les impacts de l'assèchement comparent des cours d'eau temporaires à des cours d'eau permanents (Bonada et al, 2007, Datry et al, 2011). Cette comparaison prend d'avantage en compte les caractéristiques intrinsèques des habitats, en tant que variables spatiales, et non temporelles. Le passage d'un état permanent à un état temporaire est encore très mal décrit.

Néanmoins, différents types d'assèchements peuvent être considérés, selon l'échelle de temps considérée :

- les assèchements saisonniers, périodiques et prévisibles,
- les assèchements supra-saisonniers ou interannuels, plus durables et imprévisibles, et généralement considérés comme des événements extrêmes,
- un assèchement progressif à long terme entraînant l'atterrissement des zones humides.

Les changements globaux sont susceptibles de modifier l'intensité, la durée, la fréquence des assèchements saisonniers ou interannuels, ou encore d'accélérer l'assèchement à long terme et l'atterrissement des zones humides. Les assèchements saisonniers étant, par définition, prévisibles, la faune peut s'adapter et est généralement caractérisée par une meilleure résistance et une forte résilience (Boulton & Lake, 1992 ; Boulton, 2003, Lake, 2003). A l'inverse, les assèchements interannuels sont à la fois imprévisibles et d'intensité et/ou de durée plus importante. De fait, les organismes s'adaptent beaucoup plus difficilement, et sont caractérisés par une résistance et une résilience modérés et très variables (Boulton & Lake, 1992a ; Boulton, 2003, Lake, 2003).

Chacun de ces assèchements est généralement constitué de trois phases :

- la « phase de contraction et de diminution de la colonne d'eau », entraînant des modifications plus ou moins importantes des caractéristiques hydrologiques et physico-chimiques de l'habitat,
- la « phase d'assec » à proprement parler, caractérisée par la disparition totale de la colonne d'eau,

- la « phase de remise en eau », correspondant au retour définitif ou temporaire de la colonne d'eau.

Il existe ainsi différentes approches possibles pour étudier l'impact de l'assèchement, en fonction de la (ou les) phase(s) considérée(s). La durée de ces différentes phases est un facteur critique pour la résistance et la résilience des écosystèmes et des communautés. En effet, certains mécanismes de résistance et de résilience ne sont pas innés, mais déclenchés à partir de certains seuils de modifications des conditions environnementales, et nécessitent un certain temps de réponse de la part des organismes. En outre, la durée d'exposition au stress, ainsi que la fréquence et l'intensité, est toujours un facteur limitant le succès des différentes stratégies de résistance.

La réponse des organismes est particulièrement observable à l'échelle de ces perturbations à court terme, cependant, la réponse des populations et des communautés semblent d'avantage liée à l'hydrologie à long terme. De fait, certains auteurs abordent l'assèchement à travers les « cycles d'assèchements / remise en eau », et des variables métriques telles la fréquence ou la durée des assecs, considérés comme de meilleurs prédicteurs (Arscott et al., 2010, Datry et al., 2011).

III.2. Résistance et résilience des hydrosystèmes face à l'assèchement

La relative pauvreté des communautés présentes dans les cours d'eau temporaires reflète l'incapacité de nombreux taxons à maintenir une population dans des sites soumis à un assèchement régulier (Lytle 2000, Suren et Jowett, 2006). L'assèchement est alors clairement perçu comme une perturbation. Il a été démontré que l'assèchement d'une rivière a une plus grande influence sur la composition des communautés que des phénomènes d'inondations (Boulton et al., 1992). Ainsi, l'abondance et la richesse des communautés d'invertébrés aquatiques tendent à décroître avec la durée d'assèchement (Stubbington et al., 2009, Chakona et al., 2008). L'alternance de phase sèche et de phase en eau, et les modifications physico-chimiques associées, affectent également le comportement, le développement et la dispersion de la faune aquatique (Larned et al., 2010).

Les communautés aquatiques, qu'elles soient végétales, animales ou microbiennes, ont recours à différentes stratégies afin de résister ou d'échapper à l'assèchement, qu'il induise une exondation et dessiccation complète de l'habitat, ou la détérioration d'un milieu restant immergé (température, eutrophisation, anoxie). La capacité de résistance d'une communauté

est définie comme sa capacité à tolérer une perturbation, alors que la résilience d'un écosystème est définie comme sa capacité à restaurer ses communautés ou ses fonctions après la perturbation (Lake, 2003). De nombreuses études tendent à démontrer que la résistance et la résilience d'un hydrosystème soumis à ces cycles d'assèchement/inondation sont liées à la durée et l'intensité de la phase d'assèchement elle-même (Boulton et al., 2003 ; Larned et al., 2007). En outre, bien que différentes stratégies de résistance et de recolonisation soient impliquées dans le maintien des communautés en milieu temporaire, la résilience des communautés semble d'avantage liée à la recolonisation (70.1% des taxons de macroinvertébrés) qu'à la résistance et la persistance des organismes dans un sédiment sec (29.9% de taxons, Anderson & Smith., 2004 ; Fritz & Dodds, 2004).

Les mécanismes mis en place par la faune des hydrosystèmes intermittents, où l'assèchement saisonnier est une caractéristique intrinsèque et prévisible de l'habitat, ont été acquis grâce aux processus évolutifs. Ils présentent une large gamme d'adaptations à l'assèchement, au cours des stades de développement, qu'il s'agisse de mécanismes physiologiques et/ou comportementaux (Williams, 1996 ; Magoulick & Kobza, 2003). De fait, la faune des hydrosystèmes temporaires apparaît comme plus résistante et plus résiliente à l'assèchement que celle des hydrosystèmes permanents (Lake, 2003 ; Bonada et al., 2007). Les principaux traits adaptatifs de la faune inféodée aux hydrosystèmes intermittents sont détaillés ci-dessous.

III.2.1. Resistance in situ

Certains individus n'ont pas la possibilité de fuir, et survivent *in situ* aux assecs complets et/ou aux conditions défavorables induites par l'étiage. Pour y parvenir, une majorité d'entre eux développent momentanément des formes de vie adaptées, limitées ou non à certains stades de développement des organismes : œufs, juvéniles, adultes (Wiggins et al., 1980; Danks, 1987; De Stasio, 1989; Hairston et al., 1995 ; Williams, 2006). Ces formes sont décrites pour de nombreux taxons, qu'il s'agisse de crustacés ou d'insectes : cyclopidae, chironomidae, Nemouridae, Siphonuridae et Niphargus (Vinogradova 2007 ; Stubbington et al., 2009 ; Argyroudi et al., 2009).

Deux principales stratégies évolutives permettent d'augmenter la résistance :

- La **Dormance**, ou estivation, une forme de vie ralentie dont l'entrée est *induite par le déclin ou l'augmentation de certains facteurs environnements* (comme l'absence d'eau, l'augmentation de la température ou la diminution d'oxygène dissous), et se traduit

essentiellement par des adaptations physiologiques. Elle ne doit pas être confondue avec la **Diapause**, *génétiquement programmée*, en réponse anticipée à des variations prévisibles de l'environnement.

- La **Production de forme de résistance**, que ce soit par l'individu lui-même ou à travers sa descendance (œufs de résistance). Elle se traduit par l'apparition de nouvelles structures anatomiques (kystes) ou de microhabitats (fourreaux, carapaces d'argile) pour assurer une meilleure survie. Les ephippies (œufs de diapauses chitineux) sont décrits et retrouvés dans de nombreux taxons du zooplancton, dont les cladocères (Slusarczyk & Pietrzak, 2008) et les copépodes (Bohonak et al., 2006). Les œufs de résistance sont également retrouvés chez certains macroinvertébrés (Townes, 1983), dont les Trichoptères (*Leptorussa darlingtoni* (Banks) et *Lectrides varians* (Mosely)).

Ces formes de vie contribuent à la rapidité de la résilience de certaines communautés dans les zones humides sujettes à l'assèchement (Brock et al., 2003). De plus, elles peuvent également flotter ou être mobilisées lors de la remise en eau et ainsi contribuer à la dispersion des espèces (plus particulièrement les œufs, plus petits et légers, Slusarczyk & Pietrzak, 2008). Bien que la résistance soit plus faible lors d'un assèchement complet du lit (Fritz et al., 2004), de nombreux facteurs environnementaux peuvent modérer les effets de la dessiccation, comme un couvert végétal dense (Feminella et al., 1996 ; Fritz et Dodds, 2004) qui maintient l'humidité des sédiments.

III.2.2. Echappement

III.2.2.a. Les refuges

Il existe différents types de refuges où les organismes peuvent se rassembler pendant l'assèchement et attendre le retour de conditions plus favorables. Ces refuges sont des sources non négligeables pour la recolonisation des hydrosystèmes après leur remise en eau (Magoulick & Kobza, 2003). Parmi ces refuges potentiels, les deux principaux sont :

- Les **zones permanentes**, un ensemble de zones humides ou cours d'eau peu ou pas affectés par l'assèchement. En effet, l'assèchement ne se traduit pas systématiquement par l'exondation ou la détérioration de la qualité de l'eau sur l'ensemble du réseau hydrographique. Certaines zones restent hospitalières pour une majorité d'organismes (Larned et al., 2008). Des phénomènes de migration et de recolonisation de grande amplitude ont été

décrits pour de nombreux invertébrés, notamment chez *Gammarus pulex*. (Dedecker et al, 2006)

- La **zone interstitielle**, un refuge pour de nombreux organismes aquatiques fouisseurs dont l'enfouissement est soit induit, soit augmenté, pour échapper aux modifications de l'environnement en surface. Cette stratégie est décrite chez de nombreux taxons : Plecoptera (*Leuctra geniculata*), Ephemeroptera (*Ephemera danica*), *Gammarus* (Lake 2003, Stubbington et al., 2009 ; Lopez-Rodriguez et al., 2010). Cependant, la capacité des individus à s'enfouir dépend de nombreuses caractéristiques géomorphologiques, dont la nature du substrat et l'humidité résiduelle des sédiments (Dole-Olivier, 1998 ; Bonada et al., 2007). De plus, l'enfouissement reste limité (Fritz et al., 2004), voir impossible (Chakona et al., 2008) dans les rivières temporaires asséchées durablement (rupture des échanges verticaux ou latéraux).

Ces phénomènes de migration vers les refuges sont habituellement classés selon le degré d'implication des organismes (Lake, 2003). La **migration passive** est particulièrement importante pour les communautés du zooplancton, dont la mobilité réduite implique une intervention extérieure, comme la dérive passive lorsque le débit augmente, ou encore la dissémination par le vent ou d'autres animaux (Proctor et al., 1967 ; Armitage, 1995 ; Figuerola & Green, 2002 ; Vanschoenwinkel et al., 2008). La **migration active**, nécessitant une réponse physiologique et/ou comportementale des organismes cherchant ainsi à atteindre des habitats plus favorables pour satisfaire leurs besoins nutritifs ou physiologiques, est davantage décrite chez les macroinvertébrés (Dedecker et al, 2006 ; James et al., 2008) : *Baetis sp.* (Ephemeroptera), *Tanypodinae* et *Austrosimulium sp.* (Diptera : Chironomidae), *Ecclisomyia* (Trichoptera : Limnephilidae), *Paracalliope* et *Gammarus pulex* (Crustacea : Amphipoda). Ces comportements sont généralement induits lorsque les variations environnementales atteignent des «valeurs seuils» (James et al., 2008), comme une diminution du débit, l'arrêt des apports nutritifs liés aux flux hydriques (Walton, 1980a ; Vinikour, 1981 James et al. 2008), ou encore lorsque la réduction de la colonne d'eau induit une augmentation de la densité, intensifiant les interactions biotiques (compétition, prédation) entre les invertébrés dans un habitat réduit (e.g. Hildrew and Townsend, 1980 ; Peckarsky, 1980 ; Walton, 1980b ; Dewson et al., 2007).

III.2.2.b. Synchronisation des stades de vie

La synchronisation des stades de vie avec les phases hydrologiques des cours d'eau, et plus particulièrement de la phase de vie terrestre et/ou aérienne avec la phase d'assec du milieu, est parfois perçue comme un refuge inter-génération (Lancaster & Belyea, 1997). La synchronisation du stades de vie terrestre avec les assèchements des cours d'eau (e.g. Salavert et al., 2008), nécessite que cette perturbation soit régulière, et prévisible (Lytle & Poff, 2004). Ainsi, le climat méditerranéen et sa prédictibilité saisonnière, filtre à grande échelle de nombreux traits du cycle de vie, indépendamment des caractéristiques hydro-morphologiques locales (Bonada et al., 2007)

La principale forme de synchronisation observée chez les invertébrés aquatiques est **l'émergence des adultes aériens**. De nombreuses études ont montré que les communautés d'invertébrés présentes dans les cours d'eau intermittents sont composées en grande partie d'organismes spécialisés, essentiellement des insectes aquatiques avec adultes aériens. Ce phénomène est documenté pour de nombreux ordres : les odonates (Corbet, 1980), les trichoptères (Williams, 2006), les éphéméroptères (Williams & Hynes, 1976 ; Williams, 2006), les diptères (McLachlan & Cantrell, 1980 ; Williams, 2006), les hémiptères (Sheldon, 1984), et les coléoptères (Landin, 1980 ; Williams, 2006). Chez les chironomes, l'émergence d'adultes aériens a été estimée au double dans une plaine s'asséchant, par rapport à une plaine non asséchée (Tronstad et al., 2005).

Partie IV- Impact de l'assèchement sur le fonctionnement des hydrosystèmes

IV.1. Effets directs de l'assèchement : arrêt des flux et disparition de la colonne d'eau

IV.1.1. Connectivité hydrologique, flux d'énergie, de nutriments et de matières :

La connectivité hydrologique à l'échelle des plaines alluviales se fait selon trois dimensions spatiales : longitudinale, latérale et verticale (Ward, 1989 ; Pringle, 2001). Contrairement aux crues, les assèchements tendent à réduire cette connectivité hydrologique (Lake, 2003) et modifier directement les flux d'énergie et de nutriment, affectant les organismes et le fonctionnement des hydrosystèmes.

Les matières organiques dissoutes (DOM) et particulaires (POM) sont le support de nombreux processus comme la production bactérienne, la plupart des transformations biogéochimiques dont les cycles du carbone et de l'azote, contrôlés par la disponibilité en nutriments dans l'hydrosystème (Sobczak and Findlay, 2002 ; Mulholland, 2003). L'assèchement, en réduisant la connectivité et les échanges d'eau entre les zones humides et le cours d'eau principal, modifie la plupart des flux, et provoque des effets négatifs sur les processus écologiques dans les cours d'eau (Ward et al., 1999 ; Lake 2003). L'arrêt de l'écoulement réduit les principaux apports de matière et modifie la nature et la disponibilité des substrats organiques et inorganiques (Fierer and Schimel, 2002; Wu and Brookes, 2005), que ce soit par rupture des apports par les berges ou en provenance de l'amont (Jacobson et al. 2000 ; McIntyre et al., 2009), sous l'effet du piégeage de certains composés par précipitation ou adsorption par les agrégats de sol (Denef et al., 2001b, Xiang et al., 2008) ou encore par immobilisation et rétention des particules fines du sédiment, des détritiques et des nutriments par les processus microbiens (Everard, 1996 ; Wright and Symes, 1999 ; Lake, 2003 ; Romani et al., 2006)

La POM, plus grossière et volumineuse, provient essentiellement d'apports allochtones (d'origine terrestre, branches et litière, Bernal et al., 2005 ; Romani et al., 2006). Dans un premier temps, en induisant un stress hydrique au niveau de la canopée, l'assèchement favorise la sénescence des feuilles et les apports depuis la ripisylve (Sabater et al., 2001 ; Acuna et al., 2007). Dans un second temps, en réduisant les flux et écoulements au sein des hydrosystèmes, l'assèchement favorise la décantation et l'accumulation des POM et la formation de DOM par lessivage (Boulton & Lake, 1990, 1992, Everard, 1996, Wright & Symes, 1999 ; Lake 2003 ; Bernal et al., 2005). La conductivité et la concentration en nutriments (organiques et inorganiques) augmentent alors (Stanley et al., 1997 ; Caruso, 2002 ; Lake, 2003), elle est parfois accompagnée de l'accumulation de déchets et de composés toxiques (Walling and Foster, 1975; Semkin et al., 1994; McClain et al., 2003). Au cours de l'assèchement, l'eau des zones humides finit par devenir trouble et impropre à la survie de nombreuses espèces.

Les principaux composés organiques dissous sont issus à la fois du lessivage de la matière organique provenant de la ripisylve (litière) et de la production interne des cours d'eau (Sachse et al., 2005 ; Ylla et al., 2010). La qualité nutritive de la DOM tend à diminuer au cours de l'assèchement, du fait d'une augmentation du rapport C:N et d'une diminution de la fraction biodisponible (notamment peptidique), liée à la dégénérescence du biofilm et à la

diminution de la production primaire (Ylla et al., 2010). Diminuant au cours de l'assèchement, la DOM tend à augmenter soudainement lors de la remise en eau et du lessivage de la POM accumulée (Bernal et al., 2005 ; Romani et al., 2006), stimulant le développement et l'activité des microorganismes (enzymatique et respiration, Acuna et al., 2004 ; Romani et al., 2006).

En outre, les écoulements interstitiels et les exfiltrations phréatiques peuvent persister au cours de l'assèchement et maintenir des échanges entre la surface et les eaux souterraines, induisant à travers les flux de substances inorganiques dissoutes (DIM) des apports d'azote (NO_3) et de phosphore (PO_4) au niveau des zones d'exfiltrations (Dent, Grimm & Fisher, 2001). Inversement, les zones d'infiltration d'eau de surface vers les interstices contribuent à l'assimilation des nutriments biodisponibles par les microorganismes des premiers centimètres de sédiments (Marmonier et al., 1995 ; Fischer et al., 2002, Claret et al., 2001). Les variations des flux de nutriments (organiques et inorganiques), mais aussi celle du potentiel redox et l'alternance de conditions aérobies et anaérobies, influencent les activités microbiennes et les invertébrés intervenant dans la dégradation et le recyclage de la matière organique et de nombreux processus biogéochimiques. Ces variations sont susceptibles de transformer et modifier la nature et la disponibilité des ressources (Romani et al., 1997 ; Baldwin et al., 2000 ; Belnap et al., 2005 ; Miller et al., 2005 ; Mulholland et al., 2003 ; Sobczak et al., 2002).

IV.1.2. Flux d'organismes

La baisse du niveau des eaux et l'interruption des flux d'eau réduit la connectivité entre les différents habitats et peut influencer les phénomènes de dispersion et migration à l'échelle des communautés mais aussi du pool génétique des populations et des métapopulations (Amoros and Roux, 1988; Davies et al., 1994; Heiler et al, 1995; Walker et al. 1995, Leibold et al., 2004; Holyoak et al., 2005). Vanschoenwinkel et al. (2008) ont démontré que le régime hydrologique avait une plus grande influence sur les communautés à dispersion passive, dont la migration est essentiellement contrôlée par les flux d'eau, que sur les individus à dispersion active. Ainsi, les insectes aquatiques dotés d'un stade adulte aérien peuvent maintenir un flux de gènes important entre des sites déconnectés au cours de l'assèchement (Larned et al., 2010), le déplacement d'individus sur le sol hors-eau étant limité à quelques taxons amphibiens (i.e dytiques, coléoptères hydrophiles, crustacés, Boulton et al., 2006). Le transport passif par les oiseaux ou les mammifères est une troisième alternative (Bohonak & Jenkins, 2003 ; Green & Figuerola, 2005) mais reste néanmoins assez peu étudiée (Larned et al., 2010).

La durée et la fréquence des connexions entre les différents chenaux peut influencer la diversité et l'abondance des assemblages d'invertébrés dans le temps et l'espace (Sheldon 2002). Néanmoins, le rôle complexe du régime hydrologique et du degré de connexion entre les zones humides latérales et le chenal principal sur l'évolution des communautés est encore mal connu (Sheldon 2002).

IV.1.3. Baisse des niveaux d'eau : taille et structure des habitats

La baisse du niveau d'eau induit dans un premier temps une contraction du système aquatique : la taille des habitats en eau est réduite de façon significative. Les organismes se retrouvent alors piégés et confinés dans de petits espaces, la densité des populations d'invertébrés (Boulton & Lake, 1992c ; Stanley et al., 1994 ; Lake, 2003 ; Covich et al., 2003 ; Magoulick & Kobza, 2003) et de poissons (Labbe & Fausch, 2000 ; Matthews & March-Matthews, 2003) augmentant de façon significative.

La baisse du niveau d'eau induit également une modification des propriétés du milieu, réduisant la profondeur, la diversité des habitats (Nhiwatiwa 2009) et augmentant la proportion d'habitats lenticques (Lake, 2003). Cette reconfiguration des habitats provoque généralement une perte de niches écologiques, notamment pour les macroinvertébrés étroitement liés à la végétation et à la ripisylve en réduisant les interfaces entre les différents milieux (Nhiwatiwa 2009) ou préférant des habitats courants (Lake, 2003).

Lors d'assèchements, les sections les moins profondes comportant des sédiments perméables sont les premières à disparaître, laissant place à une succession de bassins déconnectés les uns des autres (Boulton & Lake, 1990 ; Matthews, 1998 ; Magoulick & Kobza, 2003). L'écoulement peut néanmoins perdurer dans la zone interstitielle (Stanley et al., 1997). Dans un second temps, et selon les caractéristiques géomorphologiques locales, chacun de ces bassins peut alors évoluer différemment, en fonction de sa taille et de sa profondeur initiale, des apports d'eau souterraine, de la présence de tributaires ou même selon le couvert végétal (Lake, 2003). En outre, les amplitudes thermiques et les teneurs en oxygène dissous varient d'autant plus dans des habitats réduits et stagnants (Williams, 2006 ; Larned et al., 2010). Ainsi, il n'est pas rare de voir apparaître de nouveaux types d'habitats, aux conditions parfois extrêmes, favorisant certaines espèces locales ou de nouvelles espèces exotiques (Lake, 2003).

IV.1.4. Hydropériode et structure des communautés

L'hydropériode des zones humides est connue pour influencer l'abondance des invertébrés (Lepper and Taylor, 1998), la richesse des invertébrés et la composition des communautés (Wiggens et al., 1980, Spencer et al., 1999), ainsi que leur succès reproducteur (Lepper and Taylor, 1998).

Les zones humides à courte hydropériode sont caractérisées par une faible diversité taxonomique (Wiggens et al., 1980), le nombre de taxons augmente avec la durée d'inondation (Tarr et al., 2005). Contrairement aux zones humides permanentes où le taux de survie des invertébrés est majoritairement contrôlé par la composition et l'abondance des prédateurs présents, le taux de survie dans les zones humides sujettes à l'assèchement est principalement influencé par la capacité des organismes à résister à la dessiccation et leur capacité d'adaptation aux variations physiques de l'environnement (Tarr et al., 2005).

IV.2. Effets indirects de l'assèchement : modifications de paramètres physico-chimiques

IV.2.1. Augmentation de la température

L'augmentation de la température atmosphérique et la diminution du volume d'eau agissent en synergie et contribuent à l'augmentation de la température dans le milieu aquatique. De plus, la baisse du niveau piézométrique et la diminution des apports d'eau phréatique thermiquement tamponnée (12.3 ± 0.6 °C, Amoros et Bornette, 2002), accélèrent le phénomène de réchauffement des eaux de surface.

Dans un premier temps, l'augmentation des températures dans les hydrosystèmes tend à stimuler le métabolisme bactérien, le développement algal, les cycles biogéochimiques et le recyclage des nutriments (Klapper 1991). L'augmentation de la température tend, dans certains cas, à favoriser l'abondance et la richesse des communautés d'invertébrés dans les zones humides (Tarr et al., 2005). En effet, la température contrôle de nombreux traits d'histoire de vie et la physiologie des invertébrés, et agit sur la dynamique des populations, notamment à travers la capacité de reproduction et le nombre d'oeufs (Roux 1970 ; Kinne 1961) ou le temps de maturation (intervalle entre les mues, Pöckl 1992, Kinne 1961). A titre d'exemple, le temps de maturation à 20°C diminue de près de 75% chez *Gammarus fossarum* et *Gammarus roeselii* par rapport à des températures plus fraîches (<10°C) (85 et 96 jours respectivement, au lieu de 403 et 355, Pöckl 1992), et la croissance semble maximale à 20°C pour *G. fossarum*, *G. roeselii* et *G. pulex*. La température influence également la fitness des

individus à travers le nombre d'œufs présents dans la poche marsupiale des femelles (il est plus élevé entre 14° et 16°C qu'entre 18° et 20°C chez *Gammarus zaddachi*, Kinne 1961). Ainsi, une élévation extrême des températures devient stressante pour de nombreux organismes aquatiques, en fonction de leur seuil de tolérance et peut avoir des effets délétères sur leur biologie (comportement, physiologie, fécondité, croissance etc...) et finalement, leur survie, modifiant la biodiversité des communautés en place (Pörtner and Farrell, 2008 ; Peck 2011 ; Cottin et al.2012). Il existe cependant une forte variabilité interspécifique pouvant expliquer la distribution relative des espèces en fonction de leur préférence thermique (Rosset and Oertli, 2011), à l'échelle des communautés (Daufresne et al., 2004, Dolédec et al., 1996), mais aussi au sein d'un même taxon (*Gammarus sp.*, Pöckl and Humpesch, 1990 ; Pöckl et al., 2003 ; Cottin et al. 2012). L'augmentation progressive de la température induit ainsi une dérive au sein des communautés aquatiques, favorisant les taxons thermophiles qui remplacent progressivement les taxons d'eaux plus fraîches. De nombreux groupes d'invertébrés (ex. coleoptères, odonates), mais aussi d'amphibiens, sont directement menacés d'extinction par l'augmentation des températures (Rosset and Oertli, 2011).

Notons que les espèces thermophiles préfèrent généralement les habitats à faible vitesse de courant ou des eaux stagnantes (Daufresne et al., 2003). Etant étroitement liés, il est parfois difficile de dissocier les effets de la température de ceux du courant, l'augmentation de la température étant plus importante dans les milieux lenticues et stagnants.

IV.2.2. Eutrophisation

L'assèchement, par la diminution du volume d'eau, augmente la concentration en nutriments organiques et minéraux et modifie de façon significative l'état trophique des hydrosystèmes, en particulier dans les eaux stagnantes (Lofgren 2002). Les taxons associés à des eaux oligotrophes (*Baetis rhodani*, *Gammarus lacustris*, Plecoptera) seront alors désavantagés par rapport à ceux préférant les eaux eutrophes (certains *Chironomidae*, *Tubificidae*, O'Toole et al., 2008).

L'eutrophisation peut directement affecter la macrofaune en modifiant les conditions physico-chimiques de l'habitat et la teneur en de nombreux composés toxiques, qui agissent souvent en synergie (seuil critique de tolérance l'ammonium et hypoxie, Maltby 1995). En outre, l'eutrophisation peut également impacter indirectement la macrofaune via une augmentation de la production algale en cas d'enrichissement en azote inorganique (N) et phosphore inorganique (P) (Kraufvelin et al., 2006). Ce développement algal stimule le

développement des macroinvertébrés (Kraufvelin et al., 2006a ; Kraufvelin et al., 2006b, Kraufvelin 2007, Bokn et al., 2003), cependant, la biodiversité tend à diminuer car cette stimulation ne profite qu'à quelques taxons seulement, en particulier les brouteurs. Selon certaines études, la stimulation de la communauté de brouteurs peut, tantôt contrôler et limiter le bloom algal résultant de l'eutrophisation (Worm and Lotze, 2006), tantôt rester insuffisante pour avoir une incidence sur la production primaire (Kraufvelin et al. 2006a ; Kraufvelin 2007).

Certaines espèces du genre *Gammarus spp.* semblent particulièrement bien répondre à l'eutrophisation qui conduit à une augmentation de leur fitness (taux de croissance et production d'œuf) et une augmentation de leur biomasse totale (Kraufvelin et al., 2006, Kraufvelin 2007, Moksnes et al., 2008). Néanmoins, l'effet de l'eutrophisation diffère selon l'espèce considérée, souvent au détriment d'espèces autochtones (*G. zaddachi*) et au profit d'espèces exotiques plus tolérantes (*G. tigrinus*) (Grabowski et al., 2006). Enfin, le développement algal peut stimuler le développement de *Gammarus spp.* en tant qu'habitat et refuge, indépendamment de toute interaction trophique (Kraufvelin et al., 2006).

IV.2.3. Oxygénation du milieu aquatique

L'oxygène dissous (DO) pénètre à l'intérieur de la colonne d'eau par diffusion depuis l'atmosphère et/ou par photosynthèse dans le milieu aquatique. La teneur en DO est physiquement liée à la température de l'eau. En effet, il existe une relation inverse entre la température et la solubilité de l'oxygène (Wetzel, 1983). Ainsi, l'augmentation de la température, précédemment décrite, entraîne une diminution de la DO dans les milieux aquatiques (Sipkay et al., 2009). En outre, la demande en oxygène pour la respiration des plantes, des animaux et des microorganismes augmente avec la température (Kalf 2000), entraînant une diminution de la disponibilité en oxygène, en particulier la nuit lorsque que la photosynthèse est minimale ou stoppée (Sipkay et al., 2009). Enfin, l'eutrophisation, elle-même favorisée par la hausse des températures, stimule également la production de biomasse et provoque une augmentation de la respiration. Cette faible teneur en oxygène est connue pour limiter la vie aquatique (Eriksen et al., 1996). Dans les zones humides, l'abondance et la richesse des communauté d'invertébrés est positivement corrélée à la teneur en DO (Tarr et al., 2005).

Enfin, la disparition de la colonne d'eau, jusqu'à l'aération plus ou moins importante des sédiments, et les variations d'apports d'eau souterraine, conduisent à des variations du

potentiel redox du milieu. Le maintien de fortes concentrations en O₂ dissous favorise de nombreux métabolismes microbiens, tels l'ammonification et la nitrification intervenant dans le cycle de l'azote (Groffman et al., 1991 ; Zhang et al., 2002). A l'inverse, certaines activités, telles que la dénitrification, sont favorisées par des conditions anoxiques.

IV.2.4. Concentration et toxicité des polluants

L'assèchement, en réduisant le flux et le volume d'eau, peut également provoquer une augmentation de la concentration des déchets métaboliques et de nombreux composés dissous, qu'ils soient naturels ou d'origine anthropique, issus de produits phytosanitaires, d'effluents domestiques ou industriels, ou encore de composés pharmaceutiques non dégradables (Lake, 2003 ; Brooks et al., 2008). L'augmentation de la température est connue pour accélérer le métabolisme des organismes (Wilson and Parker, 1996; Bat et al., 2000), favorisant l'assimilation des substances et la sensibilité des invertébrés aquatiques (e.g. cadmium chez les amphipodes, Prato et al., 2009). Enfin, la dessiccation, l'eutrophisation, l'hypoxie ou l'anoxie, ou encore la modification des ressources nutritives, sont autant de stress liés à l'assèchement qui peuvent affaiblir les organismes et limiter leur capacité à répondre aux agressions toxiques des polluants.

IV.3. Impact sur la biodiversité : biodiversités α , β et γ

L'impact de l'assèchement sur la biodiversité des hydrosystèmes à l'échelle de la plaine alluviale s'appréhende à travers deux concepts fondamentaux prévoyant chacun des changements de la faune et de la flore présentes, mais dont les processus écologiques différents, se traduisant par des effets antagonistes. Le premier concept (paragraphe IV.3.A) s'articule autour du déclin des populations et des communautés induit par la perte de connectivité entre les différents habitats aquatiques et l'isolement des populations lors de l'assèchement, alors que le second concept (paragraphe IV.3.B) s'intéresse à la spécialisation des communautés et la sélection d'individus plus performants et adaptés à de nouveaux habitats, de plus en plus hétérogènes du fait de leur isolement. Ces différences résultent essentiellement du niveau d'appréciation de la biodiversité (alpha, bêta, ou gamma), décrits précédemment.

IV.3.1. Isolement des communautés et perte de diversité

L'assèchement, en réduisant la connectivité hydrologique, limite les flux d'organismes entre les différents sites, pouvant entraîner de profondes modifications structurelle des

communautés (Amoros et Bornette, 2002 ; Larned et al., 2010). La fragmentation de l'habitat et la réduction des voies de migration limitent la dispersion, et affectent positivement la diversité bêta. En effet, le renouvellement des communautés étant réduit, des phénomènes d'extinctions locales liées à des interactions interspécifiques (compétitions, prédateurs) ou encore des modifications progressives des propriétés physico-chimiques de l'habitat, peuvent changer l'état de la communauté et réduire la diversité locale (diversité alpha, McAbendroth et al., 2005). Ces modifications sont d'autant plus importantes avec l'éloignement spatial des zones permanentes, et dépendent de l'histoire hydrologique (fréquence et durée des connections), ainsi que de l'état initial de la communauté (Lake 2003, Larned et al. 2010).

Les processus opérant au sein des zones humides isolées sont encore assez peu décrits, notamment la divergence de la faune de ces sites par rapport à celle du système dont elle est issue (Havel et al., 2000). D'autre part, les communautés vivant dans les systèmes intermittents sont caractérisées par de meilleures capacités de résistance aux assècs et des facilités de dispersion et de recolonisation que les communautés issues des hydrosystèmes permanents et tempérés (Bonada et al., 2007). De fait, l'impact du changement global et de l'intensification des assèchements aurait des conséquences plus drastiques sur les communautés des régions tempérées. Cependant, la disparition des espèces sensibles aux assècs pourrait être compensée par la colonisation des milieux devenus intermittents par des espèces adaptées, plus performantes face aux assècs, et déjà dotées de facilités de dispersion (Bonada et al., 2007 ; Rosset and Oertli, 2011).

IV.3.2. Diversification des habitats et biodiversité

La diversification des habitats aquatiques dépend de la nature et l'intensité de l'assèchement, lui-même fonction du temps et de l'espace. Les caractéristiques géomorphologiques sont parmi les facteurs locaux les plus importants et déterminent notamment l'intensité des apports phréatiques ou l'influence du chenal principal, qui contrôlent de nombreux facteurs environnementaux (ex. température, nutriments, oxygène etc...). Lors de l'assèchement d'une zone humide, constituant un habitat unique et homogène en période de hautes eaux, il n'est pas rare d'observer la formation d'habitats séparés dont la profondeur, la température, les teneurs en oxygène ou encore le niveau trophique diffèrent les uns des autres, offrant autant de nouveaux habitats pour des espèces ayant des préférences écologiques différentes.

L'assèchement provoque également le développement de zones de transition constituant un habitat à part entière. Interface entre les milieux aquatique et terrestre, les zones de transition sont des écotones, caractérisés par des flux de matières, d'organismes et d'énergie entre habitats terrestres et aquatiques (Sanzone et al., 2003 ; Reid et al., 2008). Ces zones favorisent la coexistence d'organismes aquatiques, semi-aquatiques et terrestres dans un espace relativement restreint (Larned et al., 2010). Relativement dynamiques dans le temps et l'espace, ces écotones éphémères ou permanents, peuvent persister plus ou moins longtemps et exister aussi bien à l'échelle d'un chenal ou d'une zone humide (généralement d'amont en aval) qu'à l'échelle de la plaine alluviale (Junk et al., 1989, Larned et al., 2010). Enfin, la transition d'un type d'habitat aquatique ou terrestre vers un autre requiert généralement un délai de mise en place des biocénoses et des réponses biologiques des organismes (entrée ou levée de dormances, migration ou encore mortalité), ainsi que l'établissement des processus biogéochimiques et des réseaux trophiques associés à chacun des habitats (Larned et al., 2007). Ainsi, les zones de transition sont généralement caractérisées par des communautés particulières, inféodées à ce type de milieu instable et dynamique.

En favorisant l'hétérogénéité spatiale et la diversification des habitats, l'assèchement favorise donc le développement d'une communauté spécifique à chacun d'entre eux (diversité bêta). En augmentant le nombre de niches écologiques, l'assèchement contribue également à augmenter la biodiversité à l'échelle de la plaine alluviale (diversité gamma) (Ballinger, Mac Nally & Lake, 2005 ; Ballinger et al., 2007 ; Larned et al., 2010).

IV.4. Impact de l'assèchement sur la production de biomasse et modification des réseaux trophiques

Directement liés à la biodiversité, les réseaux trophiques sont au cœur du fonctionnement des écosystèmes et des interactions entre populations. En modifiant l'abondance et la diversité des organismes, l'assèchement est susceptible de perturber les interactions trophiques et d'affecter le fonctionnement des zones humides.

IV.4.1. Impact de l'assèchement sur la production primaire

La production primaire au sein des zones humides est assurée pour partie par des processus autochtones (organismes vivants à l'intérieur de la masse d'eau) mais aussi par des apports allochtones de matière organique détritique (depuis la ripisylve).

La production primaire est assurée par les communautés microbiennes formant les biofilms, le phytoplancton, les algues, et les macrophytes. Bien que la dessiccation induise un effondrement de la biomasse des biofilms (Amalfitano et al., 2008), leur production semble globalement stimulée par les cycles d'assèchement/immersion du fait de la hausse brutale de la production induite par les remises en eau (« hot moment », Valesco et al., 2003 ; Giorgi et al., 2004). La modification des flux nutritifs et la limitation en carbone tendent à favoriser le développement des communautés microbiennes benthiques autotrophes (Humphries et Baldwin, 2003). Cependant, les modifications environnementales induites par l'assèchement, dont l'augmentation des températures, favorisent le développement d'organismes plus compétitifs en milieux extrêmes comme les cyanobactéries, qui sont également de moins bonne qualité nutritive pour les organismes filtreurs/broueteurs (Dawidowicz et al. 1998; Gliwicz & Lampert 1990, Spikay et al., 2009).

Les communautés phytoplanctoniques, particulièrement sensibles aux variations environnementales (Kiss, 1996 ; Straile, 2005), sont également stimulées par le changement climatique, affectant de façon non négligeable l'abondance et la structure de leurs communautés à travers le monde (Reynolds, 1997 ; Spikay et al., 2009). Cependant, le surdéveloppement du phytoplancton a des conséquences néfastes sur le fonctionnement des écosystèmes, en réduisant notamment la transparence de l'eau, au détriment des macrophytes immergés (Mooij et al., 2005), et des consommateurs de macrophytes (amphipodes, Corcoran et al., 2009). En outre, ce surdéveloppement du phytoplancton, généralement précoce, est susceptible de réduire le stock de nutriments disponibles avant l'été (Elliot et al., 2005), réduisant les performances de l'ensemble des producteurs primaires au cours de l'étiage. Enfin, les périodes de très basses eaux et d'assèchement induisent une disparition de ce phytoplancton. L'assèchement modifie la structure des communautés de macrophytes selon leurs exigences écologiques, que ce soit par l'augmentation des températures, de l'eutrophisation ou la dessiccation (Bornette & Puijalon, 2011). De plus, il modifie les propriétés biomécaniques, structurelles et qualitatives des organes exondées (Robe & Griffiths, 1998, Li et al., 2011), modifiant potentiellement leur palatabilité et l'appétence des consommateurs.

IV.4.2. Impact sur les consommateurs primaires et prédateurs

Zooplancton, brouteurs et/ou filtreurs, consomment et régulent la production primaire. Le développement des cladocères, copépodes et ostracodes dans les zones humides peut favoriser le déclin du phytoplancton, notamment durant l'été (Caramujo et al., 2008 ; Corcoran et al., 2009). Cependant, le changement climatique et l'augmentation des températures tendent à avancer le pic printanier du développement phytoplanctonique, sans pour autant modifier la phénologie du zooplancton (ou moins rapidement), provoquant une asynchronie sévère entre ces deux communautés (Winder et Schindler, 2004 ; Mooij et al., 2005 ; Spikay et al., 2009 ; Thackeray et al. 2010). Ce développement phytoplanctonique intervenant alors bien avant celui du zooplancton, la pression de prédation exercée sur le phytoplancton décroît et favorise la stabilisation des communautés phytoplanctoniques (Mooij et al., 2005). De plus, à long terme, les populations de zooplancton tendent à s'effondrer, perturbant ainsi l'ensemble du réseau trophique (Winder et Schindler, 2004).

L'assèchement et la contraction de l'habitat augmentent la densité des organismes, et intensifient les interactions interspécifiques dont la prédation. La densité et la proportion de prédateurs semble augmenter dans les hydrosystèmes sujets à l'assèchement, et plus particulièrement lors de la formation de mouilles isolées (Stanley et al., 1994 ; Nhiwatiwa et al., 2009). Ces prédateurs peuvent être classés en trois groupes (Lake, 2003): prédateurs aquatiques (ex. Planaires, Amphipodes du genre *Gammarus* sp., larves d'Odonates, Mégaloptères, et poissons), prédateurs semi-aquatiques (ex. Dytiques, Hémiptères) et prédateurs terrestres (ex. Arachnides, oiseaux). La densité des prédateurs aquatiques est liée à la contraction de l'habitat et l'augmentation de la densité globale de la faune, alors que les prédateurs terrestres sont favorisés par une facilité d'accès aux habitats (faible profondeur, seuil émergent, etc... Lake 2003). De plus, une majorité des taxons prédateurs aquatiques ne réalisent pas la totalité de leur cycle de vie dans l'eau (émergence des adultes Odonates, Hémiptères, Mégaloptères). L'assèchement pourrait favoriser ces taxons en stimulant l'émergence des adultes, leur reproduction et la migration vers des sites d'oviposition plus adaptés (Batzler et al., 2004 ; Nhiwatiwa 2009).

A l'instar de l'asynchronie observée entre producteurs et consommateurs primaires, un découplage entre proies et prédateurs est observé en réponse aux changements globaux dans la plupart des écosystèmes (dont les eaux douces continentales) ce qui augmente le risque d'extinction des populations, de perte de biodiversité dans les niveaux supérieurs des réseaux

trophiques, et d'une diminution de la productivité des écosystèmes aquatiques dont la production piscicole (Thackeray et al., 2010).

En outre, la présence de poissons prédateurs peut également avoir un effet notable sur la diversité et l'abondance des invertébrés dans les zones humides (Hanson and Roggs, 1995 ; Tarr et al., 2005). Un assec total étant mortel pour la plupart des poissons, la présence de ces super-prédateurs est donc liée à de la capacité à recoloniser le milieu lors de la remise en eau et à la connectivité entre les différentes mouilles. D'autre part, dans les zones permanentes, la mortalité hivernale des poissons tend à diminuer, augmentant la pression de prédation sur le zooplancton et les macro invertébrés (Nyberg et al., 2001 ; Mooij et al., 2007).

IV.4.3. Impact sur les déchetes et décomposeurs

Enfin, les changements globaux et l'assèchement affectent également la communauté des décomposeurs de matière organique. En effet, dans un cours d'eau intermittent, la densité de décomposeurs est inversement proportionnelle à l'intensité des assèchements (durée et fréquence, Datry et al., 2011). De plus, au sein de zones humides sujettes aux changements climatiques, la densité des décomposeurs (Amphipodes, Gastéropodes, et larves de chironomes) semble diminuer depuis les années 1980 (Corcoran et al., 2009). La modification des réseaux trophiques, le développement d'asynchronie entre les niveaux, et la diminution de la densité de décomposeurs est susceptible de modifier les flux de matière et d'énergie au sein des zones humides, et de perturber l'une de leurs principales fonctions : la biodegradation et séquestration de la matière organique.

IV.5. Minéralisation et séquestration du carbone

IV.5.1. Dégradation de la litière et matière organique particulaire

Les processus de dégradation de la litière dans les hydrosystèmes ont fait l'objet de nombreuses études au cours des trente dernières années (>800), cependant, très peu concernent l'impact de l'hydropériode et de l'assèchement (<20, d'après ISI Web Science, Mars 2010, Datry et al., 2011).

Au cours de l'assèchement, la matière organique particulaire s'accumule sur le lit en raison de l'interruption des écoulements et de la décomposition et minéralisation très faible en absence d'eau (Larned et al., 2010). Le taux de décomposition de la litière diminue de façon exponentielle avec l'augmentation des assecs (Corti et al., 2011 ; Datry et al., 2011) et reste

affecté jusqu'à six mois après la remise en eau (Datry et al., 2011). Cette diminution est fortement corrélée à l'effondrement des communautés d'invertébrés, et plus particulièrement des décomposeurs, elle-même dépendante de la durée et de la fréquence des assecs (Arscott et al. 2010 ; Datry et al., 2011). Aussi, des assecs fréquents mais de courte durée semblent moins affecter la dégradation de litière que des assecs prolongés (Corti et al., 2011).

Néanmoins, certains phénomènes permettent d'assurer en partie la continuité des processus écologiques de la dégradation de la matière organique, comme de l'augmentation de la photodégradation ou la contribution des invertébrés terrestres à la dégradation de la litière (Collins et al., 2008, Corti et al., 2011).

IV.5.2. Processus biogéochimiques et contribution de microorganismes

IV.5.2.a. Modification des activités microbiennes

Bien que la phase de contraction de la colonne d'eau précédant l'exondation induise parfois une stimulation des activités et de la production de biomasse (cf. température, eutrophisation), la phase d'asec est en comparaison une phase de quiescence de la plupart des fonctions et processus écologiques des hydrosystèmes (Larned et al., 2010). En absence de pluie ou de ruissellement, l'humidité des sédiments exondés est inférieure à 5% et l'activité microbienne devient très faible (Battle and Golladay, 2001 ; Amalfitano et al. 2008 ; Larned et al., 2007 ; McIntyre et al., 2009). En outre, la respiration microbienne diminue de façon drastique au cours de l'assèchement (Acuna et al., 2004), tout comme que l'activité hydrolasique (Corti et al., 2011) ce qui se traduit par une diminution de la contribution des microorganismes à la minéralisation de la matière.

Cependant, la baisse des apports nutritifs (DOM) est généralement accompagnée d'une accumulation de litière et entraîne une modification de sa qualité nutritive, notamment par une augmentation du C:N (davantage de polysaccharides au détriment de peptides plus facilement assimilables, Ylla et al., 2010). Contraints d'utiliser une ressource plus pauvre au cours de l'assèchement, les microorganismes adaptent leurs activités enzymatiques en conséquence, avec notamment une augmentation de l'activité β -galactosidase (dégradation et assimilation des polysaccharides), et une diminution des aminopeptidases (dégradation et assimilation des peptides) (Ylla et al., 2010).

IV.5.2.b. Méthanogénèse

Une partie non négligeable de la biomasse produite par les zones humides est relarguée sous forme de méthane (CH₄) lors de la décomposition de la biomasse (environ 3% de la production nette des zones humides ; Schlesinger, 1997 ; Jokic et al., 2003). Cette transformation, appelée « méthanogénèse », est une forme de respiration anaérobie réalisée par certains microorganismes, et dépend des conditions d'oxygénation du milieu (anoxie). La production de méthane par les zones humides représente près de 25% des émissions de méthane dans l'atmosphère (Bartlett & Harris, 1993 ; Whalen, 2005 ; IPCC, 2007). Le méthane étant un puissant gaz à effet de serre (plus puissant que le CO₂), la capacité des zones humides à séquestrer le carbone organique dans les sédiments est au cœur de nombreuses études relatives au changement climatique (Bernal & Mitsch, 2012). Cependant, en provoquant la formation de mouilles anoxiques et l'accumulation de MOP, l'assèchement favorise la fermentation de la MOP et la méthanogénèse, néfaste dans le contexte actuel d'intensification de l'effet de serre à l'échelle planétaire.

IV.6. Impact de l'assèchement sur le cycle de l'azote

Le cycle de l'azote est également affecté par l'assèchement des zones humides. Les substances azotées organiques dissoutes (DON) sont largement inutilisables par les organismes, car composés essentiellement d'acides fluviqques réfractaires issus de matières organiques en décomposition (Hedin et al., 1995). En revanche, les formes minérales de l'azote (DIN) sont davantage assimilables, principalement l'ammonium (NH₄-N) et les nitrates (NO₃-N), et jouent un rôle prépondérant sur les organismes et les processus biogéochimiques qui en découlent (Hedin et al., 1995). Extrêmement solubles, les principaux flux de DIN et DON dépendent des flux d'eau et de la connectivité au sein des différents compartiments de la plaine alluviale.

Dans la plupart des études, une diminution des nitrates est observée en été, principalement due à leur assimilation et leur utilisation pour la croissance des organismes (biofilm et végétaux) (Boon and Sorrell, 1991 ; Butturini and Sabater, 2002), mais aussi l'augmentation du taux de dénitrification (Parkin et al., 1987), mécanisme anaérobie réalisé par des microorganismes. En effet, lors de l'étiage, de nombreuses mouilles isolées eutrophes tendent à devenir anoxiques et favorisent ainsi l'activité des bactéries dénitrifiantes. De plus, les apports d'eau souterraine, riche en NO₃, tendent également à diminuer, et limiter le

renouvellement des nitrates. Inversement, la concentration des effluents urbains et agricoles lors de l'étiage augmente la concentration en nitrates, favorisant l'eutrophisation.

L'ammoniac (NH_3) s'accumule également au cours de l'assèchement. En effet, l'accumulation et la dégradation de la matière organique (litière et organismes sénescents) induit un relargage plus important de l'ammonium (NH_4) au cours de l'étiage (Bernal et al., 2003 ; Bernal et al., 2005, Skoulikidis et Amaxidis, 2009). De plus, la nitrification, principale voie de transformation et d'élimination de l'ammonium (Baldwin & Mitchell, 2000 ; Holden & Fierer, 2005), est un processus aérobie qui tend à être inhibé au cours de l'assèchement en raison du développement de zones anoxiques, favorisées par l'eutrophisation et l'augmentation des températures.

La capacité d'autoépuration des eaux, notamment pour les formes azotées NH_3 et NO_3 , toxiques à fortes concentrations, est ainsi fortement perturbée au cours de l'assèchement.

IV.7. Remise en eau et « hot moment » biogéochimiques

Inversement à la phase d'assèchement et d'exondation, la phase de remise en eau déclenche le début et/ou l'accélération de nombreux processus biogéochimiques grâce au retour de conditions favorables, à la recolonisation et/ou à la levée de dormance de la biomasse microbienne, végétale et animale, mais également grâce à une remobilisation et un accroissement du transfert de nutriments (Belnap et al., 2005 ; Larned et al., 2007, McIntyre et al., 2009).

La vitesse d'activation des processus biogéochimiques et/ou écologiques varie de une minute à plusieurs jours selon les processus et organismes considérés (Tableau 1-3). De façon générale, les microorganismes et processus associés tendent à répondre beaucoup plus rapidement que les plantes ou invertébrés, organismes plus complexes nécessitant un temps de réponse plus long. En outre, certains processus abiotiques (relargage de solutés depuis les sédiments ou lessivage de la litière) nécessitent eux-aussi un certain délai avant d'être observés.

Tableau 1-3 : Durée minimum d'inondation pour déclencher les processus écologiques dans les hydrosystèmes temporaires (exemples, adaptés de Larned et al., 2010)

Processus écologiques	Durée d'immersion requise
Réhydratation des cyanobactéries	< 1min
Activation des bactéries nitrifiantes et dénitrifiantes	Minutes
Respiration par les cyanobactéries	< 20 minutes
Photosynthèse par les cyanobactéries	20 minutes
Flux de solutés inorganiques depuis les sédiments	< 1heure
Réhydratation des larves de chironomes	1 heure
Développement de la biomasse microbienne	< 1 jour
Germination et colonisation de la litière par les champignons	< 1 jour
Lessivage de DOM contenue par la litière	< 1 jour
Eclosion d'œufs de protozoaires, nématodes, rotifères	1-3 jours
Eclosion d'œufs de crustacés	< 1 semaine
Développement de la biomasse algale	1 semaine
Emergence d'adultes de chironomes	2 semaines

IV.8. Difficulté à évaluer l'effet de l'assechement sur le fonctionnement global des écosystèmes.

Comme décrit précédemment, l'assechement des zones humides se décompose en différentes phases, incluant l'étiage sévère (contraction de l'habitat), l'assec complet (disparition de la colonne d'eau) et la remise en eaux. Chacune de ces étapes induit des modifications physicochimiques à l'origine d'une multitude de stress pour les organismes. De plus, les différents compartiments biologiques (microbien, végétal et animal) sont susceptibles d'être affectés par les modifications physicochimiques du milieu, avec des effets parfois contradictoires selon l'espèce considérée ou l'amplitude des variations environnementales. Il apparaît alors particulièrement difficile d'évaluer l'impact de l'assechement sur le

fonctionnement global des zones humides. La Figure 1-4 illustre la complexité des effets sur le milieu et les conséquences de l'assèchement sur les communautés d'invertébrés, incluant la distribution des organismes, leurs états physiologiques et leur contribution au recyclage de la matière organique.

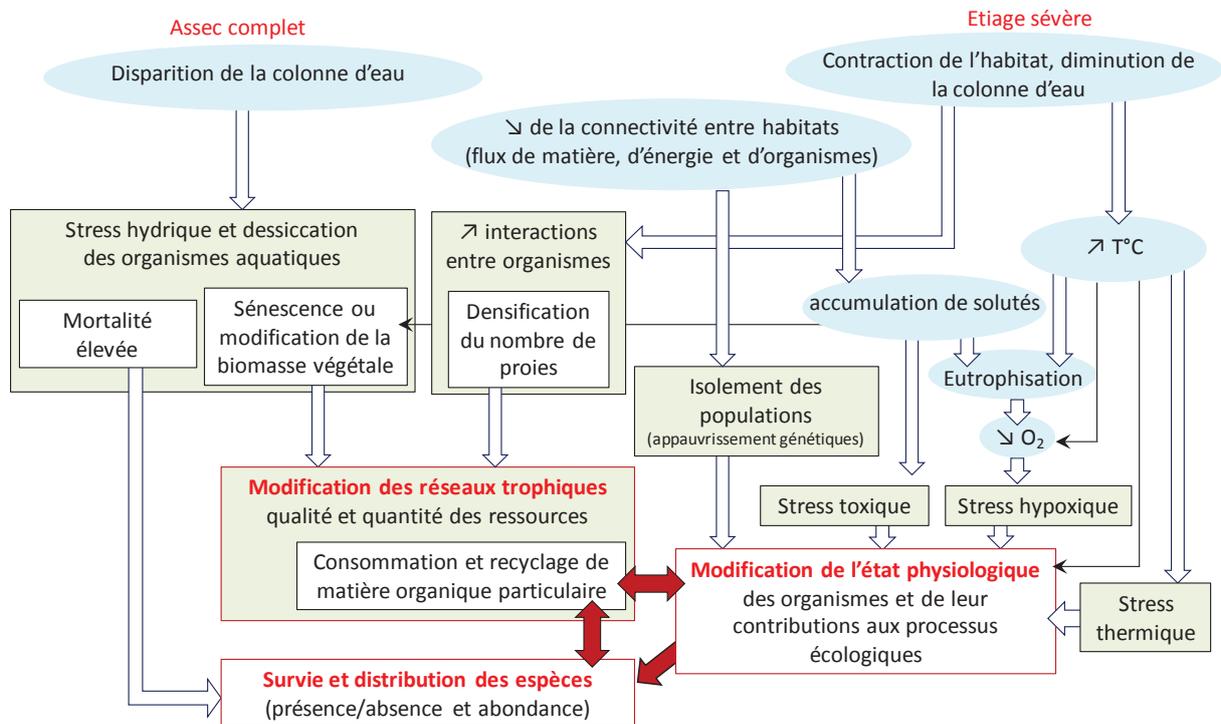


Figure 1-4 : Conséquences multiples de l'assèchement des zones humides fluviales : diversité des effets et interactions potentielles (Liste non exhaustive, focalisée autour des réseaux trophiques, des communautés d'invertébrés et leur contribution au recyclage de la matière organique particulaire).

Partie V - Objectifs

Les effets de l'assèchement sur le fonctionnement des rivières intermittentes sont aujourd'hui relativement bien décrits (Lake, 2011). Cependant, l'impact de l'assèchement sur les zones humides fluviales est encore très peu connu, malgré la forte valeur patrimoniale et écologique de ces systèmes.

Premièrement, les zones humides fluviales se développant dans les grandes plaines alluviales s'étendent généralement sur de large transects et présentent un large panel de caractéristiques hydrologiques, morphologiques et hydrogéologiques (connectivité au chenal principal, influences souterraines, hauteur de la colonne d'eau etc...). Cette forte diversité environnementale induit une grande variété de réponses des écosystèmes face aux étiages et assecs (dessiccation ou maintien en eau, variation de l'amplitude thermique, modification des flux de nutriments etc...) et contribue largement à l'incapacité actuelle à décrire l'impact de l'assèchement à l'échelle des plaines alluviales.

Deuxièmement, l'assèchement induit des modifications complexes à différents niveaux d'organisation de l'hydrosystème. Il modifie la structure des biofilms et des communautés microbiennes, qu'elles soient bactériennes ou fongiques, et perturbe les activités associées, qu'elles soient liées au cycle du carbone (production de biomasse, dégradation de la matière organique) ou au cycle de l'azote (ammonification, nitrification et dénitrification). L'assèchement modifie également la biodiversité et la structure des communautés d'invertébrés, intégrant une grande diversité de réponses écophysiologiques selon les capacités et la sensibilité de chaque espèce (tolérance aux différents stress, échappement par enfouissement dans la zone interstitielle ou émergence d'adultes aériens). Les processus de bioturbation et de dégradation de la matière organique particulières, associés aux invertébrés, sont de fait également impactés par l'assèchement.

Enfin, la plupart des processus décrits à ce jour s'intéressent aux réponses de l'écosystème en surface. L'impact de l'assèchement sur la zone interstitielle, interface active entre les eaux de surface et les nappes sous-jacentes, est encore très peu étudié, tant au niveau des processus biogéochimiques et microbiens, qu'à celui des communautés d'invertébrés.

Dans le cadre de cette thèse, nous proposons donc une approche globale de l'impact de l'assèchement sur le fonctionnement de l'écosystème (processus biogéochimiques et microbiens, structures et réponses des communautés d'invertébrés) à l'échelle de la plaine alluviale, intégrant à la fois la diversité spatiale des zones humides fluviales et les différents types de réponses à l'assèchement, et les processus qui se déroulent au sein de la zone interstitielle. Ce manuscrit s'organise autour de trois objectifs, correspondant chacun à un chapitre :

Objectif 1 (Chapitre 3) : Evaluer *in situ* l'impact de l'assèchement saisonnier, ou étiage, sur (1) les communautés microbiennes et processus biogéochimiques, (2) les communautés de crustacés planctoniques, benthiques et stygobies et (3) les communautés d'insectes émergents et enfin (4) les conséquences sur la dégradation de la matière organique particulaire.

Objectif 2 (Chapitre 4) : Evaluer *in situ* l'impact de l'assèchement à moyen terme (vingt à trente ans) sur la structure des communautés d'invertébrés interstitiels, tout en prenant en compte (1) la part relative de la variabilité interannuelle face aux changements globaux, (2) l'effet de la modalité d'assèchement à l'échelle de la plaine alluviale, et (3) l'influence des étiages de plus en plus sévères sur la dérive des communautés d'invertébrés interstitiels.

Objectif 3 (Chapitre 5) : Evaluer expérimentalement l'impact de l'assèchement sur trois espèces de crustacés décomposeurs typiques des zones humides et leur contribution aux recyclages de la matière organique particulaire, à travers (1) les effets indépendants et additifs de l'augmentation des concentrations en ammoniac (toxique) et des températures sur leur survie, et (2) les effets indépendants et additifs de l'augmentation des concentrations en ammoniac et de l'exondation des ressources nutritives sur le recyclage de la matière organique.

Chapitre 2

Description des sites :

Lônes du Rhône et de la basse vallée de l'Ain

Chapitre 2 -

Description des sites : Lônes du Rhône et de la basse vallée de l'Ain

Introduction

L'ensemble des travaux effectués au cours de cette thèse ont été réalisés sur les zones humides du haut Rhône en amont de Lyon et de la basse vallée de l'Ain. Ce secteur d'étude, long d'une quarantaine de kilomètres, offre (1) une grande diversité de zones humides (appelées localement « lônes ») présentant des modes de fonctionnement contrastés et (2) pour lesquelles nous disposons de données anciennes accumulées depuis les années 1970.

L'étude hydrogéologique suivante (Parties I et III) reprend en partie les conclusions du rapport d'étude du BURGEAP – Agence de Lyon, menée en 2005 sur la « Modélisation de la nappe alluviale de la basse plaine de l'Ain et de ses milieux annexes », incluant le site des Lônes de Jons. L'étude des changements climatiques au cours des trente dernières années (Partie II) propose une synthèse de données collectées auprès de Météofrance, EDF-DTG, et de l'Ecole des Mines de Saint-Etienne (Equipe Géosciences et Environnement).

Enfin, dans le cadre de l'ANR Wetchange, l'évolution hydrologique de la rivière d'Ain et des niveaux piézométriques, ainsi que leurs variations saisonnières (Parties IV et V), seront reconstituées par l'équipe Géosciences et Environnement de l'Ecole des Mines de St-Etienne, en utilisant les données hydrologiques relevées au cours des années 2010-2011.

Notre étude s'intéresse plus particulièrement à l'évolution de 13 sites (Tableau 2-1), répartis sur cinq lônes du Rhône (les Iles-Nouvelles, la Chaume, le Platéron, le Grand-Gravier et le Méant) et trois lônes de l'Ain (les Brotteaux, Vers la Borne et Bellegarde).

Tableau 2-1 : Sites d'étude et coordonnées

Nom	Commune	Coordonnées GPS
<i>Lônes du Rhône</i>		
Les Iles-Nouvelles	Balan	N 45°48'58, E 05°06'04
La Chaume	Balan	N 45°49'35, E 05°06'23
Le Platéron	Balan	N 45°49'47, E 05°05'43
Le Grand-Gravier	St-Maurice de Gourdans	N 45°48'50, E 05°08'50
Le Méant (amont)	St-Maurice de Gourdans	N 45°48'04, E 05°09'41
Le Méant (centre)	St-Maurice de Gourdans	N 45°48'21, E 05°09'02
Le Méant (aval)	St-Maurice de Gourdans	N 45°48'20, E 05°08'48
<i>Lônes de l'Ain</i>		
Bellegarde (1)	Priay	N 46°00'39, E 05°18'10
Bellegarde (2)	Priay	N 46°00'38, E 05°18'11
Vers la Borne (amont)	Château-Gaillard	N 45°59'02, E 05°17'13
Vers la Borne (aval)	Château-Gaillard	N 45°58'51, E 05°16'54
Brotteaux (amont)	Loyettes	N 45°48'09, E 05°12'31
Brotteaux (aval)	Loyettes	N 45°48'04, E 05°11'29

Chapitre 2 -

Description des sites : Lônes du Rhône et de la basse vallée de l'Ain

Partie I - Description hydrogéologique

I.1. Contexte géologique et géomorphologique

I.1.a Les formations du substratum

La basse plaine de l'Ain correspond à un ancien fossé d'effondrement, bordé au nord-est par les monts du Jura (massif du Bugey, Lagnieu), et au nord-ouest par le plateau de la Dombes (Méximieux, Montluel, Beynost) et au Sud par le Rhône (Jons). Située en moyenne à 200 m d'altitude, la plaine alluviale de l'Ain repose sur un substratum imperméable argilo-marno-sableux plus ou moins compact datant du Miocène qui peut atteindre 200 m d'épaisseur.

La carte du toit du substratum a été dressée sur la base de 355 points issus de la base de données réalisée lors de l'étude HORIZONS 1999 et complétés lors du rapport BURGEAP. L'étude de cette carte montre la présence d'un ancien chenal sous le lit du Rhône. C'est là que l'on retrouve les profondeurs les plus importantes avec des cotes du toit du substratum de 150 m NGF.

I.1.b Le remplissage alluvial

La plaine alluviale est tapissée par des formations fluvioglaciales quaternaires que recourent le lit de l'Ain, et d'autres cours d'eau avec leurs alluvions fluviales modernes. La morphologie de la basse plaine de l'Ain, est liée à l'activité fluvioglaciale de l'ère quaternaire dont les périodes successives ont développé les terrasses alluviales actuellement présentes. Ces terrasses emboîtées, d'altitudes différentes, correspondent aux différents épisodes glaciaires d'avancées (dépôts morainiques) et de retraits des glaciers (dépôts fluvioglaciaux) sur la période récente du Würm. Ce remplissage d'alluvions fluvioglaciales en terrasses correspond à un matériau bien lavé composé de galets, graviers et sables conférant ainsi une transmissivité importante à ces formations aquifères de l'ordre de 10^{-2} à $10^{-3} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$. Les épaisseurs sont variables de 2 à 30 m environ.

De part et d'autre des cours d'eau Rhône et Ain, ces formations sont localement remplacées par les alluvions plus récentes. Ces matériaux sont plus variés et comportent des sables, graviers mais aussi des argiles et limons. Leur épaisseur est généralement plus faible mais peut atteindre localement 20 m. C'est dans ce contexte que se situent les lônes de Jons, à la confluence du Rhône et de l'Ain.

I.2 Réseau hydrographique

Le réseau hydrographique de la basse vallée de l'Ain est caractérisé par deux cours d'eau principaux, l'Ain qui la traverse du nord au sud et le Rhône qui la borde au sud.

I.2.1. L'Ain

I.2.1.a. Chenal principal

Le cours d'eau prend sa source dans le Jura puis rejoint le Rhône à la hauteur d'Anthon après plus de 200 km. Son régime pluvial est fortement perturbé par les aménagements hydroélectriques situés en amont : les barrages de Vouglans, de Coiselet, de Cize-Bolozon et d'Allement. Les modulations de débit de ces ouvrages peuvent provoquer des variations journalières importantes. Cependant, ils permettent également de réguler la rivière, et de maintenir un débit réservé de 12,3 m³/s à l'aval du barrage d'Allement. Les périodes d'étiage interviennent généralement du mois de juin jusqu'aux mois de septembre - octobre. Enfin, une augmentation normale des débits moyens est observée de l'amont vers l'aval, en réponse aux apports des différents affluents dont l'Albarine s'écoulant du Massif du Bugey en rive gauche et le Longevent prenant sa source sur le Plateau de la Dombes en rive droite. Ces deux affluents ne confluent pas directement avec l'Ain (ou de façon épisodique lors des périodes de hautes eaux) mais se perdent dans les alluvions de la plaine. Ils représentent cependant des apports non négligeables aux aquifères et à la nappe d'accompagnement de l'Ain.

La station de Chazey-sur-Ain (V2942010), en aval de la plaine, fournit les caractéristiques suivantes :

- module interannuel moyen : 123 m³/s ;
- QMNA5 : 15 à 21 m³/s (débit minimal mensuel quinquennal sec)

Chapitre 2 -

Description des sites : Lônes du Rhône et de la basse vallée de l'Ain

- débit de crue de référence : $Q5 = 980$ à $1200 \text{ m}^3/\text{s}$, $Q10 = 1100$ à $1400 \text{ m}^3/\text{s}$, $Q50 = 1500$ à $1900 \text{ m}^3/\text{s}$.

La dynamique de ce cours d'eau a été présentée dans une étude géomorphologique de la basse rivière de l'Ain (Piégay, 2000). Cette étude précise que le lit de l'Ain a été soumis à un phénomène d'incision très marqué depuis le 19ème siècle, en aval de Chazey-sur-Ain à la confluence avec le Rhône (précision Thèse Rollet 2007). Les tendances à venir s'orientent vers une incision de 1 à 1,5 m sur un secteur allant du pont de Chazey au Rhône. Par ailleurs, les migrations latérales du chenal ont créé d'anciens méandres dont certains sont aujourd'hui devenus des lônes, connectées ou non au cours d'eau principal.

1.2.1.b. Les lônes de l'Ain

La rivière d'Ain possède plus d'une vingtaine de lônes, entre Pont d'Ain et sa confluence avec le Rhône. Notre étude s'intéresse plus particulièrement aux lônes de Bellegarde, Vers la Borne et des Brotteaux, sujettes à des assèchements saisonniers et présentant néanmoins un faible taux d'atterrissement (Figure 2-1).

La lône de Bellegarde, fortement influencée par le chenal principal, est régulièrement connectée à l'Ain par l'aval et présente un degré de trophie moyennement élevé. La lône des Brotteaux, peu influencée par le chenal principal, est néanmoins connectée périodiquement par l'aval. Proche de la confluence, elle est alimentée par des apports des nappes d'accompagnement de l'Ain et du Rhône. Elle présente un degré de trophie moyennement élevé. Enfin, la lône de Vers la Borne est entièrement isolée. Faiblement influencée par le chenal principal, elle est alimentée essentiellement par des eaux souterraines et s'écoule périodiquement vers l'aval. Elle présente un faible degré de trophie.

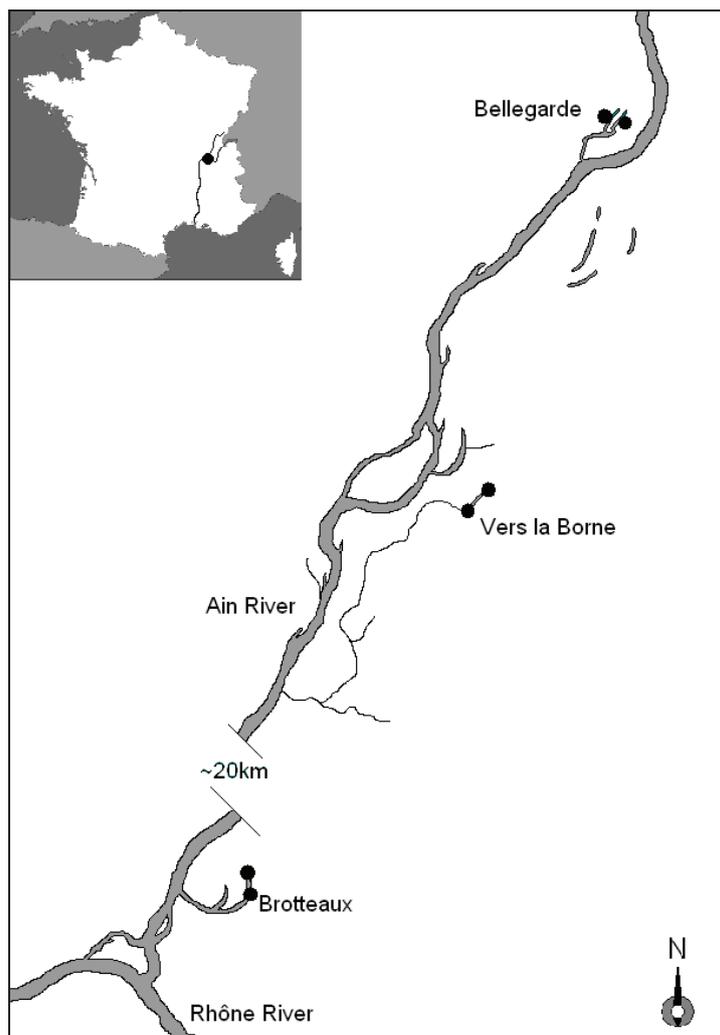


Figure 2-1 : L'Ain en amont de sa confluence avec le Rhône (secteur de la basse vallée de l'Ain). Localisation de zones humides étudiées.

1.2.2. Le Rhône

1.2.2.a. Chenal principal

Le Rhône s'écoule en limite sud-est et sud de la basse plaine de l'Ain. Son débit est régulé en amont par le barrage de Sault-Brenaz. La station de Lagnieu (V1630020) précise ses caractéristiques :

- module interannuel moyen : $460 \text{ m}^3/\text{s}$;
- QMNA5 : $190 \text{ à } 210 \text{ m}^3/\text{s}$;
- débit de crue de référence : $Q_5 = 1500 \text{ à } 1700 \text{ m}^3/\text{s}$, $Q_{10} = 1700 \text{ à } 1900 \text{ m}^3/\text{s}$, $Q_{50} = 2100 \text{ à } 2400 \text{ m}^3/\text{s}$.

Chapitre 2 -

Description des sites : Lônes du Rhône et de la basse vallée de l'Ain

Le plancher du Rhône étant excessivement bas, il draine la nappe d'accompagnement de l'Ain au niveau de la confluence, puis la nappe de la Valbonne en rive droite.

Les affluents en rive droite du Rhône, en aval de la confluence, sont le Cotey et la Sereine. Issus du Plateau de la Dombes, ils s'écoulent en bordure ouest de la nappe de la Valbonne.

I.2.2.b. Zones de tressage du Rhône

La partie supérieure du Rhône, appelée « le Haut-Rhône », de Genève à Lyon, garde les traces d'une zone de métamorphose active au cours des derniers siècles (Bravard, 2010). Le petit âge glaciaire est une période climatique froide survenue dans l'hémisphère nord entre 1550 et 1850, et fut, pour les fleuves alpins, la période de tressage la plus active depuis le début de l'Holocène (Grove, 1988). Les glaciers ont augmenté rapidement, favorisant l'érosion des pentes et le transfert de sédiments vers l'aval des bassins versants. A l'ouest des Alpes, la dynamique de nombreux cours d'eau s'est transformée, passant d'un style méandrage à un style de tressage intense sous l'effet d'un apport grandissant de matériaux sédimentaires. Aujourd'hui, l'hydrologie de la partie supérieure du Haut-Rhône est caractérisée par des crues peu intenses, notamment du fait de la présence de larges plaines et de grands lacs alpins (Léman, Bourget). Le Rhône présente néanmoins quelques zones de tressages au niveau de l'avant-pays Savoyard, influencées notamment par les apports de trois affluents alpins (l'Arve, le Fier et le Guiers). La vallée subit un important rétrécissement en traversant l'extrémité sud du Jura, où le Rhône présente un profil linéaire, avant de déboucher dans la basse vallée de l'Ain. La rivière d'Ain, caractérisée par un débit élevé en hiver, induit régulièrement de brèves et intenses crues. Remobilisant régulièrement les dépôts fluvio-glaciaires du bassin, elle restaurait un profil de tressage et de méandrage dans la vallée du Rhône juste en amont de l'agglomération lyonnaise (lône du Méant et secteur de Miribel-Jonage, Bravard, 2010) jusqu'à l'aménagement et l'endiguement du Rhône au cours des 19^{ème} et 20^{ème} siècles. Son influence est encore perçue en aval de la ville de Lyon, en dépit du rétrécissement urbain que subit le Rhône en la traversant. Le Rhône s'écoule ensuite à travers une vallée plus étroite, sans jamais retrouver de zones de tressage aussi développées.

I.2.2.c. Lônes de Jons (Rive droite)

En aval de la confluence avec l'Ain, le Rhône présente une structure en tresses et des traces d'anciens méandres (Figure 2-2). La dilatation active de la bande de tressage et de méandrage est datée dès le début du 14^{ème} siècle (Burnouf et al., 1991). Certains chenaux ont été isolés au cours du 17^{ème} et 18^{ème} siècles, et abandonnés en marge de la plaine (Lônes du Grand-Gravier, de la Chaume et du Plateron). Ces lônes se situent au-dessus de la nappe de la Valbonne, qui alimente en partie les lônes par le biais de sources phréatiques ponctuelles. D'autres bras-morts, situés à proximité du chenal principal, ont été isolés au cours du 19^{ème} siècle suite à l'endiguement du Rhône (Lônes du Méant et des Îles-Nouvelles, Marmonier et al., 1992). Ces lônes sont majoritairement influencées par les eaux de surface et les nappes d'accompagnement du Rhône et de l'Ain. La lône du Méant, isolée du chenal actif par l'amont depuis 1940, subit régulièrement les crues du Rhône lorsque son débit excède 1000 m³.s⁻¹ (Bornette & Large, 1995 ; Bornette & Amoros, 1996).

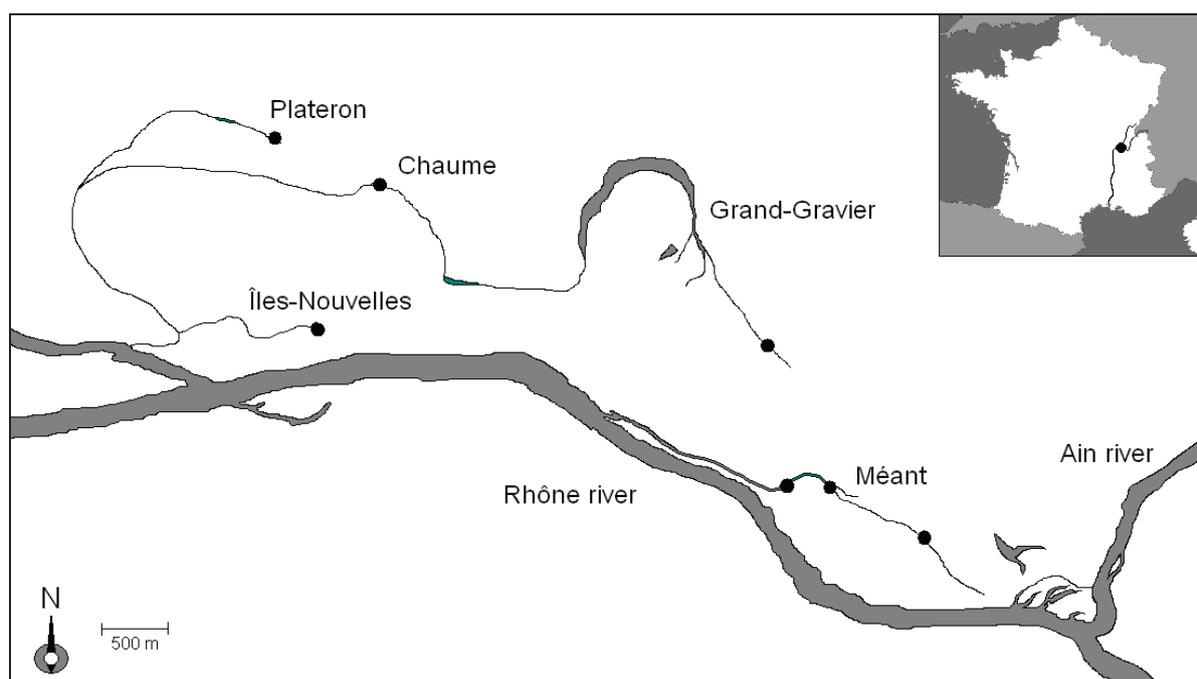


Figure 2-2 : Le Rhône en aval de sa confluence avec l'Ain (secteur de Jons). Localisation des zones humides étudiées.

Chapitre 2 -

Description des sites : Lônes du Rhône et de la basse vallée de l'Ain

I.3. Hydrogéologie et caractéristiques des aquifères

Trois zones d'écoulement principales sont identifiées à proximité de la confluence du Rhône et de l'Ain (Figure 2-3).

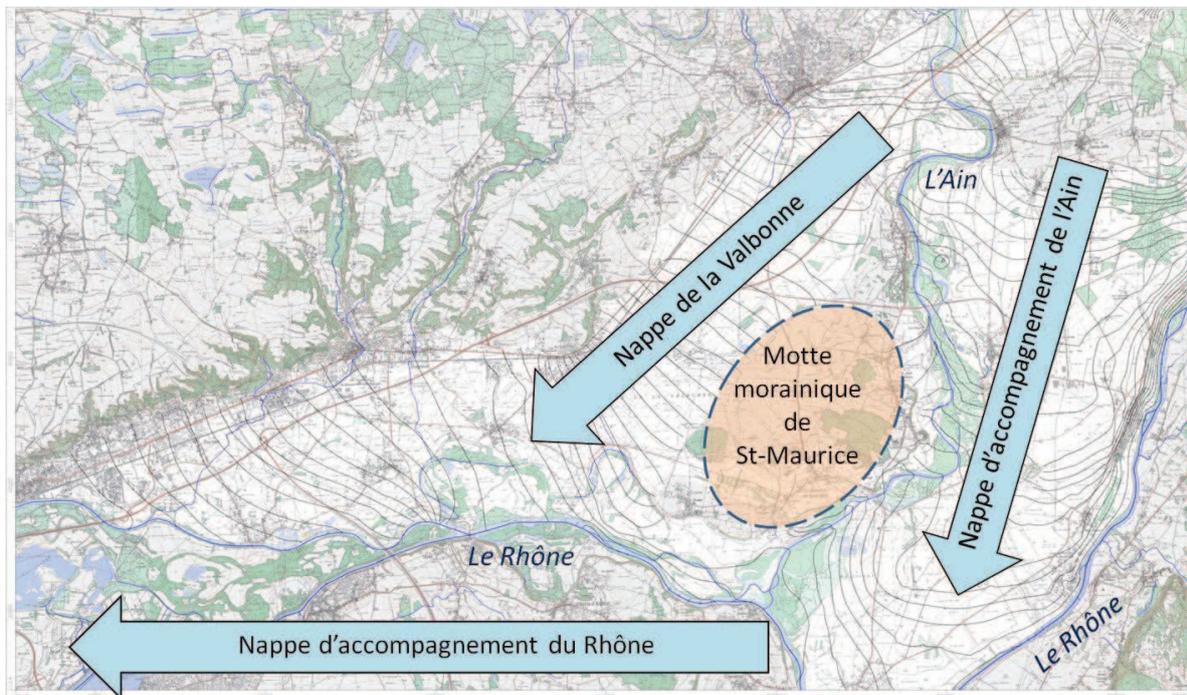


Figure 2-3 : Principales zones d'écoulement à proximité de la confluence du Rhône et de l'Ain.

1.3.a Nappe d'accompagnement de l'Ain et nappe de la Valbonne

L'aquifère de la basse plaine de l'Ain est beaucoup plus important sur ce secteur. La motte morainique de St-Maurice de Gourdans, en aval de Chazey sur Ain, constitue un obstacle relativement imperméable au cœur de l'aquifère de l'Ain. Cette dernière se scinde en deux en amont de ce massif pour s'écouler à travers deux couloirs distincts :

- à l'est, suivant le cours de la rivière d'Ain : **nappe d'accompagnement de l'Ain**.
- à l'ouest, dans le corridor créé par l'effondrement du substratum en direction de Balan, donnant ainsi une nappe indépendante : **nappe de la Valbonne**.

La nappe d'accompagnement de l'Ain, alimentée essentiellement par des eaux d'infiltration, garde des propriétés physico-chimiques proches de celles de la rivière. La nappe de la Valbonne draine directement l'aquifère de l'Ain, ce qui se répercute sur le débit du cours d'eau en aval de Chazey-sur-ain (diminution de 1 m³/s). Bien qu'initialement alimentée par l'aquifère de l'Ain, la nappe de la Valbonne s'éloigne progressivement des influences de la rivière et acquiert les caractéristiques physico-chimiques d'une eau souterraine.

1.3.b Nappe d'accompagnement du Rhône

L'aquifère du Rhône, s'écoulant d'est en ouest, est relativement profond. Il draine ainsi les aquifères de l'Ain et de la Valbonne s'écoulant depuis le nord, sur l'ensemble de la zone d'étude. La zone d'influence des eaux d'infiltration du Rhône est donc extrêmement réduite, sauf à proximité du barrage hydraulique de Jons qui maintient un niveau piézométrique élevé en bordure ouest de ce secteur.

Chapitre 2 -

Description des sites : Lônes du Rhône et de la basse vallée de l'Ain

Partie II - Impact du Changement Global dans la Basse Vallée de l'Ain

II.1. Changement climatique

II.1.a. Température atmosphérique

Des mesures de température de l'air ont été réalisées en continu depuis 1970 par Météo France à Bron (Figure 2-4). Elles montrent une tendance au réchauffement sur la période 1970-2011, aussi bien pour les valeurs moyennes que maximales :

- moyenne annuelle : + 0,056°C/an (de 11.2 à 14.4°C, respectivement en 1970 et 2011)
- maximum annuel : + 0,061°C/an (de 26.1 à 28.8°C, respectivement en 1970 et 2011) ;

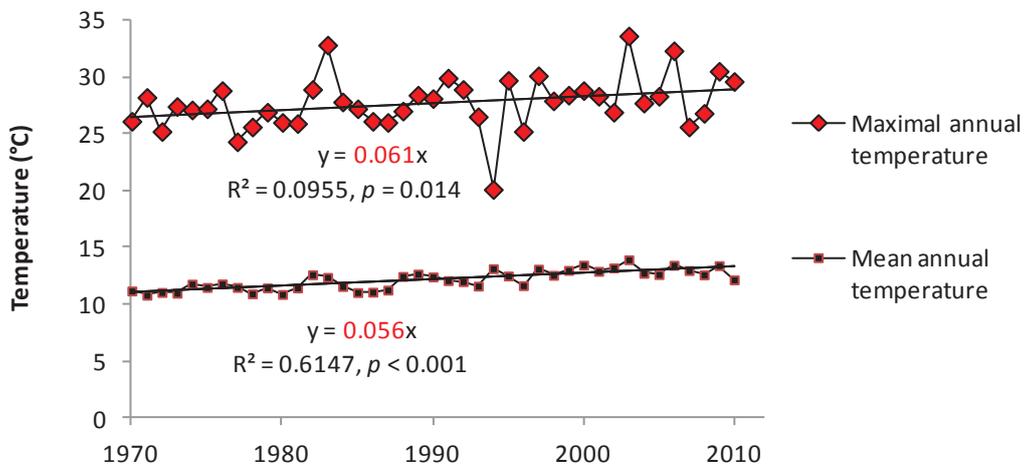


Figure 2-4 : Evolution des températures annuelles moyenne et maximale de l'air à Bron sur la période 1970-2011 (données Météo France).

II.1.b. Précipitations

L'Indice de Précipitation Standardisé (IPS) a été calculé pour la basse vallée de l'Ain depuis 1970 (

Figure 2-5, Mimoun comm. Pers.). L'évolution des IPS annuels montre que la région subit régulièrement des périodes de sécheresse modérée ou sévère. La première période de sécheresse sévère a eu lieu de 1985 à 1993 ; et 1990 fut l'année la plus sèche depuis 1970 dans la plaine de l'Ain. Elle s'est achevée en 1994 par une année modérément humide. Une seconde période de sécheresse a été identifiée de 2003 à 2006.

La période 1970 - 1984 est caractérisée par des années humides modérées ou sévères. L'année 2001 est la plus humide pour cette vallée.

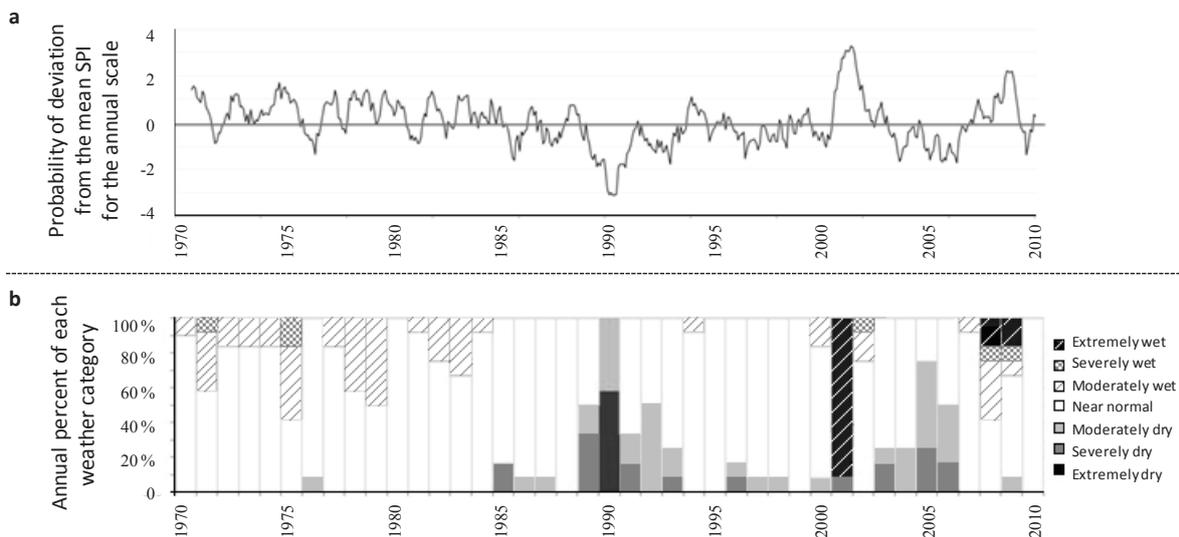


Figure 2-5 : Variation historique de l'Indice de Précipitation Standardisé (IPS) dans la basse vallée de l'Ain entre 1970 et 2010. (a) IPS moyen et b) pourcentages relatifs des événements météorologiques à l'échelle des années (Données Ecole des Mines de St-Etienne).

Chapitre 2 -

Description des sites : Lônes du Rhône et de la basse vallée de l'Ain

II.1.c. Température de l'eau

Des mesures automatiques de température de l'eau ont été réalisées en continu dans la rivière d'Ain depuis 1977 par EDF-DTG (2010) à Pont de Chazey (Figure 2-6). Elles montrent une tendance au réchauffement des eaux de surface sur la période 1977-2006, avec une évolution particulièrement marquée pour les valeurs maximales :

- moyenne annuelle : + 0,06°C/an ;
- maximum annuel : + 0,10°C/an ;
- minimum annuel : + 0,03°C/an.

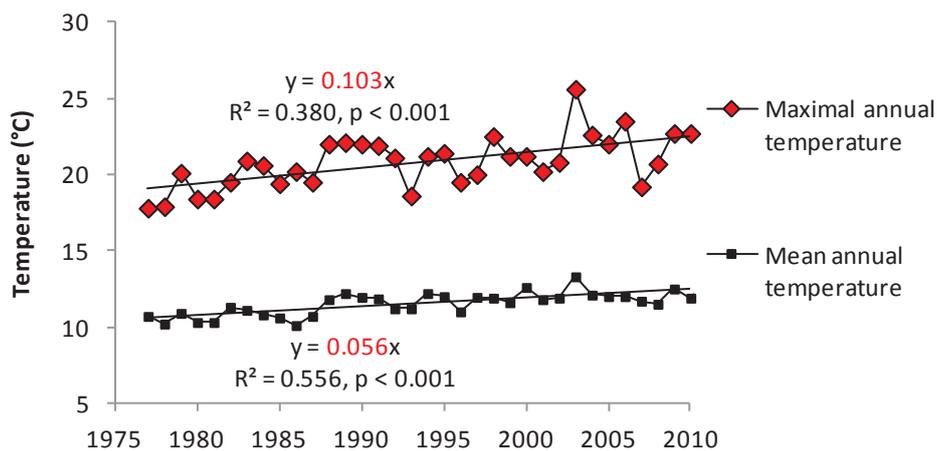


Figure 2-6 Evolution des températures annuelles moyenne et maximale de l'eau à Pont de Chazey sur la période 1977-2006 (données EDF - DTG)

II.2. Pression anthropique et prélèvements dans les nappes

II.2.a. Prélèvements d'eau potable

Vingt-cinq points de prélèvement d'eau potable sont recensés sur la basse plaine de l'Ain, dont trois sur la nappe de la Valbonne (deux sur la commune de Balan, un sur la commune de Béligneux) et quatre dans la nappe d'accompagnement de l'Ain (Chazey-sur-

Ain, Charnoz-sur-Ain, St-Jean de Niois, St-Maurice de Gourdans). Le volume annuel prélevé en 2003 dans chacune de ces nappes est respectivement de 5 352 500 m³/an et 2 194 900 m³/an. Les captages les plus importants correspondent aux stations de Balan et Chazey-sur-Ain,

II.2.b. Prélèvements industriels

La majorité des prélèvements industriels est localisée dans le parc industriel de la plaine de l'Ain (en amont de la confluence) et au sud-ouest vers Balan (en aval de la confluence). Les captages les plus importants (volume supérieur à 1 million m³/an) se situent à Saint Maurice de Beynost, Balan et Saint-Vulbas. Les eaux consommées sont restituées directement après utilisation dans les cours d'eau voisins, ce qui correspond dans tous les cas à une perte pour la nappe alluviale. Il s'agit généralement d'eaux de refroidissement pour l'industrie.

L'ensemble des captages d'eau à usage industriel représente un total de 11 401 800 m³/an.

II.2.c. Prélèvements agricoles

Les pompages agricoles sont les prélèvements les plus nombreux (391 captages recensés), du fait de la forte activité agricole de la zone. L'ensemble des captages d'eau à usage agricole représente un total de 32 041 938 m³/an. Ils sont répartis sur l'ensemble de la basse plaine de l'Ain et représentent à eux seuls 51,7% du volume total prélevé dans les nappes en 2003.

II.2.d. Répartition globale

Les prélèvements dans le réseau hydrographique de surface sont minimes en comparaison à ceux effectués dans les nappes et sont essentiellement destinés à l'agriculture.

Les zones les plus sollicitées par les prélèvements se situent au sud-ouest de Balan et au nord de la plaine de la Valbonne. La nappe de la Valbonne, qui s'écoule sous chacun de ces deux secteurs, est particulièrement sensible à l'activité humaine. Il n'est donc pas surprenant de constater l'assèchement permanent de la partie amont et l'atterrissement avancé de la lône du Platéron, ainsi que l'arrêt des apports phréatiques au cours de l'été et l'assèchement épisodique de la lône de la Chaume, toutes deux alimentées par la nappe de la Valbonne. Les

Chapitre 2 -

Description des sites : Lônes du Rhône et de la basse vallée de l'Ain

lônes du Méant et de Vers la Borne sont situées à proximité directe de grandes zones agricoles, où la culture de Maïs est largement répandue. L'irrigation massive affecte leurs niveaux d'eau et les relations qu'elles entretiennent avec la nappe sous-jacente, parfois dès la première semaine suivant l'activation des systèmes d'irrigation.

Dans le cadre de l'étude de l'impact des changements globaux sur les niveaux piézométriques, la pression anthropique exercée sur cet aquifère est donc un facteur prédominant, et doit clairement être dissociée des variations liées au changement climatique.

II.3. Reconstitution et évolution des niveaux piézométriques

II.3.a. Reconstitution des niveaux piézométriques

Le recensement des points d'accès à la nappe effectué dans le cadre de l'étude Horizons 1999, et les points d'accès de la zone sud-ouest non pris en compte dans cette précédente étude, ont été utilisés dans le cadre de l'ANR Wetchange. Lors de l'étude menée par le BURGEAP, une première campagne a permis de dresser la carte piézométrique en période de hautes eaux modérées (avril-mai 2005) à partir de 95 points d'accès à la nappe. Dans un second temps, la carte piézométrique en période de basses eaux (juillet-aout 2005) a été dressée à partir de 80 point d'accès.

Les cartes piézométriques de hautes et basses eaux révèlent un rôle directeur du réseau hydrographique de l'Ain et du Rhône dans le drainage et le sens d'écoulement des eaux souterraines. Les collines morainiques de St-Maurice de Gourdans sont un frein aux écoulements. Rappelons le caractère drainant de la nappe de la Valbonne qui dévie une partie des écoulements de l'Ain en amont de la confluence. Cependant, l'incidence (drainage ou élargissement piézométrique) des lônes n'est pas visible à cette échelle.

Les gradients hydrauliques sont relativement faibles au niveau de Balan. Ceci est en partie lié à une ligne d'eau du Rhône maintenue haute en amont du barrage de Jons, dont les infiltrations latérales affectent les écoulements. A l'inverse, à proximité de la motte morainique de St-Maurice de Gourdans, les gradients hydrauliques sont plus forts du fait de l'étroitesse du corridor emprunté par l'eau souterraine. La sensibilité des lônes à

l'abaissement des niveaux piézométriques dépendra en partie du gradient hydraulique local et du débit des eaux souterraines.

Si les cartes piézométriques de référence ne permettent pas de distinguer les cônes de rabattement liés aux pompages, le modèle permet de bien identifier et quantifier l'influence des prélèvements.

Le modèle construit par le BURGEAP (2005) a été amélioré par l'équipe SITE de l'EMSE en intégrant des mesures plus récentes (2010). Il permet notamment de déterminer si l'incidence piézométrique des prélèvements (pompage) est de nature à influencer l'hydrologie des lônes qui, localement, pourront alimenter ou drainer la nappe.

II.3.b. Evolutions saisonnières

Les réseaux de suivi quantitatif installés dans la basse plaine de l'Ain permettent de disposer de chroniques piézométriques importantes et exploitables. L'étude de ces chroniques en parallèle de la pluviométrie permet d'identifier les comportements inter-saisonniers de la nappe : décrues estivales et recharges hivernales.

La recharge hivernale se produit généralement d'octobre à avril. Cette recharge n'est possible qu'à condition de disposer de périodes de pluie importantes en intensité et surtout en durée. Son rôle est essentiel pour soutenir les niveaux de la nappe en vue de la période estivale. Elle présente une courbe de tarissement généralement soutenue, qui confirme le caractère déficitaire du bilan hydraulique de la nappe en été (plus de sorties par pompages que d'entrées à la nappe). Les décrues estivales s'étendent en général de mai à début septembre. En 2003, lors de l'été le plus chaud et le plus sec de la dernière décennie, la décrue a été la plus forte, induisant une diminution des niveaux piézométriques de l'ordre de 2 m (en dehors des influences à proximité de pompages).

L'étude de ces chroniques dans une période de temps plus réduite permet d'apprécier le temps de réponse de la nappe vis-à-vis d'un épisode pluvieux suffisamment important pour produire une augmentation du niveau de la nappe et la recharge des ZH. Ainsi, la remontée du niveau piézométrique au droit du piézomètre de Balan (secteur de Jons, lônes du Rhône) est décalée d'environ 15 jours par rapport à l'épisode pluvieux correspondant, dans la mesure où celui-ci est intense et d'une durée suffisante.

Chapitre 2 -

Description des sites : Lônes du Rhône et de la basse vallée de l'Ain

Partie III - Sensibilité des lônes face au risque d'assèchement

Les lônes constituent des zones d'échange particulièrement complexes au sein du réseau hydrographique, du fait de leur position et de leur géomorphologie qui induisent une forte hétérogénéité régionale (entre différentes lônes), mais également une forte hétérogénéité locale (à l'intérieur d'une même lône). Les lônes étudiées sont essentiellement alimentées par des apports d'eau souterraine en dehors des périodes de crue pendant lesquelles elles peuvent être soumises à un apport d'eau de surface, généralement depuis la rivière.

III.1. Influence du chenal principal :

Les lônes peuvent être en connexion directe avec le chenal principal par l'intermédiaire d'un « exutoire », par lequel les eaux de surface s'écoulent d'un compartiment à l'autre. Ainsi, une lône peut alimenter un cours d'eau, ou inversement être alimentée par ce dernier, assurant un renouvellement de l'eau dans la lône et diminuant ainsi son risque d'assèchement.

La nature de ces échanges dépend des niveaux d'eau respectifs dans chacun de ces deux compartiments ; niveaux pouvant fluctuer au fil du temps selon un rythme saisonnier ou sur un plus long terme. En outre, la configuration de l'exutoire peut varier à plus ou moins long terme, favorisant tantôt la déconnection des lônes du chenal principal par atterrissement progressif de l'exutoire ou inversement, en favorisant la reconnexion des lônes du fait de la dynamique sédimentaire du chenal actif et ses migrations latérales par exemple.

Ainsi, l'influence du chenal principal et sa capacité à modérer le risque d'assèchement peut s'atténuer, disparaître ou s'inverser, à plus ou moins long terme.

III.2. Interactions nappes-lônes :

Au sein de la plaine alluviale de la basse vallée de l'Ain, la nature grossière du matériel sédimentaire et sa remobilisation régulière par les phénomènes de tressage et de méandrage, entretiennent la porosité et la perméabilité des aquifères. De ce fait, les lônes représentent des zones d'échange privilégiées entre les eaux de surface et les nappes sous-jacentes, et plus particulièrement au sein de la zone interstitielle.

III.2.a Variabilité régionale

Nous avons montré précédemment la coexistence de différents aquifères dans le secteur étudié : la nappe d'accompagnement de l'Ain, la nappe de la Valbonne et la nappe d'accompagnement du Rhône. Les niveaux piézométriques de chacune de ces nappes peuvent varier indépendamment, en fonction de la nature des flux entrant et sortant, ainsi que de leurs capacités de stockage respectives. De fait, il existe potentiellement, à l'échelle de la plaine alluviale, trois profils hydrogéologiques distincts susceptibles d'influencer les lônes, en fonction de leur degré de connexion à l'une ou l'autre de ces trois nappes.

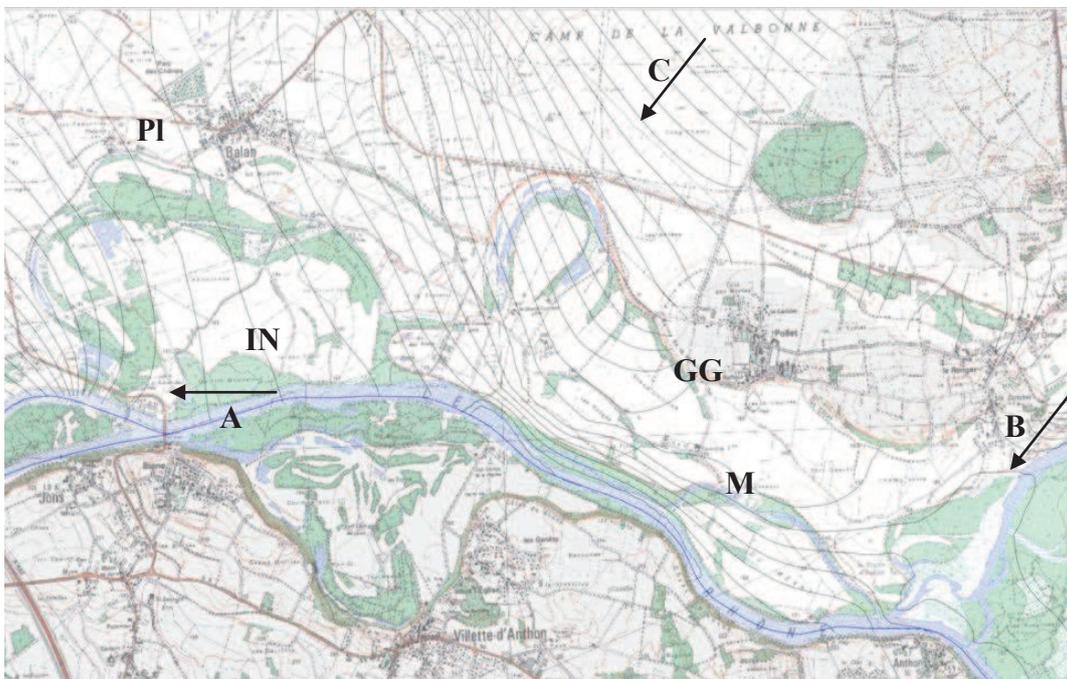


Figure 2-7 : Niveaux piézométriques des nappes d'accompagnement du Rhône (A) et de l'Ain (B), et de la nappe de la Valbonne (C) dans le secteur des lônes de Jons en 2010.

Une même nappe peut se comporter de manière variable selon les propriétés hydrologiques et géologiques locales. Par exemple, la nappe du Rhône a peu d'influence sur le Méant (Figure 2-7, point M) bien qu'étant située à proximité. Dans ce secteur, les courbes isopiézométriques sont parallèles au chenal principal, révélant un écoulement des nappes depuis les abords de la plaine vers le chenal. A l'inverse, à proximité de la lône des Iles-Nouvelles (point IN), les courbes isopiézométriques deviennent perpendiculaires au chenal et espacées les unes des

Chapitre 2 -

Description des sites : Lônes du Rhône et de la basse vallée de l'Ain

autres, attestant du rehaussement de la nappe du Rhône par le barrage de Jons et d'une influence latérale de celle-ci plus importante.

D'autre part, à l'échelle de la plaine alluviale, les lônes les plus éloignées du chenal principal (Figure 2-7, Pl : Platéron et GG : Grand-Gravier), en bordure de plaine, sont généralement moins sensibles aux fluctuations des nappes d'accompagnement des cours d'eau. De plus, la distance relative des lônes par rapport au chenal principal peut traduire le temps écoulé depuis leur isolement. Potentiellement, les lônes les plus anciennes présentent un taux d'atterrissement et un degré de colmatage plus avancés.

III.2.b. Variabilité locale

Localement, différentes configurations géomorphologiques et/ou hydrologiques peuvent influencer le sens et l'intensité des échanges nappe-lône, et parfois, au sein d'une même lône.

La hauteur des niveaux piézométriques par rapport à l'altitude moyenne de la lône détermine la capacité de la nappe à alimenter les lônes. Ces différences peuvent être observées dans l'espace et le temps (étiage). En effet, si le niveau piézométrique est plus élevé que le fond de la lône, la nappe alimente la lône (Lône de la Chaume, au printemps). A l'inverse, si les niveaux piézométriques sont en dessous du fond de la lône, la nappe draine la lône si elle n'est pas colmatée (Lône de la Chaume, en fin d'étiage).

L'orientation générale de la lône par rapport au gradient piézométrique peut également influencer le sens et l'intensité des échanges entre la lône et la nappe. Si l'écoulement des eaux de surface et celui de la nappe sont parallèles, la nappe accompagne la lône. La nature des échanges que peuvent entretenir la lône et la nappe est uniforme sur les deux rives. A l'inverse, si les deux écoulements sont perpendiculaires, les niveaux piézométriques seront de hauteurs inégales de part et d'autre de la lône (Figure 2-8). De telles configurations peuvent induire localement d'importantes modifications physico-chimiques (température, nutriments), en fonction de la nature des échanges nappe-eau de surface.

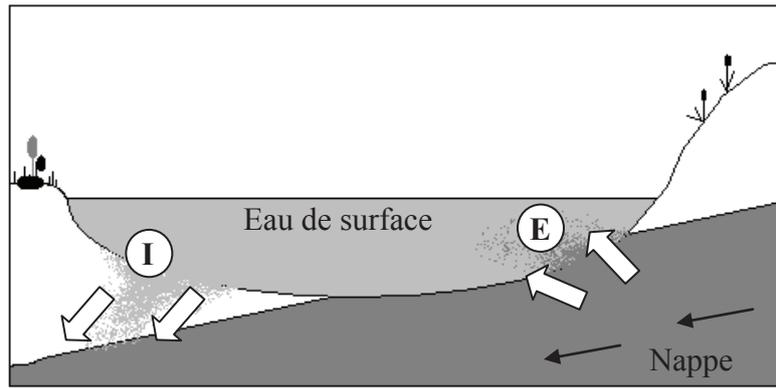


Figure 2-8 : Variations locales des échanges entre eaux de surface et eaux de nappe en fonction de la hauteur des niveaux piézométriques. E : Exfiltration (la nappe alimente la zone humide) et I : Infiltration (la zone humide alimente la nappe).

Les **points de pompage et l'intensité des prélèvements** influencent les niveaux piézométriques aux abords de la lône. En effet, les points de pompage créent des cônes de rabattement du niveau piézométrique, pouvant localement modifier le niveau d'eau dans les lônes par rapport au niveau piézométrique et inverser le caractère drainant ou alimentant des lônes si elles sont connectées à la nappe. La variation des niveaux piézométriques dépend de la distance du point de prélèvement (rayon d'influence) ou encore du débit du prélèvement par rapport au débit de la nappe.

Enfin, le **colmatage des lônes**, un phénomène relativement répandu, tend à rendre les sédiments superficiels imperméables, réduisant la connectivité entre la nappe et la lône. Cette dernière est alors essentiellement alimentée par des eaux de surface (lône de Bellegarde). Les conséquences du colmatage peuvent être positives (la lône cesse de se vider au profit de la nappe) ou négatives (la nappe cesse d'alimenter la lône).

Chapitre 2 -

Description des sites : Lônes du Rhône et de la basse vallée de l'Ain

Ces échanges nappe-eau de surface variant dans l'espace et dans le temps, influencent l'intensité des étiages/assecs que subissent les zones humides. Elles contrôlent notamment l'amplitude des variations de températures moyennes journalières (Figure 2-9).

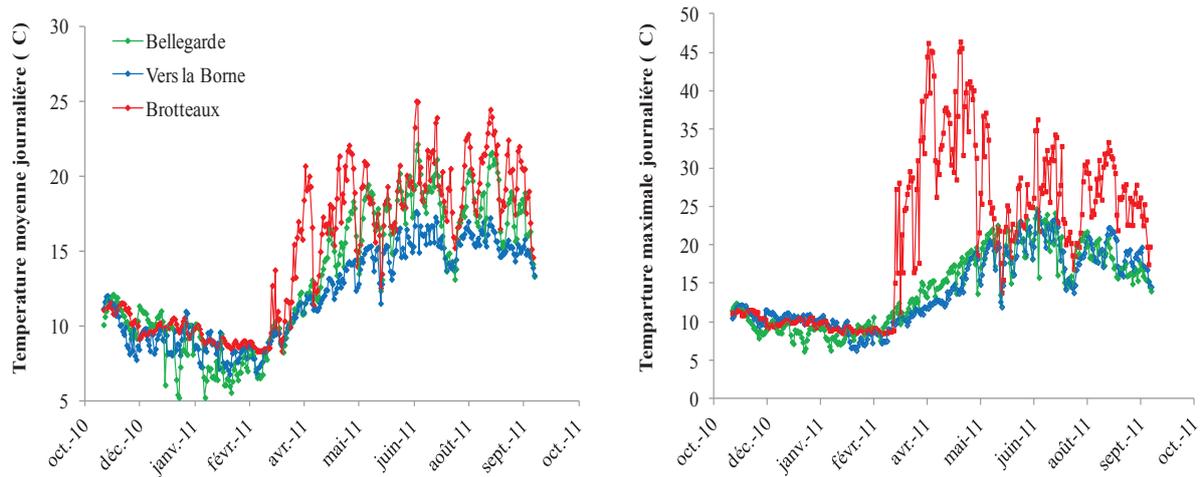


Figure 2-9 : Variations des températures moyennes et des températures maximales journalières au sein de trois lônes de l'Ain dominées par des régimes hydrologiques différents : Bellegarde (eau relativement courante), Vers la Borne (apports phréatiques) et Brotteaux (mouilles déconnectées et eaux stagnantes)

Chapitre 3

Assèchement saisonnier et impact *in natura* sur la biodiversité et la dégradation de la matière organique des zones humides



Lône des Brotteaux (basse vallée de l'Ain) pendant l'été 2011 (à gauche), *Caenis* sp. (Ephemeroptera, au centre) et *Leuctra* sp. (Plecoptera, à droite) sous loupe binoculaire.

Introduction générale et design expérimental

L'étiage, ou la baisse des niveaux d'eau au cours de l'été, peut induire des assèchements saisonniers des zones humides alluviales, se traduisant par la diminution et la contraction des habitats, voir la disparition du milieu aquatique et l'exondation des sédiments. De tels phénomènes ont été observés dans des cours d'eau intermittents et induisent de profondes modifications des processus biogéochimiques, des structures des communautés invertébrés et des activités associées (Datry et al. 2011, Corti et al., 2011). Cependant, les réponses aux variations hydrologiques saisonnières au sein de Zones Humides fluviales sont encore peu décrites.

Dans cette partie du manuscrit, nous étudierons la dynamique des niveaux piézométriques à un pas de temps saisonnier (hautes eaux et basses eaux) et les modifications physicochimiques induites dans les habitats aquatiques (surface et milieu interstitiel), dans trois zones humides de la plaine alluviale de la Basse Vallée de l'Ain. Les variations saisonnières des processus biogéochimiques à l'interface eau de surface-sédiment-nappe souterraine sont présentés dans la partie I, à travers la structure des communautés microbiennes (bactériennes totales et hyphomycètes) et leurs activités (hydrolasiques et deshydrogénasique). Les variations saisonnières des communautés d'invertébrés benthiques et interstitiels, du point de vue de leur composition, de leur structure écologique (groupes fonctionnels, groupes d'affinité à l'habitat souterrain) et de leur distribution verticale à l'échelle de microhabitat (de la surface de l'eau à 50 cm de profondeur dans les sédiments) sont décrites dans la partie II. Un effort particulier a été porté sur (1) l'assemblage des crustacés, organismes strictement aquatiques sans phase aérienne et à faible capacité de dispersion et (2) sur l'assemblage des Ephéméroptères, Trichoptères, Plécoptères et Coléoptères, organismes à phase de dispersion aérienne.

Ces variations saisonnières ont été suivies dans les lônes de Bellegarde, de Vers la Borne et des Brotteaux, chacune de ces zones humides étant subdivisée en deux sections (généralement amont et aval) aux propriétés hydrologiques différentes, soit un total de six sites. Trois campagnes de prélèvements ont été réalisées : avant, pendant et un mois après la période de basses-eaux estivale. Au cours de chaque campagne, des échantillons d'eau, de sédiment et de faune ont été collectés, en surface et dans le milieu interstitiel (-20 et -50 cm). Chacun des prélèvements a été répliqué trois fois.

Nous nous attendons à observer des variations spatiales et saisonnières des structures de communautés microbiennes et d'invertébrés, ainsi que de leurs activités respectives, proportionnellement à l'intensité des variations physicochimiques induites par l'étiage et en fonction de la morphologie des zones humides. Différentes stratégies devraient être observées en fonction des traits écophysologiques propres à chaque espèce d'invertébrés, dont un enfouissement des organismes dans la zone interstitielle susceptible de modifier le fonctionnement de cet habitat.

Partie I - Impact de l'étiage et de l'assèchement sur les communautés microbiennes

Cette partie fait l'objet d'une publication soumise dans le journal *Freshwater Biology*.

“Habitat heterogeneity influences the response of microbial communities to severe low-flow periods in alluvial wetlands”

ARNAUD FOULQUIER, ARNAUD DEHEDIN, CHRISTOPHE PISCART, BERNART MONTUELLE and PIERRE MARMONIER

I.1. Introduction

During the last decade, the number of studies relating to the drying impact on freshwater ecosystem and microbial processes strongly increased, especially in a context of global change and increasing drought risk (IPCC, 2007). Until now days, the hydrology is defined as a major factor controlling biodiversity, community structures and ecosystem functioning (Butturini et al., 2003; Romani et al., 2006; Zoppini & Marxsen, 2010). While a majority of studies related to the hydrology and drying impact focused on the drying-rewetting cycles in temporary rivers (Amalfitano et al., 2008; Larned et al., 2010; Datri et al. 2010; Corti et al., 2011), few studies deal with an uncompleted drought (severe low flow periods), especially in wetlands.

In most cases, rivers in alluvial floodplain are generally characterized by strong sediment dynamics and fluvial metamorphosis (Bornette & Amoros, 1996; Bravard, 2010). The main channel can abandon a large number of water bodies, side-arms and meanders, each

characterized by distinct patterns of responses facing the low flow period according to the local hydrology, morphology and hydrogeology. Some of these habitats remained connected to the main channel and may be characterized by relatively flowing water, with strong seasonal changes in the flow discharge and associated nutrient flux (Larned et al., 2010; Zoppini et al., 2010). When connectivity with the main channel decreased with sediment deposition, water bodies support lentic conditions that enhance the formation new habitats, such as stagnant pools (Amoros et Bornette, 2002). These pools can differ according to their hydrogeology and groundwater influence. Up-welling zones are characterized by a high seasonal surface water stability due to input of groundwater supporting surface water turnover (Marmonier et al., 1992; Amoros et Bornette, 2002), beside groundwater influences progressively decrease due to the seasonal decrease of piezometric level. On the contrary, in isolated pools, the low turnover of surface water and the decrease of water volume during the dry period enhance a seasonal accumulation of organic matter (OM), a rise of nutrients and temperature (Lake 2003; Bernal et al., 2005), enhancing several shifts in habitat characteristics such as eutrophication and anoxic conditions (Lofgren 2002).

The microbial communities and their associated activities (biomass production , degradation and transformation of organic matter) are strongly influenced by the hydrology and by drying/rewetting cycles and associated changes in C and N fluxes, temperature and oxygen content (Febria et al., 2010; Datri et al., 2010; Larnet et al., 2010; Corti et al., 2011). However, the impact of low flow period, on microbial processes at the floodplain scale remained largely unexplored, especially regarding the diversity of drying modalities (i.e. wetland type). Moreover, while the water-saturated subsurface of aquifers is generally perceived to be environmentally stable, changes in microbial processes facing hydrological changes have been recently observed until 100 cm depth in porous aquifer (Febria et al., 2010, Zhou et al., 2012). The hyporheic microbial communities were described to be distinct from those of streambed surface (Febria et al., 2010), but the respective responses of benthic and hyporheic biofilm facing the low flow period at the floodplain scale remained unknown.

The main objective of this study was hence to evaluate the influence of spatial heterogeneity of wetlands and their distinct patterns of responses to the low flow periods on microbial processes and communities. We compared sediments collected at multiple sites representing three distinct types of habitats (i.e. relatively running water sites, upwelling zones and isolated pools) before, during and after the low flow period. We first hypothesized that (H1) both the bacterial and fungal community structure (i.e. compositions and total biomass) and the

enzymatic activities will differ according to the type of habitat before the low flow periods, as a result of distinct hydrological regime and physicochemical characteristics as observed by Claret et al. (2001). Our second hypothesis was that (H2) the low flow period will induce seasonal changes in microbial community composition, structure and processes, also characterized by strong differences between types of wetland as observed for enzymatic activities by Corti et al. (2011) in intermittent rivers.

I.2. Material and methods

I.2.a. Study sites

The present study was carried out in the River Ain floodplain, France (Figure 3-1). Flowing in a large porous aquifer, the river is characterized by high sediment dynamic and fluvial metamorphose over its last fifty-kilometers before its confluence with the Rhône River. During the last century, the River Ain abandoned numerous water bodies, former meanders and breaded-arms, supporting a large wetland ecosystem. Since twenty years, both the climate change and the land used (i.e. irrigation) induced a seasonal decrease in piezometric level (near -1m or more) and an increase in duration and intensity of the low flow period. Only few water bodies display total water recession while a majority of them demonstrate clear evidence of partial retreat induce by summer.

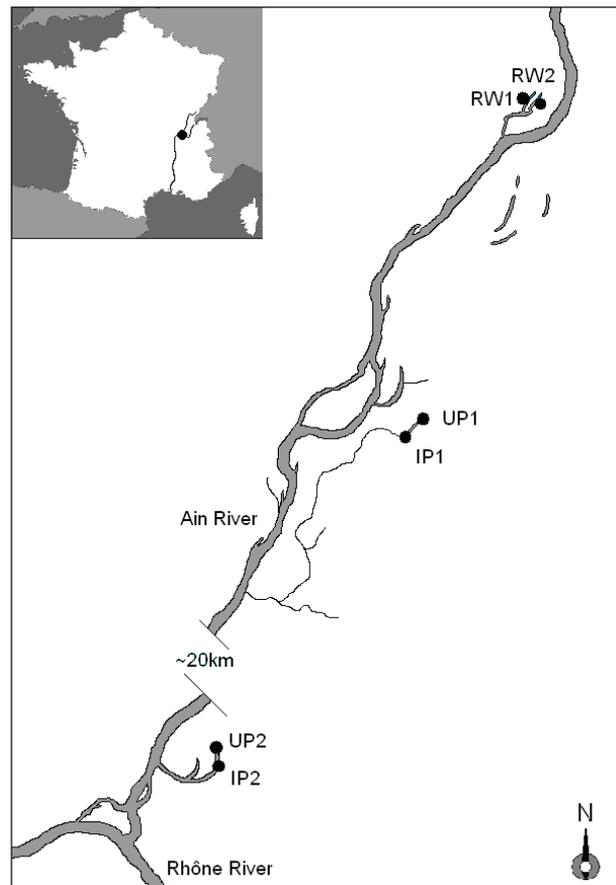


Figure 3-1 : Study area, the floodplain of the Ain river (France) and habitat characteristics (RW: relatively running water; UP: upwellings; IP: isolated pools)

1.2.b. Sampling strategy

Investigation were conducted during three sampling dates, during spring high flow (April 2011), one month after the beginning of the summer low flow period (June 2011) and one month after the return of high flow in autumn (Octobre 2011). Six monitoring sites were chosen into three water bodies (i.e. Bellegarde, Vers la Borne and Brotteaux) within an area of 20 km. Sites were classified according the type of wetland: running water (RW1 and RW2), up-welling zone (UZ1 and UZ2) and isolated pool (IP1 and IP2). For each date and site, three replicats of water (~10 cL each) and sediment (~20g each) were randomly sampled on the streambed surface directly and in the interstitial habitat (-20 and -50 cm depth) using the Bou-Rouch method. Promptly after the return at laboratory, each replicat of sediment was divided in four sub-sampling: ~2g for direct measurements of the two microbial activities, ~10g for direct sediment analyses and ~5g were stored at -20°C for futures DNA extractions.

1.2.c. Water and sediment characterization

Superficial water was directly sampled and interstitial water was sampled with a peristaltic pump (WAB) for chemical analysis. Water temperature, specific conductivity (LF92, WTWTM, Weilheim, Germany), pH, and dissolved oxygen content (HQ20, HACHTM, Dusseldorf, Germany) were measured in the field. Ammonium (NH₄⁺) was determined using the spectrophotometric indophenol blue method according to NF T 90-015-2. Nitrite (NO₂⁻) was determined using colorimetric method according to NF EN 26777. Nitrate (NO₃⁻) was determined by ion chromatography according to NF EN ISO 10 304.

Sediment water content was measured on a subsample of wet sediments that was weighed and then dried at 60°C to constant weight. Sediment water content was calculated as the difference between wet and dry weight divided by wet weight and expressed as percentage. Organic matter content was determined on the subsample of dry sediments as loss on ignition at 550°C for 8 hours and expressed as percentage.

1.2.d. DNA extraction, biomasses assessment and community structures

Genomic DNA was extracted from 0.5 g of sediment using the UltraClean Soil DNA Kit (MoBio Laboratories, Ozyme, France) according to the manufacturer's instructions. The DNA purity and concentration were controlled by the spectrophotometric method (absorbance of the DNA solution at wavelengths 260 nm and 280 nm) using the Nanodrop® ND1000 device (Labtech International, Ringmer, U.K.). The DNA concentration was used as a semi-quantitative assessment of the total microbial biomass.

Automated Ribosomal Intergenic Spacer Analysis (ARISA) was performed as described in (Ranjard et al. 2001). Amplification of the 16S-23S intergenic spacer region from the bacterial rRNA operon was performed using the primers S-D-Bact-1522-b-S-20 (eubacterial rRNA small subunit, 5'-TGC GGC TGG ATC CCC TCC TT-3') and L-D-Bact-132-a-A-18 (eubacterial rRNA large subunit, 5'-CCG GGT TTC CCC ATT CGG-3'). The primers 2234C (5'-GTTTCCGTAGGTGAACCTGC) and 3126T (5'-ATATGCTTAAGTTCAGCGGGT) were used for the fungal communities. PCR reactions with both the bacterial and fungal primers were carried out in a total volume of 25 µL containing a 10 × Taq reaction buffer (GE Healthcare), 1.5 mM MgCl₂, 200 µM of each deoxynucleotide, 0.2 µM of each primer, bovine serum albumin (Sigma, 0.3 mg ml⁻¹ final concentration), 2.5 U Taq DNA polymerase (GE Healthcare) and 3 ng of template DNA. PCR reactions were run in a Thermocycler Mastercycler (Eppendorf AG, Hamburg, Germany) under the following conditions: an initial denaturation at 94°C for 3 min, followed by 25 cycles of denaturation (1 min at 94°C),

annealing (30 s at 55°C), and extension (1 min at 72°C), and a final extension at 72°C for 5 min. Amplified fragments were separated and quantified by capillary electrophoresis on an Agilent 2100 bioanalyzer using a DNA 1000 kit (Agilent Technologies, Massy, France) according to the manufacturer's instructions. Fluorescence data were converted in 2-dimensional gel image using 2100 Expert Software (Agilent Technologies, Santa Clara, CA, USA). Sample patterns were normalized with an internal standard and external ladder included in each gel using the GelCompar II version 4.6 software (Applied Maths, Ghent, Belgium). The intensity and the length of each fragment were determined and fragments with the same length were grouped into an operational taxonomic unit (OTU). An abundance matrix (with samples as rows and OTUs as columns) based on the abundance of a given OTU in each sample was constructed. A community distance matrix was calculated between all pairs of samples using the Bray-Curtis dissimilarity index after the Hellinger transformation was applied to the OTU abundance matrix (Ramette 2007).

1.2.e. Microbial activities

Hydrolysis and respiratory activities of microbial communities are considered a basic measure of OM decomposition and energy flow (Hill & Gardner, 1987; Hill et al., 2000, Corti et al., 2011, Foulquier et al., 2011).

Hydrolysis of fluorescein diacetate (FDA) by non-specific esterases was used as a global indicator of microbial activity. FDA hydrolysis on sediment was measured using the procedure of Jørgensen et al. 1992. Sediment samples (1g fresh weight) were placed into 3 ml of a pH 7.6 phosphate buffer solution with 0.15 ml of 4.8 mM FDA solution. The incubation was maintained for 20–120 min until a green coloration of fluorescein appeared to ensure that FDA concentration was not limiting enzymatic activity. The reaction was stopped by freezing the sample after the addition of 4.5 ml of acetone. Fluorescein concentration was estimated from the absorbance of the filtered supernatant (0.45 µm, Millipore) measured at 490 nm and was expressed as µmol of FDA hydrolyzed per hour per gram DW of sediment (µmol FDA h⁻¹ g⁻¹ sediment DW).

The 2-(p-iodophenyl)-3-(p-nitrophenyl)-5-phenyl tetrazolium chloride (INT) was used to measure dehydrogenase activity (respiratory activity) as modified from Hourri-Davignon et al. (1989). Sediment sample (2 g fresh weight) was incubated in a 0.02% INT solution for 2 h at room temperature and then filtered on a nylon membrane (0.22 µm, MSI). Controls were

prepared by adding formaldehyde (2% final) in sediment samples, 1 h before the addition of the INT solution. Extraction of INT-formazan was made in vials containing 5 ml of methanol. Each vial was sonicated for 30 s, at power 4 and 80% active cycle using a Vibracell sonicator (Type 72401; 300 W; 20 KHz; Bioblock, Illkirch, France) fitted with a 3 mm microtip to raise solvent extraction yield (Maurines-Carboneill et al. 1998). The INT-formazan extract was measured with a spectrophotometer adjusted at 480 nm against control blank. The quantity of INT-formazan was computed by using the molar extinction coefficient of 18,000 M⁻¹ cm⁻¹ at 480 nm and was expressed as μmol of INT-formazan produced per hour per gram DW of sediment (μmol INT h⁻¹ g⁻¹ sediment DW).

1.2.f. Statistical analysis

A Principal Component Analysis (PCA) was used to assess seasonal and spatial variation in physicochemical characteristics of both water and sediments.

The Shapiro-Wilk test was used to investigate the normality of data. The differences in community structures (total abundance and total richness) and activities of microbial communities were tested using a mixed model ANOVA with type and depth as fixed factors (with depth nested in type) and the date as repeated measurements to take into account the low flow period effects. When depth effect was significant, independent ANOVA were performed for each depth to take into account the great vertical variability in seasonal changes (i.e. in order of 10⁻¹ or 10⁻²). For all tests, Tukey's HSD tests were used for multiple comparisons. The correlations between activities and physicochemical characteristics or biometric variables were analyzed by linear regression (test R²).

To detect differences in bacterial- and fungi-assemblage structure among sampling sites at each date, we performed non-metric multidimensional scaling (NMDS) using the Bray-Curtis metric, and the accompanying test analysis of similarity (ANOSIM). Differences between types before the low flow period, and between dates for each type, were assessed using Kruskal-Wallis test applied respectively to the coordinates of sites and date, obtained from the NMDS, and quantified using the Sørensen's similarity index (S_s) applied to presence/absence data. Statistical analyses were carried out using R Statistical Software ('Mass' and 'Vegan' packages) with a p level $\alpha = 0.05$.

I.3. Results

I.3.a. Changes in physicochemical characteristics

The PCA performed on physicochemical characteristics of water and sediment (Figure 3-2a) first highlighted a clear low flow effect and a shift in environmental parameters along the second axis, characterized by an increase in mean values of temperature (from $11,7 \pm 0,1$ to $16,8 \pm 0,5$ °C), NH_4^+ concentration (from 0.0 to $0,9 \pm 0,3$ mg NH_4/l), PO_4 concentration (from 0.0 to 0.1 mg PO_4/l), and a decrease in DO concentration (from $8,3 \pm 0,4$ to $6,1 \pm 0,9$ mg O_2/l) and up-welling (i.e. SO_4 , from $26,3 \pm 1,2$ to $13,1 \pm 0,8$ mg SO_4/l).

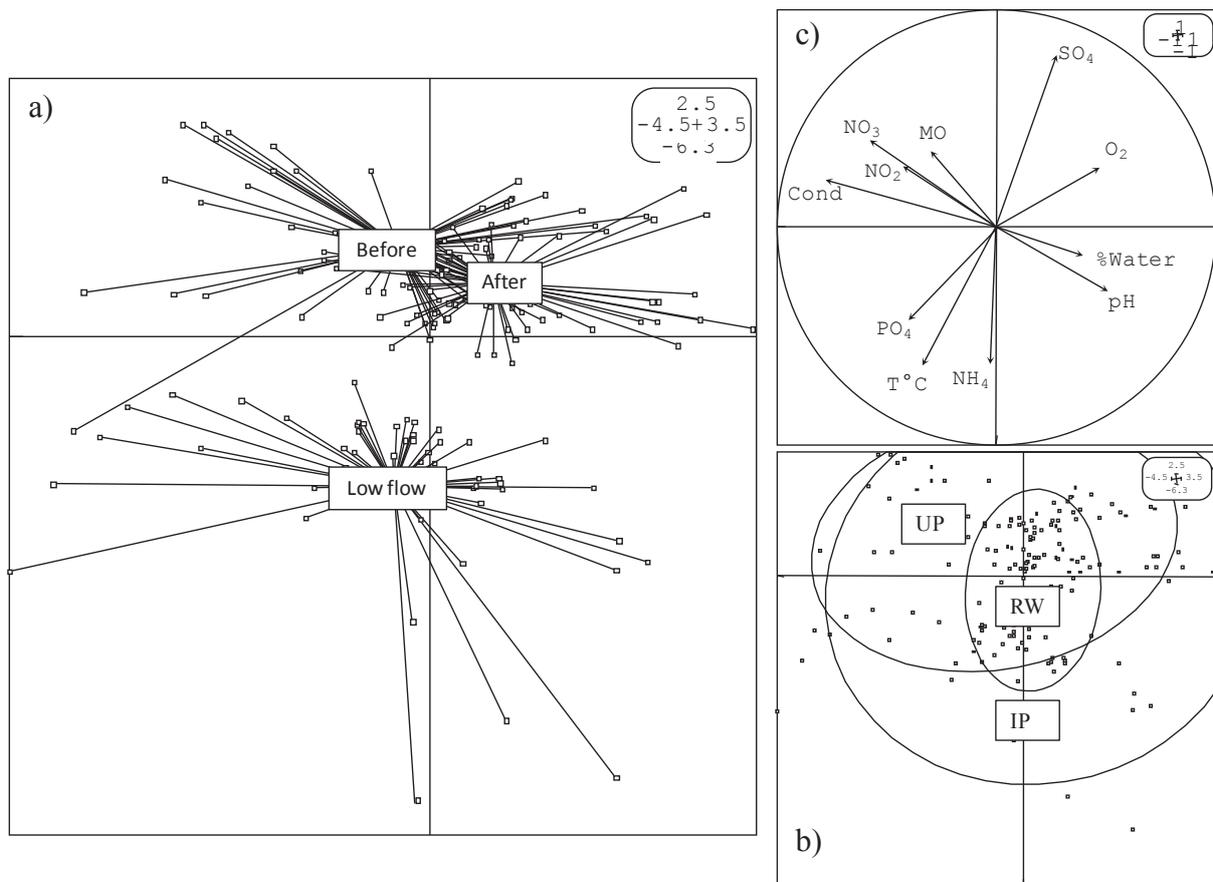


Figure 3-2 : Low flow effect on physicochemical characteristics of water and sediments (a) and seasonal variation according to the type of wetlands (b). The correlation circle for the two projections (a and b) was presented in c.

Clear differences between the three types of wetland were also observed (Figure 3-2b). First, sites RW exhibited lower seasonal changes (i.e. small ellipse close to the centre of PCA projection). The temperature did not exceed 18°C and DO concentration ranged between 8.1

and 6.2 mg/l (Tableau 3-1). At the contrary, both UP and IP sites exhibited higher seasonal changes (i.e. large ellipses on the PCA projection). While both the RW and IP ellipses were centered on the origin of axes, sites UP differed significantly and were characterized by high amounts of NO₃ (4.9 ± 0.2 mg/l), conductivity (495 ± 5 µs) and SO₄ (27.2 ± 4.1 mg/l), as a result of the deep groundwater inputs. Moreover, the mean temperature did not exceed 17 °C, during the low flow periods, whereas it increased significantly in sites IP (up to 21.5 °C), which exhibited the higher seasonal changes (i.e. the greatest ellipse); with strong rise in NH₄ (2.2 ± 0.5 mg/l), and PO₄ concentrations (0.1 mg/l) and the lowest DO concentration (3.4±1.5 mg/l) during the low flow period. The TOM content of the sediment before the low flow period increased from RW (0.14 ± 0.01 g) where water is constantly renewed to IP (0.25 ± 0.12 g) and UP (0.48 ± 0.01) where OM accumulated. During the low flow period, TOP decreased in RW and UP but slightly increased in IP which became the richest area in OM.

Tableau 3-1 : Seasonal shift in physicochemical characteristics according to the type of wetlands and the depth (Mean ± standard error, n=6).

Depth	Types of wetlands	Date	daily T°C	O ₂ (mg/l)	NH ₄ (mg/l)	TOM (g)
Surface	RW	Before/After	11.2±0.5	8.1±0.8	0.0	0.14±0.01
		During	17.7±2.1	7.3±0.5	0.3±0.0	0.01±0.01
	UP	Before/After	10.2±0.1	7.4±0.1	0.0	0.48±0.01
		During	15.2±1.1	6.8±0.4	0.2±0.0	0.20±0.09
	IP	Before/After	13.7±0.1	8.9±1.8	0.0	0.25±0.12
		During	19.4±2.5	3.4±1.5	2.2±0.5	0.29±0.14
-50 cm	RW	Before/After	12.5±0.5	7.6±0.3	0.1±0.1	0.25±0.06
		During	15.3±0.2	8.1±0.8	0.2±0.1	0.02±0.02
	UP	Before/After	11.5±0.2	7.6±0.6	0.1±0.1	1.71±0.34
		During	14.9±0.3	4.4±0.2	0.3±0.1	0.03±0.01
	IP	Before/After	12.9±0.3	7.7±0.2	0.0	0.36±0.17
		During	17.1±0.6	5.9±0.1	1.5±0.3	0.43±0.13

1.3.b. Changes in microbial community compositions

A total of 48 OTUs were detected for bacterial communities and ranged between 46 and 48 OTUs according to the depth. The NMDS performed on bacterial fingerprints at surface of wetlands (Figure 3) demonstrated a strong effect of the wetland type ($R = 0.315$, $p = 0.001$; with poor differences between the two stations of each type of wetlands) and a strong effect of

the low flow period ($R = 0.157, p = 0.001$). Before the low flow period, the communities were significantly different according to the type of wetlands ($p = 0.002$), especially in sites UP where the Sorensen index were always the lower ($S_s = 0.60 \pm 0.09$ and 0.52 ± 0.11 , respectively compared to RW and IP). The communities were more similar between RW and IP sites ($S_s = 0.83$). However, different patterns of responses facing the low flow periods were observed, leading to the homogenization of the bacterial communities, which were significantly similar during the low flow period ($p = 0.751; S_s > 0.82$). Finally, the communities continued to shift during and one month after the low flow period. Both the UP and IP communities were characterized by a high but not complete resilience, with two third of similarity between before and after the low flow period ($S_s = 0.63 \pm 0.09$ and 0.67 ± 0.05 respectively), while the community in RW sites was characterized by a low resilience with only one third of similarity ($S_s = 0.38 \pm 0.13$).

The NMDS performed on bacterial fingerprints at -50cm depth (Figure 3-3) also demonstrated a strong effect of the wetland type ($R = 0.264, p = 0.001$) and a strong effect of the low flow period ($R = 0.336, p = 0.001$). Before the low flow period, both the communities in RW and IP were similar but were significantly different to the UP sites ($p = 0.003$). The low flow period induced a shift in the community compositions, but changes were less important in UP, where communities remained significantly different from the other types ($p = 0.003$). Finally, the communities continued to shift during and one month after the low flow period. Both the RW and IP communities were characterized by a high but not complete resilience, with two third of similarity between before and after the low flow period ($S_s = 0.60 \pm 0.01$ and 0.71 ± 0.03 respectively), while the community in UP sites was characterized by a lower resilience with less than one half of similarity ($S_s = 0.48 \pm 0.11$). However, these different patterns of responses in front of the low flow period led to the homogenization of the bacterial interstitial community composition one month after the low flow period whatever the type of wetlands ($p = 0.143$).

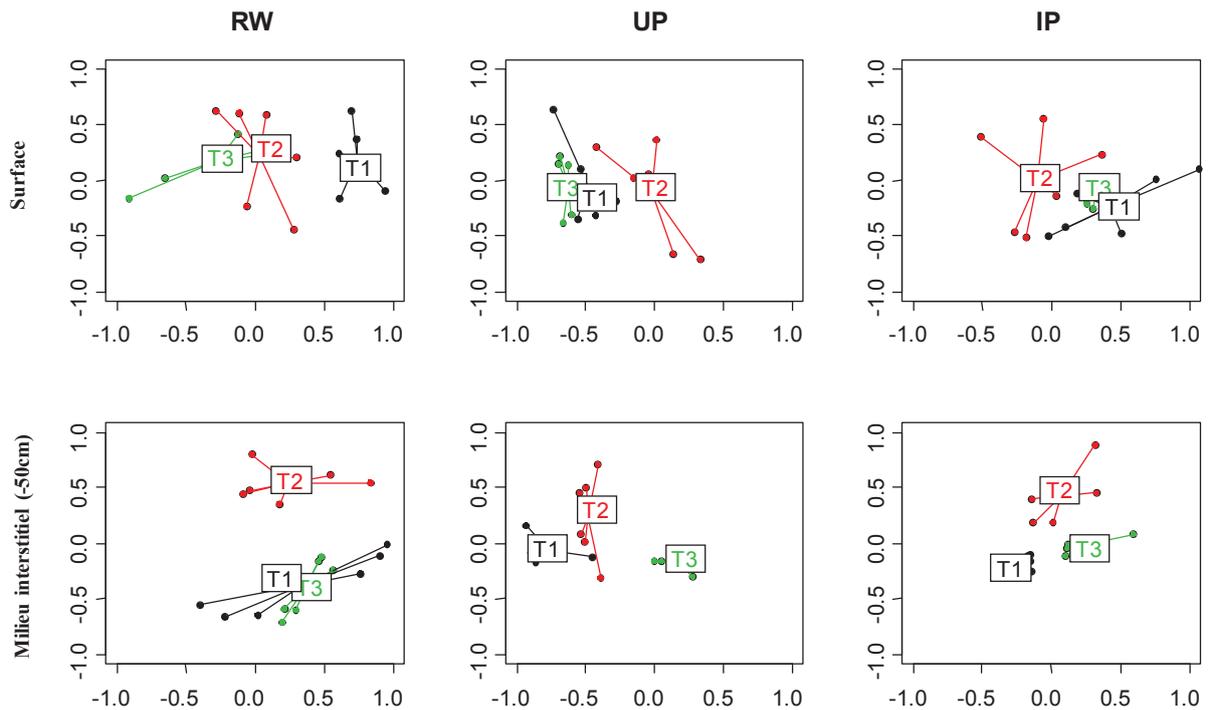


Figure 3-3 : Low flow effect on bacterial community compositions (16S) according to the type of wetlands, in surface and interstitial habitat. T1: before; T2: during; T3: after the low flow period respectively.

For fungal communities, a total of 46 OTUs were detected and ranged between 41 and 43 OTUs according to the depth. The NMDS performed on fungi fingerprints at the surface of the wetlands (Figure 3-4) demonstrated a strong effect of the wetland type ($R = 0.201$, $p = 0.001$) and a strong effect of the low flow period ($R = 0.146$, $p = 0.001$). The fungal communities were significantly different according to the type whatever the date ($p < 0.007$) and patterns of changes facing the low flow were also different. The fungal community remained more stable in UP ($p = 0.196$) and was characterized by a high resilience and the higher similarity between before and one month after the low flow period ($S_s = 0.86 \pm 0.08$). The community in IP significantly shifted ($p = 0.006$), but was characterized by a good resilience and similarity of two third ($S_s = 0.66 \pm 0.11$), while the community in RW significantly shifted ($p = 0.003$) but no resilience was observed one month after the low flow period ($S_s = 0.04 \pm 0.03$).

The NMDS performed on fungal fingerprints at -50cm depth (Figure 3-4) also demonstrated a strong effect of the wetland type ($R = 0.130$, $p = 0.001$) and a strong effect of the low flow period ($R = 0.153$, $p = 0.001$). The fungal communities were significantly different according

to the type of wetlands before and during the low flow period ($p < 0.018$ and $p < 0.045$ respectively). However, changes induced by the low flow period led to the homogenization of the fungal interstitial community composition after this period whatever the type of wetlands ($p = 0.312$). The IP community was characterized by the highest resilience, but not complete ($S_s = 0.63 \pm 0.07$), while the RW community sifted significantly and no resilience was observed one month after the low flow period ($S_s = 0.03 \pm 0.04$). The UP community was characterized by a weak effect of the low flow period and a moderate resilience ($S_s = 0.55 \pm 0.11$)

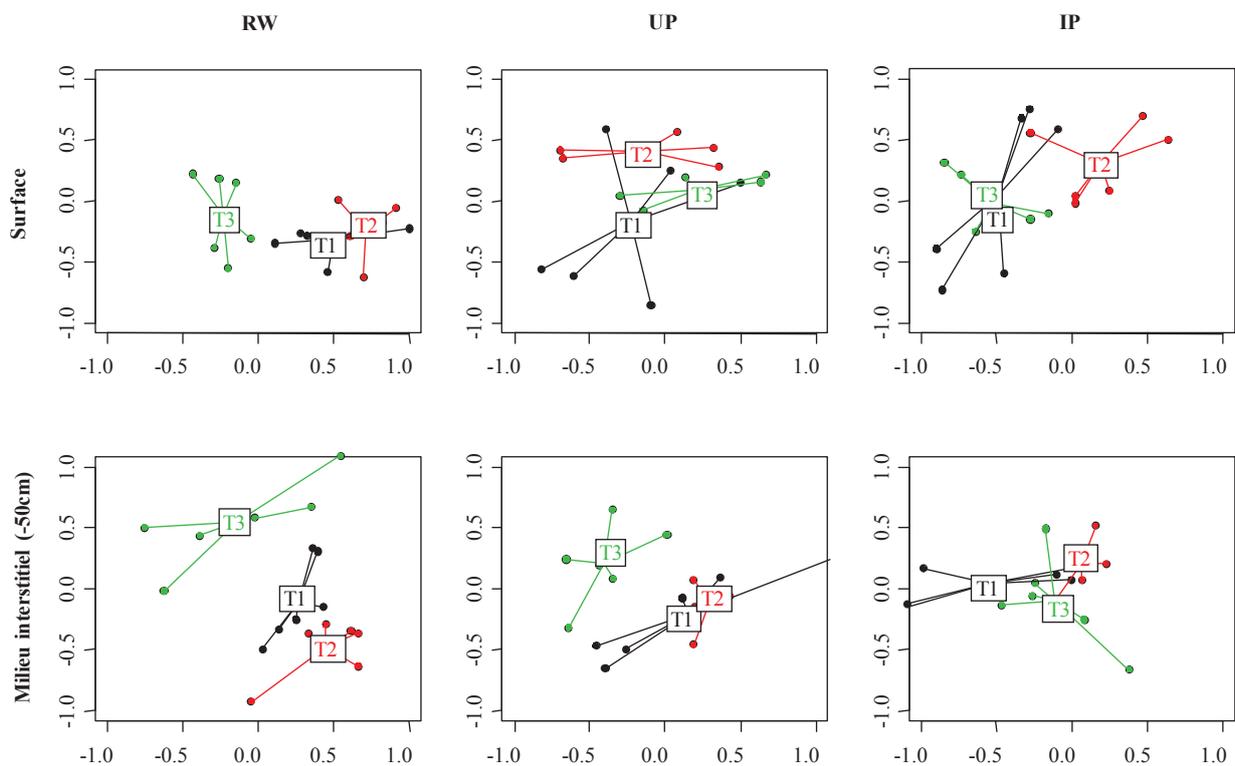


Figure 3-4 : Low flow effect on fungal community according to the type of wetlands, in surface and interstitial habitat. T1: before; T2: during; T3: after the low flow period respectively.

1.3.c. Changes in microbial community characteristics

Both the type of wetlands and the seasons had significant effect on microbial community characteristics (Figure 3-5). Before the low flow period, a significant difference was observed between stations, with the highest biomass measured in UP and the total biomass significantly decreased with depth ($F_6=6,7$; $p\text{-value}<0.001$), whatever the type of wetlands (Figure 3-5a). The effect of low flow was significant at the surface, with strong

interaction with wetland types ($F_{4,90} = 3.6, p = 0.008$), the maximum of surface biomass of each type were observed successively at different date from UP, to IP and RW. First, the total surface biomass in UP strongly decreased during the low flow periods ($p = 0.029$) and remained stable thereafter. Then, the total surface biomass in IP strongly increased during the low flow periods, then decreased near it initial values thereafter ($p = 0.005$). Finally, the total biomass in surface RW remained stable during the low flow and twice increased thereafter ($p = 0.034$). At -20cm depth in interstitial habitat, no difference was observed for the type of wetland, but a strong effect of low flow period ($F_{2,30} = 4.4, p = 0.028$) was observed, with a total biomass decrease in both IP ($p = 0.036$) and UP ($p = 0.050$). At -50 cm depth, no significant change was observed between stations and during season.

The bacterial richness (Figure 3-5b) ranged between 4 and 25 OTUs whatever the depth and was significantly affected by season ($F_{2,90} = 14.9, p < 0.001$) with strong interaction with the type of wetland ($F_{4,90} = 5.6, p < 0.001$) and the depth ($F_{12,90} = 7.4, p < 0.001$). Patterns were complex and varied between depths within each wetland types with no consistent trend, except a higher bacterial richness in surface at RW than in the other stations before the low flow period.

The fungal richness (Figure 3-5c) ranged between 7 and 21 OTUs and was significantly affected by season ($F_{2,90} = 28.3, p < 0.001$) with strong interaction with the type of wetland ($F_{4,90} = 44.7, p < 0.001$) but was not influence by the depth ($F_{12,90} = 1.6, p = 0.114$). The fungal richness was higher in surface and at both -20 and -50cm in RW, but it sharply decreased during the low flow period and remained low whatever the depth (p -values < 0.015). In contrast, the fungal richness increased significantly in UP and IP during the low flow period whatever the depth (p -values < 0.004) then decreased near their initial values one month later.

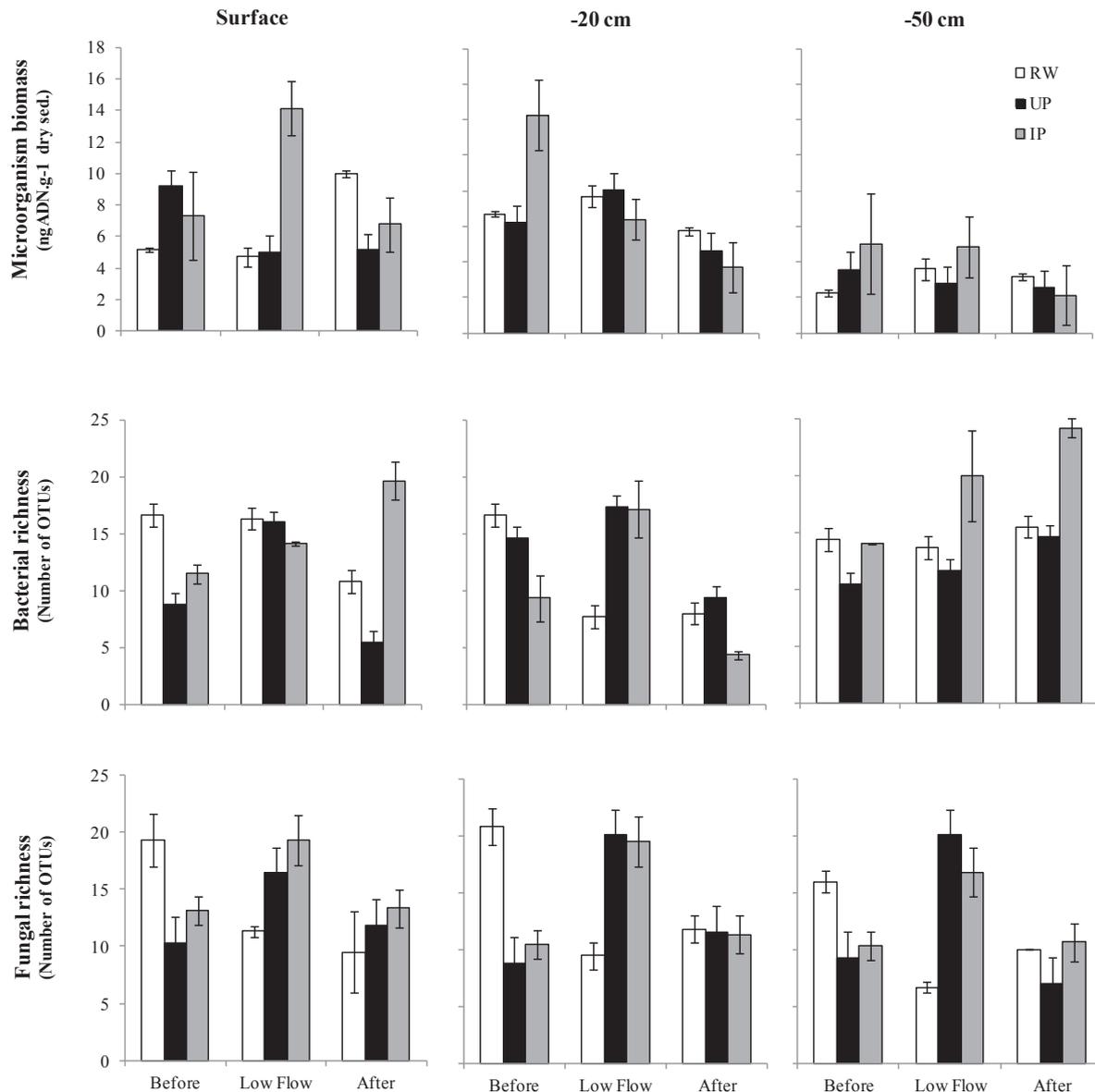


Figure 3-5 : Effect of the low flow period on microorganism biomass (a), bacterial richness (b) and fungal richness (b) according to the type of wetland, at surface and in interstitial habitats (-20 cm and -50 cm depth). RW: relatively running water wetlands; UP: upwelling zones; IP: isolated pools, mean \pm SE, $n = 6$).

1.3.e. Changes in microbial activities

Both the hydrolytic activity and the respiratory activity sharply decreased with depth (Figure 3-6, in order of 10 and 100, respectively). Both the hydrolysis (FDA) and respiratory (INT) activities at surface were affected by the low flow (p -values < 0.050) with strong interaction between type (p -values < 0.05). Before the low flow period, the maximal value was observed in UP for both activities. During the low flow, both activities decreased in RW and

UP while they increased in IP ($F_{4,30} = 3.01$, $p = 0.040$), and returned close to their initial values thereafter in RW, but remained lower in UP. At -20cm depth in the interstitial zone, the FDA decreased in both UP and RW during the low flow period ($F_{4,30} = 2.56$, $p = 0.061$, considered significant), while it increased in IP ($F_{4,30} = 2.56$, $p = 0.041$). At -50cm depth, the low flow induced a decrease in FDA whatever the type of wetlands ($F_{4,30}=2.96$, p -values < 0.049), with a strong increased in RW thereafter ($F_{4,30} = 2.96$, $p = 0.035$) while it remained low in UP and IP. No significant change was observed for INT at both depths.

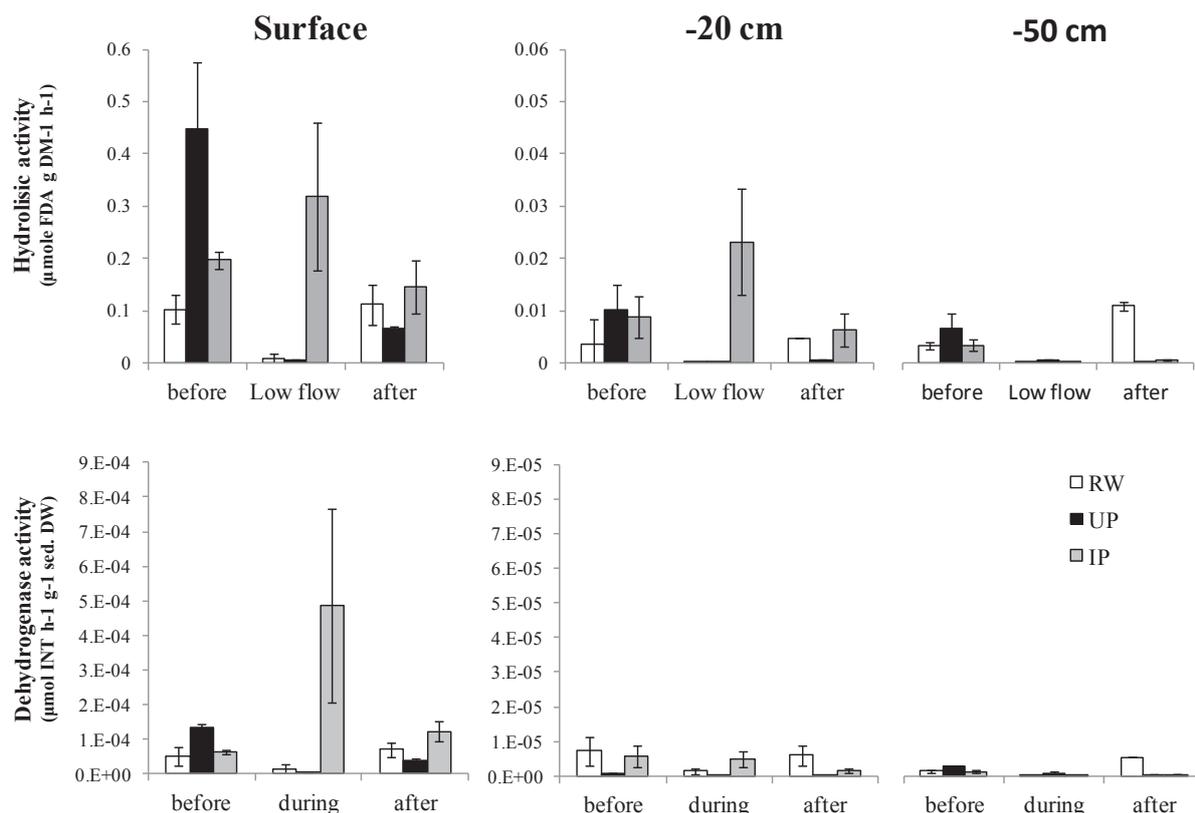


Figure 3-6 : Low flow effect on in microbial activities according to the type of wetlands, at surface, -20 cm and -50 cm depth. (mean \pm ES, $n = 6$).

The two activities were positively correlated to the microbial biomass (p -values < 0.001) due to both the seasonal changes and the depth effect, but no relation was found between activities and bacterial or fungal richnesses. The hydrogenasic activity (FDA) was positively correlated to DO, NO₃ and TOM (p -values < 0.011), all decreasing with depth and during the low flow period. The desyrogenasic activity (INT) was positively correlated to DO and temperature, that both decreased with depth (DO and INT) or increase during summer (T° and INT) in the sites IP.

I.4. Discussion

I.4.a. Wetland types influence the bacterial and fungal community structures and activities.

The first hypothesis stipulated that the community structures and activities will differ according to the types of wetlands (i.e. relatively running water sites, upwelling zones, and isolated pools) before the low flow period. Our results (Tableau 3-2) showed three distinct compositions in both bacterial and fungal communities (named C1, C2 and C3 respectively) according to the types of wetlands, a higher biomass in UP and higher bacterial and fungal richnesses in RW. Both the hydrogenase and deshydrogenase activities were positively correlated to the total biomass and the TOM, which were the highest in sites UP. Our first hypothesis (**H1**) is hence confirmed.

Tableau 3-2 : Spatial heterogeneity effect on surface community composition and microbial processes before the low flow period and global depth effect.

	RW	UP	IP	Depth
Community before the low flow period	C1	C2	C3	
TOM	Lower	Higher	Intermediate	
Biomass	Lower	Higher	Intermediate	↘↘
Bacterial richness	Higher	Lower	Lower	∅
Fungal richness	Higher	Lower	Lower	∅
FDA	Lower	Higher	Intermediate	↘↘
INT	Lower	Higher	Lower	↘↘

The high bacterial and fungal richnesses in sites RW may result of the high renewal of water in this relatively flowing wetland, supporting upstream-downstream inputs of microorganisms. In contrast, the high biomass and activities in sites UP may be linked to the higher quantity of TOM at the end of the winter period. The input of groundwater in sites UP may support higher organic matter production during the cold season.

The coupling between structure and function was limited by the high degree of functional redundancy within microbial communities (Allison and Martiny, 2008), suggesting that rates of biogeochemical processes would mainly be driven by environmental factors, here TOM.

However, our results also demonstrated that both the bacterial and fungal richnesses within each type were twice lower (less than 25 and 21 OTUs respectively) than the total number of OTUs observed at the scale of the entire floodplain (more than 46 and 43 OTUs respectively), suggesting that spatial heterogeneity of wetland habitats increased the OTUs number. This strong increase in OTUs number may potentially support different microbial functions (i.e. nitrification, denitrification).

1.4.b. Wetland types influence the low flow period responses of microbial processes and community composition.

The second hypothesis suggested that the low flow period impact on microbial communities and processes will differ according to the wetland types. Our results highlighted that the low flow period tend to homogenize the bacterial community (named C4, Tableau 3-3) in both surface and interstitial zone, and the fungal community in interstitial zone, but several changes in microbial processes (i.e. biomass and enzymatic activities) were observed according to the type of wetlands. Our second hypothesis (H2) was hence confirmed only for the impact of low flow period on microbial processes. Moreover, both the effect of season and type of wetland tend to disappeared with depth.

Tableau 3-3 : Effect of the low flow period on community compositions and microbial processes (Ss: Sørensen's similarity index, Cn and Cm as distinct communities, Cn and Cn' as near-identical communities)

	RW	UP	IP
Community before the low flow period	C1	C2	C3
	↔ S _s = 0.60 ↔		↔ S _s = 0.52 ↔
Community during the low flow period	C4 (no significant difference between habitat, S _s > 0.82)		
Community after the low flow period	C5 (no resilience)	C2' (partial resilience)	C3' (partial resilience)
TOM	↘	↘	↗
Biomass	—	↘	↗
Bacterial richness	—	↗	↗
Fungal richness	↘	↗	↗
FDA	↘	↘	↗
INT	↘	↘	↗

The increase of biomass and activities in sites IP may be explain by the increase in temperature and TOM in these stagnant stations, enhancing microbial process (Findlay et al., 2003, Febria et al., 2010). While completed drying negatively affected both the biomass production and enzymatic activities (Darty et al., 2011; Corti et al., 2011), the low flow periods could enhance these microbial processes when shallow water persist. The decrease of biomass and activities in sites RW and UP may be the result of the temperature buffering by groundwater inputs (UP) and the progressive decrease in nutrients (UP and RW). As both activities were expressed by gramme of TOM, the observed decreased in FDA and INT in RW and UP may also be explain changes in TOM quality. Before the low flow period, TOM may be dominated by easier biodegradable organic matter than during the drying period.

This spatial heterogeneity of wetlands and their associated patterns of responses facing the low flow period induced asynchronies in the microbial processes (i.e. biomass production and mineralization), which occurred successively in different habitats at the floodplain scale. Indeed, they were first maximal in upwelling zones (UP sites) before the low flow period, then in pools (IP sites) during the low flow period and finally in relatively running water sites (RW) after the low flow.

Concerning the community compositions, the surface communities continue to shift and quickly differ according to the type of wetlands after the low flow period despite the homogenization of community compositions induced by this period (Table 3), suggesting a great influence of the type of habitats on the community resilience. In addition, the communities at sites UP and IP one month after the low flow period (named C2' and C3' respectively) shift near their initial composition (C2 and C3), while the communities at sites RW (named C5) remained mainly different to their initial composition (C1). However, the resilience of both the bacterial and fungal communities at sites UP and IP were relatively low (no more than two third of similarity one month after the low flow period), excepted for the fungal community in sites UP. The seasonal changes of microbial community composition appeared more complex than expected, with numerous patterns, resulting of combined effects of the wetland morphology, the low flow period and the depth. The changes in community composition occurred one month after the low flow period at 50cm depth, while they were observed during this period at the surface. Such seasonal variation in the interstitial community has already been described (Febria et al., 2010, Zhou et al., 2012), but our results highlighted the delay in the response (i.e. homogenization) of the interstitial community

composition compared to the surface, probably due to the greater stability of the interstitial zone.

While strong correlation between biomass and enzymatic activities were observed, the relation between community compositions, bacterial and fungal richnesses and microbial processes used in our study was not clear. Future studies need to explore the effect of both the spatial heterogeneity of community compositions with a functional approach (i.e. absence/presence of different functional genes). A strategy using global sequencing may be used to explore in details the diversity of microbial communities. Moreover, the microbial processes used in our study were global descriptors of the organic matter mineralization. More specific activities, such as xylosidase, glucosidase or methane production, could be more sensitive to community composition changes than the highly redundant hydrogenase and deshydrogenase activities.

1.5. Conclusions

At the floodplain scale, the hydrology and morphology of wetland control the seasonal responses of microbial communities and processes facing the low-flow-period. First, our result demonstrated that microbial community structures initially differed according to the type of wetland, but the low flow period tends to homogenize the community whatever the type of wetland. Our results also demonstrated that microbial biomass and processes (enzymatic activities) are influenced by the low flow period with strong interaction between the type of wetland and the depth inside sediment. While low flow event reduced microbial processes in relatively flowing water (RW) and upwelling zones (UP), they are stimulated in isolated pool (IP). Moreover, the maximum of each process tends to occur at different periods according to the type of wetlands: it was maximal in upwellings during spring, in isolated pools during the low flow and finally stimulated by the renewal of water during the autumn in flowing sites. As a consequence, the heterogeneity of wetlands in large floodplain may support microbial processes at different places for different periods of the year and may be taken into account for the future management of wetland ecosystems in a context of global changes and floodplain drying. In the same way, future studies must focus on new strategies to explore the relation between microbial diversity and functions.

Partie II - Impact de l'étiage et de l'assèchement sur les communautés d'invertébrés

II.1. Matériels et méthodes

II.1.a. Stratégies d'échantillonnage et structures des communautés in natura

Le même design expérimental que celui utilisé pour l'étude des processus microbiens (partie I) a été suivi pour les invertébrés (6 sites, 3 dates, 3 profondeurs). Les 6 sites ont été répartis selon 3 types de morphologie de zones humides (i.e. des eaux relativement courantes notées « RW », des apports phréatiques notées « UP » et la formation de mouilles isolées notées « IP ») induisant chacun un comportement hydrologique différent face à l'assèchement, indépendamment de la zone humide d'origine. Les invertébrés ont été collectés en surface à l'aide d'un filet Surber (200 µm) et à -20 et -50 cm de profondeur dans la zone interstitielle à l'aide d'une pompe Bou-Rouch (Bou & Rouch, 1967; Bou, 1974) avec laquelle 5 L d'eau et de sédiment ont été pompés, puis filtrés (200µm), le tout répliqué trois fois. Les échantillons ont été fixés à l'éthanol 90% *in situ* puis stockés au laboratoire. Les organismes ont ensuite été dénombrés sous la loupe puis identifiés à l'ordre (Cyclopoida, Harpacticoida, Odonata, Heteroptera, Megaloptera), au genre (pour les Trichoptères, Coléoptères, *Niphargus*, *Salentinella*, *Microcharon*, *Proasellus*) ou à l'espèce (pour les Cladocères, Ostracodes, et les macrocrustacés, ainsi que pour les Ephéméroptères et les Plécoptères). Les Ephéméroptères, Plécoptères, Trichoptères et Coléoptères sont regroupés sous l'abréviation EPTC. L'appellation « insectes à adultes émergents » inclue les EPTC, ainsi que les Odonates, Hétéroptères et Mégaloptères, même si la plupart des Coléoptères collectés dans ces zones humides possèdent des adultes aquatiques.

II.1.a. Réhumidification expérimentale de sédiments et espèces résistantes

Trois répliqués de 50g de sédiments desséchés ont été collectés au sein de chacune des trois zones humides, sur des berges récemment exondées lors de l'étiage. Ces sédiments ont été réhumidifiés en laboratoire (eau des sites filtrée) et incubés pendant 30 jours à 20°C avec un cycle journalier jour/nuit. L'ensemble des échantillons (eau+sédiment) ont été filtrés sur un tamis 100µm à 1, 6, 14, et 30 jours. Les individus récoltés ont été dénombrés à la loupe binoculaire et identifiés à l'espèce pour les Ostracodes et aux sous-ordres pour les autres

groupes, dont les Copépodes. Les espèces présentes à 1 et 6 jours ont été considérées comme résistantes à l'assec sous forme d'adultes ou juvéniles en dormance, ceux apparaissant au bout de 14 et 30 jours comme résultant de l'éclosion d'œufs en dormance. Les résultats de cette expérimentation sont détaillés dans un rapport de stage (Belhaf, 2012) et ne seront présentés ici que succinctement.

II.1.c. Analyses statistiques

Les assemblages strictement aquatiques de crustacés, et des insectes pouvant échapper à l'étiage/assèchement par l'émergence d'adultes terrestre/aériens, ont été analysés séparément (Parties II.2 et II.3 respectivement).

Afin d'évaluer les différences de structure des assemblages avant, pendant et après l'étiage 2011, deux analyses par positionnement multidimensionnel non-paramétrique (Non-Metric Multidimensional Scaling, NMDS) ont été réalisées selon la méthode Bray-Curtis, accompagnées d'Analyses de Similarité (ANOSIM) pour tester l'effet des différents facteurs (date, type de zones humides, profondeur). Ces analyses statistiques ont été réalisées en utilisant le logiciel R Statistical (packages 'Mass' et 'Vegan') avec un niveau de significativité $\alpha = 0.05$.

L'abondance annuelle moyenne (Q), l'abondance annuelle maximale (Q_{max}), la richesse spécifique (S , nombre de taxons présents) pour une date donnée, la richesse annuelle (diversité α) et l'hétérogénéité des communautés (diversité β) ont été calculées pour chacun des habitats. La richesse spécifique régionale (diversité γ) est également mesurée à l'échelle de la plaine alluviale et des courbes de raréfaction sont utilisées afin d'évaluer la contribution des différents habitats à la diversité γ selon la méthode de Ugland (Ugland et al., 2003).

La diversité β est calculée d'après Amoros et Bornette (2002), selon l'équation (1) :

$$\beta = [(\gamma / \alpha) - 1] / (N - 1) \times 100 \quad \text{Equation (1)}$$

Où γ est la diversité régionale (e.g. nombre total de taxons identifiés sur l'ensemble de la plaine alluviale), α la diversité locale moyenne et N le nombre total d'habitats échantillonnés dans la plaine. La diversité β varie entre 0 (similarité maximale : toutes les espèces sont retrouvées dans tous les habitats) et 100 (dissimilarité maximale : toutes les espèces retrouvées recensées dans un habitat sont spécifiques et retrouvées uniquement dans cet habitat).

Des indices de diversité de Shannon ont également été calculés pour chacun des habitats et à l'échelle de la plaine alluviale, afin d'évaluer l'impact de l'étiage sur la biodiversité globale, intégrant ainsi l'abondance relative et la rareté des espèces. L'indice de biodiversité de Shannon est calculé selon l'équation (2) :

$$H' = -\sum_{i=1}^S p_i \ln(p_i) \quad \text{Equation (2)}$$

Où p_i est la proportion d'un taxon (i) par rapport au nombre total d'individus du milieu tous taxons confondus, et S le nombre total de taxons. L'indice de diversité de Shannon augmente lorsque la proportion des taxons rares augmente et que la répartition des individus entre taxons est plus équilibrée. Un indice de diversité de Shannon a été calculé pour le peuplement global de chaque habitat, à chaque date, en cumulant des échantillons obtenus par deux méthodes différentes (Surber et Bou-Rouch). La valeur ainsi calculée n'a pas de signification en elle-même car le calcul est effectué sur un échantillon composite. Cet indice permet toutefois de comparer les stations et les dates entre elles.

En s'appuyant sur la littérature (Amoros, 1984 ; Tachet et al., 2000), des espèces « sensibles » à l'étiage ont été identifiées lorsque celles-ci sont affectées par aux moins une des modifications physicochimiques induites par l'étiage (ex. augmentation des températures, anoxie, eutrophisation).

Enfin, la capacité d'enfouissement des organismes a été évaluée par l'augmentation de l'abondance des individus résidant à -20 et -50 cm de profondeur lorsque l'abondance en surface diminue.

Les différences spatiales et temporelles entre les différents habitats ont été testées par un Modèle Linéaire Generalisé (GLM), avec le type d'habitat comme facteur principal, la profondeur imbriquée dans le type d'habitat (lorsque les profondeurs sont considérées séparément), et les différentes dates en tant que mesures répétées. Pour toutes les variables, les tests Tukey's HSD sont utilisés pour les comparaisons multiples. Ces analyses statistiques ont été réalisées en utilisant le logiciel Statistica 7 (Statsoft™, Tulsa, USA) avec un risque $\alpha = 0.05$.

II.2. Résultats

II.2.A. Caractéristiques physicochimiques des habitats

Les variations saisonnières des caractéristiques physicochimiques des habitats sont détaillées dans la partie précédente (cf. Tableau 3-1, article microbiologie). Le Tableau 3-4 résume les principales différences entre les trois types d'habitats (RW : eau relativement courante, UP : apports phréatiques, et IP : mouille isolée). Pendant l'été, les sites RW et UP offrent des conditions de vie relativement acceptables dans les eaux de surface en comparaison des sites IP, qui cumule les stress hypoxiques, thermiques et toxiques (ammonium). Les sites RW et UP diffèrent essentiellement par l'origine des eaux qui alimentent le milieu (respectivement eaux de surface et eaux phréatiques), et des principaux flux d'organismes associés (respectivement benthiques ou stygobies).

Tableau 3-4 : Principales caractéristiques hydrologiques et physicochimiques des eaux de surface des trois types d'habitat échantillonnés

Habitat	RW	UP	IP
Type de zones humides	Eaux relativement courantes	Apports phréatiques	Formation de mouilles isolées
Oxygène dissous pendant été (mg/l)	7.3 ± 0.5	6.8 ± 0.4	3.4 ± 1.5
Température maximale pendant été (°C)	24.7	24.4	46.4
Température moyenne pendant été.(°C)	17.7 ± 2.1	15.2 ± 1.1	19.4 ± 2.5
Teneur en ammonium pendant été.(mg/l)	0.3 ± 0.0	0.2 ± 0.0	2.2 ± 0.5

II.2.B. Structure des assemblages de crustacés

La NMDS réalisée sur les assemblages de crustacés (

Figure 3-7) révèle un effet significatif de la date ($p=0.001$), du type d'habitat ($p=0.001$) et de la profondeur ($p=0.001$) sur la structure des assemblages. Les différences entre profondeurs ne seront pas considérées ici car les assemblages de surface et les assemblages

interstitiels ont été échantillonnés avec des méthodes différentes. Chacun des deux sites formant un type d'habitat (RW, UP, IP) se comportent de façon similaire dans les analyses. Les différences entre types d'habitat étant prépondérantes, nous ne considérerons que les différences entre ces types d'habitat dans la suite de cette étude. L'assec complet, observé sur un des sites UP, ne modifie pas de façon significative la structure des assemblages par rapport au second site du même type hydrogeomorphologique. L'influence des apports phréatiques, caractéristiques de ces sites, semble donc déterminante.

Les coordonnées factorielles de chaque type d'habitat diffèrent quelque soit la date ($p < 0.001$) ce qui souligne les différences de composition des assemblages correspondants. Au cours des saisons, les trois types d'habitat réagissent différemment. L'assemblage des zones humides de type UP dérive progressivement le long de l'axe 1 ($p < 0.001$), sans retour notable après l'étiage, alors que l'assemblage des sites IP dérive uniquement le long de l'axe 2 ($p = 0.001$) pendant l'étiage et tend à retrouver sa position initiale après étiage, suggérant une bonne résilience des assemblages. Enfin, l'assemblage des sites RW ne varie significativement sur aucun des deux axes ($p > 0.063$), suggérant un effet négligeable de l'étiage sur la structure des assemblages de crustacés.

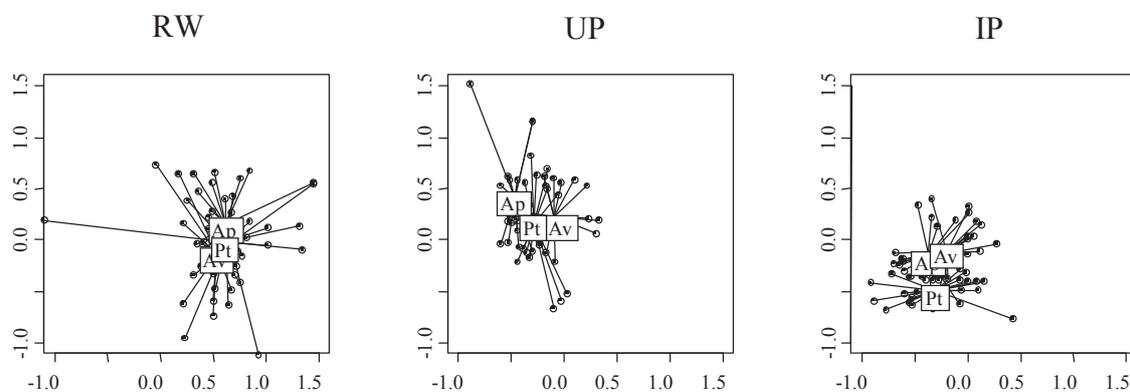


Figure 3-7 : NMDS réalisée sur l'assemblage de crustacés. Représentation factorielle de la variation saisonnière de la structure des assemblages en fonction du type d'habitat. Av : avant étiage, Pt : pendant étiage, Ap : après étiage.

II.2.B.a. Impact de l'étiage sur l'abondance des crustacés

L'abondance des microcrustacés (Figure 3-8) varie différemment au cours de l'étiage en fonction du type d'habitat et des taxons considérés.

En effet, l'abondance des cladocères est maximale dans les habitats de type IP, et minimale dans les RW. Bien que l'étiage induise un déclin des cladocères au sein des RW et IP, il tend à favoriser leur développement dans les UP et dans le milieu interstitiel des IP après étiage.

L'abondance des ostracodes est elle-aussi maximale dans les IP avant étiage. Celui-ci induit une diminution au sein des RW alors qu'il favorise le développement des ostracodes au sein des UP et IP, plus particulièrement dans le milieu interstitiel (à -20 cm).

L'abondance des cyclopoïdes est globalement plus faible dans les RW. Au cours de l'étiage, ces derniers tendent à diminuer en surface, quelque soit le type d'habitat, et à augmenter dans le milieu interstitiel des UP et IP.

Enfin, l'abondance des harpacticoides s'effondre quel que soit le type d'habitat et la profondeur considérées au cours de l'étiage.

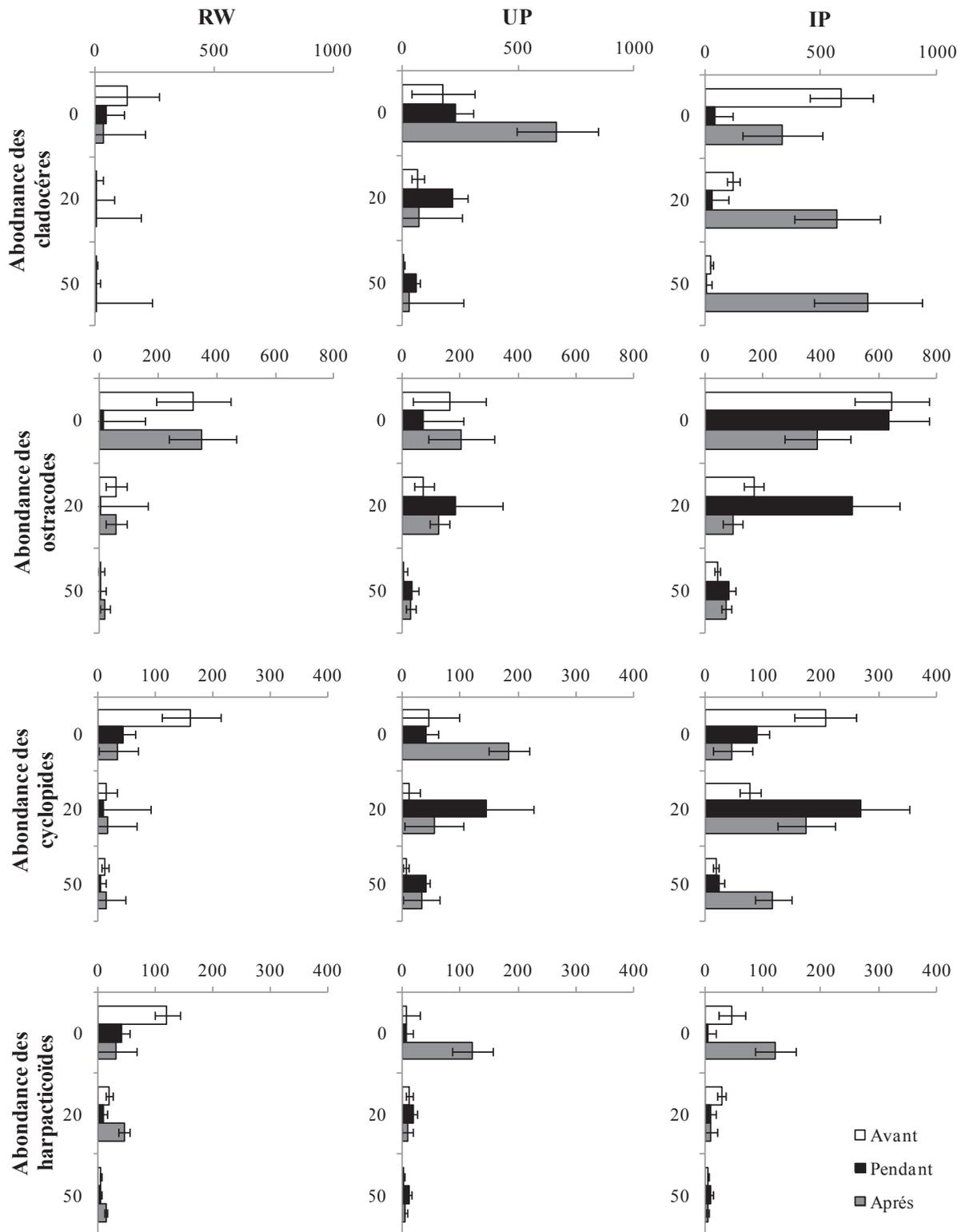


Figure 3-8 : Variations saisonnières de l'abondance des microcrustacés en fonction du type d'habitat et de la profondeur (Moyenne \pm ET, $n = 6$). Les abondances mesurées en surface ($\text{ind}/0.03\text{m}^2$) et dans les sédiments ($\text{ind}/5\text{L}$) ne peuvent être comparées directement.

L'abondance des macrocrustacés benthiques (Figure 3-9) s'effondre au cours de l'étiage, quelque soit le type d'habitat et le taxon considéré (*Gammarus pulex*, *Asellus aquaticus* et *Proasellus meridianus*). L'effondrement des populations de Gammares était prévisible (Sarriquet et al., 2007). Cependant, celui des populations d'isopodes est plus surprenant. En effet, ces espèces sont couramment décrites comme étant tolérantes à de nombreux stress (Maltby 1995, Dehedin et al., 2012). Enfin, l'abondance des macrocrustacés hypogés (Figure 3-9) est maximale dans les UP tout au long de l'année, et tend à diminuer au cours de l'étiage, plus particulièrement en UP (à 0 et -20 cm de profondeur) et IP (toutes profondeurs confondues).

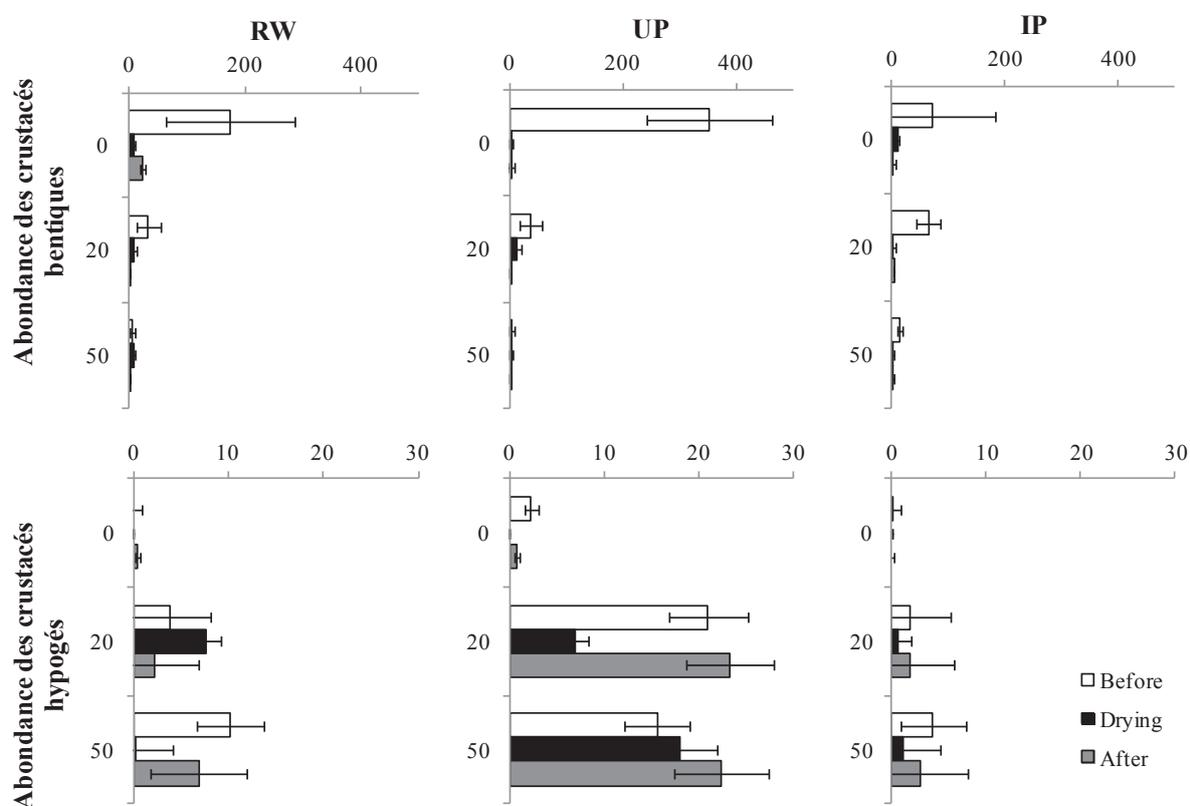


Figure 3-9 : Variations saisonnières de l'abondance des macrocrustacés en fonction du type d'habitat et de la profondeur (Moyenne \pm ET, $n = 6$). Les abondances mesurées en surface ($\text{ind}/0.03\text{m}^2$) et dans les sédiments ($\text{ind}/5\text{L}$) ne peuvent être comparées directement.

En outre, les gammares sont absents des sites UP1 et IP1, tous deux caractérisés par une connectivité hydrologique réduite (voir nulle) avec le chenal principal ou d'autres zones refuges éventuels.

II.2.B.b. Impact de l'étiage sur la diversité de crustacés

Contrairement à ce qui est observée sur l'abondance, l'étiage n'induit pas de variation significative de la richesse spécifique (S) des crustacés, quel que soit le type d'habitat (Figure 3-11). Cependant, pour un même effort d'échantillonnage, la richesse spécifique augmente avec le nombre d'habitats échantillonnés, que ce soit avant l'étiage (

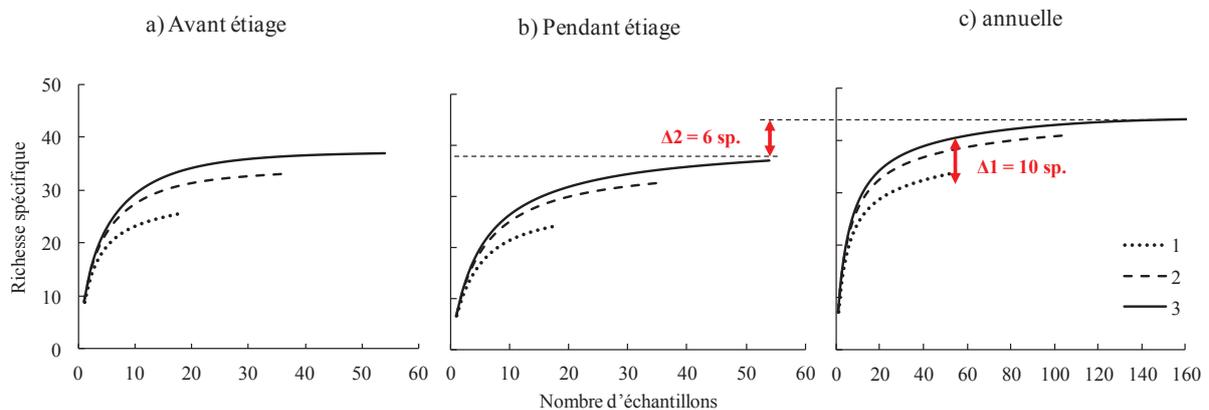


Figure 3-10a, variant de 26 à 31 puis 34 espèces recensées respectivement pour 1, 2 et 3 habitats échantillonnés et un effort égal à 18 prélèvements), pendant l'étiage (

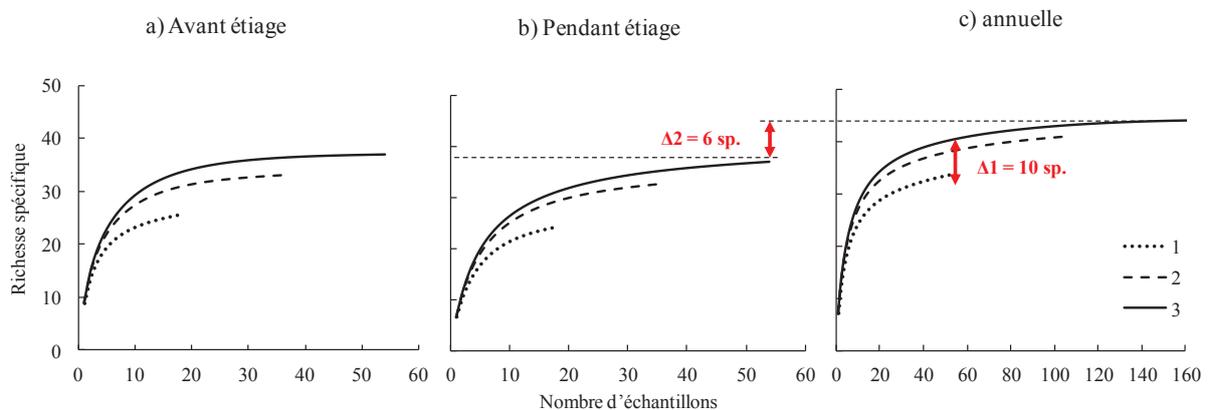


Figure 3-10b, variant de 25 à 29 puis 31 espèces recensées respectivement pour 1, 2 et 3 habitats échantillonnés), ou sur l'année (Figure 10c, variant de 34 à 41 puis 44 espèces recensées respectivement pour 1, 2 et 3 habitats échantillonnés et un effort égal à 53 prélèvements). Ces augmentations démontrent que l'assemblage des crustacés serait sensible à l'hétérogénéité des habitats à l'échelle de la plaine alluviale quel que soit la date considérée. Cette hétérogénéité liée à l'habitat serait à l'origine d'un enrichissement de 10 espèces à l'échelle de la plaine alluviale ($\Delta 1$), soit 23% de la totalité des espèces.

D'autre part, bien que la richesse spécifique totale soit identique avant et pendant étiage ($S = 37$), la diversité annuelle tous sites confondus est plus élevée que la diversité avant ou après étiage (

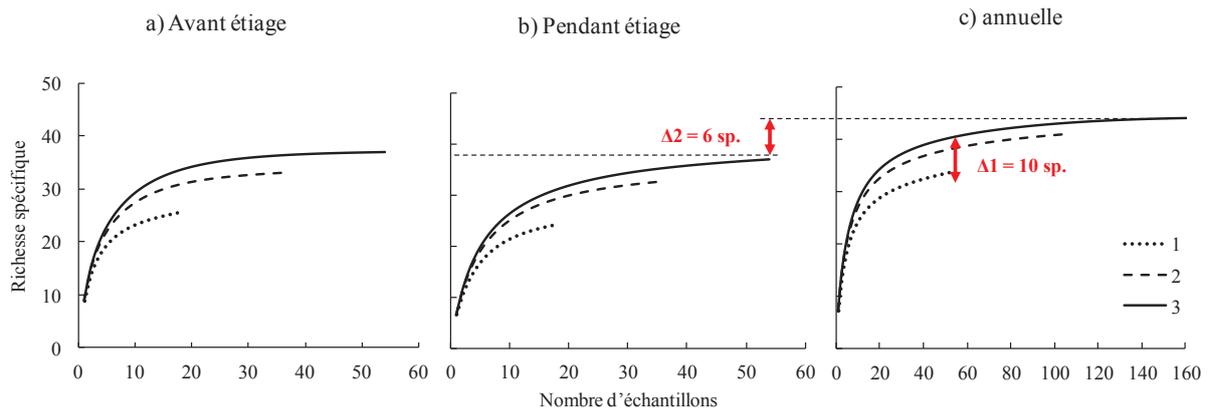


Figure 3-10c, $\gamma = 44$). Cette augmentation indique que les assemblages de crustacés avant et pendant étiages ne sont pas identiques, ce qui se traduit par ‘gain’ de 6 espèces ($\Delta 2$). L’étiage influencerait donc la présence/absence de 14% du total des espèces.

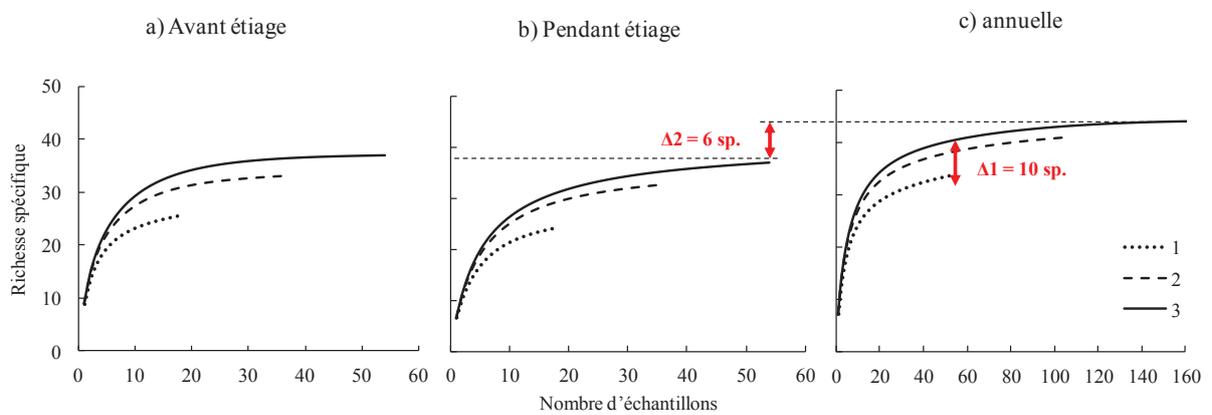


Figure 3-10 : Courbes de raréfaction des espèces de crustacés respectivement pour 1, 2 ou 3 habitats (a) avant étiage, (b) pendant étiage et (c) annuelle. $\Delta 1$ représente la différence induite par l’hétérogénéité des habitats et $\Delta 2$ représente la différence induite par l’étiage.

La richesse des crustacés serait donc influencée à la fois par l’hétérogénéité spatiale liée à l’habitat et par les variations temporelles liées à l’étiage, bien que l’influence de l’hétérogénéité entre habitats soit légèrement plus forte ($\Delta 1 > \Delta 2$).

Cette hétérogénéité entre habitats induit premièrement des variations spatiales de la diversité annuelle (Figure 3-11), entre le type d’habitat : les sites RW présentent la plus forte diversité α (31 ± 3 taxons) alors que les sites UP et IP présentent une diversité α plus faible (respectivement 21 ± 1 et 26 ± 1 taxons). Cependant, la diversité β est la plus importante au sein des sites UP (23 ± 2 taxons), suivis par les sites IP (17 ± 3 taxons) alors qu’elle est

relativement faible dans les RW (9 ± 5 taxons), suggérant que les assemblages présents au sein des sites UP et IP sont davantage spécifiques à ces milieux, et différent de ceux des sites RW retrouvés sur dans la plupart des habitats de la plaine. De plus, les apports phréatiques (sites UP) semblent être l'habitat contribuant le plus à la diversité à l'échelle de la plaine alluviale.

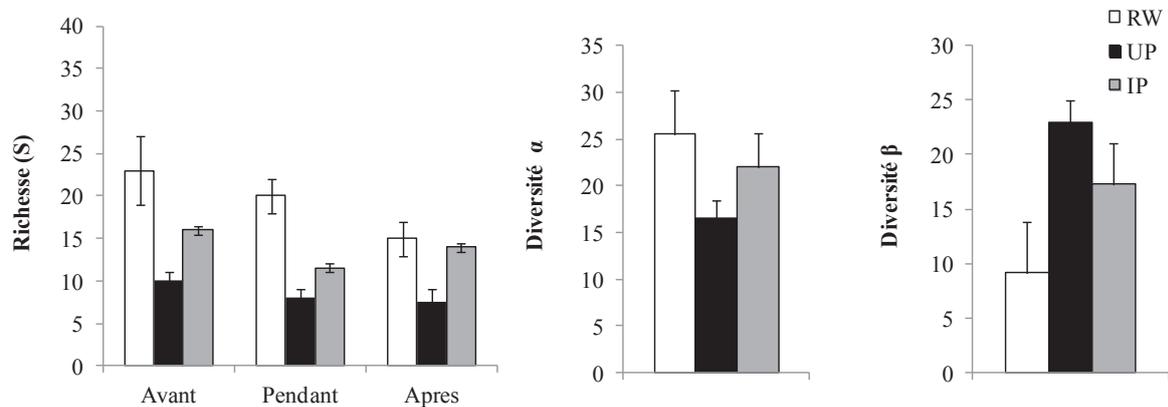


Figure 3-11 : Variation saisonnière de la richesse (S) et des diversités α et β de l'assemblage des crustacés en fonction du type d'habitat (Moyenne \pm ET, $n = 6$).

Cette hétérogénéité entre les habitats renforce également l'amplitude des variations temporelles à l'échelle de la plaine alluviale, en induisant des successions saisonnières d'espèces distinctes entre les types d'habitat (Figure 3-12), plus particulièrement visibles pour les assemblages des cladocères et des ostracodes. L'assemblage des cladocères est dominé par *Alona quadrangularis* et *Biapertura affinis* quelque soit la date ou l'habitat considéré. Elles sont accompagnées d'un cortège d'espèces moins abondantes *Acroperus harpae*, *Alona spp.*, *Eurycercus lamellatus* et *Simocephalus spp.* L'assemblage des ostracodes est dominé par *Cypria ophtalmica* dans les sites UP et IP alors que *Psychrodromus olivaceus* domine dans les sites RW.

Les richesses spécifiques des cladocères et des ostracodes (Figure 3-12) au sein des sites RW sont toujours plus élevées que dans les sites UP et IP (en moyenne inférieures de moitié). Ces richesses élevées résultent du maintien d'espèces rares dans les sites RW, s'ajoutant au cortège faunistique formant la base du peuplement, même pendant l'étiage : *A. protzi* et *Lathonura rectirostris* (Cladocères), *Shellencondona triquetra*, *Cryptocandona kieferi*, et *Fabaeformiscandona spp.* (Ostracodes). Cependant, les diversités α des trois types d'habitat atteignent des valeurs statistiquement comparables (Figure 3-12). En effet, de nouvelles espèces apparaissent au cours de l'étiage dans les sites UP et IP, remplaçant pour partie les espèces disparues (*E. lamellatus*). Ces nouvelles espèces sont caractéristiques d'eaux eutrophes et/ou temporaires, tels *Macrothrix laticornis* et *Chydorus sphaericus* (Cladocères) ou *Ilyocypris bradyi*, *Isocypris beauchampi* et *Notodromas monacha* (Ostracodes). Ainsi, bien que les richesses des cladocères et ostracodes pendant l'étiage

apparaissent identiques à celles observées avant étiage, le cortège faunistique est différent, permettant le réajustement de la diversité α des sites UP et IP à des valeurs proches de celle des sites RW malgré des richesses spécifiques à une date donnée toujours inférieures. Enfin, la diversité β est toujours la plus élevée dans les sites UP et la plus faible dans les sites RW.

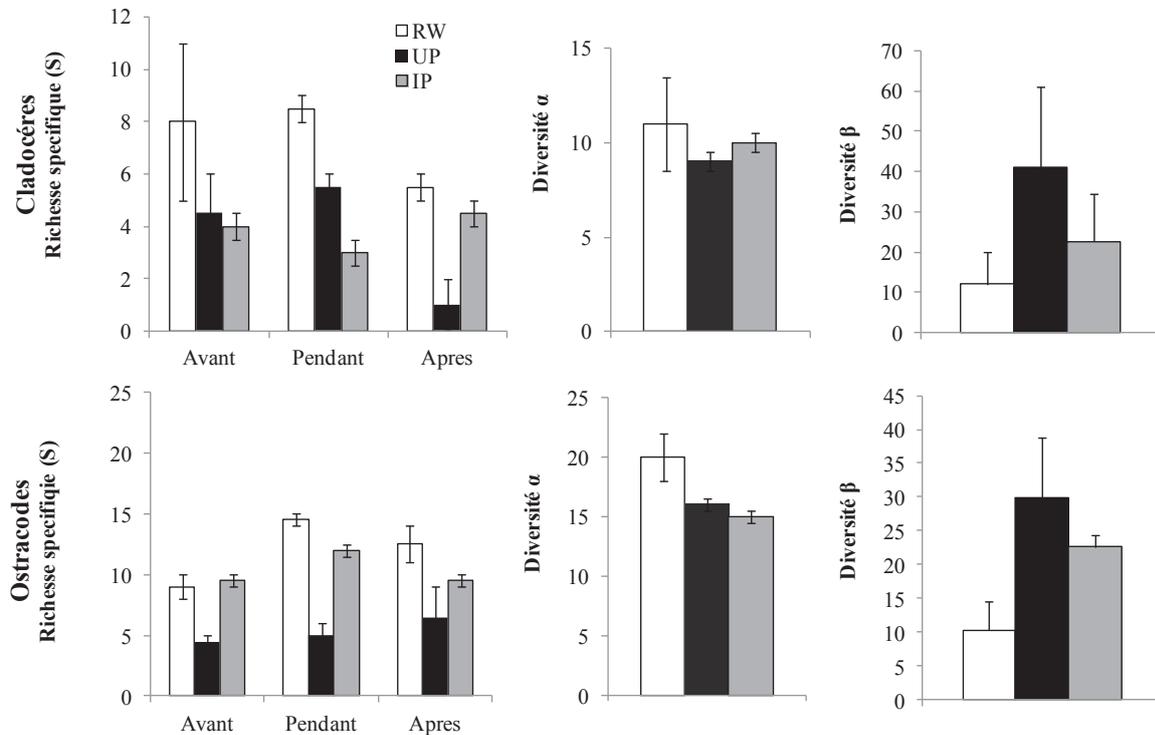


Figure 3-12 : Variation saisonnière de la richesse (S) et des diversités α et β des assemblages des cladocères et des ostracodes en fonction du type d'habitat (Moyenne \pm ET, n = 6).

Cependant, malgré l'augmentation du nombre d'espèces présentes, l'indice de Shannon dans chacun des habitats tend à diminuer au fil des saisons (

Figure 3-13, $F_{2,90} = 17.38$, $p < 0.001$). Cet indice a la caractéristique de prendre en compte la présence relative des espèces les unes par rapport aux autres. De fait, une diminution de cet indice traduit une raréfaction des espèces minoritaires et une augmentation de la dominance de quelques espèces.

Les habitats RW présentent, en surface et à -20cm de profondeur, les indices les plus élevés quelque soit la saison, confirmant le fait qu'ils favorisent le maintien des espèces de crustacés rares et sensibles. Les sites UP varient peu et semblent les moins affectés, plus particulièrement dans le milieu interstitiel (-20 et -50 cm de profondeur), suggérant que les apports phréatiques minimisent l'impact de l'étiage sur les assemblages de crustacés. Enfin, les sites IP sont affectés à toutes les profondeurs.

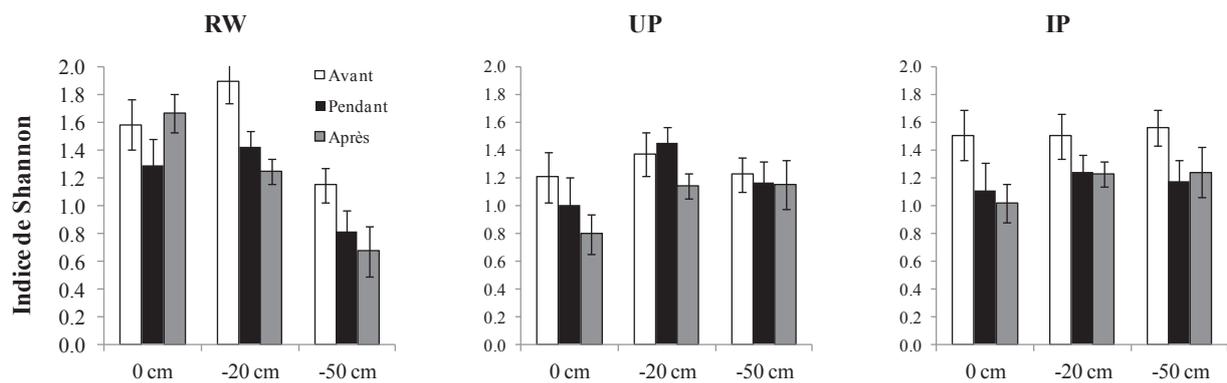


Figure 3-13 : Variation de l'indice de Shannon de l'assemblage des crustacés en réponse à l'étiage en fonction de l'habitat et de la profondeur (RW : eau relativement courante ; UP : apports phréatiques ; IP : formation de mouilles isolées, moyenne \pm ET, $n = 6$).

En considérant les habitats dans leur globalité (toutes profondeurs confondues), l'indice de diversité de Shannon H' diminue lors de l'étiage dans les sites RW (Figure 3-14), bien qu'il soit le plus élevé et présente des signes de résilience. A l'inverse, la diversité H' des sites UP tend à augmenter. Enfin, la diversité H' des sites IP diminue, sans résilience visible. Cependant, l'hétérogénéité des zones humides permet de maintenir une diversité H' relativement stable à l'échelle de la plaine alluviale.

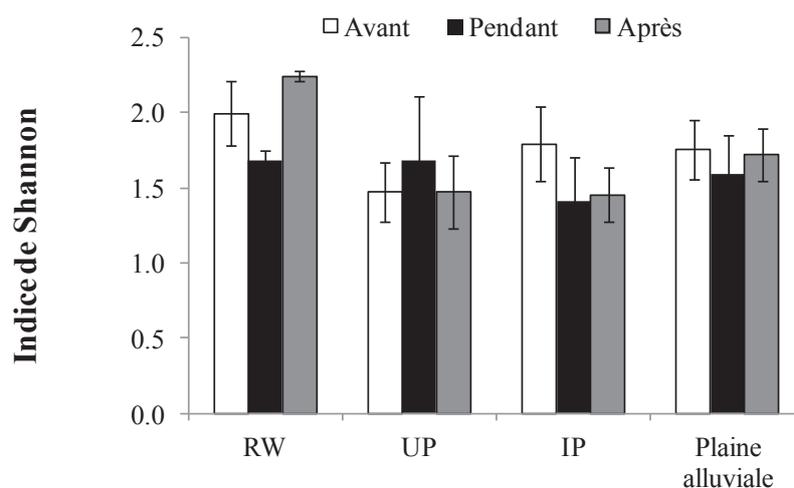


Figure 3-14 : Impact de l'étiage sur l'indice de Shannon calculé sur l'assemblage des crustacés, en fonction de l'habitat (RW : eau relativement courante ; UP : apports phréatiques ; IP : formation de mouilles isolées), toutes profondeurs confondues (Moyenne \pm ET, $n = 6$).

ET, $n = 18$). Cet indice synthétique, regroupant des échantillons de surface et interstitiels échantillonnés selon des méthodes différentes, ne peut être utilisé que pour des comparaisons inter-stations et inter-dates.

II.2.C. Stratégies des assemblages de crustacés face à l'étiage : Enfouissement, dormance ou recolonisation ?

Le comportement des crustacés face à l'étiage est très variable et ne semble pas dépendre du type hydrogéomorphologique des zones humides (type d'habitat). Cependant, l'hydrologie et l'intensité de l'étiage (maintien en eau ou assec complet) semblent jouer un rôle prépondérant. En effet, seules les différences entre ces deux types d'étiage sont significatives. Pour l'étude qui suit, les sites seront donc regroupés selon les termes « Maintien en eaux » (5 sites = 15 réplicats) et « Assec complet » (1 site = 3 réplicats), indépendamment de leur hydrogéomorphologie.

II.2.C.a. Communautés des microcrustacés

L'intensité de l'étiage influence la réponse des assemblages de microcrustacés (Figure 3-15). La réponse des assemblages de cladocères, d'ostracodes et de copépodes (cyclopoides et harpacticoides) face à un étiage modéré (maintien en eau) diffère selon les espèces considérées. Bien que les populations de la plupart des espèces (*Eurycercus lamellatus* (Cladocera) et *Pseudocandona sp.* (Ostracoda)) s'effondrent au cours de l'étiage, d'autres (*Macrothrix laticornis* (Cladocera) et *Cypria ophtalimca* (Ostracoda)) augmentent au cours de l'étiage.

Chapitre 3 : Assèchement saisonnier et impact *in natura* sur la biodiversité et la dégradation de la matière organique des zones humides

Exemples d'espèces positivement ou peu affectées par l'étiage							Exemples d'espèces negativement affectées par l'étiage						
<i>Macrothrix laticornis</i>							<i>Eurycerus lamellatus</i>						
Maintien en eau				Assec			Maintien en eau				Assec		
Profondeur	Avant	Pendant	Après	Avant	Pendant	Après	Profondeur	Avant	Pendant	Après	Avant	Pendant	Après
0	-	●	-	-	-	-	0	●	-	•	-	-	-
-20	•	●	-	-	-	-	-20	●	-	•	-	-	-
-50	•	●	-	-	-	-	-50	●	-	•	-	-	-
<i>Cypria ophthalmica</i>							<i>Pseudocandona spp.</i>						
Maintien en eau				Assec			Maintien en eau				Assec		
Profondeur	Avant	Pendant	Après	Avant	Pendant	Après	Profondeur	Avant	Pendant	Après	Avant	Pendant	Après
0	•	●	•	•	-	-	0	●	•	-	•	-	-
-20	•	●	●	•	●	•	-20	●	•	-	•	-	-
-50	•	●	•	•	•	•	-50	●	-	-	-	-	-

Figure 3-15 : Exemples de dynamiques saisonnières des populations de microcrustacés en fonction de l'intensité de l'étiage. Absence/Présence (●/-), et abondance approximative des organismes de l'espèce résidants à 0, -20 et -50 cm de profondeurs (trois tailles de point selon l'abondance de la population résidant à la profondeur considérée).

Lors d'un étiage sévère (assec complet), les assemblages de cladocères (toutes espèces confondues, Figure 3-15) et de copépodes sont incapables de se maintenir, même au sein du milieu interstitiel. Seule une minorité d'entre elles sont capables de coloniser le milieu avant (*Biapertura affinis*) et/ou après étiage (*Chydorus sphaericus*), impliquant des stratégies de migration à partir d'autres refuges ou des phénomènes de dormance (phénomène non observé lors de la réhumidification expérimentale de sédiments en laboratoire, Belhaf, 2012).

En revanche, certaines espèces d'ostracodes persistent en se réfugiant dans le milieu interstitiel, à l'instar de *Cypria ophthalmica* (Figure 3-15). Cette stratégie de résilience par enfouissement dans le milieu interstitiel n'est pas le seul moyen à disposition des ostracodes pour résister aux assecs. Une étude simulant l'assèchement au laboratoire (Belhaf, 2012) a pu démontrer que de nombreux ostracodes (*Cypria ophthalmica*, *Candona neglecta*, *Pseudocandona albicans*, *Pseudocandona marchica*, *Cypridopsis vidua*), des cyclopoïdes et des harpacticoïdes étaient capables de survivre à un assec complet sous différentes formes en dormance (œufs ou adultes en torpeur) et pouvaient se développer dès le retour de conditions favorables.

II.2.C.b. Communautés des macrocrustacés

L'intensité de l'étiage influence également la réponse des assemblages de macrocrustacés benthiques (Figure 3-16).

Quelle que soit l'intensité de l'étiage, l'abondance de *Gammarus pulex* diminue fortement : bien que l'espèce persiste lors d'un étiage modéré, elle disparaît totalement lors d'un assec complet. Ainsi, l'enfouissement ne semble pas une stratégie retenue par *G.pulex* pour se maintenir dans des zones humides sujettes à l'assèchement. Pourtant, la population de gammares de ce site est la plus dense (485 ± 1147) avant étiage, malgré des assècs répétés. La résilience des populations de gammares serait donc d'avantage liée à des migrations latérales ou longitudinales, dans les eaux de surface. L'absence de *Gammarus* dans de la lône de Vers La Borne (sites UP1 et IP1), isolée durablement du chenal principal et sans possibilité de recolonisation, renforce cette hypothèse.

Lors d'un étiage modéré, l'abondance d'*Asellus aquaticus* et *Proasellus meridianus* diminue, quelle que soit la profondeur considérée, bien qu'*A. aquaticus* persiste relativement bien en surface. Lors d'un assec complet, les deux isopodes disparaissent de la surface, mais leurs abondances augmentent significativement dans le milieu interstitiel. Les isopodes ont donc recours à l'enfouissement pour échapper aux étiages, mais cette stratégie n'est mise en place que lors d'un assec complet des eaux de surface.

L'assemblage des macrocrustacés stygobies est composé de 4 taxons *Niphargus spp.*, *Sallentinella spp.*, *Microcharon reginae* et *Proasellus spp.* Un étiage modéré conduit à la diminution de l'abondance de ces organismes, quelle que soit la profondeur. Cependant, un assec complet tend à favoriser leur présence à 50 cm de profondeur. Ces différences de comportement peuvent s'expliquer par le fait qu'un assec complet entraîne la rupture de la connectivité verticale et donc une plus grande stabilité du milieu interstitiel, vers des conditions proches de celles des eaux souterraines, profitant aux espèces stygobies. Bien qu'un seul site « assec complet » soit identifié dans cette étude, il est néanmoins possible de généraliser la faible nuisance des assècs complets sur l'assemblage des crustacés stygobies puisque le même phénomène est observé à long terme, dans d'autres sites (cf. Chapitre 4).

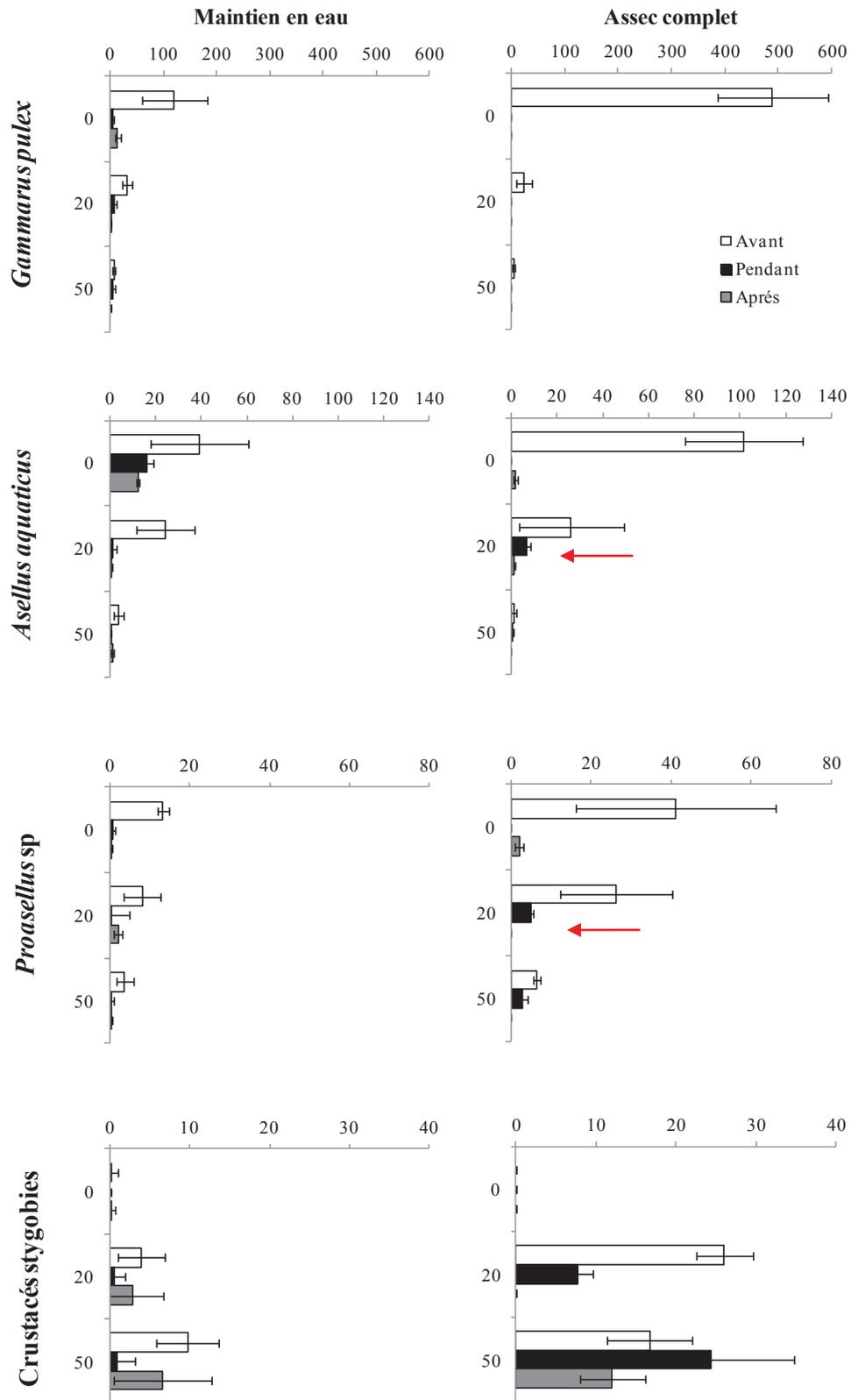


Figure 3-16 : Variations saisonnières de l'abondance des macrocrustacés benthiques et stygobies à 0, -20 et -50 cm de profondeur en fonction de l'intensité de l'étiage (maintien en eau, $n = 15$; ou assec complet, $n = 3$, moyenne \pm ES). Les abondances mesurées en surface ($\text{ind}/0.03\text{m}^2$) et dans les sédiments ($\text{ind}/5\text{L}$) ne peuvent être comparées directement.

II.2.D. Structures des assemblages des insectes à adultes émergents

La NMDS réalisée sur les assemblages d'insectes à adultes émergents (Figure 3-17) révèle un effet significatif de la date ($p=0.001$), et du type d'habitat ($p=0.001$) sur la structure des assemblages. Les différences de communauté entre les trois types d'habitat sont minimales avant étiage (significative uniquement le long de l'axe 2, $p = 0.002$) alors qu'elles sont maximales après étiage (significative le long des deux axes, p -values < 0.001). L'étiage semble donc se traduire par une divergence des assemblages entre les types d'habitat. L'assec complet, observé sur un des sites UP, ne modifie pas de façon significative la structure des assemblages par rapport au second site du même type d'habitat. L'influence des apports phréatiques caractéristiques de ces sites semble donc plus importante.

La variabilité saisonnière des assemblages dans les habitats RW est relativement faible (significative uniquement le long de l'axe 1, pendant l'étiage, $p = 0.002$). La variabilité saisonnière au sein des habitats UP est plus importante (significative le long des deux axes, p -values < 0.007 , plus particulièrement au début de l'étiage). Enfin, la variabilité saisonnière au sein des IP est également significative (uniquement sur l'axe 2, $p = 0.003$).

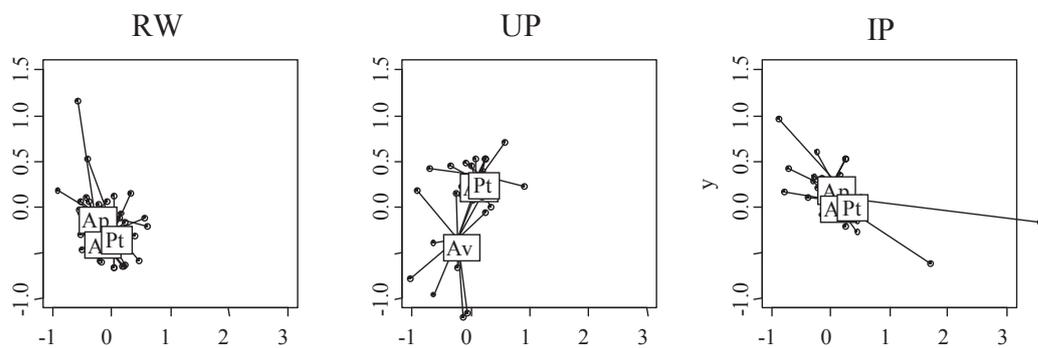


Figure 3-17 : NMDS réalisé sur l'assemblage des insectes à adultes aériens. Représentation factorielle de la variation saisonnière de la structure des assemblages des insectes à adultes aériens en fonction du type d'habitat.

II.2.D.a. Impact de l'étiage sur l'abondance des insectes à adultes émergents

La variation saisonnière de l'abondance des insectes émergents diffère selon le type d'habitat (

Figure 3-18). Au sein des sites de type RW et UP, l'abondance diminue au cours de l'étiage ($Q = 62$ et 27 , respectivement) alors qu'elle augmente dans les sites de type IP ($Q = 83$). De plus, l'abondance maximale au sein des sites RW est observée au printemps ($Q_{max} =$

162), alors qu'elle est maximale pendant l'été dans les sites IP et après l'été pour les sites UF

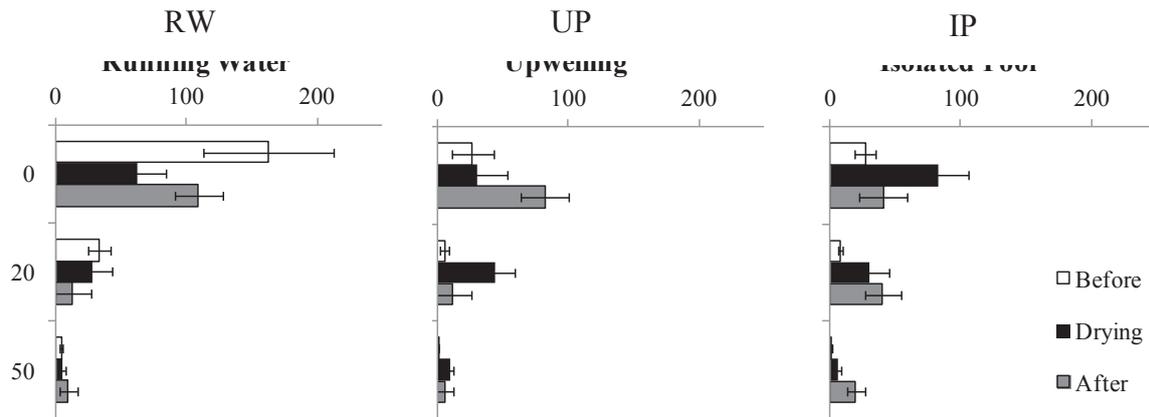


Figure 3-18 : Variations saisonnières de l'abondance totale des insectes à adultes aériens à 0, -20 et -50 cm de profondeur en fonction du type d'habitat (Moyenne \pm ES, $n = 6$). Les abondances mesurées en surface ($\text{ind}/0.03\text{m}^2$) et dans les sédiments ($\text{ind}/5\text{L}$) ne peuvent être comparées directement.

Une fraction significative de ces insectes appartient au groupe trophique des prédateurs (essentiellement larves d'Odonates et de Mégaloptères, mais aussi de Trichoptères *Polycentropidae*, ou encore des Hétéroptères adultes). L'abondance de ces prédateurs augmente significativement au cours de l'été (Figure 3-19, $F_{2,90} = 6.2$; $p = 0.003$) en surface et dans le milieu interstitiel quel que soit le type de zone humide considéré, plus particulièrement dans le milieu interstitiel des sites UP où ils étaient absents avant l'été. Cette augmentation se traduit par l'augmentation du pourcentage des prédateurs ($F_{2,90} = 16.8$; $p < 0.001$) dans les différents habitats, plus particulièrement dans les sites RW où ils représentent jusqu'à 7.6% de la population totale. Des changements de proportion de ce groupe fonctionnel sont susceptibles de modifier la nature des interactions interspécifiques et le fonctionnement des réseaux trophiques.

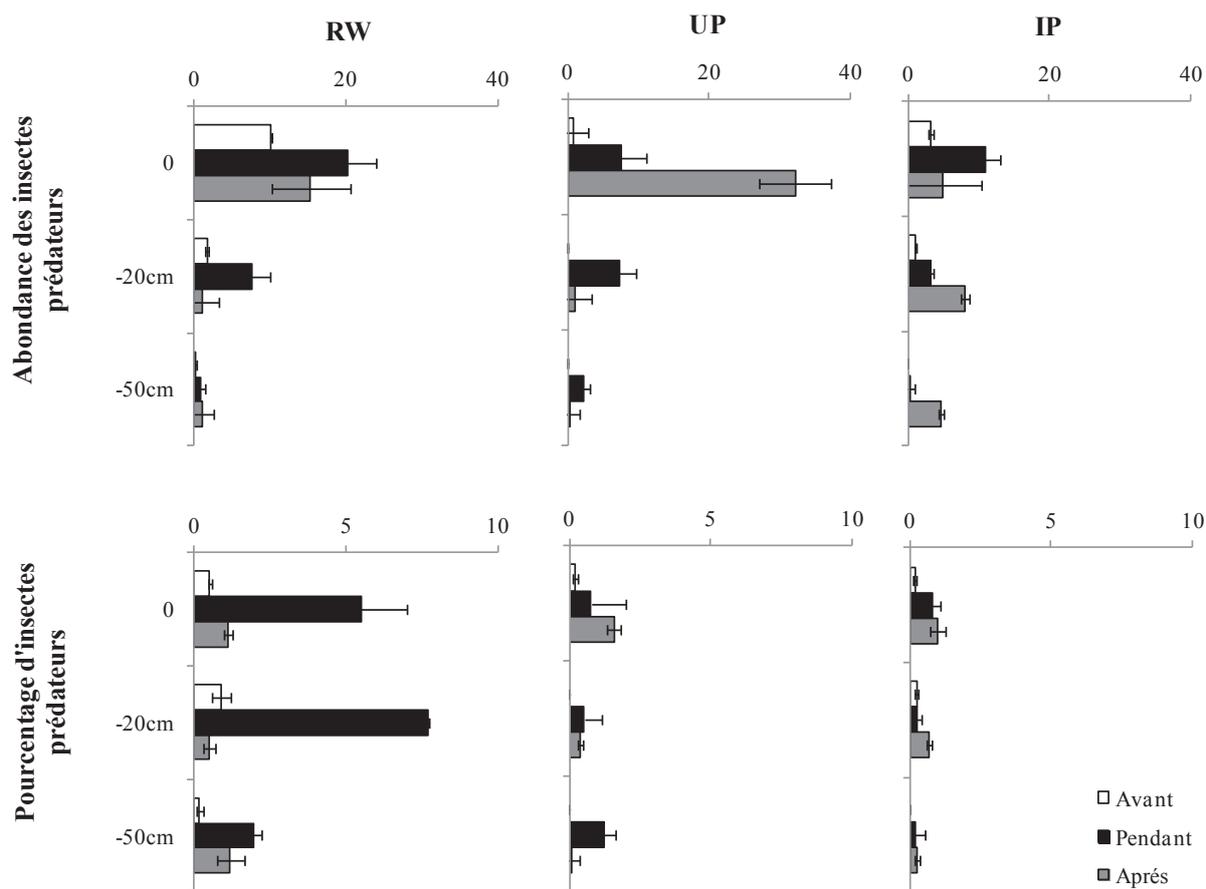


Figure 3-19 : Variations saisonnières de l'abondance et du pourcentage des insectes prédateurs sur l'ensemble des individus présents à 0, -20 et -50 cm de profondeur en fonction du type d'habitat (Moyenne \pm ES, $n = 6$). Les abondances mesurées en surface ($\text{ind}/0.03\text{m}^2$) et dans les sédiments ($\text{ind}/5\text{L}$) ne peuvent être comparées directement

II.2.D.b. Impact de l'étiage sur la diversité des insectes à adultes émergents

Pour un même effort d'échantillonnage, la richesse taxonomique augmente faiblement avec le nombre d'habitats échantillonnés, que ce soit avant l'étiage (Figure 3-20a, variant de 21 à 23 puis 24 espèces recensées respectivement pour 1, 2 et 3 habitats échantillonnés et un effort égal à 18 prélèvements), pendant l'étiage (Figure 3-20b, variant de 19 à 21 puis 22 espèces recensées respectivement pour 1, 2 et 3 habitats échantillonnés), ou sur l'année (Figure 3-20c, variant de 34 à 37 puis 39 espèces recensées respectivement pour 1, 2 et 3 habitats échantillonnés et un effort égal à 53 prélèvements). Ces différences indiquent que l'assemblage des insectes à adultes émergents est faiblement sensible à l'hétérogénéité entre les habitats à l'échelle de la plaine alluviale, quelle que soit la date considérée. Cette

hétérogénéité serait à l'origine d'un gain de 5 espèces à l'échelle de la plaine alluviale, soit seulement 9% des espèces totales.

D'autre part, bien que la richesse taxonomique totale soit relativement identique avant et pendant étiage (respectivement $S = 35$ et $S = 31$), la diversité annuelle tous sites confondus (Fig 20c) augmente très fortement ($\gamma = 53$). Cette augmentation démontre que les assemblages des insectes avant et pendant étiages sont très différents, et se traduit par un gain de 22 espèces distinctes. L'étiage influencerait donc la présence/absence de 42% de la totalité des espèces.

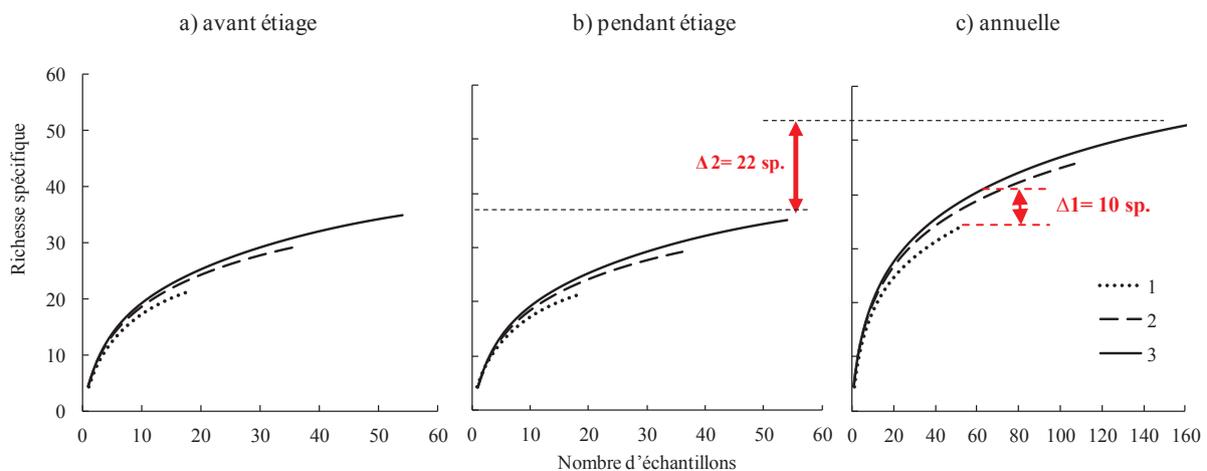


Figure 3-20 : Courbes de raréfaction des espèces d'insectes à adultes émergents respectivement pour 1, 2 ou 3 habitats (a) avant étiage, (b) pendant étiage et (c) annuelle. $\Delta 1$ représente la part de variabilité induite par l'hétérogénéité des habitats et $\Delta 2$ représente la part de variabilité induite par l'étiage.

La diversité des insectes à adultes émergents serait donc influencée légèrement par l'hétérogénéité spatiale des habitats, mais surtout par la variabilité saisonnière ($\Delta 2 \gg \Delta 1$). L'hétérogénéité entre habitats induit néanmoins des variations spatiales de la diversité annuelle totale (Figure 3-21), entre le type de zones humides : les sites RW présentent la plus forte diversité α (34 ± 3 taxons) avec notamment la présence d'espèces rares ou sensibles (*Serratella sp.* et *Ecdyonurus sp.* (Ephéméroptères), *Siphonoperla sp.* (Plécoptères)), alors que les sites UP et IP sont caractérisés par des diversités annuelles totales relativement faibles (21 ± 3 et 23 ± 6 respectivement). La diversité β est plus importante au sein des sites UP et IP (respectivement 17 ± 4 et 14 ± 6 taxons) alors qu'elle est relativement faible dans les RW ($2 \pm$

2), suggérant que les assemblages présentés au sein des sites UP et IP sont davantage limités à ces milieux, et différent de ceux des sites RW, retrouvés sur dans la plupart des habitats de la plaine. Les différences d'assemblage des insectes à adultes émergents entre UP et IP sont moins claires que pour l'assemblage des crustacés.

Contrairement aux crustacés, la diversité des insectes à adultes émergents varie saisonnièrement, et consiste majoritairement en l'apparition de nouveaux taxons sur l'ensemble des sites au cours de l'étiage, tels *Polycentropus sp.* (Trichoptères) et des larves de coléoptères. La disparition d'espèces induite par l'étiage est limitée en UP et IP et essentiellement liés aux disparitions des espèces sensibles des sites RW.

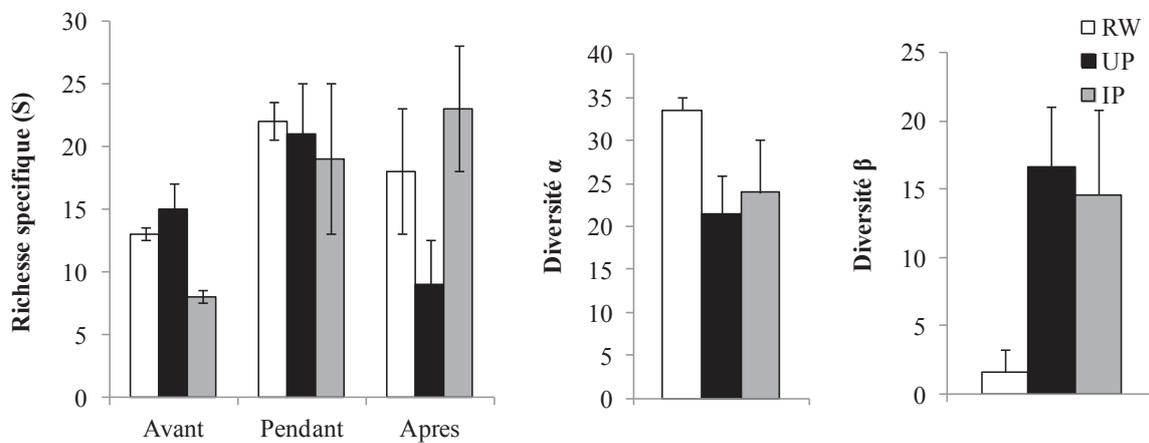


Figure 3-21 : Variation saisonnière de la richesse (S) et diversité α et β de l'assemblage des insectes à adultes aériens en fonction du type de zones humides (Moyenne \pm ET, n = 6).

Cependant, malgré l'augmentation du nombre d'espèces présentes, l'indice de Shannon des assemblages de chacun des habitats tend à diminuer au fil des saisons (Figure 3-22, $F_{2,90} = 4.67$, $p = 0.011$), malgré des réponses hétérogènes entre les habitats ($F_{4,90} = 3.36$, $p = 0.013$) et les profondeurs ($F_{12,90} = 2.18$, $p = 0.019$).

Les sites RW présentent les indices les plus élevés quelque soit la profondeur et la saison, confirmant qu'ils favorisent le maintien des espèces d'insectes rares et sensibles. Les sites UP sont fortement affectés par l'étiage en surface. Cependant, l'indice augmente après étiage, quelque soit la profondeur, suggérant des processus de résilience efficace, dès le retour des apports phréatiques. Cette augmentation est également retrouvée dans les sites IP, mais uniquement à -50 cm de profondeur.

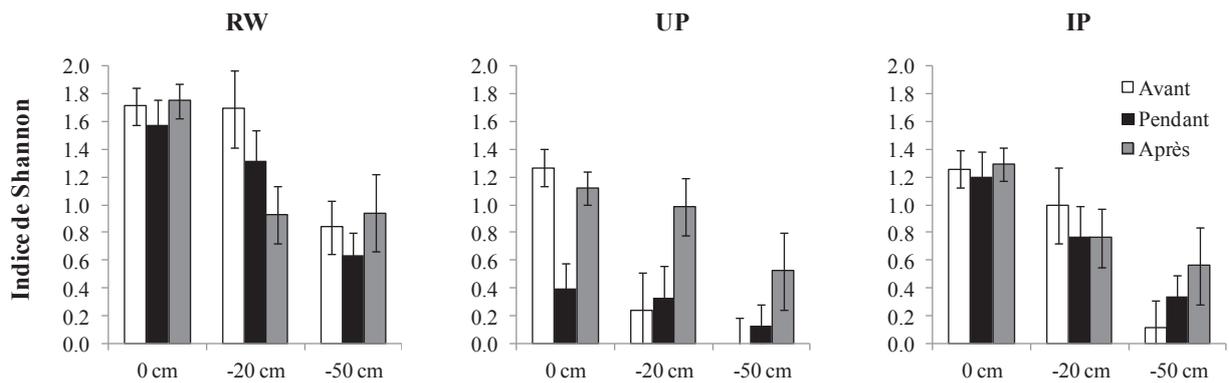


Figure 3-22 : Variation de l'indice de Shannon de l'assemblage des insectes à adultes émergents en réponse à l'étiage en fonction du type d'habitat et de la profondeur. La diminution de l'indice traduit une raréfaction des espèces minoritaires. (RW : eau relativement courant ; UP : apports phréatiques ; IP : formation de mouilles isolées ; moyenne \pm ET, $n = 6$).

En considérant les habitats dans leur globalité (toutes profondeurs confondues), la diversité H' des communautés des sites RW diminue légèrement pendant l'étiage, bien qu'elle soit la plus élevée et présente une résilience relativement bonne (Figure 3-23). A l'inverse, la diversité H' des sites UP augmente pendant l'étiage. Enfin, la diversité H' des communautés des sites IP ne semble pas affectée par l'étiage. A l'échelle de la plaine alluviale, la diversité H' des insectes à adultes émergents dans les zones humides ne semble pas affectée.

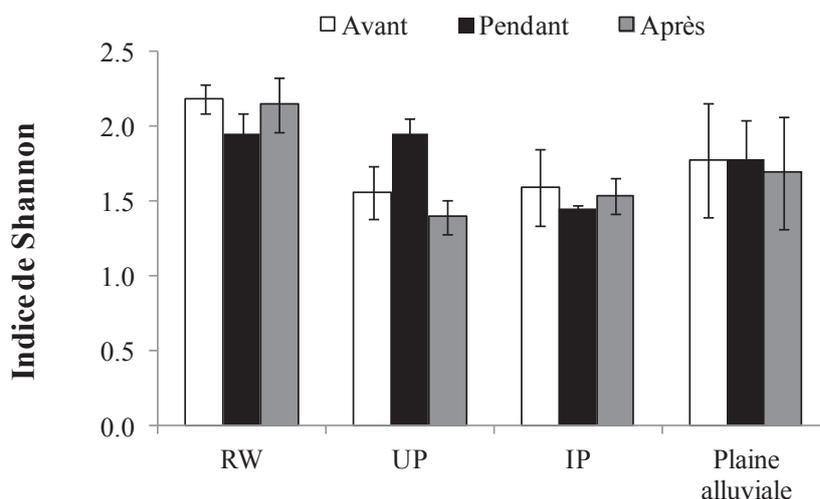


Figure 3-23 : Impact de l'étiage sur l'Indice de Shannon calculé sur l'assemblage des insectes à adultes émergents, en fonction du type d'habitat (RW : eau relativement courant ; UP : apports phréatiques ; IP : formation de mouilles isolées ; moyenne \pm ET, $n = 18$).

Nous pouvons noter ici la similarité des variations entre les diversités α , β et γ ainsi que l'indice de Shannon des insectes à adultes aériens et celle des crustacés décrits dans la partie précédente, malgré leur capacité de dispersion très différentes.

II.2.E. Stratégies des assemblages d'insectes émergents face à l'étiage :

Enfouissement ou émergences ?

Le comportement des insectes face à l'étiage et leur capacité d'enfouissement (Figure 3-24) ne semblent pas liés au type hydrogéomorphologique des zones humides, mais plus liée à l'hydrologie et à l'intensité des étiages, modérés (maintient en eau) ou sévères (assec complet). Nous regrouperons donc nos stations sous les termes « Maintien en eau » et « Assec complet » pour la suite de cette étude.

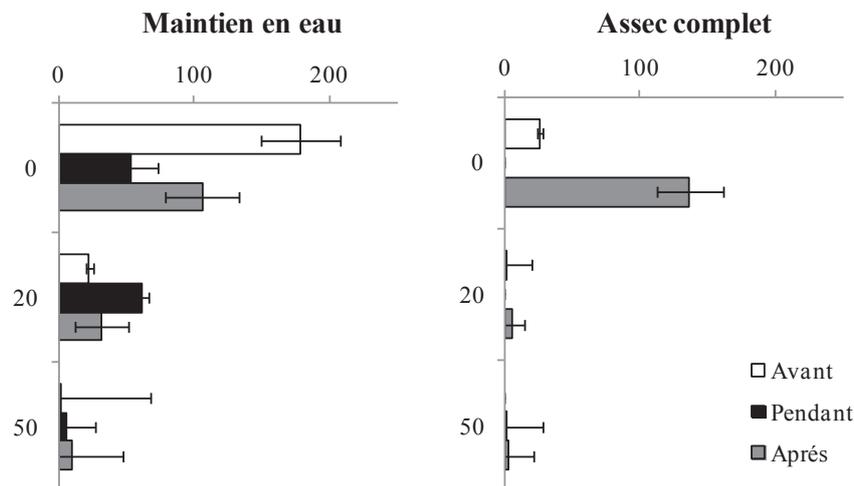


Figure 3-24 : Variations saisonnières de l'abondance des insectes à adultes aériens à 0, -20 et -50 cm de profondeur en fonction de l'intensité de l'étiage (maintien en eau, $n = 15$; ou assec complet, $n = 3$; moyenne \pm ES).

Lors d'un étiage modéré, l'abondance totale des EPTC résidant en surface diminue, alors qu'elle augmente à -20 cm de profondeur. Cette tendance à l'enfouissement ne concerne cependant qu'une minorité d'espèces (7 espèces parmi le groupe EPTC, Figure 3-25) dont *Caenis* sp. (Ephemeroptera), *Leuctra* sp. (Plecoptera), *Nemataulius* sp. (Trichoptera) ou encore *Oulimnius* (Coleoptera). Ces dernières sont parmi les plus abondantes au sein des zones humides. Inversement, la majorité des espèces (17 espèces parmi le groupe des EPTC,

Chapitre 3 : Assèchement saisonnier et impact *in natura* sur la biodiversité et la dégradation de la matière organique des zones humides

Figure 3-25) disparaissent au cours de l'été : *Serratella* sp. (Ephemeroptera), *Siphonoperla* sp. (Plecoptera), *Hydropsyche* sp. (Trichoptera) ou encore *Dryop* sp. (Coleoptera). Ces dernières sont parmi les moins abondantes au sein des zones humides.

En revanche, lors d'un assec complet, la presque totalité des insectes disparaît, que ce soit en surface ou en milieu interstitiel (Figure 3-25). Seuls un plécoptère et un hétéroptère sont recensés à -50 cm de profondeurs. Aucune migration significative vers les interstices n'est donc observée.

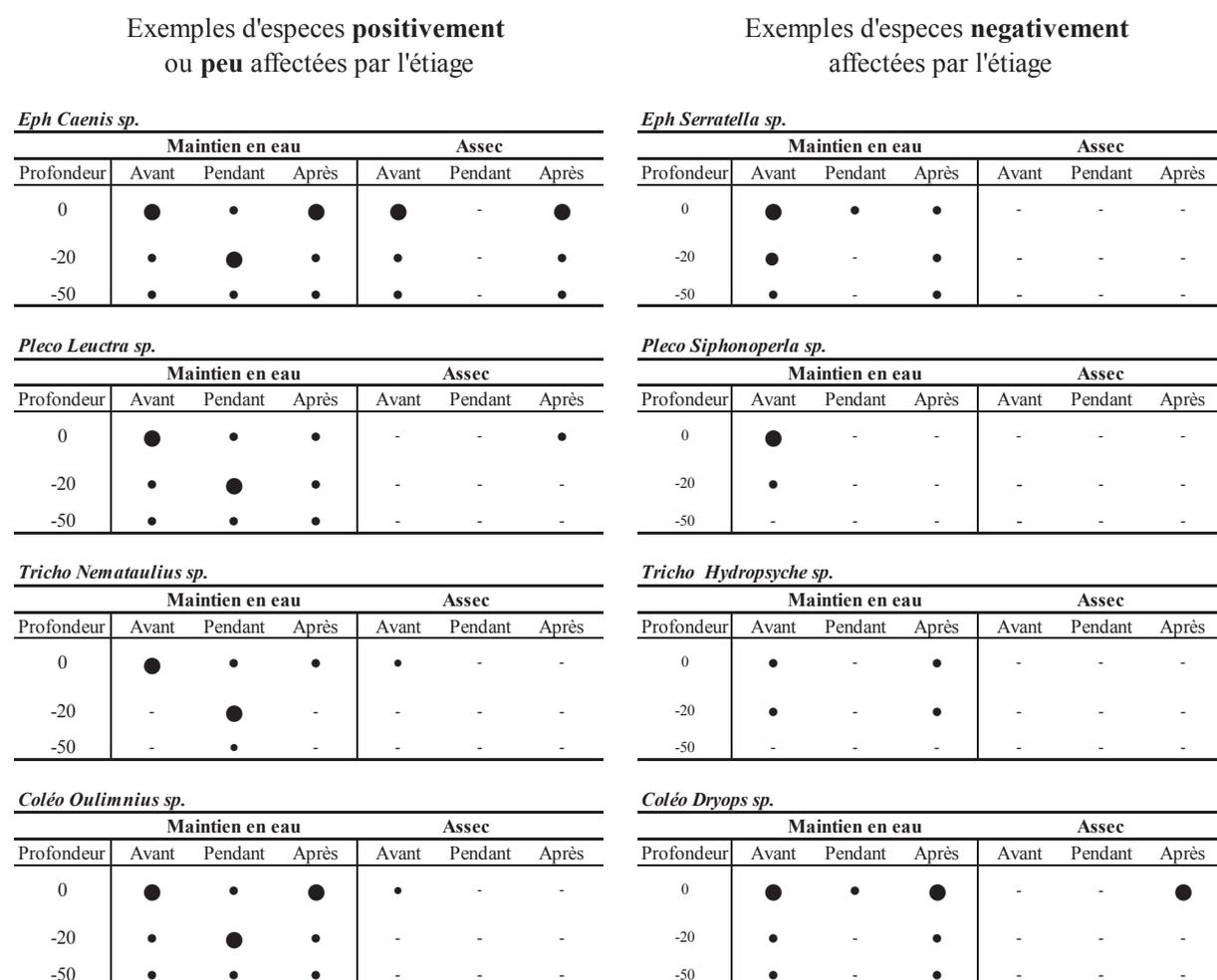


Figure 3-25 : Exemples de dynamiques saisonnières des populations d'insectes à adultes aériens en fonction de l'intensité de l'été. Absence/Présence (●/-), et abondance approximative des organismes de l'espèce résidants à 0, -20 et -50 cm de profondeurs (deux tailles de point proportionnelles à l'abondance des populations résidant à la profondeur considérée).²²

II.4. Conclusion

Les assemblages des espèces de crustacés (Tableau 3-5) et des insectes à adultes émergents (Tableau 3-6) sont caractérisés par de fortes hétérogénéités entre les habitats ainsi que par des variations saisonnières liées à l'étiage. Globalement, les sites RW semblent les moins affectés, et sont caractérisés par le maintien d'espèces rares et sensibles même pendant l'étiage et une richesse spécifique toujours plus élevée que dans les autres sites. Les sites UP et IP semblent les plus affectés par l'étiage, présentant le plus fort taux de changement de structure, résultant de deux processus couramment opposés (Baselga, 2010) : la disparition des espèces sensibles au cours de l'étiage, mais aussi l'apparition de nouvelles espèces plus adaptées. Ces différences de composition augmentent le nombre d'espèces à l'échelle de la plaine alluviale (diversité γ), un phénomène déjà observé pour les macroinvertébrés des cours d'eau (Clarke et al., 2008 ; Larned et al., 2010). Cependant, l'étiage tend à réduire la diversité (indice de Shannon) à l'échelle de la plaine alluviale, à travers la raréfaction des espèces sensibles. Bien que cette diminution soit significative dans les sites RW, la diversité H' tend à augmenter dans les sites UP, suggérant une influence non-négligeable et bénéfique des apports phréatiques. Si on considère la diversité des peuplements à l'échelle de la plaine alluviale (regroupement de toutes les stations), l'hétérogénéité locale des habitats et des assemblages (diversité β) contribuerait donc à la richesse régionale du paysage fluvial (diversité γ) et minimiserait l'effet de l'étiage sur la diversité H' des crustacés et des insectes

L'hétérogénéité des caractéristiques environnementales entre les habitats influence particulièrement la structure de l'assemblage des crustacés (cf. courbe de rarefaction). Ces organismes, strictement aquatiques, possèdent une capacité de dispersion limitée du fait de l'isolement hydrologique des habitats à l'échelle de la plaine alluviale. A l'inverse, doté d'un pouvoir de dispersion plus élevé (dispersion aérienne), l'assemblage des insectes à adultes émergents (plus particulièrement les EPTC) semble davantage influencé par l'étiage (variabilité temporelle) que par l'hétérogénéité spatiale des habitats, même si cette dernière est non négligeable.

Chapitre 3 : Assèchement saisonnier et impact *in natura* sur la biodiversité et la dégradation de la matière organique des zones humides

Tableau 3-5 : Réponse de l'assemblage des crustacés face à l'étiage en fonction du type d'habitat. (+) effet positif ou valeur élevée ; (-) effet négatif ou valeur faible ; \emptyset : effet non-significatif.

	RW	UP	IP	Plaine alluviale (RW+UP+IP)
Richesse spécifique annuelle des habitats (diversité α)	+	-	-	
Hétérogénéité spatiale et temporelle des communautés (diversité β)	-	+	+	
Effet de la diversité β sur la richesse spécifique régionale (diversité γ)				++
<i>Maintien des espèces rares et sensibles</i>	+	-	-	
<i>Apparition d'espèces peu exigeantes pendant étiage</i>	-	+	+	
<i>Indice de Shannon dans les différents habitats</i>	++	-	-	
Effet de l'étiage sur l'Indice de Shannon	-	+	-	\emptyset
Effet de l'étiage sur l'abondance des macrocrustacés décomposeurs	-	-	-	-

Tableau 3-6 : Réponse de l'assemblage des insectes à adultes émergents face à l'étiage en fonction du type d'habitat. (+) effet positif ou valeur élevée ; (-) effet négatif ou valeur faible ; \emptyset : effet non-significatif.

	RW	UP	IP	Plaine alluviale (RW+UP+IP)
Richesse spécifique annuelle des habitats (diversité α)	+	-	-	
Hétérogénéité spatiale et temporelle des communautés (diversité β)	-	+	+	
Effet de la diversité β sur la richesse spécifique régionale (diversité γ)				++
<i>Maintien des espèces rares et sensibles</i>	+	-	-	
<i>Apparition d'espèces peu exigeantes pendant étiage</i>	-	+	+	
<i>Indice de Shannon dans les différents habitats</i>	++	-	-	
Effet de l'étiage sur l'indice de Shannon	-	+	\emptyset	\emptyset
Effet de l'étiage sur l'abondance totale des EPTC	-	+	+	\emptyset
Effet de l'étiage sur l'abondance des insectes prédateurs	+	+	+	+

Différentes stratégies de résistance et/ou résilience sont adoptées par les assemblages de crustacés (Tableau 3-7) et d'insectes à adultes émergents (Tableau 3-8). Ces stratégies dépendent des traits biologiques et écophysologiques de chaque espèce et sont majoritairement influencées par l'hydrologie et l'intensité des étiages (maintien en eau ou assec complet). L'enfouissement s'avèrent être une stratégie efficace pour se maintenir lors de l'assèchement, mais n'est retenue que par une minorité d'espèces de crustacés et peu utilisée par les insectes. De même, le maintien sur place grâce à des œufs de résistance ou des individus (juvéniles ou adultes) en dormance n'a été observé que pour quelques rares espèces de Crustacés Ostracodes.

De telles différences interspécifiques de réponses et des comportements vis-à-vis de l'étiage ont également été décrites chez les gastéropodes (Paillat, 2004), au sein de zones humides voisines à celles notre étude.

Chapitre 3 : Assèchement saisonnier et impact *in natura* sur la biodiversité et la dégradation de la matière organique des zones humides

Tableau 3-7 : Liste des crustacés des zones humides de l'Ain et stratégies observées face à l'étiage. * : observé lors d'un étiage modéré (maintien en eau) ; (A) : observé lors d'un assec complet.

	Developpement stimulé	Survie <i>in situ</i>	Enfouissement	Dormance	Recolonisation
Ostracoda					
<i>Candona candida</i>		*	(A)		*
<i>Candona neglecta</i>		*	(A)	(A)	*
<i>Pseudocandona marchica</i>		*			*
<i>Pseudocandona albicans</i>			(A)	(A)	
<i>Pseudocandona sp. (épigée)</i>				(A)	*
<i>Pseudocandona sp. (hypogée)</i>			*		
<i>Pseudocandona zschokkei</i>		*	(A)		
<i>Shellencandona triquetra</i>					*
<i>Cryptocandona kieferi</i>					*
<i>Fabaeformiscandona épigée</i>					*
<i>Fabaeformiscandona sp.</i>					*
<i>Fabaeformiscandona wegelini</i>	*				*
<i>Cypria ophtalmica</i>	*	*	(A)	(A)	
<i>Cyclocypris ovum</i>					*
<i>Ilyocypris bradyi</i>			*		
<i>Herpetocypris reptans</i>			*		
<i>Prionocypris zenkeri</i>					*
<i>Eucypris pigra</i>			(A)		*
<i>Psychrodromus olivaceus</i>			*		
<i>Isocypris beauchampi</i>	*				*
<i>Notodromas monacha</i>					*
<i>Cypridopsis vidua</i>		*		(A)	*
<i>Potamocypris variegata</i>					*
<i>Potamocypris zschokkei</i>					*
<i>Limnocythere sanctipatrici</i>	*		(A)		*
Cladocera					
<i>Eurycercus lamellatus</i>					*
<i>Alona quadrangularis</i>					*
<i>Biapertura affinis</i>		*			*
<i>Simocephalus vetulus</i>			*		
<i>Simocephalus spinosus</i>			*		
<i>Macrothrix laticornis</i>	*				*
<i>Chydorus sphaericus</i>	*		*		
<i>Acroperus harpae</i>		*			*
<i>Alona guttata</i>					*
<i>Alona protzi</i>					*
<i>Alonella excisa</i>					*
<i>Lathonura rectirostris</i>					*
Copepoda					
Cyclopoida spp.			*	(A)	
Harpacticoida spp.			*	(A)	
Crustacés benthiques					
<i>Gammarus pulex</i>					*
<i>Asellus aquaticus</i>		*	(A)		
<i>Proasellus sp.</i>		*	(A)		
Crustacés hypogés					
<i>Salentinella spp.</i>		*	*		
<i>Microcharon reginae</i>			*		
<i>Niphargus spp.</i>			*		

Tableau 3-8 : Liste des espèces d'insectes émergents des ZH de l'Ain et stratégies avérées face à l'étiage. * : observé lors d'un étiage modéré (maintien en eau) ; (A) : observé lors d'un assec complet.

	Developpement stimulé	Survie <i>in situ</i>	Enfouissement	Recolonisation aérienne (emergence) ou aquatique
Ephemeroptera				
<i>Cloeon</i>	*		*	
<i>Caenis</i>		*	*	
<i>Serratella</i>				*
<i>Ecdyonurus</i>				*
Plecoptera				
<i>Leuctra</i>		*	*	
<i>Euleuctra</i>	*		*	
<i>Chloroperlidae Siphonoperla</i>				*
Trichoptera				
<i>Beraeidae Ernodes</i>				*
<i>Ecnomidae</i>				*
<i>Goeridae Silo/Lithax</i>				*
<i>Glossomatidae Glossoma</i>				*
<i>Hydropsychidae Hydropsyche</i>				*
<i>Hydroptilidae Hydroptila</i>	*		*	
<i>Leptoceridae Setodes/Oecetis</i>	*		*	
<i>Leptoceridae Mystacides nigra</i>				*
<i>Limnephilidae Limnephili Nemotaulius</i>				*
<i>Limnephilidae Stenophylum Melampophylax</i>				*
<i>Limnephilidae Stenophylum/Halesus</i>				*
<i>Phryganeidae Phryganea</i>				*
<i>Philopotamidae Philopotamus</i>				*
<i>Polycentropodidae Plectrocnemia</i>				*
<i>Polycentropodidae Polycentropus</i>	*		*	
<i>Psychomyiidae Metatype</i>				*
<i>Psychomyiidae Psychomyia pusilla</i>				*
Coleoptera (larve)				
<i>Elmis</i>			*	
<i>Oulimnius</i>		*		
<i>Esolus</i>		*		
<i>Limnius</i>			*	
<i>Dryops</i>				*
<i>Dytiscidae Bidessus</i>				*
<i>Dytiscidae Agabus</i>			*	
<i>Dytiscidae Cybister</i>			*	*
<i>Dytiscidae Colymbetes</i>				*
<i>Haliplus</i>				*
<i>Helophorus</i>				*
<i>Noterus</i>				*
<i>Polyphaga Hydrobius</i>		*	*	*
<i>Potamophilus</i>				*
Coleoptera (adulte)				
<i>Elmis</i>				*
<i>Oulimnius</i>			*	
<i>Esolus</i>				*
<i>Limnius</i>			*	
<i>Dryops</i>			*	
<i>Dytiscidae Bidessus</i>			*	
<i>Dytiscidae Agabus</i>			*	
<i>Dytiscidae Cybister</i>				*
<i>Haliplus</i>				*
<i>Hygrobia</i>				*
<i>Platambus</i>			*	
<i>Yola</i>				*
Odonata	*		*	
Megaloptera	*		*	
Heteroptera		*		

Cependant, certaines espèces aux capacités de dispersion limitées sont ainsi plus impactées par les étiages sévères, à l'instar de l'espèce clé-de-voute *Gammarus* dont l'abondance diminue fortement au cours de l'étiage sur l'ensemble des habitats. En effet, les gammars semblent se maintenir essentiellement par recolonisation du milieu après chaque étiage, nécessitant le maintien de la connectivité entre les habitats les plus durement touchés et les zones refuges, autre que le milieu interstitiel. Des observations similaires ont été rapportées pour une majorité d'organismes strictement aquatiques (Sarriquet et al., 2006).

Ainsi, l'étiage modifie de façon significative l'abondance globale des invertébrés, et plus particulièrement des décomposeurs. Son impact varie selon le type d'habitat, dépendant des caractéristiques hydrogéomorphologique des zones humides. L'abondance des macrocrustacés décomposeurs (*Gammarus pulex*, *Asellus aquaticus* et *Proasellus meridianus*) diminue fortement sur l'ensemble des sites. L'abondance des invertébrés à adultes aériens benthiques diminue dans les sites de type RW alors qu'elle augmente dans les sites UP et IP. Ces variations d'abondances peuvent potentiellement affecter le fonctionnement des écosystèmes et les processus des dégradations de la MOP. Cette hypothèse a fait l'objet d'une étude *in situ*, développée dans la partie suivante.

Partie III - Impact de l'étiage sur le recyclage de la matière organique et dégradation de la litière

La troisième et dernière partie de ce chapitre axée sur l'impact des étiages et assèchements saisonniers sur le fonctionnement des zones humides, a pour objectif d'évaluer si les changements de structure (abondance et diversité) des communautés d'invertébrés observés et décrits dans la partie précédente ont un impact sur la décomposition de la matière organique particulaire (MOP) dans les zones humides.

III.1. Matériels et méthodes

Contrairement aux travaux précédents, cette étude a été réalisée uniquement sur les sites sujets à étiages sévères, sans assec complet.

La méthode des "litterbags" (Chauvet, 1987; Piscart et al., 2011) a été utilisée pour estimer l'impact de l'étiage sur le taux de dégradation de la MOP. Des feuilles de litière d'*Alnus glutinosa* (Aulne), espèce typique de la ripisylve des zones humides en région tempérée, ont été collectées en Décembre 2010 sur les berges de la Chaune (Lône du Rhône, secteur de Jons). Pour la dégradation de MOP en surface, approximativement 2 (± 0.05) g de feuilles sèches ont été enfermées à l'intérieur de sacs à grosses et petites mailles (3 mm et 0.5 mm de diamètre respectivement, 15x10 cm de surface). Pour la dégradation de MOP en zone interstitielle, seulement 0.5 (± 0.01) g de feuilles sèches sont placées à l'intérieur de petits sacs à grosses mailles uniquement (3 mm de diamètre, 5x4 cm de surface). Les sacs à grosse maille permettent l'entrée des décomposeurs (tels Gammaridae et Limnephilidae) et la consommation de feuilles, alors que les sacs à petites mailles excluent la plupart des invertébrés sans freiner la colonisation par les microorganismes (Boulton and Boon, 1991). Une total de 24 « litter bags » de chaque type a été déposé en surface ou dans le milieu interstitiel (-20 cm de profondeur) à l'aide d'un mini-piézomètre (1m de long et 3 cm de diamètre). Trois sacs (réplicats) de chaque type ont été récupérés à intervalles réguliers (après 1, 2, 4 et 6 semaines). La masse de feuilles restante a été séchée à 105°C pendant 24 h puis pesée au mg près. Le pourcentage de masse restante est exprimé en fonction du temps écoulé, et le taux de dégradation de la litière (k) a été calculé en utilisant la relation suivante :

$$k = - \log (W_t/W_i) / t$$

Où W_t est la masse sèche de litière restante au temps t et W_i la masse sèche de feuilles au temps initial (Petersen and Cummins, 1974). Les taux de dégradation k ont été calculés séparément pour les sacs à grosse maille (k_c), à petite maille (k_f) et en milieu interstitiel (k_i). Ces taux ont été corrigés par la température et exprimés en degré jour, afin de prendre en compte les variations de température entre les sites et au cours du temps, permettant ainsi la comparaison des k entre les dates et les sites.

Ces mesures ont été réalisées au cours de deux campagnes, l'une avant étiage (Avril-Mai 2011) et l'autre après étiage (Octobre-Novembre 2011).

III.2. Résultats et discussion

III.2.A. Impact de l'étiage sur la dégradation de la MOP et contribution des invertébrés en surface

La dégradation de MOP en surface dans les sacs autorisant l'accès des invertébrés (Figure 3-26) est particulièrement affectée par l'étiage, que ce soit à travers le pourcentage de masse restante après 47 jours, augmentant de $50.2 \pm 15.4 \%$ à $67.5 \pm 5.2 \%$ ($F_{1,4} = 8.35$; $P = 0.045$) ou le taux de dégradation, diminuant de 0.010 ± 0.001 à 0.005 ± 0.001 ($F_{1,10} = 13.16$, $P = 0.005$). Le taux de dégradation de MOP ne varie pas significativement avec le type de zones humides, mais il est positivement corrélé à l'abondance des décomposeurs ($P = 0.005$), que ce soit *Gammarus* ($p = 0.016$) ou les EPT ($p < 0.031$).

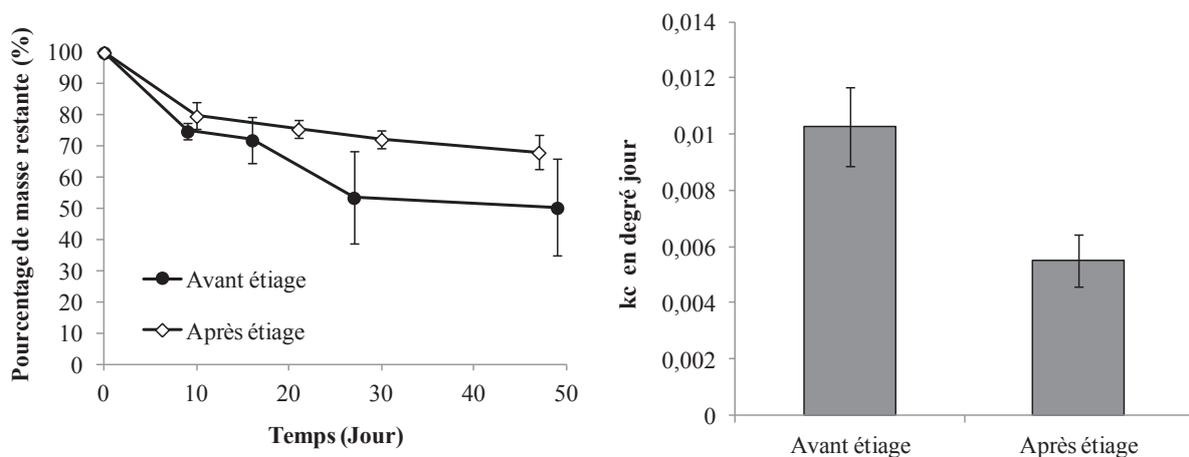


Figure 3-26 : Impact de l'étiage sur le pourcentage de masse restante (a) et le taux de dégradation de la MOP (b) en surface par les invertébrés (moyenne \pm ET, $n = 15$).

De plus, les différences entre sites ($F_{4,10}=7.24$; $p = 0.005$) sont plus importantes avant assèchement ; le pourcentage de MOP restant, variant entre 35.2 et 68.0 % (soit un écart de 32.8 %) avant étiage et seulement entre 57.9 et 71.0 % (soit un écart de seulement 13.1%) après étiage. Les différences de dégradation de la MOP inter-sites sont similaires à celles observées pour les variations inter-sites de l'abondance des décomposeurs.

Ainsi, en diminuant l'abondance des décomposeurs, l'étiage réduit significativement la dégradation de la MOP et tend à réduire les différences inter-sites.

III.2.B. Impact de l'étiage sur la dégradation de la MOP et contribution des microorganismes en surface

L'impact de l'étiage sur la dégradation de MOP en surface en absence de macroinvertébrés (sacs à petites mailles, Figure 3-27) diffèrent selon les variables considérées. Le pourcentage de masse restante après 47 jours diminue significativement de 71.4 ± 2.5 % à 78.5 ± 4.1 % ($F_{1,10} = 5.9$; $P = 0.032$) alors que le taux de dégradation reste inchangé, variant seulement de 0.0027 ± 0.0003 à 0.0032 ± 0.0005 ($F_{1,10} = 4.34$, $P = 0.064$). Il semble donc y avoir des dynamiques de décompositions identiques (k) pour des résultats finaux légèrement différents.

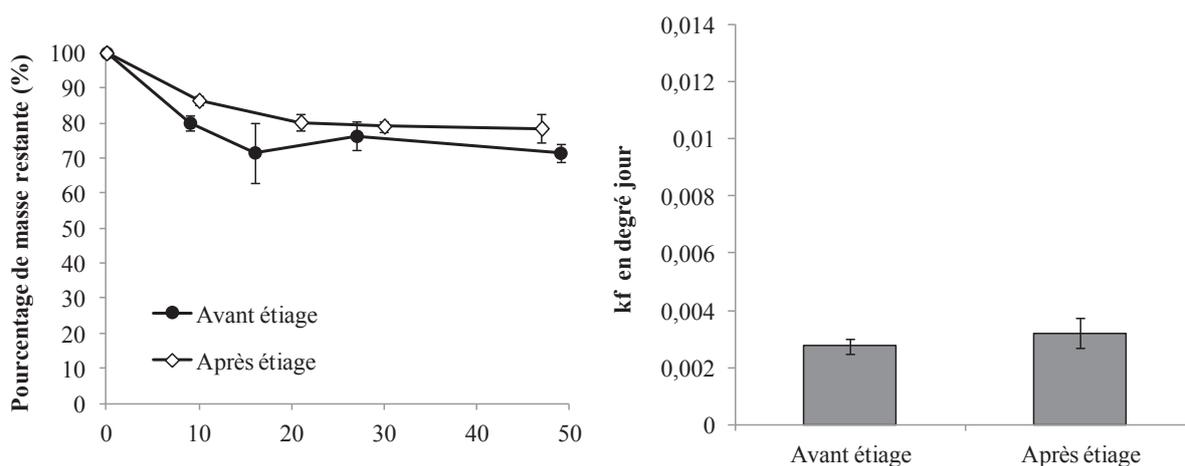


Figure 3-27 : Impact de l'étiage sur le pourcentage de masse restante (a) et le taux de dégradation de la MOP (b) en surface par les microorganismes (moyenne \pm ET, $n = 15$).

Ces mesures soulignent (1) une très faible variabilité inter-site et (2) un faible effet de l'étiage sur la décomposition de MOP par les microorganismes.

III.2.C. Impact de l'étiage sur la dégradation de la MOP et contribution des invertébrés en milieu interstitiel

La dégradation de la MOP en milieu interstitiel (Figure 3-28) n'est pas affectée par l'étiage, que ce soit à travers le pourcentage de masse restante après 60 jours, variant seulement de 93.3 ± 1.0 % de à 93.9 ± 2.8 % ($F_{1,4} = 0,48$; $p = 0.525$) ou le taux de dégradation, variant seulement de 0.0066 ± 0.0003 à 0.0062 ± 0.0013 ($F_{1,10} = 0,33$; $P = 0.578$).

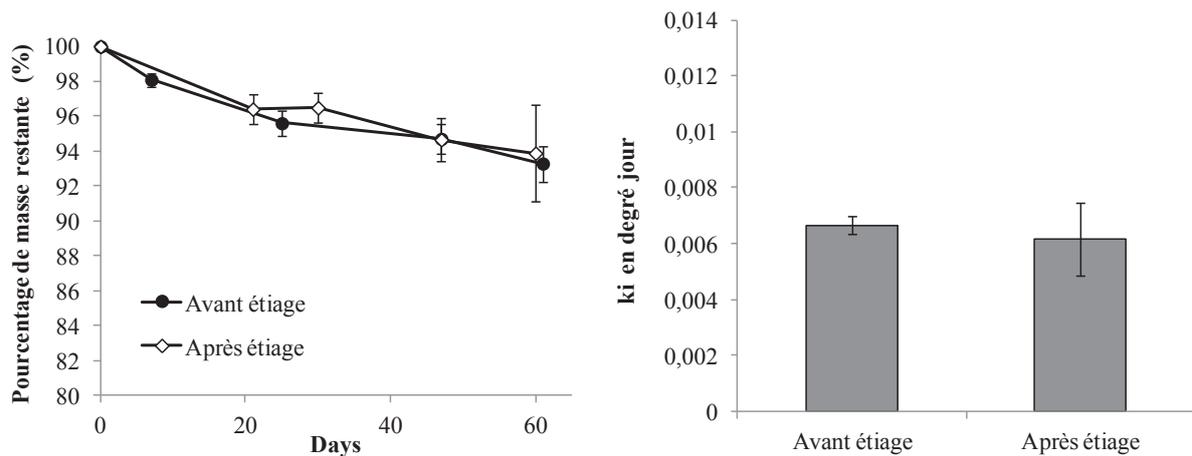


Figure 3-28 : Impact de l'étiage sur le pourcentage de masse restante (a) et le taux de dégradation de la MOP (b) en milieu interstitiel (moyenne \pm ET, $n = 15$).

De plus, la dégradation de MOP en milieu interstitiel n'est pas corrélée à l'abondance des décomposeurs, qui diminuent de moitié au cours de l'étiage (de 61 ± 23 à 33 ± 12 individus en moyenne). Ces résultats soulignent (1) les taux très faibles de décomposition de la MOP dans le milieu interstitiel des zones humides et (2) l'absence de corrélation entre ce processus et le nombre d'invertébrés décomposeurs présents.

III.3. Conclusion

En surface, la dégradation de la MOP dans les sacs à grandes mailles est fortement corrélée (corrélation positive) à la présence des macro-invertébrés décomposeurs que ce soit avant ou après étiage. En diminuant leur abondance, les étiages sévères diminuent significativement la contribution des macroinvertébrés au recyclage de la MOP. En revanche, l'effet des étiages sur la dégradation de la MOP en absence de macroinvertébrés est moins claire (légère diminution du pourcentage de masse dégradée). Toutefois, la faible contribution

des microorganismes à la dégradation globale de la MOP sur la période étudiée (21 à 28,7% en 7 semaines) rend ces variations relativement négligeables. Cela n'exclut pas de possibles effets plus significatifs sur une durée plus importante, ou à la suite d'un assec complet. Cependant, ces activités microbiennes mesurées au sein de rivières intermittentes lors de la période de hautes eaux (février) ne semblent guère plus affectées par le régime hydrologique à long terme, et ce, malgré des assecs complets au cours de l'étiage (Datry et al., 2011). Des variations significatives du taux de dégradation de la MOP corrélées à des variations d'activités microbiennes sont néanmoins observées pendant l'étiage et l'émersion des « litterbags » (Corti et al., 2011).

La dégradation de la MOP dans le milieu interstitiel ne semble pas corrélée à l'abondance des invertébrés décomposeurs présents à -20 cm, suggérant que les organismes benthiques enfouis dans les sédiments en réponse à l'étiage jeûnent lors de leur séjour dans le milieu interstitiel. La dégradation de la MOP dans les sédiments superficiels serait donc essentiellement assurée par les microorganismes, expliquant pourquoi elle reste bien inférieure à la dégradation de MOP de surface quelle que soit la saison. Enfin, bien que des étiages sévères n'aient aucune incidence sur le recyclage de la MOP dans le milieu interstitiel, cela n'exclut pas de possibles effets significatifs lors d'un assec complet de la surface et une dégradation plus significative des conditions environnementales.

Conclusions du chapitre

Les zones humides fluviales présentent une grande diversité d'habitats, caractérisés par des paramètres hydrologiques et physicochimiques distincts, variant d'un habitat à l'autre (hétérogénéité spatiale) mais également au fil des saisons au sein d'un même habitat, en réponse aux étiages (variations temporelles). L'hétérogénéité spatiale se traduit par une sensibilité différente entre des habitats à l'étiage, notamment à travers le renouvellement des eaux (Tableau 3-9).

Tableau 3-9 : Hétérogénéité spatiale et temporelle des zones humides et principales caractéristiques physicochimiques et hydrologiques (+ ; augmentation modérée ; ++ : augmentation importante/extrême ; Ø : critère absence ou absence de variation ; -- : diminution)

Habitat	RW	UP	IP
Type d'habitat	Eaux relativement courantes	Apports phréatiques	Formation de mouilles isolées
Renouvellement des eaux	++	++	Ø
Connectivité hydraulique	Longitudinale/latérale	Verticale	Ø
Oxygénation du milieu pendant l'étiage	Ø	Ø	-- (Stress hypoxique)
Température maximale pendant l'étiage	+	+	++ (Stress thermique)
Teneur en ammonium pendant l'étiage	+	+	++ (Stress toxique)

La morphologie des zones humides et l'hétérogénéité de leur réponse face aux étiages sont des facteurs essentiels dans la structuration des communautés microbiennes et les variations saisonnières de processus associés (production de biomasse et activités enzymatiques). Les communautés de surface répondent rapidement aux variations environnementales induites par l'étiage, cependant, les communautés interstitielles répondent tardivement du fait de l'inertie relative du milieu interstitiel. Les différents processus sont à leur maximum à différents moments de l'année selon l'habitat considéré : avant étiage dans les

sites UP, pendant étiage dans les sites IP, et finalement, après étiage dans les sites RW. L'impact de l'étiage sur la structure des communautés et les processus microbiens apparaît donc plus complexe que prévu. L'hétérogénéité des habitats permettrait donc de maintenir les processus microbiens tout au long de l'année à l'échelle de la plaine alluviale.

L'hétérogénéité spatiale et temporelle entre les habitats augmente l'hétérogénéité des communautés (diversité β) et induit une augmentation de la richesse spécifique à l'échelle de la plaine alluviale (diversité γ), que ce soit au regard de l'assemblage des crustacés ou des insectes à adultes émergents. L'habitat RW présente toujours la plus forte diversité α du fait du maintien d'espèces sensibles, disparaissant dans les habitats UP et IP. D'autre part, de nombreuses espèces, caractéristiques d'un habitat dégradé, peu exigeantes et sans réelle valeur patrimoniale, apparaissent spécifiquement dans les habitats UP et IP au cours de l'étiage.

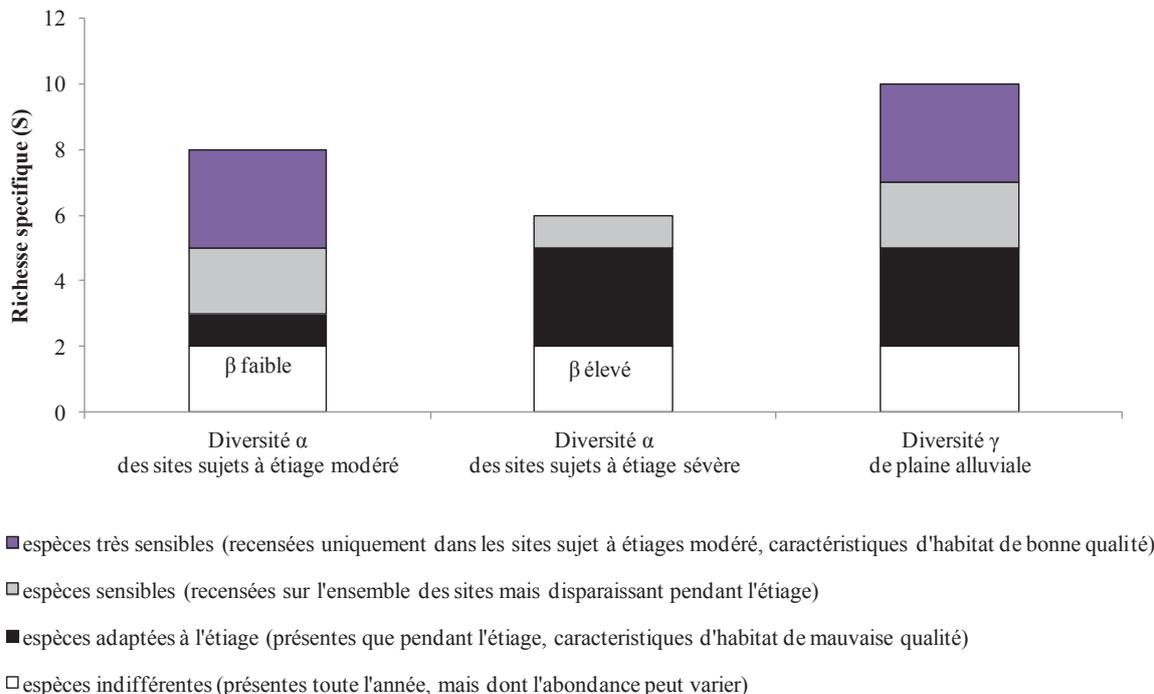


Figure 3-29 : Modèle conceptuel de l'hétérogénéité spatiale et temporelle des communautés d'invertébrés entre les habitats (diversité β), et contribution de leurs compositions faunistiques respectives (diversité α) à la richesse spécifique régionale (diversité γ).

La Figure 3-29 synthétise les effets combinés de l'hétérogénéité spatiale et temporelle des différents habitats et leur contribution à l'augmentation de la diversité γ . Les habitats UP et IP présentant de fortes amplitudes physicochimiques lors de l'étiage, ainsi que les modifications de la structure des communautés les plus importantes, sont dans la catégorie

« sites sujets à étiage sévère » alors que les sites RW sont caractéristiques de « sites sujets à étiage modéré ». L'augmentation de la diversité β face à l'étiage résulte donc de deux phénomènes distincts : (1) la disparition d'espèces sensibles du fait d'un stress plus important dans les sites les plus sévèrement affectés (représentant alors un sous-échantillon de la communauté totale), mais aussi (2) l'apparition de nouvelles espèces liée au développement de nouvelles conditions environnementales (« turnover »). La **théorie des perturbations intermédiaires** affirme que des espèces aux exigences écologiques distinctes peuvent cohabiter dans un milieu dynamique dans la mesure où l'amplitude des variations environnementales (« perturbation ») ne dépassent pas les seuils de tolérance de chacune des espèces au moins une partie de l'année, permettant ainsi l'établissement permanent ou temporaire de ces espèces, et maximisant ainsi la biodiversité du milieu perturbé par rapport à un milieu considéré plus stable. Cette théorie est avancée pour expliquer la forte biodiversité de milieux aquatiques perturbés (Ward and Stanford, 1983 ; Lake, 2000) et semble confortée par nos résultats, l'étiage sévère permettant l'apparition de nouvelles espèces à l'échelle de la plaine alluviale, sans compromettre la présence des espèces les plus sensibles le reste de l'année.

Cependant, l'étiage entraîne une diminution de la diversité H' (Indice de Shannon) à l'échelle de la plaine alluviale, due à la diminution des abondances relatives des espèces rares et sensibles. L'apparition de nouvelles espèces ne permet pas de rééquilibrer la valeur patrimoniale des zones humides, ces espèces étant peu exigeantes et dominant souvent les communautés pendant l'étiage. L'étiage apparaît donc comme un stress majeur à l'origine de la dégradation de la biodiversité des zones humides, plus particulièrement dans les habitats d'eau relativement courante (RW). Néanmoins, la présence d'apports phréatiques (UP) tend localement à augmenter la diversité. L'hétérogénéité des habitats est donc un facteur essentiel au maintien de la diversité à l'échelle de la plaine alluviale. Afin d'appréhender pleinement l'influence de ces apports phréatiques, l'assemblage des crustacés stygobies (*Niphargus*, *Salentinella*) est en cours d'identification au niveau spécifique et complétera nos résultats actuels.

Le comportement des organismes face à l'étiage est extrêmement varié, mais néanmoins espèces-dépendant (Figure 3-30) : certaines espèces disparaissent au cours de l'étiage, d'autres s'enfouissent plus profondément au sein de la zone interstitielle, d'autres encore sont favorisées et/ou n'apparaissent que pendant cette période de l'année.

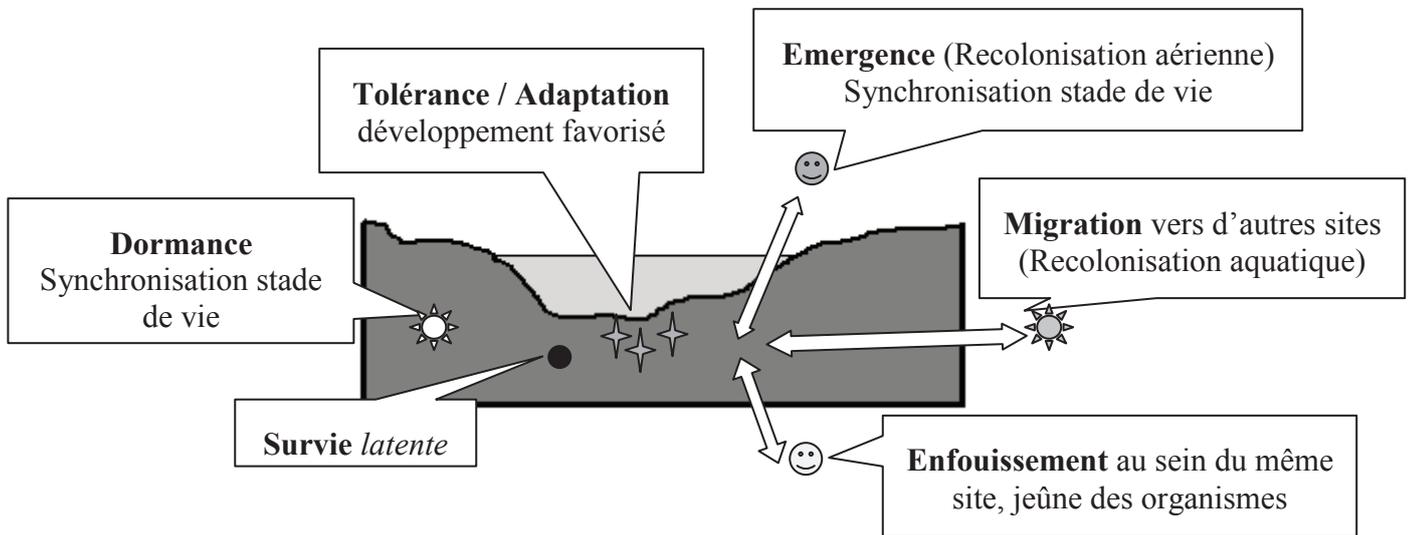


Figure 3-30 : Ensemble des stratégies utilisées par les communautés d'invertébrés aquatiques pour se maintenir face à l'étiage (maintien en eau et/ou assec).

L'assemblage des crustacés semble davantage sensible à l'hétérogénéité entre les habitats alors que l'assemblage des insectes à adultes émergents semble davantage affecté par les étiages sévères. Cette différence majeure peut s'expliquer par des capacités de migration et recolonisation différentes entre les deux composantes de la communauté des invertébrés. En effet, les crustacés peuvent difficilement migrer d'un habitat à l'autre du fait de leur statut d'aquatiques strictes. Cet isolement accentue le pouvoir de sélection exercé par l'habitat sur la communauté et donc renforce l'hétérogénéité spatiale des assemblages de crustacés. A l'inverse, les insectes à adultes émergents quittent le milieu aquatique et sont capables d'une plus grande dispersion, redistribuant par voie aérienne et de manière plus homogène les espèces sur l'ensemble des sites grâce à de nouvelles pontes, renforçant ainsi l'homogénéité spatiale des assemblages d'insectes.

L'étiage provoque une augmentation significative de l'abondance des invertébrés prédateurs (essentiellement larves d'Odonates et Mégaloptères, et quelques Hétéroptères), que ce soit en surface ou dans le milieu interstitiel de l'ensemble des habitats. Ce groupe fonctionnel est généralement favorisé par l'assèchement du fait de la

contraction des habitats qui augmente la densité des proies et intensifie les interactions interspécifiques. **L'assemblage des crustacés stygobies semble quant à lui favorisé lors des assecs complets de la surface**, probablement du fait de la rupture de la connectivité verticale entraînant une plus grande stabilité du milieu interstitiel.

L'étiage induit également une diminution de la dégradation de la POM liée à la disparition/diminution de l'abondance des décomposeurs en surface (Figure 3-31). Cependant, l'étiage n'affecte pas le taux de dégradation de la POM en milieu interstitiel malgré l'augmentation de l'abondance des décomposeurs, suggérant que ces derniers jeûnent lorsqu'ils s'enfouissent dans le milieu interstitiel. Enfin, la contribution des microorganismes à la dégradation de la POM en surface n'est pas affectée par l'étiage, mais reste très inférieure à celle des invertébrés décomposeurs.

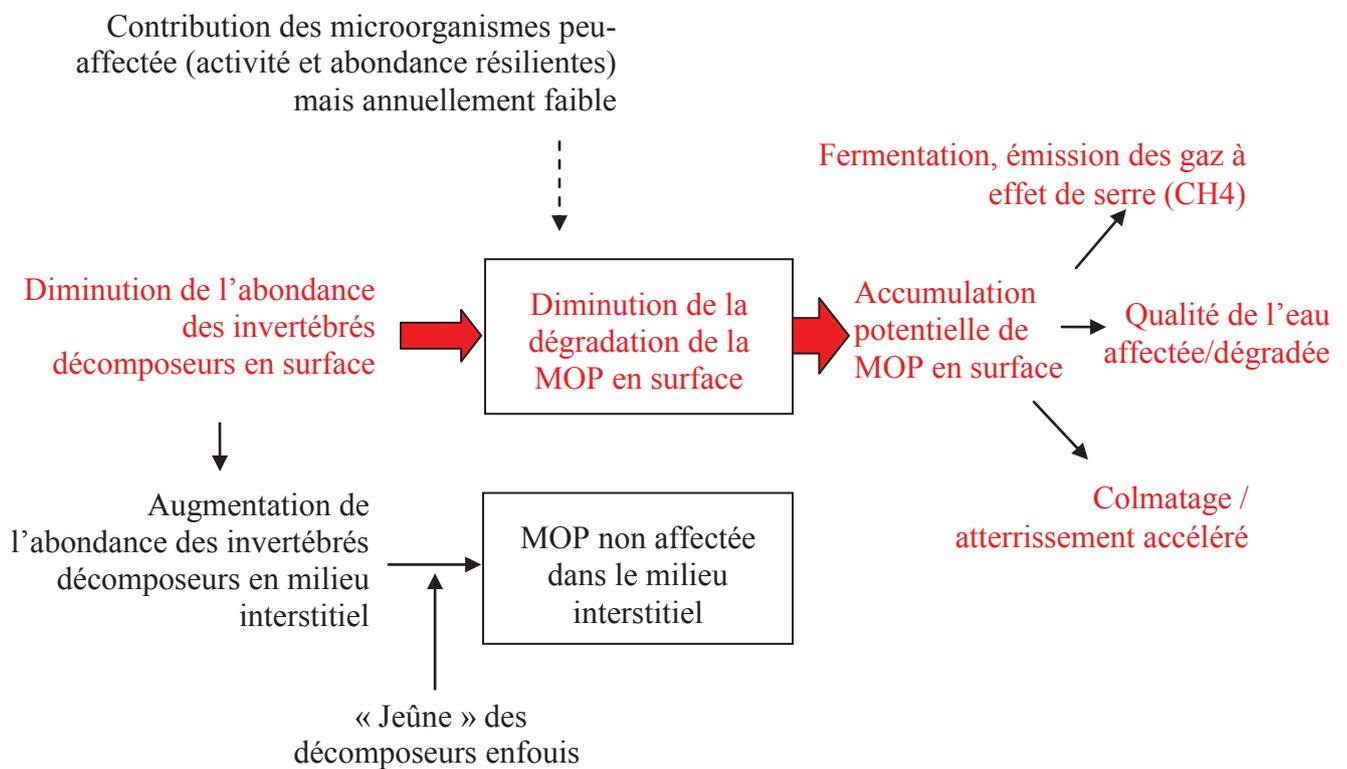


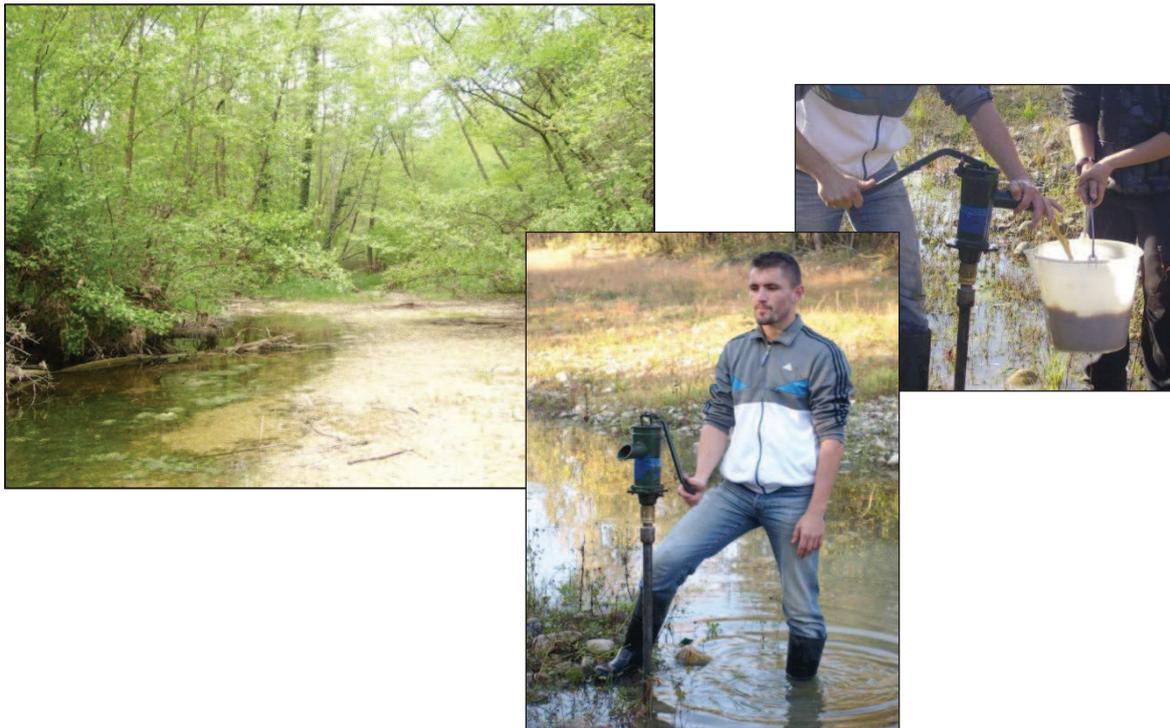
Figure 3-31 : Impact de l'assèchement sur le recyclage de la matière organique particulaire dans les zones humides

Ainsi, l'hétérogénéité entre les habitats apparaît essentielle au maintien de la biodiversité à l'échelle de la plaine alluviale, les habitats d'eau relativement courante (RW) et ceux à apports phréatiques (UP) tendant à minimiser l'impact de l'étiage. Malgré l'apparition d'espèces peu exigeantes et l'augmentation du nombre total d'espèces à l'échelle de la plaine alluviale (diversité γ), l'intensification probable des étiages diminuerait la biodiversité (indice de Shannon) en favorisant la raréfaction des espèces sensibles lors des étiages sévères. Il est donc primordial de maintenir l'hétérogénéité des zones humides à l'échelle de la plaine alluviale, que ce soit à travers le type des habitats (eaux relativement courante, apports phréatiques, eaux stagnantes) ou du gradient d'intensité (étiage modéré ou sévère, maintien en eau ou assec complet).

Enfin, l'étiage induit une diminution significative de l'abondance des invertébrés décomposeurs sur l'ensemble des sites, affectant la capacité de dégradation de la matière organique particulaire dans les zones humides. Les recherches futures devraient donc s'intéresser au moyen de limiter ces effets, notamment en identifiant les variables et seuils critiques à ne pas franchir afin de maintenir une communauté de décomposeurs opérationnelle.

Chapitre 4

Assèchement à moyen terme et impact *in natura* sur la structure des communautés d'invertébrés interstitiels



Lône du Méant (vallée du Rhône) pendant l'été 2010 (à gauche) et prélèvement de la faune interstitielle à l'aide d'une pompe Bou-Rouch (au centre et à droite).

Introduction

Les conséquences à moyen terme de l'assèchement et de l'intensification des étiages sur les communautés interstitielles restent à ce jour très peu étudiées, notamment par manque de données historiques. Les îlots du Rhône, dans le secteur de Jons, ont fait l'objet de plusieurs études au cours des 30 dernières années, dont certains sur la structure des communautés d'invertébrés interstitiels. L'ensemble de ces différents travaux constitue un jeu de données historiques, permettant de reconstituer un suivi depuis 1979 des assemblages d'invertébrés interstitiels du Méant avant l'étiage estival (6 dates, 1 site), et une comparaison des assemblages interstitiels sur l'ensemble de la plaine alluviale avant et pendant les étiages de 1987 et 2010 (2 dates, 7 sites).

Grâce à ces données, nous avons pu étudier l'impact à moyen terme de l'assèchement des zones humides fluviales sur les assemblages interstitiels et répondre à l'objectif 2 de cette thèse : évaluer *in situ* l'impact de l'assèchement à moyen terme (20 à 30 ans) sur la structure des communautés d'invertébrés interstitiels. Nous avons pris en compte (1) la part relative de la variabilité interannuelle face aux changements globaux, (2) l'effet de la modalité d'assèchement à l'échelle de la plaine alluviale, et (3) l'influence des étiages de plus en plus sévères sur la dérive des communautés d'invertébrés interstitiels.

Après avoir évalué (1) la part relative de la variabilité interannuelle face aux changements globaux au sein de la îlot du Méant (6 dates, 1 site), l'effet à moyen terme de la modalité d'assèchement est étudié à l'échelle de la plaine alluviale en comparant l'ensemble des prélèvements AVANT les étiages de 1987 et 2010 (2 dates, 7 sites). En se focalisant sur les prélèvements AVANT les étiages, nous nous affranchissons en partie de la variabilité saisonnière, essentiellement contrôlée par les caractéristiques de l'étiage (début, durée, intensité). Les points (1) et (2) ont fait l'objet d'un article soumis à *Wetlands* et présenté dans le chapitre I.

Le point (3), « impact de l'intensification des étiages sur la dérive des communautés interstitiels et leurs contributions aux variations des communautés à moyen terme en tant que pression de sélection », est évalué par comparaison des communautés AVANT et PENDANT les étiages 1987 et 2010. Ces résultats sont présentés dans le Chapitre 2.

Partie I - Impact des changements globaux et de la modalité d'assèchement sur les assemblages interstitiels des zones humides fluviales – Suivis des communautés avant étiage.

Cette partie fait l'objet d'une publication dans le journal *Wetlands*.

“Global change and drying modality affect interstitial assemblages of alluvial wetlands”

ARNAUD DEHEDIN, MARIE-JOSÉ DOLE-OLIVIER, CHRISTOPHE PISCART, DJAMEL MIMOUN, GUDRUN BORNETTE and PIERRE MARMONIER

Abstract

Global change induces increasing groundwater depletion and drought frequency in floodplains. To evaluate the effect of drought on functioning of wetlands and their interstitial zones, we studied the interstitial communities at seven stations located in five former channels of the Rhône River. Change in interstitial assemblages was assessed over a thirty-year period in one wetland and over the entire floodplain between 1987 and 2010, at depths of 50 and 100 cm within the sediment. Over the thirty-year period, we highlighted slight links between climate change and variations in the interstitial assemblages. At the floodplain scale, several changes in habitat characteristics were observed and two drying modalities were identified: the formation of isolated pools and complete disappearance of surface water. In isolated pools, the low turnover of surface water promoted a decrease in the water quality, an increase in the abundance of benthic invertebrates in the interstitial habitat and a decrease in the abundance of hypogean invertebrates. In completely dried-out sites, the abundance and diversity of benthic taxa decreased, while the hypogean fauna remained dominant. These results demonstrate that interstitial assemblages are affected by global change. Local geomorphology and the resulting drying modality control the responses of interstitial assemblages.

I.1. Introduction

Wetlands in alluvial plains are the result of river dynamics (Bavard, 2010). In natural rivers, the gravel bars, banks and the channel itself are mobile, corresponding to periods of fluvial metamorphosis and the formation of abandoned channels and wetlands (Hickin & Sickingabula, 1988; Magdaleno & Frenandez-Yuste, 2011). Channel pattern may vary between braided sections (where and when the bed load supply exceeds the transport capacity of the flow; Bravard, 2010) or meandering sections (where and when the longitudinal water course is reduced and the river consists of a single sinuous channel; Leopold & Wolman, 1957; Starkel, 1983). This dynamic process may generate a wide range of alluvial wetlands that are either connected or not to the main channel and to the aquifer (Bravard et al., 1986; Amoros et al., 1987).

Bed load fluxes arriving from upstream parts and from the tributaries, together with the permanent reworking of deposited sediment, enhance the permeability of the alluvial substratum and favour the development of large aquifers. The hydraulic connections between these alluvial aquifers and river wetlands promote the development of an ecotone between the surface water (SW) and the true groundwater (GW) (Danielopol, 1976; Dole & Mathieu, 1984; Gibert et al., 1990). This interstitial habitat developed in alluvial wetlands is considered to be equivalent to the hyporheic zone for the active channel (Orghidan, 1959, 2010). It represents a privileged zone of exchanges and as such supports numerous biotic and abiotic processes driving biogeochemical functioning, transforming matter and energy and controlling water quality (Jones & Holmes, 1996; Boulton et al., 1998; Vidon et al., 2004). Interstitial invertebrates colonizing this habitat may contribute to many processes, such as organic matter recycling (Smith & Lake, 1993; Marmonier et al., 2010; Piscart et al., 2011) and bioturbation (Boulton et al., 1998; Mermillod-Blondin & Rosenberg, 2006; Nogaro et al., 2006). Today, we have a much greater appreciation of the importance of SW–GW exchanges for the composition of interstitial assemblages and the relationships between sediment grain size, interstitial flow paths and oxygen concentration (Brunke, 1999; Gayraud & Philippe, 2003; Meyer et al., 2008; Malcolm et al., 2009). It has been asserted that the interstitial habitat is also a unique biotope where physico-chemical and biological conditions differ from those of adjacent habitats. For example, temperature fluctuations are dampened inside the sediment in comparison to SW, and oxygen content is typically reduced (Ingendahl et al., 2009; Marmonier et al., 2010). A proportion of the interstitial fauna (especially within the benthic groups of Amphipoda, Isopoda, Ostracoda, Copepoda) possess ecological characteristics

adapted to living within the sediment (Marmonier et al., 1993; Boulton & Foster, 1998; Dole-Olivier et al., 2000; Traunspurger, 2000). The interstitial habitat of wetlands also shelters many surface water organisms inhabiting the adjacent SW habitats (Hynes 1974; Williams & Hynes, 1974; Williams et al., 2010). Benthic organisms may either actively migrate (Holomuski & Biggs, 2000) or passively move into the interstitial zone as surface conditions become less favourable (Angelier, 1953; Orghidan, 1959; Robertson & Wood, 2010). Some studies suggest that certain areas of the interstitial habitat may function as a refugium for benthic taxa depending on the geomorphological characteristics of the surface stream and thus according to hyporheic flow paths (Dole-Olivier et al., 1997; Dole-Olivier, 2011). It has also been demonstrated that groundwater connections, distance to the main channel and frequency of disturbances all influence the spatial distribution of the interstitial fauna in alluvial valleys, especially the hypogean representatives in the community (Dole, 1985; Marmonier et al., 1992; Malard et al., 2003).

In temperate regions, connections between groundwater, temperature and hydrology will certainly change over the next decade. Climate changes (e.g. increased temperature and reduced precipitation) would enhance drying intensity and frequency through a decrease of both river and groundwater levels (Arnell et al., 1996). Moreover, changes in land use and modifications of human activities, such as groundwater extraction for irrigation, industrial and drinking uses, will contribute to the lowering of groundwater levels, disturbing the vertical exchanges between SW and GW (Lake, 2003). As a result, environmental features of the interstitial habitat within floodplains may be strongly affected, leading to progressive modification of interstitial assemblages. A rise in the duration of periods of low flow and intensity will result in the formation of isolated pools with poor water quality (high temperature, low dissolved oxygen, accumulation of reduced forms of nitrogen; Lake, 2003; Gallardo et al., 2009). With increasing flow recession, such pools can diverge from each other in their characteristics and community structures (Meyerhoff & Lind, 1987; Stanley et al., 1994; Lake 2003) and potentially change the benthic component of the interstitial assemblages. Although research on the interstitial zone has significantly increased over recent decades, there is a relatively small proportion of studies centred on metazoan assemblages (Robertson and Wood, 2010), especially in the context of facing global change (Lake, 2003).

This study focuses on the long-term effect of environmental changes on the interstitial communities of the floodplain wetlands of the Rhône River, mostly related to an increase in drought frequency and groundwater depletion. Firstly, changes in interstitial assemblages at a

single site of the Rhône River floodplain were studied over a 32-year period (sampled on six occasions between 1979 and 2010). Then, the present composition and structure of interstitial assemblages at seven stations (located in five former channels) was compared to samples collected 24 years previously (1987) with a similar sampling effort design. Because of the sensitivity of many species to temperature rise and accumulation of solutes (Tarr et al., 2005; Dehedin et al., *in press*), we first hypothesized (H1) that changes in environmental characteristics, especially a decrease in groundwater organisms and increase of stagnant water fauna, during these decades have affected the structure and composition of invertebrate communities. The wetland hydroperiod and means by which water recedes (i.e. continuous water body, isolated pools or complete drying) will each affect differently the water chemistry and local environmental characteristics (Tarr et al., 2005). On the other hand, the position of sites across the floodplain (i.e. close to or far from the main channel) may control the hydrology of the wetland (Amoros and Bornette, 2002). We thus hypothesized (H2) that both the form of recession and the location in the floodplain affect the response of invertebrate assemblages facing global change.

I.2. Materials and Methods

I.2.a. Study site

The sampling area is situated on the Rhône River in the Jons sector, located 20km upstream from Lyon (Figure 4-1). Following the Little Ice Age, the Rhône received a significant amount of coarse sediment from the Ain River tributary, inducing a braided pattern downstream of the confluence (Bravard, 2010). In this area, the Rhône River currently meanders within a 5km-wide floodplain and has successively abandoned its former channels (Bravard, 2010). Some of these are old meanders that were isolated during the XVIIth and the XVIIIth centuries. They are located on the margins of the floodplain (i.e. the Grand Gravier (GG), the Chaume (CH) and the Plateron (PL); Figure 4-1). Others are side arms, disconnected at the upstream end after the XIXth century embankments. They are all located close to the main channel (i.e. the Meant (M1, M2 and M3, from upstream to downstream) and the Iles-Nouvelles (IN); Figure 4-1).

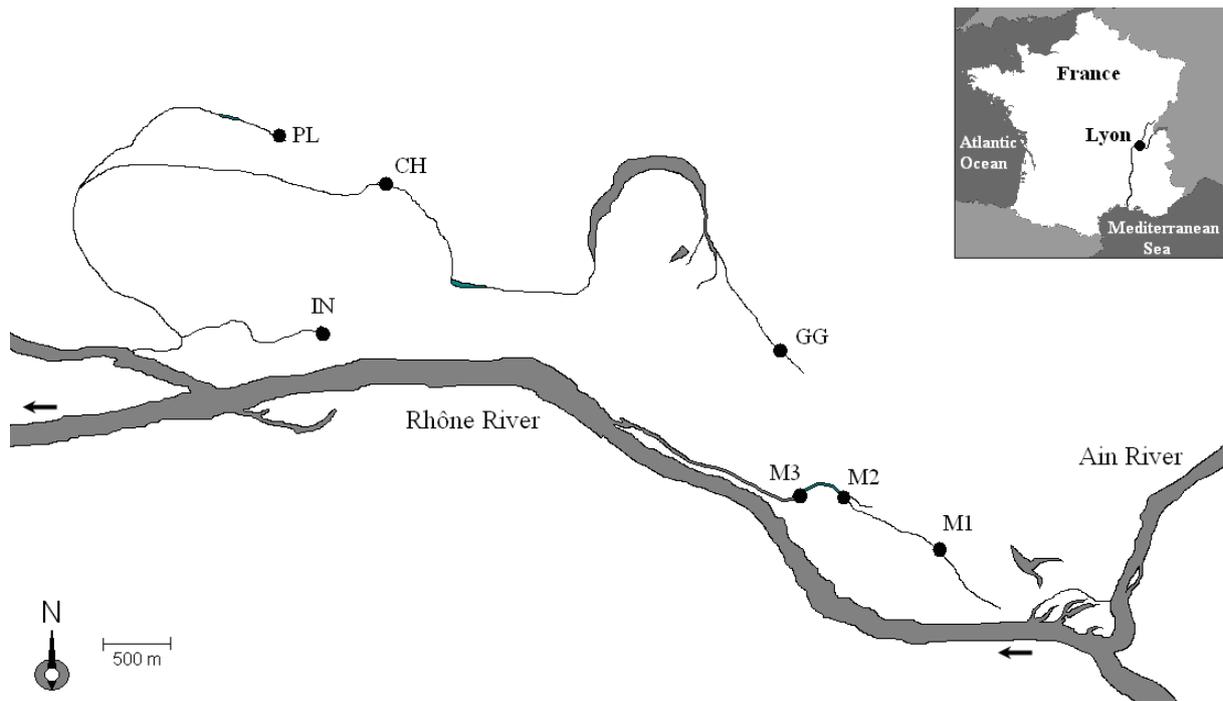


Figure 4-1 : Study area, the floodplain of the Rhône river in the Jons sector (France)

These wetlands are fed by groundwater inputs and Rhône river water during large floods. In 1987, limnocrène springs and diffuse upwelling of groundwater were observed at all seasons and at most stations (i.e. PL, M2, CH, IN, M1, M3 in order of increasing upwelling intensity), except at station GG, which was partially clogged by fine deposits (Marmonier et al., 1992;

Tableau 4-1). Since the end of the 1980s, groundwater levels have been lowered at the floodplain scale and most of the sites became temporarily or permanently disconnected from groundwater (

Tableau 4-1). Moreover, during the 1990s, strong flood events and gravel extractions in the main channel induced large scale erosion of the stream bed, leading to a general lowering of the piezometric levels in the vicinity of the Rhône River itself (Bornette & Heiler, 1994). In addition, the incision of the Ain River has been estimated at $4 \text{ cm}\cdot\text{year}^{-1}$ near its confluence with the Rhône River (Rollet, 2007), resulting in a reduction of the piezometric levels by 1 m during the last twenty years. This decrease of groundwater level has induced an increase in the frequency of droughts in the Rhône River floodplain water bodies, but the way in which surface water disappears during low water periods varies according to local morphology of the former channels. Some stations were reduced to a few isolated pools (i.e. stations M1, M2

and IN), while others dried completely for short periods (i.e. intermittent sites M3 and CH), for long periods (i.e. ephemeral pond GG) or remain dry for most of the year (station PL; Tableau 4-1).

1.2.b. Climate changes and Standardized Precipitation Index

The mean annual and maximal annual atmospheric temperatures were monitored from 1970 to 2011 by MétéoFrance (meteorological station of Bron, France). The mean annual and maximal water temperatures of the Ain River from 1977 to 2011 were provided by Electricité de France (station Pont de Chazey, France).

The Standardized Precipitation Index (SPI) quantifies the precipitation deficit for multiple timescales and reflects the impact of drought on the availability of different types of water resources. The SPI is computed by fitting a gamma probability density function to a given frequency distribution of areal precipitation totals over a given timescale. The cumulative gamma probability distribution, $g(P)$, after its computation, is transformed to the standard normal random variable, z , with mean equal to zero and a variance of one, which is the value of the SPI. Negative SPI values indicate droughts and positive SPI values denote wet weather conditions. Wetter and drier climates can be represented in the same way by the SPI (normalized index). In this study, the areal averaged weekly precipitation accumulations were used to estimate the weekly SPI for the alluvial plain for 12-month timescales.

1.2.c. Sampling strategy

A single station (M2; Figure 4-1) was sampled during the spring period (before the low water period) on six occasions, i.e. 1979, 1980, 1981, 1987, 1990 and 2010 (Dole, 1985; Marmonier et al., 1992; Dole-Olivier, 1998) and seven stations were sampled in 1987 and 2010. Four channels were located in braided channels, three in the Meant (M1, M2, M3) and one in the Iles-Nouvelles (IN). Three others were located in abandoned meanders: in the Chaume (CH), the Plateron (PL) and the Grand Gravier sites (GG; Figure 4-1). At each station, interstitial invertebrates were collected at 50 and 100 cm below the sediment surface (except at station GG, where sampling was impossible at 100 cm) using the Bou–Rouch sampler (Bou & Rouch, 1967; Bou, 1974) through which 10 L of water and sediment were pumped and filtered (0.2 mm mesh size). The samples were fixed in the field and sorted in the laboratory. Organisms were identified to species or genus level (Mollusca and

macrocrustaceans; Tachet et al., 2000), or to order level (insect larvae), and counted using a stereomicroscope. Nematoda, Oligocheta and Hydracarina were not identified further.

Interstitial water was sampled with a peristaltic pump (WAB) for chemical analysis. Water temperature, specific conductivity (LF92, WTWTM, Weilheim, Germany), pH, and dissolved oxygen content (HQ20, HACHTM, Dusseldorf, Germany) were measured in the field. The seasonal range of surface and interstitial temperatures was calculated as the difference between April (high flow) and July (low flow).

1.2.d. Data analyses

Interstitial assemblages were characterized by several metrics: abundance (number of individuals per 10-L sample), taxa richness (number of taxa per 10-L sample), Shannon diversity index, relative abundance and percentage of different kinds of invertebrates (hypogean fauna, microcrustaceans, macroinvertebrates and shredders). For the 32-year study, these variables were analysed by linear regression (test R^2). A one-way ANOVA was used for comparison between 1987 and 2010 at the floodplain scale, first using all sites as replicates, then using two drying modalities at three sites, respectively (i.e. isolated pool or complete drying). The significance level for all statistical analyses was 0.05.

Interstitial fauna changes at station M2 over 32 years and in the seven stations between 1987 and 2010 were analysed using two separate Correspondance Analyses (COA) on log(abundance) transformed data. To explain the observed patterns, linear regressions were calculated between sample coordinates on both axes and the biological variables (i.e. abundance and richness respectively for total fauna, microcrustaceans, hypogean taxa, Ephemeroptera-Plecoptera-Trichoptera (ETP) group taxa, predators and shredders).

1.3. Results

1.3.a. Changes in climatic characteristics

The atmospheric temperature measured in the period 1970–2011 (Figure 4-2a) showed a clear rise (p -values < 0.05), for both the mean annual values (+0.056°C/year, from 11.2 to 14.4°C, respectively in 1970 and 2011) and for the maximal values (+0.061°C/year, from 26.1 to 28.8°C, respectively in 1970 and 2011). The surface water temperature measured in the

main channel (Figure 4-2b) also showed a clear warming (p -values < 0.001) for the mean annual values ($+0.068^{\circ}\text{C}/\text{year}$, from 10.5 to 12.5°C , respectively in 1970 and 2011) and for the maximal values ($+0.137^{\circ}\text{C}/\text{year}$, from 17.8 to 23.5°C , respectively in 1970 and 2011).

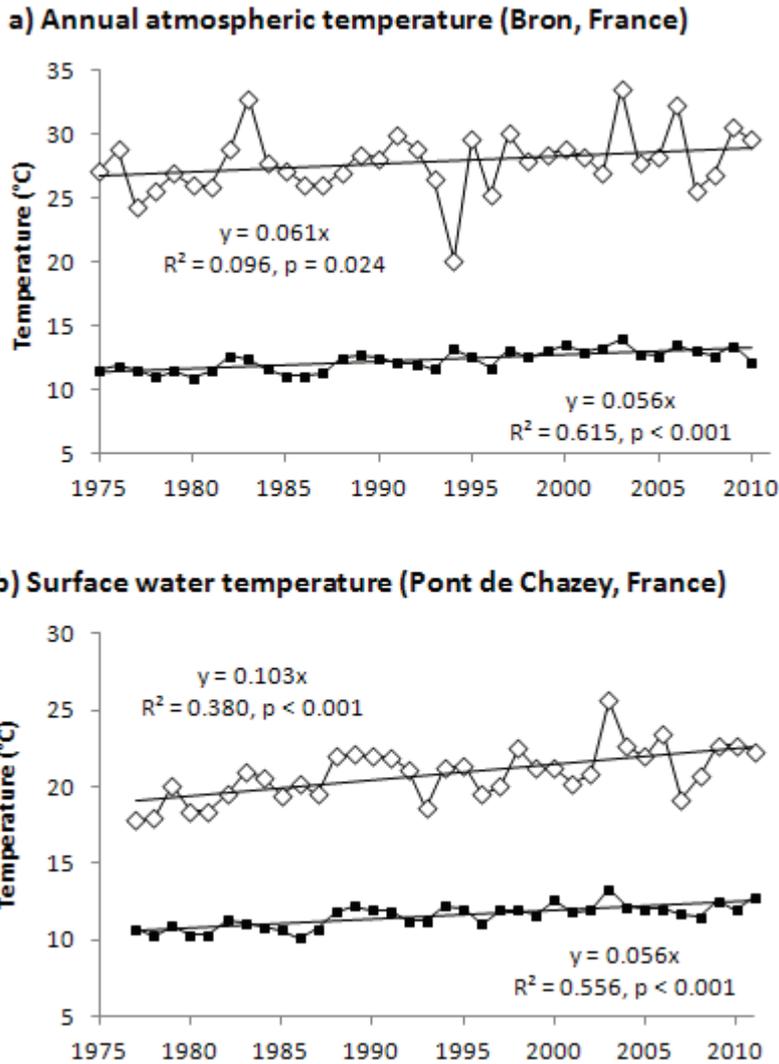


Figure 4-2 : Variation of (a) annual atmospheric temperatures from 1970 to 2011 and (b) surface water temperatures from 1977 to 2006 (white point represent the maximal monthly value and dark point represent the mean annual value) .

The temporal changes for the 12-month SPI time series (Figure 4-3) showed that the region experienced frequent moderately severe droughts (i.e. $\text{SPI} < -1$). However, two distinct severely dry periods were observed during the last two decades. The first occurred from 1985–1987 to 1989–1993 and was characterized by a severe drought in the alluvial floodplain of the Ain River. The drought event in the year 1990 was the most severe and extended

experienced in the last three decades and was interrupted by the moderately wet year of 1994 year and the normal conditions in 1995. The second historical drought event occurred in 2003 and ended in 2006. Regarding our study, the first sampling period of 1979–1981 occurred in a “near normal” period. Data from 1987 and 1990 were sampled during the first drying event. Finally, the last sampling campaign in 2010 was performed during a normal year, but after the two major decennial drying periods.

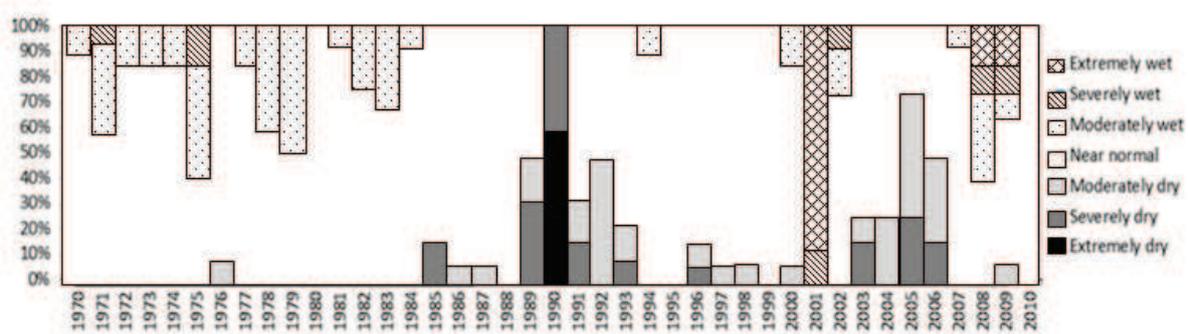


Figure 4-3 : The Standardized Precipitation Index (SPI) of the Jons sector floodplain (France).

1.3.b. Changes in habitat at the floodplain scale

Important changes in hydrological and physical characteristics were observed between the two sampling dates at the floodplain scale (

Tableau 4-1). Between 1987 and 2010, the hydrological regime changed dramatically at all sites. A first group of previously flowing water sites (M1, M2, IN) formed isolated pools during the low flow period in 2010 and a second group (M3, CH) became intermittent. A third group of sites, situated on the margins of the floodplain and affected by drying since 1987 (PL and GG), became either totally dried or ephemeral in 2010. Both the upwelling intensity and the connectivity to the main channel were strongly reduced or disappeared at the floodplain scale. The mean seasonal range of surface water temperature increased from 2.26 ± 1.68 to $5.87 \pm 1.95^\circ\text{C}$ in 1987 and 2010, respectively. The mean seasonal range of interstitial water temperature also increased from 1.09 ± 0.93 to $5.69 \pm 1.69^\circ\text{C}$ in 1987 and 2010, respectively.

*Tableau 4-1 : Changes in hydrology and physical characteristics of habitats between sampling dates at the floodplain scale (Upwelling intensity: **, high numbers of spring; * , few springs ; -, no spring. Connectivity to the main channel: 2, site connected at both up- and downstream; 1, connected at only once up- or downstream; 0, no connection; interstitial habitat: 50 cm depth).*

		M1		M2		M3		IN		CH		PL		GG	
		Flowing Isolated pool	Isolated pool	Flowing Isolated pool	Isolated pool	Flowing Intermittent	Intermittent	Flowing Isolated pool	Isolated pool	Flowing Intermittent	Intermittent	Flowing Intermittent	Intermittent Permanent	Intermittent Permanent	Pond Ephemeral
Hydrological regime	1987	**	**	**	**	-	-	**	**	**	**	-	-	-	-
	2010	*	-	*	-	-	-	*	*	*	*	-	-	-	-
Upwelling intensity	1987	2	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	0	0
	2010	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Connectivity to the main channel	1987	3.6	0.1	0.9	0.3	3.2	6.6	0.3	2.3	3.2	6.6	4.2	4.2	3.5	3.5
	2010	8.2	5.7	6.4	2.3	6.4	6.6	2.3	2.3	6.6	6.6	-	-	6	6
Seasonal range of surface temperature	1987	2	0.5	0.2	1	0.2	0.5	1	1	0	0	2.5	2.5	1.4	1.4
	2010	7.6	5.2	5.7	2.5	5.7	5.2	2.5	2.5	7.4	7.4	6	6	5.4	5.4

1.3.c. Changes in the invertebrate community over 30 years

Over 30 years, several changes were observed in the interstitial assemblages (Figure 4-4 and Figure 4-5). The between-dates COA for faunal data from station M2 (Figure 5a) showed a clear ordination of the sampling dates along the second axis, with 1979 occurring on the negative and 2010 on the positive side of the axis. Inter-annual variability was low 30 years ago (i.e. very close to the locations of the 1979, 1980 and 1981 samples when compared to consistent changes observed between 1980 and 2010) (ANOVA, $p < 0.05$).

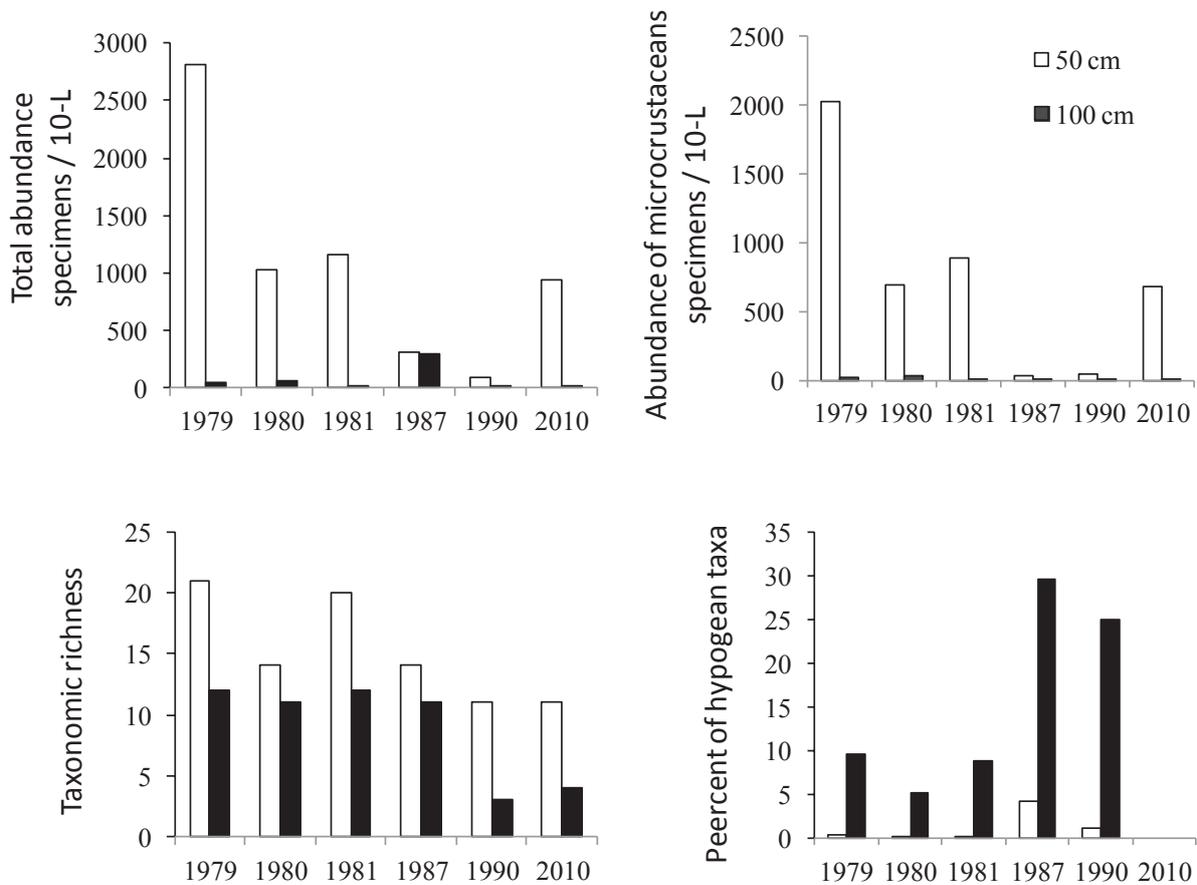


Figure 4-4: Variation of total abundance, taxonomic richness, abundance of microcrustaceans and percent of hypogean taxa in the Meant River (site M2) at 50 cm (white) and 100 cm depth (black), over the thirty-year period.

Several changes in metrics were observed during the last three decades (Figure 4-4). During the period 1979–1980, the community was characterized by high abundance and taxonomic richness. Since 1987, the total abundance decreased at the 50 cm depth (from 2820 to 944 specimens/10L; $R^2=0.537$, $p<0.05$). At the 100 cm depth, the total abundance remained low and stable throughout the study period (between four and 54 individuals), with a spot increase to 302 animals/10L in 1987. Taxonomic richness progressively decreased at 50 cm depth (from 21 to 11 taxa; $R^2=0.636$, $p<0.05$), and remained stable until 1987 at 100 cm depth at which point it decreased from 12 to four taxa ($R^2=0.695$, $p<0.05$). Abundances of hypogean organisms remained low throughout the thirty-year period (generally less than 10

animals/10L), except in 1987 (13 and 89 specimens at 50 and 100 cm depth, respectively; $R^2=0.585$, $p<0.05$).

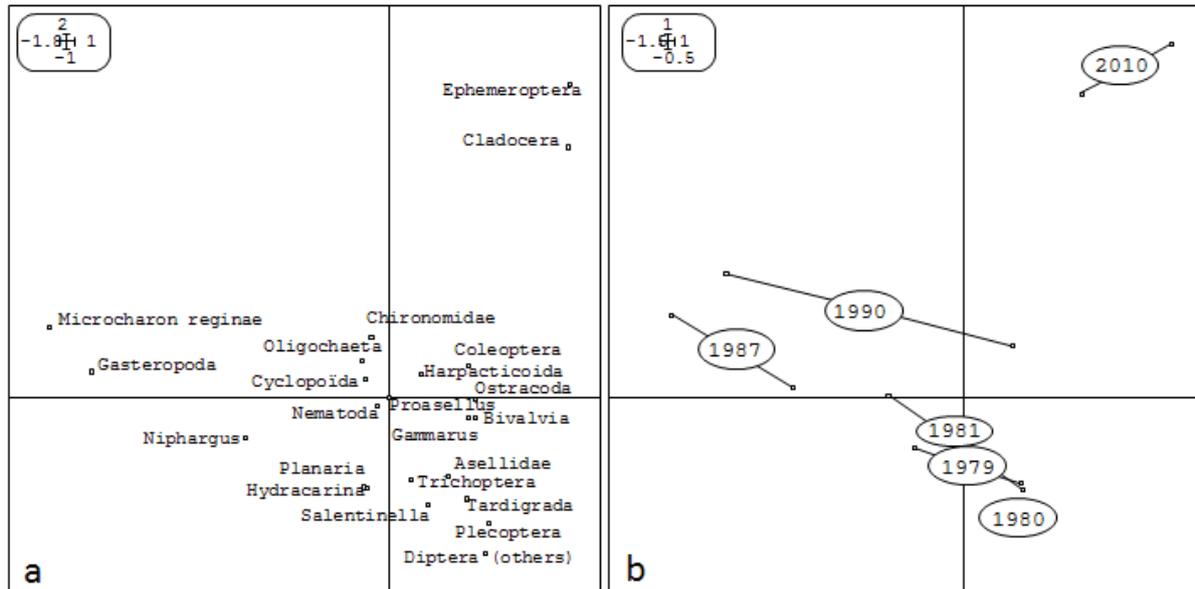


Figure 4-5 : Correpondance Analysis (COA) of interstitial assemblages data from the Meant river (site M2) over the thirty-year period, using $\log(x + 1)$ -transformed densities : (a) Ordination diagram of taxa, (b) Mean factorial scores of sampling dates (1=1979, 2=1980, 3=1981, 4=1987, 5=1990, 6=2010).

The composition of the interstitial assemblage (Figure 4-5b) strongly changed during the study period. During the period 1979–1981, the community was dominated by microcrustaceans (nearly 71% and 36% at 50 cm and 100 cm depths, respectively). Macroinvertebrates represented 10.3% of the community, with a high number of shredders (between 249 and 79 *Gammarus* and *Asellus* spp. at 50 cm depth) and five sensitive taxa (e.g. Trichoptera, Plecoptera), which disappeared thereafter. The percentage of hypogean organisms was low at 50 cm (between 0.17 and 0.28%) but relatively higher at 100 cm depth (between 5.1 and 9.5%, mostly *Niphargus* spp. and *Salentinella* spp.).

After ten years, the assemblages sampled during 1987–1990 were strongly modified, with a dominance of gastropods at both depths in 1987 (52.7 and 46.69%), a strong decrease of microcrustaceans (only 11.2% and 3.3% at 50 cm and 100 cm depths). The hypogean fauna also changed over ten years, with increasing relative abundances (between 29.5% and 25% at the 100 cm depth in 1987 and 1990, respectively), especially for *Microcharon reginae* and *Niphargus* spp. (74 and 15 individuals, respectively, in 1987).

Finally, in 2010, the assemblage was characterized by the return of microcrustaceans at both depths (72.3 and 75% for 50 and 100 cm depths, respectively) and macro-organisms at 50 cm depth (9.8% e.g. *Gammarus*, Ephemeroptera, Coleoptera). In contrast, we observed the disappearance of all hypogean organisms, while Nematoda, Oligocheta and Chironomidae did not vary significantly.

The decrease and return of microcrustaceans were each linked to the species present (Tableau 4-2). Microcrustaceans were dominated by the Ostracoda that represented more than 80% of the assemblage over the 30-year period, except in 1987 where Cyclopoïda increased to 68.2%. The Ostracoda species present slowly changed with a progressive disappearance of *Prionocypris zenkeri* (from 69% in 1979–80 to 0% in 2010; Tableau 4-2). This species lives in aquatic vegetation and gently flowing water. At the same time, the proportion of *Cypria ophthalmica* increased (from 6.9% to 39.3%). This species lives in muddy fine sediment and can swim in stagnant water. Cladocera represented less than 0.2% before 1987 but increased thereafter to 5% in 2010 (*Alona quadrangularis* and *Biapertura affinis*, frequently dominant in alluvial wetlands).

Tableau 4-2 : Abundance and percent of microcrustaceous at 50 cm depth in the Meant river (site M2) over the thirty-years period. Ostracoda was identified to species level (N = abundance and % = percent of taxa regarding the total abundance of microcrustaceous. Percent of Ostracoda species was calculated regarding the total abundance of Ostracoda.

Date	1979		1980		1981		1987		1990		2010	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
Total	2026	100	692	100	890	100	44	100	49	100	683	100
<i>Cladocera</i>	1	0.05	-	-	2	0.2	-	-	1	2.0	34	5.0
<i>Cyclopoida</i>	86	4.2	9	1.3	24	2.7	30	68.2	4	8.2	33	4.8
<i>Harpacticoida</i>	273	13.5	6	0.9	12	1.3	4	9.1	3	6.1	34	5.0
Ostracoda	1666	82.2	677	97.8	852	95.7	10	28.6	41	83.7	582	85.2
<i>Prionocypris zenkeri</i>	1149	69.0	254	37.5	426	50.0			1	1.4		
<i>Cyclocypris ovum</i>	326	19.5	374	55.3	380	44.6	7	70.0	10	24.3	294	50.5
<i>Cypris ophthalmica</i>	115	6.9	36	5.3	15	1.8	2	20.0	9	21.4	229	39.3
<i>Candona candida</i>	19	1.1	4	0.7	8	0.9					36	6.1
<i>Potamocypris sp.</i>	19	1.1			8	0.9	1	10.0	1	2.9	3	0.5
<i>Herpetocypris reptans</i>	19	1.1							4	8.6	9	1.5
<i>Ilyocypris bradnyi</i>	19	1.1	4	0.7	8	0.9					9	1.5
<i>Cypridopsis vidua</i>			4	0.7	8	0.9						
<i>Limnocythere inopinata</i>											1	0.2
Unidentified									29	70.7		

I.3.d. Changes in invertebrate community at the floodplain scale

At the floodplain scale, total abundance of invertebrates (Figure 4-6) was lower in 2010 than in 1987 at both the 50 cm and 100 cm depth, i.e. 332 ± 68 and 80 ± 25 compared to 439 ± 40 and 233 ± 44 individuals, respectively (p-values<0.01). The Shannon index (Figure 4-6) also decreased at both 50 cm and 100 cm depth, from 1.81 ± 0.03 to 1.44 ± 0.04 (F=7.01, p-value<0.05) and to 1.74 ± 0.03 to 1.13 ± 0.05 (F=11.58, p-value<0.01), respectively.

No significant change was observed for the percentage of hypogean fauna and the percentage of shredders at the floodplain scale when the seven stations were considered together (Figure 4-6, all stations).

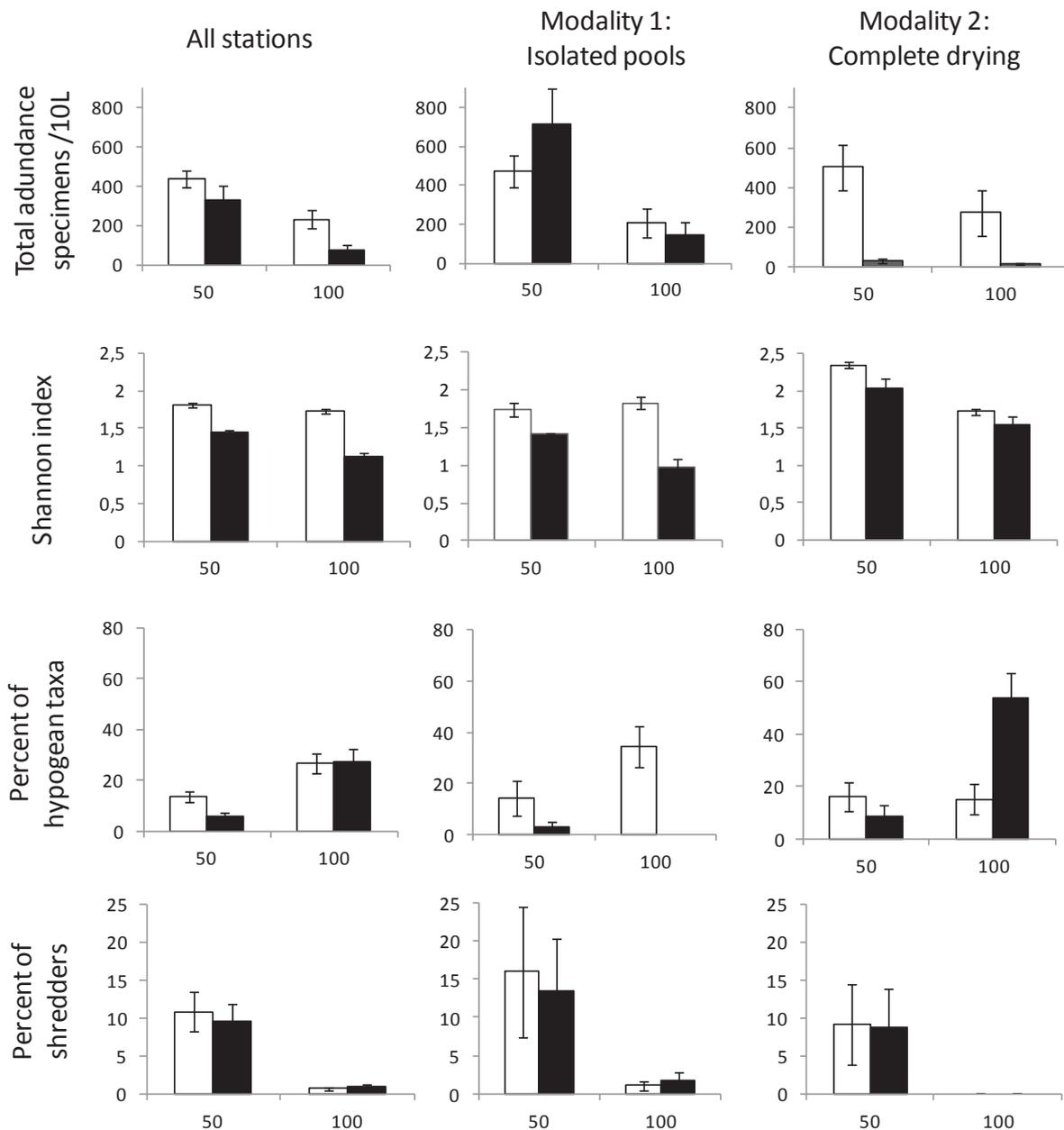


Figure 4-6 : Between dates variation (white = 1987, black = 2010) of total abundance, diversity (Shannon index), percent of hypogean taxa and percent of shredders on the whole floodplain (n=7), and according drying modalities: formation isolated pool (n=3) or water disappearance (n=3), at 50 cm and 100 cm depth.

Chapitre 4 : Assèchement à moyen terme et impact *in natura* sur la structure des communautés d'invertébrés interstitielset impact *in natura*

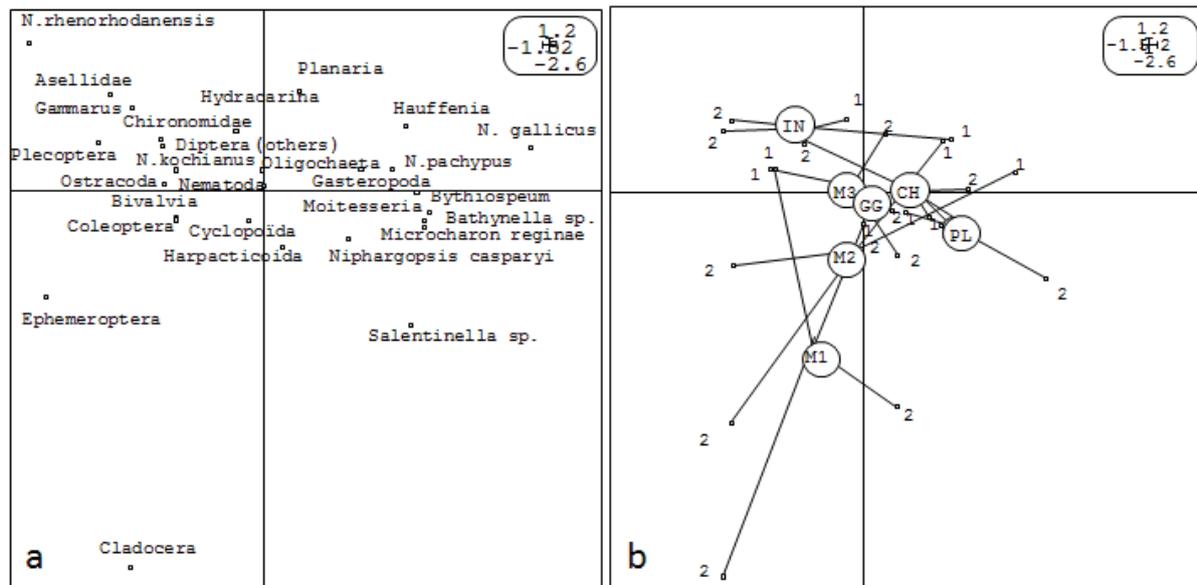


Figure 4-7 : Correspondence Analysis (COA) of interstitial assemblages data from the entire floodplain of the Rhône river between 1987 and 2010, using $\log(x + 1)$ -transformed densities: (a) Ordination diagram of taxa, (b) Mean factorial scores of sites (1=M1, 2=M2, 3=M3, 4=IN, 5=CH, 6=PL, 7=GG). Individual points represent sampling dates (1=April 1987, 2=April 2010)

The second COA (Figure 4-7), performed on the fauna collected at the seven sites between 1987 and 2010, distinguished two different types of station according their temporal changes. The first group, which included stations IN, M2 and M1, was characterized a shift of their mean factorial scores on the first axis from the positive side (1987) to the negative side (2010). In these stations, the temporal variation corresponded to an increase in total abundance at 50 cm depth (from 473 ± 79 to 711 ± 183 ; $F=11.65$, $p\text{-value}<0.05$; Figure 4-6, modality 1) without any change at 100 cm depth (from 205 ± 73 to 142 ± 73 ; $F=3.75$, $p\text{-value}>0.05$). The diversity decreased at both depths, from 1.73 ± 0.09 to 1.41 ± 0.01 ($F=368$, $p\text{-value}<0.01$) and from 1.82 ± 0.08 to 0.97 ± 0.12 ($F=121$, $p\text{-value}<0.01$) at 50 cm and 100 cm depth, respectively. The main change consisted in a strong decrease of the hypogean taxa at both depths (from 14.3 ± 6.7 in 1987 to $3.2 \pm 1.8\%$ 2010 at 50 cm and disappearance at 100 cm depths), while microcrustaceans became dominant in 2010 (i.e. appearance of Cladocera, and increase in Cyclopoidae, Harpacticoida and Ostracoda). Benthic macroinvertebrates (i.e. *Gammarus*, Ephemeroptera and Bivalvia) also either increased or appeared at 50 cm (from five to 43, from 0 to 13, and from 0 to 27 individuals, respectively), leading to a predominance of shredders (mainly *Gammarus*, *Asellus*) that still represented more than

13.5% at 50 cm depth in 2010. Finally, the abundances of Oligochaeta, Nematoda and Chironomidae did not vary.

The second group of stations (M3, CH, and PL) followed a reverse pattern with the factorial score on the first axis changing from the negative to the positive side because of a strong decrease in total abundance at both depths, from 502 ± 113 to 30 ± 10 ($F=7.89$, $p\text{-value}<0.05$) and from 273 ± 113 to 18 ± 6 ($F=9.29$, $p\text{-value}<0.05$) for 50 and 100 cm depths, respectively (Figure 4-6, modality 2). The diversity also decreased at both depths, from 1.96 ± 0.04 to 1.56 ± 0.14 ($F=176$, $p\text{-value}<0.01$) and from 1.6 ± 0.03 to 1.28 ± 0.1 ($F=156$, $p\text{-value}<0.01$) at 50 cm and 100 cm depths, respectively. The changes consisted in a decrease of benthic taxa and an increase of the hypogean component at 100 cm depth (from 15.1 ± 5.6 in 1987 to $53.9 \pm 9.6\%$ in 2010), especially the hypogean crustaceans (*Niphargus*, *Salentinella*, *Microcharon reginae*) and the hypogean gastropods (*Bythiospeum*, *Moitesseria* and *Hauffenia*). For the two dates, the shredders were relatively low and represented less than 9.2% at 50 cm depth, and disappeared at 100 cm depth.

The assemblages did not vary at the site GG. The abundances of hypogean organisms remained stable and microcrustaceans dominated the assemblages at the two dates. These latter consisted of species tolerant to drought (i.e. *Bradleystrandesia reticulata* and *Pseudocandona albicans*).

I.4. Discussion

I.4.a. Effect of environmental changes on interstitial assemblages during the last 30-year period

These results showed that interstitial assemblages of the wetlands of the Rhône river floodplain were progressively affected by global changes and groundwater depletion. Most groundwater organisms disappeared from the assemblage while stagnant water fauna either appeared or increased. This finding supports our first hypothesis (H1). Over the thirty-year period, we observed a covariation between climate changes (in terms of precipitation and temperature) and the decrease of abundance and diversity of interstitial fauna. Indeed, the two major drying periods, 1987 and 1990, presented the lower value for all metrics. Moreover, during a near-normal year (2010), the interstitial assemblages did not return to the composition observed before the successive drying events of the last decades. Two

explanations can be proposed to explain this lack of resilience. Firstly, whatever the short-term climatic events, the long-term lowering of groundwater levels at the floodplain scale deeply changed the hydrological characteristics of the floodplain wetlands (general decrease in groundwater contribution to surface systems), leading to permanent modifications in the assemblage composition. Secondly, several successive drying events may continue to affect the interstitial assemblages that were deeply affected (a type of "memory" of preceding drying events), as proposed for benthic assemblages in an intermittent river (Datry et al., 2011). As a result, an increase in intensity and frequency of drought (Arnell et al., 1996) may increase their impact on interstitial assemblages.

1.4.b. Effect of drying modalities on the response of interstitial assemblages

At the floodplain scale, the lowering of groundwater levels and the resulting increase of drying has led to a decrease in abundance and diversity of the interstitial assemblages, especially the hypogean part of the community. We also hypothesized that the drying modality (i.e. isolated pools or complete drying) and the distance of water bodies from the main channel) may affect the response of invertebrate assemblages. The present results do not support a clear effect of the distance from the main channel but do support a major role of the nature of flow recession in the wetland and the resulting drying modality (isolated pool vs. complete water disappearance) in the responses of interstitial assemblages. This finding partly supports our second hypothesis (H2), with a clear dominance of the drying modality compared to the distance to the main channel.

When the flow recession induces the formation of isolated pools, the abundance of interstitial invertebrates may increase. The interstitial habitat is recognized to play a refugium role for benthic taxa (Dole-Olivier, 2011). By degrading the quality of water flow, the lowering of surface water during the warm season may induce a vertical migration of benthic invertebrates (increase of abundance at 50 cm depth). The ability of the interstitial habitat to provide refuges during such disturbances will depend on its physical characteristics (e.g. sediment grain size), and its effectiveness will depend on a range of factors that may act independently or in concert, many of which are determined by morphogeological and hydrological characters: sediment/pore size and permeability, stability and sediment erosion, and the magnitude, frequency and duration of the disturbance (Olsen et al., 2010; Robertson & Wood,

2010). We also observed a decrease or a disappearance of the hypogean component, potentially linked to competition with benthic organisms.

In contrast, when the morphology and hydrology of the wetland induce a complete drying, the rapid disappearance of surface water leads to a strong decrease in benthic invertebrate abundances. On the other hand, abundance and diversity of the hypogean component remain stable or even increases. This may be explained by lower competition processes with the benthic fauna. Moreover, during complete drying, the interstitial flow may continue within the sediments. In this case, vertical hydrological connections may be interrupted (Boulton & Stanley, 1995; Robertson and Wood, 2010) and the interstitial habitat may represent a highly stable environment, close to the groundwater conditions. Fowler and Death (2001) showed that higher stability of the interstitial habitat enhances abundances of hypogean animals. This situation was observed at station PL, where the abundance of *Microcharon reginae* increased.

I.5. Conclusion

In conclusion, this study was the first to focus on long-term changes in wetland invertebrate assemblages over three decades. The impact of global changes and the increase of drying frequency and intensity appeared to be more complex than generally described. Drying modality and groundwater connection enhanced diversity of the habitat and responses of interstitial invertebrates. Our study focused on fauna collected before the summer low water period. Future studies may explore the consequences of interstitial assemblage changes during this low flow period, when drying events and environmental changes are more severe, and investigate the consequences of changes in interstitial assemblages on the functioning of wetlands, especially regarding the proportion of the benthic and the hypogean communities found in the hyporheic zone.

Partie II - Intensification des étiages et contribution à l'évolution des communautés à long terme.

II.1. Matériel et méthodes

La même procédure d'échantillonnage que celle utilisée pour étudier les assemblages interstitiels printaniers des lônes de Jons (cf. partie I) a été utilisée au cours des campagnes d'été 1987 et 2010. Les sites sont classés selon les deux mêmes modalités (« isolated pool » vs « complete drying »). Cependant l'intensification des modifications observées au cours de l'étiage permet d'identifier des comportements différents au sein de chacune des modalités et de hiérarchiser les sites à travers des gradients d'intensité (de IN vers M2 puis M1 et GG pour la modalité « isolated pools », et de M3 vers CH puis PL pour la modalité « complete drying »).

Afin d'évaluer les différences de structure des assemblages d'invertébrés interstitiels avant et pendant les étiages 1987 et 2010, nous avons réalisé une analyse par positionnement multidimensionnel non-paramétrique (Non-Metric Multidimensional Scaling, NMDS) avec des distances de Bray-Curtis, associée à des Analyses de Similarité (ANOSIM) pour tester l'effet des différents facteurs (année, étiage, modalité d'assèchement). Ces analyses statistiques ont été réalisées en utilisant le logiciel R (packages 'Mass' et 'Vegan') avec un risque $\alpha = 0.05$.

Enfin, les différences entre les indices de structure (Abondance totale, abondance des taxons hypogés, abondance des crustacés décomposeurs et abondance des microcrustacés) sont testées par Model Linéaire Général (GLM), avec la modalité d'assèchement (isolated pool et complete drying), l'intensité d'assèchement au sein de chaque modalité (faible, modéré, fort), et la saison (avant et pendant étiage) comme facteurs fixes, avec imbrication de la profondeur et de la typologie à l'intérieur de la modalité d'assèchement et les années en tant que mesures répétées. Pour toutes les variables, les tests posthoc HSD de Tukey sont utilisés pour les comparaisons multiples. Ces analyses statistiques ont été réalisées en utilisant le logiciel Statistica 7 (StatsoftTM, Tulsa, USA) avec un risque $\alpha = 0.05$.

II.2. Résultats

La NMDS réalisée sur les assemblages faunistiques (printemps et été) de 1987 et 2010 révèle une dérive des communautés interstitielles entre 1987 et 2010 (Figure 4-8, ANOSIM, $p=0.003$). Lors de l'étiage 1987, la dérive des communautés entre le printemps et l'été est négligeable (petite ellipse, $p=0.14$) alors que pendant l'étiage 2010, les variations sont significatives (large ellipse, $p=0.02$). Les communautés de printemps étant similaires dans cette analyse ($p=0.19$), l'étiage 2010 entraîne donc une dérive entre les communautés estivales ($p=0.05$).

Dans l'article précédent, ces mêmes différences entre printemps 1987 et 2010 étaient significatives. Cet écart statistique résulte du fait que deux jeux de données distincts ont été utilisés. En effet, observées indépendamment (article précédent), les communautés de printemps dérivent clairement. Cependant, cette dérive est beaucoup moins importante que celle observée lors des étés. Lorsque toutes les saisons sont analysées simultanément (cas présent), seules les variations les plus importantes (ici, estivales) restent significatives et les variations de moindre importance (ici, entre printemps) sont relayées au second plan et deviennent alors négligeables, bien que réelles.

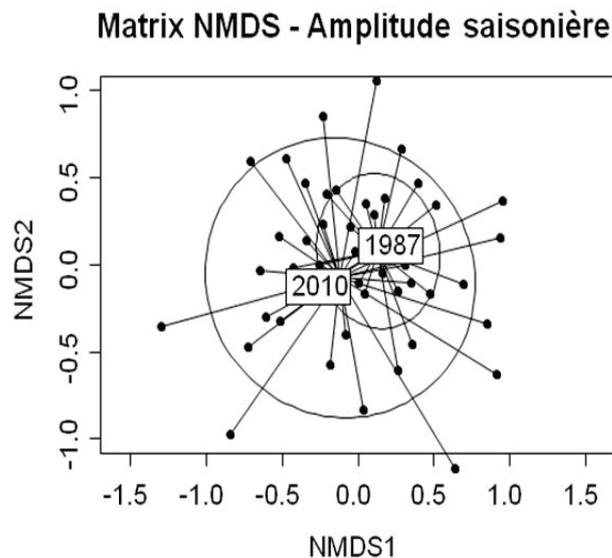


Figure 4-8 : Représentation factorielle de l'impact des étiages issue de la NMDS réalisée sur les assemblages interstitiels (-50 et -100 cm de profondeur) des lônes de Jons (7 sites) prélevés avant et pendant les étiages de 1987 et 2010. Les ellipses représentent les amplitudes de variations saisonnières au cours de chacun des étiages.

D'autre part, l'analyse révèle un important effet de la modalité d'assèchement sur la structure des communautés interstitielles (ANOSIM, $p=0.004$). L'impact de la modalité d'assèchement (« isolated pool » vs « complete drying ») est négligeable en 1987 (Figure 4-9a, $p=0.77$). Cependant, les sites « isolated pools » (IN, M1 et M2) se distinguent fortement des sites « complete drying » (M3, CH, et PL) au cours de l'étiage 2010 (Figure 4-9b, $p<0.001$).

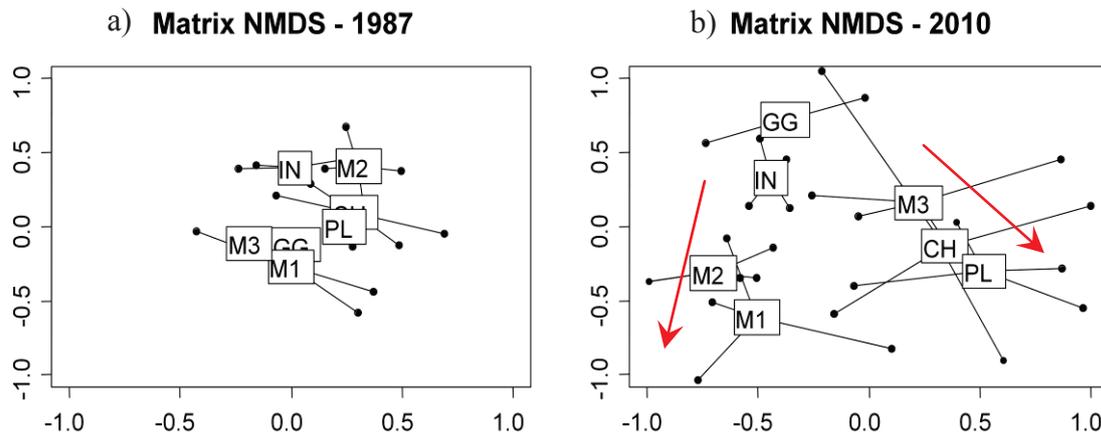


Figure 4-9 : Représentations factorielles des sites issues de la NMDS réalisée sur les assemblages interstitiels (-50 et -100 cm de profondeur) des lônes de Jons (7 sites) prélevés avant et pendant les étiages de 1987 (a) et 2010 (b). Les fleches représentent les gradients d'intensité d'assèchement des sites en 2010, respectivement pour les mouilles isolées (« isolated pools », à gauche) et les assecs complets (« complete drying », à droite). Note : le site GG, mouille fortement isolée et impactée par l'étiage, est caractérisé par une communauté hautement spécialisée et se retrouve de fait exclu du gradient « isolated pools ».

En 2010, la composition faunistique des assemblages interstitiels (Figure 4-10) des sites « isolated pool » est caractérisée par la prédominance de microcrustacés (essentiellement Cladocères) et le développement de taxons benthiques prédateurs (Odonates, Héétéroptères, Mégaloptères) alors que la communauté des sites « Complete drying » est caractérisée par la prédominance de mollusques (*Moitesseria* sp., *Bythiospeum* sp.) et crustacés (*Salentinella* sp., *Microcharon* sp., *Niphargus* sp.) typiquement hypogés. De plus, dans chacune des modalités, les différents sites s'organisent autour d'un gradient d'intensité des modifications faunistiques (de IN vers M2 puis M1 pour les « isolated pool » et de M3 vers CH puis PL pour les

« complete drying »). Le site GG (« isolated pool ») présente néanmoins un comportement différent, résultant du développement d'une communauté peu diversifiée et uniquement caractérisée par des taxons tolérants ou indifférents (chironomes, bivalves et gastéropodes). Les communautés des sites les moins affectés par l'étiage (IN et M3) sont les plus diversifiées, et sont caractérisées par le maintien des décomposeurs (*Gammarus pulex*, *Asellus aquaticus*), des taxons EPT et de nombreuses espèces de *Niphargus sp.*. A l'inverse, les communautés des sites les plus fortement impactés par l'assèchement (GG et PL) sont caractérisées par une diversité plus faible et par la disparition des décomposeurs toute l'année. Contrairement à la communauté du site GG, dominée par des taxons benthiques tolérants, la communauté du site PL est dominée par les taxons hypogés (*Microcharon*, *N. pachypus*, *Salentinella sp.*).

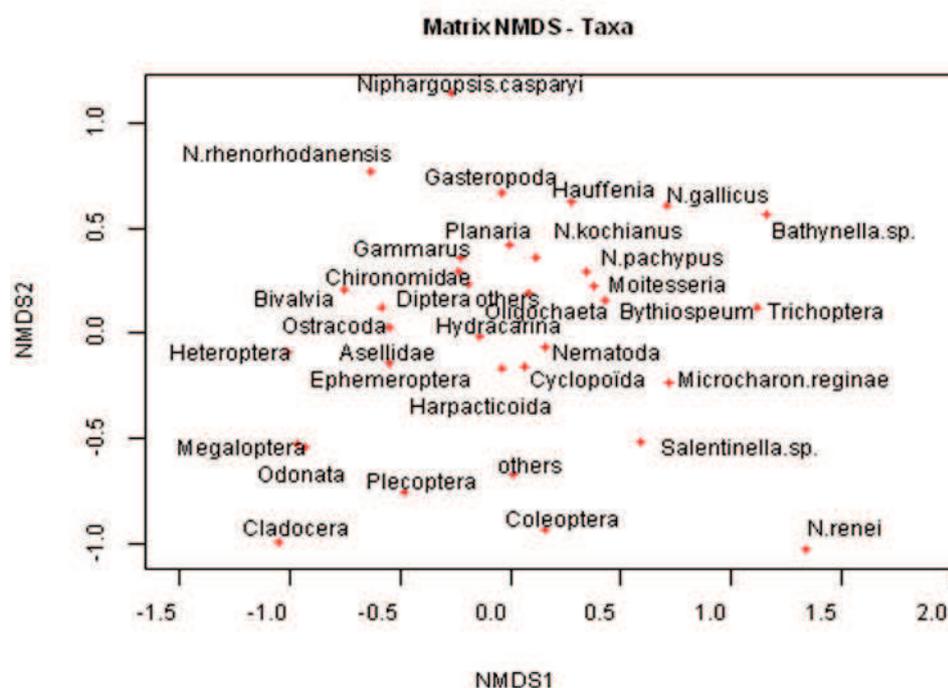


Figure 4-10 : Représentation factorielle des taxons issue de la NMDS réalisée sur les assemblages interstitiels (-50 et -100 cm de profondeur) des lônes de Jons (7 sites) prélevés avant et pendant les étiages de 1987 et 2010.

II.3. Discussion

Ces résultats démontrent que les communautés interstitielles n'étaient pas/peu impactées par l'étiage en 1987, mais significativement modifiées par l'étiage en 2010. De plus, bien que la dérive des communautés interstitielles entre les printemps 1987 et 2010 soit

faible dans cette analyse, elle est significative entre les deux années ($p=0.003$). De plus, les deux modalités d'assèchement des sites observées en 2010 se traduisent par deux patterns de réponses distincts des communautés interstitielles.

Au sein de chacune de ces modalités, les assemblages interstitiels de chaque site s'organisent sur un gradient d'intensité de changement faunistique, identique au gradient d'intensité de changements des propriétés physicochimiques et de dégradation des habitats aquatiques (régimes hydrologiques décrits dans le premier article, dégradation saisonnière ou stable et durable). La dérive des communautés observée à moyen terme, que ce soit au printemps (également décrite dans le précédent chapitre) ou au cours de l'été, pourrait donc être due à la succession d'étiages et à une pression de sélection estivale de plus en plus importante, accompagnées d'une résilience partielle des communautés d'une année sur l'autre, modifiant durablement la structure des communautés. L'hypothèse selon laquelle l'étiage pourrait être à l'origine de la dérive observée à moyen terme semble donc renforcée.

Ce phénomène a été observé précédemment au sein des rivières intermittentes (Datry et al., 2010), et confirme l'impact grandissant des étiages sur les assemblages interstitiels en fonction de leur fréquence et de leur intensité.

Robertson et Wood (2010) ont émis une hypothèse selon laquelle la communauté benthique des rivières sujettes à des perturbations est dominée par les espèces les plus aptes à s'enfouir et se réfugier dans la zone hyporhéique au cours de la perturbation, en fonction de leurs traits biologiques respectifs. Nos résultats suggèrent que l'enfouissement des invertébrés benthiques en réponse à l'intensification des étiages n'est pas homogène et dépend également de la modalité d'assèchement. En effet, les macroinvertébrés benthiques Ephéméroptères, Plécoptères, Odonates, Mégaloptères et Hétéroptères ne sont retrouvés que dans les sites « isolated pool ». Ceci pourrait s'expliquer par une rupture de la connectivité verticale dans les sites durablement asséchés, la capacité d'enfouissement des organismes étant alors limitée (Fritz et al., 2004) voir impossible (Chakona et al., 2008). De plus, Bonada et al. (2007) ont démontré que les communautés des sites méditerranéens, régulièrement asséchés, sont caractérisées par des traits biologiques permettant la synchronisation du cycle de vie aux perturbations, favorisant l'émergence des adultes aériens lors de l'assèchement. Ce phénomène pourrait également expliquer pourquoi les EPT et insectes prédateurs ne sont pas retrouvés dans le milieu interstitiel des sites « complete drying », privilégiant l'émergence à l'enfouissement. Enfin, la réduction de la taille de l'habitat dans les « isolated pools » induit une augmentation de la densité des organismes en surface (Lake, 2003), favorisant les

prédateurs (Nhiwatiwa et al., 2009) et l'enfouissement des individus vers des zones moins peuplées.

Enfin, la variation de la structure des communautés d'invertébrés des cours d'eau intermittents résultent en premier lieu de la disparition progressive des taxons sensibles (Arcsott et al., 2010). Ce phénomène est clairement observé pour les crustacés décomposeurs, et plus particulièrement *Gammarus* sp. qui tend à disparaître rapidement quelque soit la modalité d'assèchement. La sélection d'individus spécialisés et/ou indifférents n'est que plus tardive et a lieu essentiellement au sein des sites durablement affectés par l'étiage (GG et PL), privilégiant les espèces indifférentes ou caractéristiques des eaux eutrophes dans les mouilles isolées (chironomes, mollusques) et les espèces hypogées lors d'un assec complet.

Conclusions du chapitre

A moyen terme, les changements globaux et l'assèchement des zones humides fluviales affectent les communautés d'invertébrés interstitiels. La variabilité interannuelle est négligeable face aux modifications de structure progressive induites par les changements globaux.

La modalité d'assèchement joue également un rôle prépondérant sur la nature des réponses de la communauté interstitielle, réponses qui diffèrent significativement entre la formation d'un bassin isolé et un assec complet. De fait, la réponse globale à l'échelle de la plaine alluviale est plus difficile à appréhender et dépend des conditions hydrogéologiques locales. Cependant, la dérive estivale des communautés d'invertébrés interstitiels observée au cours de l'été 2010 dans les zones humides du Rhône est comparable à celle observée à moyen terme au sein des zones humides de l'Ain (Chapitre 3), à savoir, une diminution de la proportion relative de taxons stygobies lors de l'enfouissement des taxons benthiques. Toutefois, les taxons stygobies persistent lors d'assec complet, alors que les taxons benthiques sont les plus affectés et tendent à disparaître du milieu interstitiel.

Lors de l'été 2010, des profils verticaux de plusieurs paramètres physicochimiques ont été réalisés depuis la surface jusqu'à 1 mètre de profondeur, dont la teneur en oxygène (Figure 4-11). Ces derniers attestent de la dégradation de la qualité du milieu dans les eaux superficielles des sites sujets à des étages sévères (hypoxie, 1.98 ± 0.8 mg/l d'O₂) et le maintien de conditions favorables dans leur milieu interstitiel (5.24 ± 21 mg/l d'O₂). Ils renforcent l'hypothèse selon laquelle l'augmentation de la densité des espèces benthiques dans la zone interstitielle de ces zones humides serait la conséquence de processus de migration active et d'échappement aux mauvaises conditions de surface.

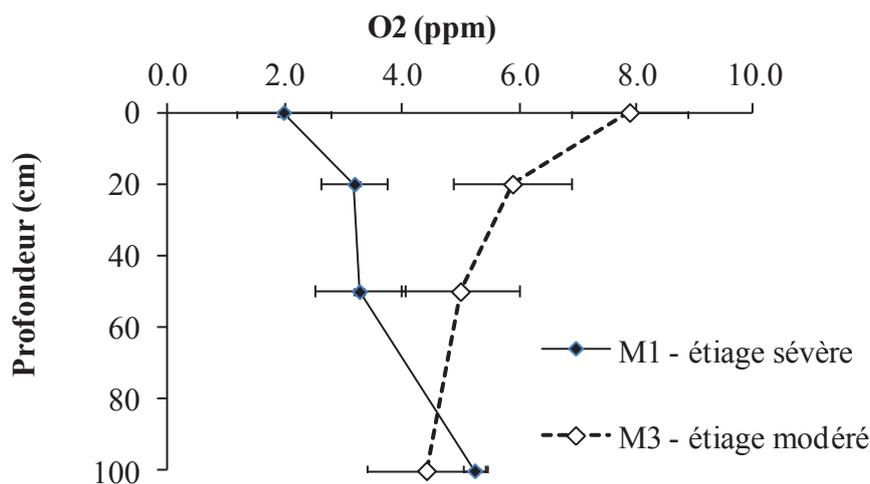


Figure 4-11 : Exemple de variations verticales de la teneur en oxygène dans le milieu interstitiel de sites sujets à étiage modéré (M3) et à étiage sévère (M1).

Enfin, le fait que les assemblages interstitiels de printemps soient progressivement modifiés au cours des 30 dernières années, avant même que ne commence l'étiage, et ce de façon identique à ce que l'on observe lors d'un étiage intense (2010), suggère que la dérive à moyen terme est bien conséquente à la succession des étiages et à une résilience seulement partielle des communautés après chaque épisode.

De plus, ces modifications de structure des assemblages interstitiels sont d'autant plus importantes dans les sites les plus durement et durablement touchés par les étiages. La succession d'étiages exerce donc une pression de sélection de plus en plus importante sur les communautés d'invertébrés interstitiels.

La modification des assemblages interstitiels pourrait entraîner des modifications du fonctionnement des zones interstitielles, notamment pour ce qui concerne le processus de bioturbation et de recyclage de la matière organique, tous deux fonctions de l'abondance des invertébrés.

Les gradients d'intensité de modifications d'habitat et de structure observés en 2010, définis dans l'espace, pourraient également être interprétés à travers le temps et illustrer l'évolution d'un même site à l'échelle décennale. Ainsi, nous pouvons proposer un modèle conceptuel d'évolution de la communauté interstitielle d'un site en fonction de sa modalité d'assèchement et de son intensité actuelle (Figure 4-12).

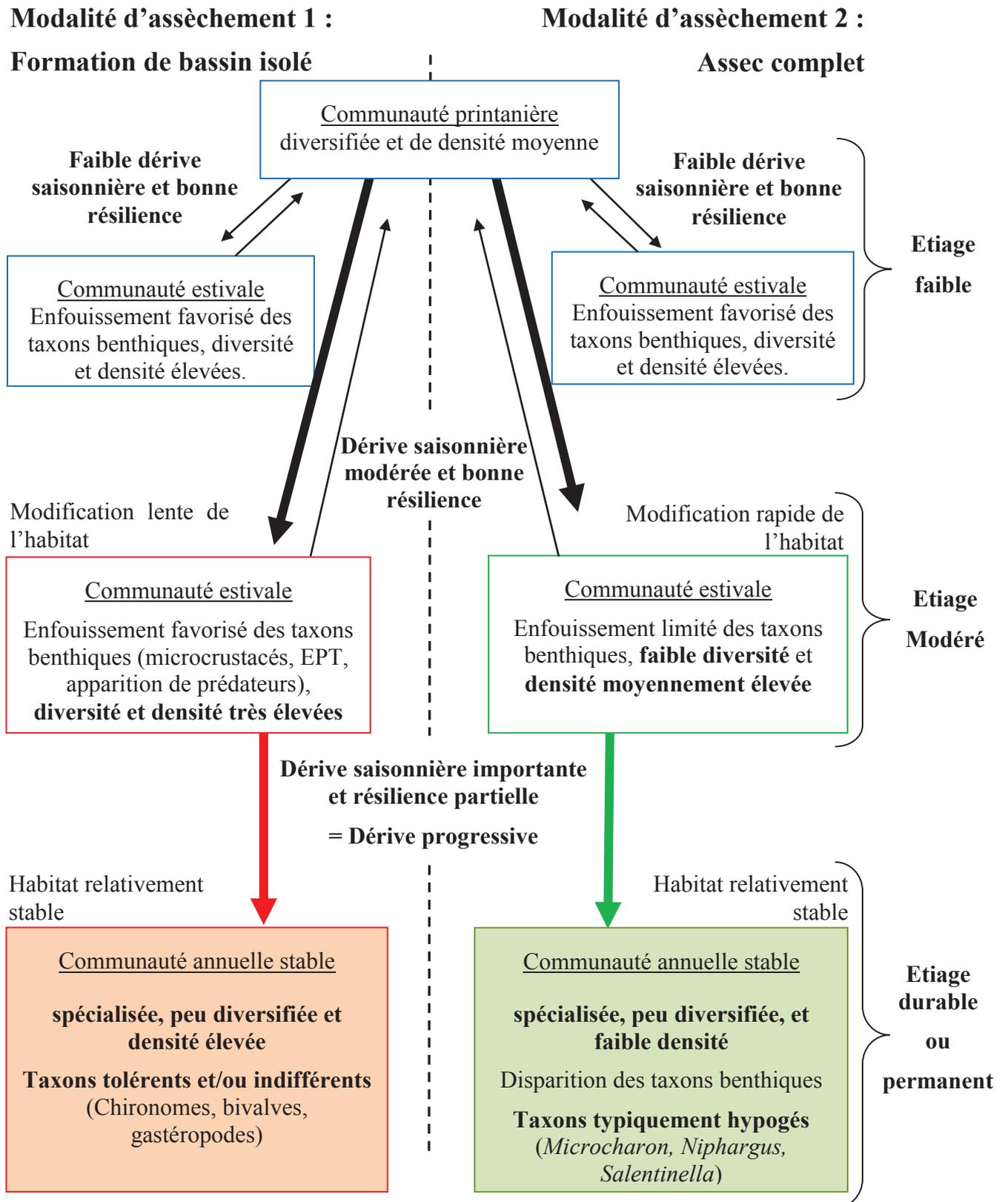


Figure 4-12 : Modèle conceptuel d'évolution de la communauté d'invertébrés interstitiels des zones humides en fonction de la modalité d'assèchement (de gauche à droite) et de l'intensité de l'étiage (de haut en bas).

Chapitre 5

Impact de l'étiage et expérimentations en laboratoire : effets de la température, de l'ammonium et de l'exondation des ressources



Crustacés décomposeurs (*Gammarus pulex*) consommant une feuille morte d'aulnes (à gauche)
et culture de macrophytes éxondés (*Berula erecta*) en microcosme (à droite).

Introduction générale

Les changements globaux et les assèchements des zones humides devraient causer de profondes modifications des paramètres physicochimiques de l'eau. En réponse au réchauffement climatique, de la contraction du volume d'eau dans les zones asséchées, et de la déconnection des eaux de surface et des eaux souterraines, la température des milieux aquatiques devrait augmenter de façon significative (IPCC, 2007). Le développement des activités humaines (agriculture, urbanisation et industrialisation), devraient favoriser les apports en solutés organiques et nutriments, dont la concentration sera accentuée par la diminution des volumes d'eau induite par l'assèchement. L'ammonium/ammoniac ($\text{NH}_4^+/\text{NH}_3$) est un polluant inorganique azoté majeur des hydrosystèmes d'eau douce (Alonso et Camargo, 2004 ; Prenter 2004), résultant de la biodégradation de la matière organique, de ruissellements agricoles, d'effluents industriels ou urbains (Williams et al., 1996 ; Lefebvre et al., 2007 ; Piscart et al., 2009). L'ammonium (NH_4^+), forme ionisée relativement inerte en milieu aquatique représentant l'essentiel des apports, est en équilibre avec l'ammoniaque (NH_3), forme toxique entraînant des perturbations physiologiques et/ou la mortalité pour de nombreux organismes (Maltby et al., 1995 ; Alonso et Camargo, 2004). L'augmentation des températures et l'acidification des milieux aquatiques favorisent la forme NH_3 (Emerson et al., 1975).

Les amphipodes et isopodes benthiques jouent un rôle prépondérant dans les processus de dégradation de la matière organique particulaire (POM) dans les écosystèmes aquatiques d'eau douce (Cummins, 1979 ; Piscart et al., 2009, 2011). La réduction des populations d'amphipodes et d'isopodes aura donc un impact négatif sur le fonctionnement des écosystèmes (Piscart et al., 2011). Ces décomposeurs sont particulièrement sensibles à l'augmentation des températures (Cottin et al., 2012) et à la concentration en NH_3 (Maltby et al., 1995 ; Prenter et al., 2004). Cependant, les variations saisonnières et la synergie entre ces deux variables n'ont jamais été étudiées et ce malgré que des acclimations puissent se mettre en place. Enfin, les propriétés biomécaniques et qualitatives des ressources nutritives, qu'elles soient autochtones (macrophytes) ou allochtones (litières), contrôlent la capacité des décomposeurs à recycler la matière organique (Boiché et al., 2010). L'assèchement et la contraction des habitats induisent l'exondation des ressources et modifient leurs propriétés biomécaniques et qualitatives or peu d'études se sont intéressées à l'impact de ces modifications sur la consommation des décomposeurs, leur état physiologique ou encore leur contribution au fonctionnement des hydrosystèmes et le recyclage de la POM.

Afin de mieux comprendre l'impact de l'augmentation des températures et l'accumulation d'ammoniac, et de l'exondation des ressources sur le fonctionnement des écosystèmes, deux études successives ont été réalisées en laboratoire.

La première étude (cf. partie I) vise à évaluer la variation saisonnière et la synergie entre température et concentration en ammoniac sur la survie de trois crustacés typiques des zones humides (*Gammarus pulex*, *Gammarus roeselii* et *Asellus aquaticus*), à travers des tests léthaux (taux de mortalité) et subléthaux (consommation d'oxygène).

La seconde étude (cf. partie II) tend à évaluer l'impact de l'exondation des ressources sur les propriétés biomécaniques et qualitatives de macrophytes (*Berula erecta*), et les conséquences sur la consommation de ces macrophytes et l'état physiologique des crustacés. Dans un second temps, l'effet de concentration croissante d'ammoniac sur la consommation des macrophytes submergés et exondés, ainsi que sur la consommation de litière (feuilles d'Aulne) a également été évalué.

Partie I - Variation saisonnière de l'effet de la température sur la toxicité de l'ammoniac.

Cette partie fait l'objet d'une publication dans le journal *Chemosphere*.

“Seasonal variations of the effect of temperature on lethal and sublethal toxicities of ammonia for three common freshwater shredders”

ARNAUD DEHEDIN, CHRISTOPHE PISCART, and PIERRE MARMONIER

Abstract

In a context of global change, increases in temperature and in ammonia concentration should strongly affect the crustaceans of wetlands. We experimentally examined, at three different seasons (i.e. winter, spring, and summer), the effect of temperature (12, 18, and 24°C) on the lethal (survival rates) and sublethal (oxygen consumption) toxicity of unionized ammonia (NH₃) on the amphipods *Gammarus pulex* and *Gammarus roeselii* and the isopod

Asellus aquaticus. Our results demonstrate (1) a gradient of increasing tolerance and survival from *G. roeselii* to *G. pulex* and *A. aquaticus*, (2) an increasing toxicity of ammonia with temperature, and (3) a strong seasonal variation of the tolerance to ammonia, with a higher tolerance of individuals in winter than in summer. However, the sub-lethal effect of ammonia on the oxygen consumption rate was species dependant and changed according to temperature or season. Global change and resulting variations in Crustacean densities will potentially affect the ecosystem functioning (e.g. organic matter recycling).

I.1. Introduction

In a context of global change, the rise in temperature will cause several shifts in biotic and abiotic characteristics of rivers, lakes and wetlands (IPCC, 2007). Climate modification will induce increases in mean and extreme temperatures, but also modifications of precipitation patterns, with higher winter rainfall, dryer low water periods and more intense summer storms (Arnell, 1999). The resulting soil erosion, dysfunction in waste water management and agricultural intensification may increase nutrient loads in freshwater systems (Wagner and Benndorf, 2007; Jeppesen et al., 2009). For wetlands, the combination of the increase in temperature and in nutrient inputs and the reduction of water volume will result in an increased vulnerability to eutrophication (Heggenes and Dokk, 2001), a reduction of dissolved oxygen and a rise in ammonia concentration (Emerson et al., 1975).

Ammonia is an important inorganic contaminant of freshwaters (Alonso and Camargo 2004; Prenter et al., 2004), resulting from the biodegradation of organic matter (when oxygen availability is low), from agricultural runoff, animal farming, industrial wastes and urban sewage effluents (Lefebvre et al., 2007; Williams et al., 1986 ; Maltby, 1995; Piscart et al., 2009). The ionized form of ammonia (NH_4^+) is largely inert in aquatic environments, but the unionized form (NH_3) is highly toxic (Alonso and Camargo, 2004). This unionized form may cause mortality and other toxic effects on aquatic macroinvertebrates for concentrations higher than 0.38 mg NH_3 L⁻¹ (Williams et al., 1986; Alonso and Camargo, 2004; Prenter et al., 2004). For aquatic invertebrates, the toxic effects of ammonia are mediated by damages to the respiratory surfaces and by changes in the haemolymph pH (Colt and Armstrong, 1981). Additionally, the excretion of ammonia by gills is hindered by high external ammonia concentrations (Spicer and McMahon, 1994; Maltby, 1995). Increase in temperature induces an increase in metabolic rates with negative effects on most physiological and biochemical

processes (Wilson and Parker, 1996; Bat et al., 2000) and thus increases sensitivity to pollutants and the mortality rates of several aquatic invertebrates (e.g. cadmium for amphipods, Prato et al., 2009).

In most river benthic communities, amphipods and isopods are considered as the dominant shredders playing a crucial role in detritus processing in many freshwater ecosystems (Cummins, 1979; Piscart et al., 2009; 2011). The reduction of amphipods and isopods populations thus has a major effect on ecosystem functions (Piscart et al., 2011). Shredder survival is highly impacted by NH₃ (Alonso and Camargo, 2004; Prenter et al., 2004; Piscart et al. 2009); however, nothing is known about the combined effect of NH₃ and temperature on shredder crustaceans.

The aim of this study was hence to experimentally measure the combined effect of temperature and NH₃ on the health of shredder crustaceans through lethal (i.e. survival) and sub-lethal (i.e. oxygen consumption) responses. We chose three widely distributed freshwater crustaceans, the amphipods *Gammarus pulex* and *Gammarus roeselii*, and the isopod *Asellus aquaticus*. In our study area, *G. pulex* is an ubiquitous organism which has colonized low order streams, large rivers and slow flowing wetlands (Cottin et al. 2012 and literature cited therein), while *G. roeselii* is confined to the lower reaches of rivers (Roux, 1969) and *A. aquaticus* lives mainly in slow flowing and stagnant wetlands (MacNeil et al. 2002). In this context, we hypothesized (H1) a higher resistance to NH₃ of *A. aquaticus* compared to the amphipods (Malby, 1995) and of the ubiquitous *G. pulex* compared to *G. roeselii*. Because the sensitivity of organisms to toxics generally increases with temperature (Wilson and Parker, 1996; Bat et al., 2000; Prato et al., 2009), our second hypothesis (H2) was that the sensitivity to NH₃ would increase with temperature, especially for the two species of *Gammarus*, which live in flowing water where temperature and NH₃ concentration remain generally low. Finally, some studies highlighted seasonal variations in the sensitivity of populations naturally acclimated to several NH₃ concentrations (Maltby, 1995), which are generally higher in summer than in winter. The interaction between seasonal variations of crustacean physiology and their sensitivity to NH₃ was hence addressed and we hypothesized (H3) an increase in the tolerance to NH₃ from winter to summer, especially for *A. aquaticus*, which lives in slow flowing and stagnant wetlands where temperature and NH₃ often increase during summer low water periods.

I.2. Materials and methods

I.2.a. Study site and specimen collection

For each experiment, both amphipods (*Gammarus pulex*, *Gammarus roeselii*) and isopods (*Asellus aquaticus*) were collected one week before the experiment at the Méant wetland, a former channel of the Rhône River (45°48'N, 05°09'E). The water temperatures ranged between 8°C in winter and 23°C during the summer low flow period. Annual unionized NH₃ concentrations in water ranged from 0.002 to 0.043 mgNH₃ L⁻¹. After sampling, each species was maintained in a separate 10-L tank with aerated and filtered site water for one week, during which a gradual acclimatization of the animals to experimental temperatures was performed (i.e. to 12, 18 and 24°C). During this period, the animals were first fed stream-conditioned alder (*Alnus glutinosa*) leaves and then kept without food for two days before the experiment and during the 96h of the experiment. The animals were randomly selected in a wide range of adult sizes (between 6 and 15 mm total length) and physiological measures were then reported to body dry weight after freeze drying.

I.2.b. Lethal toxicity tests

Acute toxicity tests to NH₃ were conducted during winter, spring and summer 2011 (in January, April and July, respectively). For each temperature (i.e. 12°C, 18°C and 24°C), for each species and for each treatment, three tanks filled with test water and 12 animals were used. Survival to NH₃ was measured in control and seven nominal concentrations. After a preliminary experiment, two ranges of NH₃ concentrations were defined according to the species tolerance (>90% survivorship in control treatment and 100% mortality at maximal concentration): 0.1, 0.25, 0.5, 0.75, 1, 1.5, 2 mM NH₄Cl were dissolved in dechlorinated tap water for the two *Gammarus* sp. and 1, 5, 10, 15, 20, 25, 30 mM NH₄Cl for *A. aquaticus*. The concentrations of unionized NH₃ as nitrogen (mgNH₃ L⁻¹) were determined using aqueous NH₃ equilibrium calculations on the basis of mean values of water temperature and pH (Emerson et al., 1975). Dissolved oxygen, temperature and pH were monitored daily. Survival was checked after 24h, 48h, 72h, and 96h and dead animals were removed. Mortality was defined as the absence of movement even after being contacted.

1.2.c. Sublethal toxicity tests

A second bioassay was performed to assess the sublethal effect of NH₃ on the three species during winter and summer. The oxygen consumption was measured for low NH₃ concentrations (<LC25), corresponding to the four lower nominal concentrations used for the lethal test. The O₂ consumption rate was measured according to Maazouzi et al. (2011). Animals were put into respirometers (n = 12 for each species and each NH₃ concentration) maintained at 12, 18 and 24°C without movement, in order to reduce animal stress. The oxygen concentrations were measured in respirometers at the beginning and after a 24h, using an optical HQ40d (Hach Lange™) probe. Incubation duration was chosen to take into account the circadian rhythm of animals. The O₂ consumption rates were then expressed as the quantity of dissolved oxygen consumed per 1h per g of dry organisms (mgO₂ h⁻¹ mg⁻¹).

1.2.d. Statistical analyses

Standard logistic regression was fitted to determine the tolerance of each species by using the 'Logit' package of Statistica 7 (Statsoft™, Tulsa, USA). The response curve of a species describes the probability of the species to be alive, P, as a function of the NH₃ content. Lethal concentrations for 50 percent of the individuals were calculated at 24h (24h LC50) and 96h (96h LC50) from the logit equation (Piscart et al. 2007). The statistical comparisons of survival rates at 96h of the three species were tested using a mixed model ANOVA with temperature and species as fixed factors and the season of collection as repeated measurements to take into account the seasonal acclimatization of animals.

Spearman's rank correlation was used to correlate O₂ consumption rates with NH₃ concentrations. The differences in O₂ consumption rate of each species were tested using a mixed model ANOVA with temperature and species as fixed factors and the season of collection as repeated measurements to take into account the seasonal acclimatization of animals. The statistical comparisons among O₂ consumption rates of the three species according to season and temperature was only realized using the same level of stress (i.e. 24h LC25) in order to take into account the difference in the tolerance of animals among species, temperature and season.

For all tests, Tukey's HSD tests were used for multiple comparisons. All statistical analyses were performed using Statistica 7 (Statsoft™, Tulsa, USA) with a significance level $\alpha = 0.05$.

1.3. Results

1.3.a. Comparison of the three species

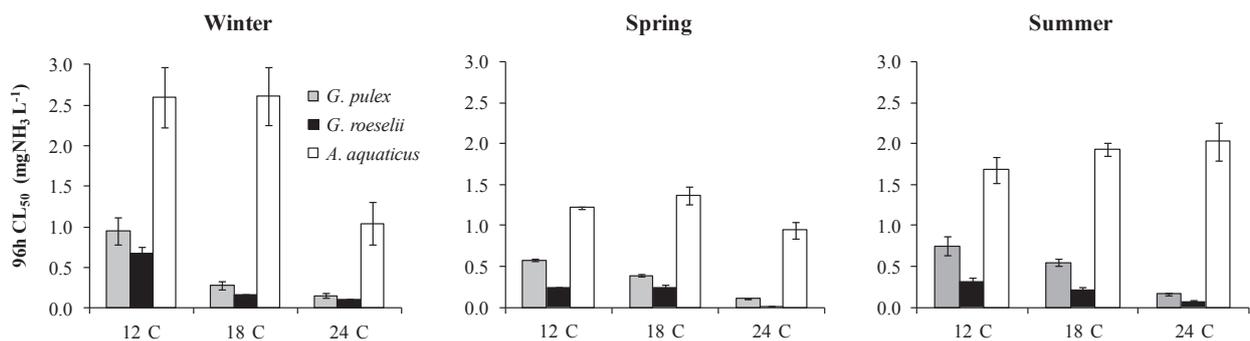
The mortality of animals increased with the NH₃ concentration and exposure time (Tableau 5-1).

Tableau 5-1 : Seasonal variation of the LC₂₅ and LC₅₀ values (mgNH₃ L⁻¹) after 24h and 96h for *Gammarus pulex*, *G. roeselii* and *A. aquaticus* at 12°, 18° and 24°C.

		LC25						LC50					
		12°C		18°C		24°C		12°C		18°C		24°C	
		24h	96h										
<i>G. pulex</i>	Winter	1,34 ± 0,6	0,61 ± 0,2	1,39 ± 0,1	0,09 ± 0	1,6 ± 0,4	0,01 ± 0	2,71 ± 2,2	0,95 ± 0,2	1,42 ± 0,1	0,28 ± 0	2,52 ± 0,8	0,16 ± 0
	Spring	0,82 ± 0,4	0,39 ± 0	0,32 ± 0,1	0,24 ± 0	0,31 ± 0	0,04 ± 0	0,96 ± 0,3	0,58 ± 0	0,46 ± 0	0,39 ± 0	0,39 ± 0	0,11 ± 0
	Summer	1,68 ± 0,2	0,42 ± 0,1	1,42 ± 0,1	0,02 ± 0,2	0,81 ± 0,2	0,01 ± 0,1	2,32 ± 0,1	0,75 ± 0,1	1,92 ± 0,2	0,55 ± 0	1,18 ± 0,2	0,17 ± 0
<i>G. roeselii</i>	Winter	1,17 ± 0,2	0,40 ± 0	1,08 ± 0,1	0,06 ± 0	0,71 ± 0,2	0,01 ± 0	2,03 ± 3	0,68 ± 0	1,19 ± 0,1	0,16 ± 0	1,04 ± 0,1	0,10 ± 0
	Spring	0,40 ± 0,1	0,15 ± 0	0,46 ± 0,1	0,14 ± 0	0,24 ± 0,1	0,03 ± 0	0,46 ± 0,1	0,25 ± 0	0,57 ± 0,1	0,25 ± 0	0,46 ± 0,1	0,02 ± 0
	Summer	0,91 ± 0,1	0,17 ± 0,1	0,68 ± 0	0,05 ± 0	0,22 ± 0	0,01 ± 0	1,26 ± 0,1	0,32 ± 0	0,87 ± 0,1	0,22 ± 0	0,36 ± 0	0,08 ± 0
<i>A. aquaticus</i>	Winter	2,91 ± 0,3	1,71 ± 0,3	3,08 ± 0,6	1,76 ± 0,3	3,83 ± 0,4	0,67 ± 0,2	3,63 ± 0,6	2,6 ± 0,4	4,14 ± 0,7	2,61 ± 0,4	5,2 ± 0,3	1,04 ± 0,3
	Spring	2,55 ± 0,2	0,74 ± 0,1	2,94 ± 0,2	0,71 ± 0,1	2,69 ± 0,3	0,02 ± 0,2	3,13 ± 0,2	1,22 ± 0	3,99 ± 0,4	1,36 ± 0,1	3,88 ± 0,2	0,95 ± 0,1
	Summer	2,68 ± 0,3	1,15 ± 0,1	2,83 ± 0,3	1,36 ± 0	2,59 ± 0,2	1,08 ± 0,1	3,41 ± 0,1	1,68 ± 0,2	3,81 ± 0,2	1,93 ± 0,1	3,43 ± 0,2	2,03 ± 0,2

For each treatment (seasons and temperatures), the mortality in control was always lower 15%. All logistic regressions were highly significant in all treatments (p -values < 0.001). The 96h LC50 for *A. aquaticus* ranged from 0.95 ± 0.1 to 2.03 ± 0.23 mgNH₃ L⁻¹ (depending on the season and the temperature) and was 5 to 15 times higher than those of the two amphipod species (

Figure 5-1, Tableau 5-2, p -values < 0.001), and the 96h LC50 for *G. pulex* (ranging from 0.11 ± 0.01 to 0.17 ± 0.02 mgNH₃ L⁻¹) was significantly higher than for *G. roeselii* (ranging



from 0.02 ± 0.01 to 0.1 ± 0.01 mgNH₃ L⁻¹) (

Figure 5-1, Tableau 5-2, $p = 0.001$).

Figure 5-1 : Seasonal variations of the mean lethal concentrations of NH₃ after 96h (96h LC50) of *Gammarus pulex*, *Gammarus roeselii* and *Asellus aquaticus* at 12°, 18° and 24°C.

For the same level of stress (i.e. 24h LC25), we observed significant differences in O₂ consumption rates among species (Figure 5-2, $F_{2,18} = 52.1$, $p < 0.001$) and among temperatures (Figure 5-2, $F_{2,18} = 35.1$, $p < 0.001$). We found a strong seasonal variation for amphipods, characterized by a higher O₂ consumption rate of both *G. pulex* and *G. roeselii* in summer than in winter (p -values < 0.001). For *A. aquaticus*, we also observed a seasonal variation, which was almost statistically significant ($p = 0.070$), considering the low sample size.

Tableau 5-2 : Comparisons of the 96h LC₅₀ with respect to species, temperature and season (mixed model ANOVA with species and temperature as fixed factors and the season of collection as repeated measurements).

Factors	df	F	P
Species	2	1077.6	<0.001
Temperature	2	104.8	<0.001
Season	2	57.7	<0.001
Species*Temperature	4	13.4	<0.001
Species*Season	4	28.0	<0.001
Season*Temperature	4	22.7	<0.001
Season*Temperature*Species	8	14.3	<0.001

1.3.b. Responses of Gammarus sp.

The 96h LC₅₀ decreased according to temperature (

Figure 5-1, $F_{2,18} = 104.8$, p-values < 0.001) for both amphipods. The decrease of 96h LC₅₀ was very steep between 12 and 18°C in winter while in summer the strongest decrease was between 18 and 24°C. An intermediate pattern was observed in spring. We observed that the tolerance to NH₃ was always higher at 12°C, but the tolerance at the intermediate temperature (18°C) increased according to the season.

The O₂ consumption rate was not always correlated with rising NH₃ concentrations. For *G. pulex*, a positive correlation was observed for high temperatures, at 24°C for both season and at 18°C in summer (Tableau 5-3, p-values < 0.006). For *G. roeselii*, the correlation between O₂ consumption and NH₃ concentration was lower (i.e. lower slopes) and observed only in winter whatever the temperature (Tableau 5-3, p-values < 0.010).

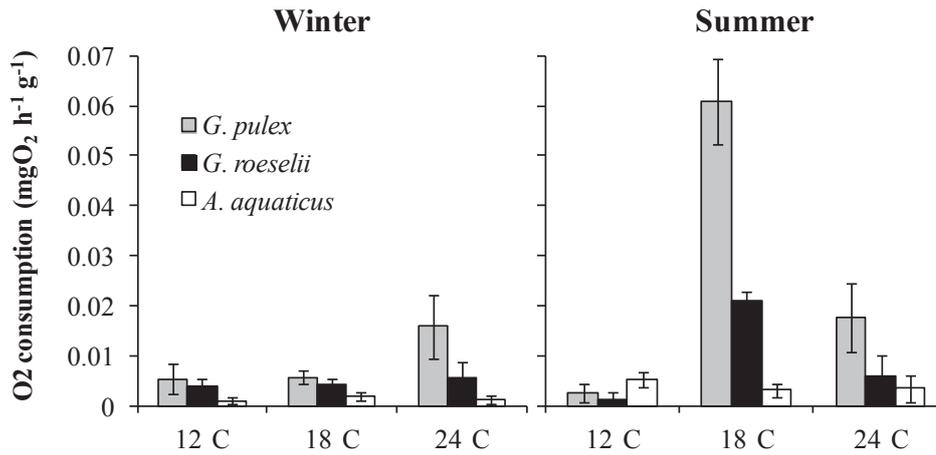


Figure 5-2 : Seasonal variation of the oxygen consumption rates of *Gammarus pulex*, *Gammarus roeselii* and *Asellus aquaticus* at similar stress levels (24h LC25, see values in Table 1).

I.3.c. Responses of *A. aquaticus*

The temperature had a significant effect on the tolerance to NH₃ for *A. aquaticus* (

Figure 5-1; F_{2,18} = 104.8, p-values < 0.001) but the effect differed according to the season. In winter, the tolerance to NH₃ was twice lower at 24°C than at lower temperatures. In spring, the tolerance were lower at 12 and 18°C than in winter (p-values < 0.001) but remained stable at 24°C (p = 1.000). In summer, the tolerances increase significantly at each temperature (p < 0.001) and the tolerance at 24°C is the highest in comparison with other seasons (p < 0.001).

No clear pattern of correlation between O₂ consumption rate for *A. aquaticus* and the NH₃ concentrations was observed neither with temperature nor season (Tableau 5-3). When correlations were significant, the slopes were lower than slopes observed for amphipods.

Tableau 5-3 : Comparisons of the O₂ consumption rate for the same stress level (i.e. 24h LC₂₅) with respect to species, temperature and season (mixed model ANOVA with species and temperature as fixed factors and the season of collection as repeated measurements).

Factors	df	F	P
Species	2	52.1	<0.001
Temperature	2	35.1	<0.001
Season	1	302.5	<0.001
Species*Temperature	4	15.9	<0.001
Species*Season	2	97.7	<0.001
Season*Temperature	2	268.4	<0.001
Season*Temperature*Species	4	134.7	<0.001

I.4. Discussion

I.4.a. Inter-specific differences

This study highlighted a great variability in ammonia sensitivity among crustacean species. The 96h LC₅₀ for the isopod *A. aquaticus* was five (in winter) to fifteen (in summer) times higher than for the two amphipod species. There was also an inter-specific difference in 96h LC₅₀ between the two amphipod species: *G. roeselii* being more sensitive than *G. pulex*. The 96h LC₅₀ for *G. pulex* at 12°C (ranging between 0.25 and 1.22 mgNH₃ L⁻¹) were in the same range as values observed in other studies on *G. pulex*: 1.69 mgNH₃ L⁻¹ (Williams et al., 1986) and 1.54 mgNH₃ L⁻¹ (Prenter et al., 2004). Our results also highlight that *G. pulex* is very tolerant to NH₃ in comparison with other amphipods such as *Crangonyx pseudogracilis*, *Gammarus duebeni celticus*, *Eulimnogammarus toletanus*, *G. roeselii* (Prenter et al., 2004; Camargo et al., 2005). Our first hypothesis (H1) of an increasing tolerance to NH₃ from *G. roeselii* to *G. pulex* and *A. aquaticus* is thus verified.

The 96h LC₅₀ measured for amphipods (from 0.02 to 1.36 and from 0.08 to 1.68 mgNH₃ L⁻¹ for *G. pulex* and *G. roeselii*, respectively) were below observed values of NH₃ concentrations in freshwater ecosystems, especially when water temperatures are higher than 18°C. Indeed NH₃ concentrations changed according to land use surrounding rivers (0.15; 0.33 and 0.19 mgNH₃ L⁻¹ for natural, agricultural and urban land uses respectively, Reiss 2006). However,

the 96h LC50 of *A. aquaticus* (≥ 1.0 mgNH₃ L⁻¹) were exceptionally high (Maltby, 1995). Our results agreed with the usual biotic indicator of water quality, using *A. aquaticus* and *G. pulex* as “pollution-tolerant” and “pollution-sensitive” species respectively (Hawkes and Davies, 1971; Whitehurst, 1991; Maltby, 1995). Nevertheless, the *Gammarus* spp would be directly threatened by an increase in NH₃ concentration. The sensitive *G. roeselii* would be the first to be impacted, then *G. pulex*, and finally, *A. aquaticus* should be less affected.

Concerning the sub-lethal effect of NH₃, our results highlighted that for the same level of stress (i.e. 24h LC25), the overall O₂ consumption rate decreased from *G. pulex* to *G. roeselii* and *A. aquaticus*. Contrary to our expectation, we did not observed a clear pattern for the correlation between O₂ consumption rate and the NH₃ concentration for the three species. For *G. pulex*, the temperature effect seemed to be more important (the correlation was only observed with highest temperatures), whereas for *G. roeselii*, the season seemed to be the main effect (the correlation was only observed during winter) and no pattern was observed for *A. aquaticus*. These results are not congruent with the fact that crustaceans exhibit an active NH₃ excretion mechanism, including ATPase transporters at gill surface (Lucu et al., 1989, Weihrauch et al., 1999). Consequently, an increase in the energy dependent NH₃ excretion may lead to an increase in respiration rate to support ATP consumption. However, this mechanism is adaptative and may be up-regulated to cope with rising NH₃ concentrations with a chronic exposition (Martin et al., 2011). In our 4-days experiment, the increase in respiration rate may be not perceptible in amphipods. For the isopod *A. aquaticus*, the lower O₂ consumption rate for the same level of stress may suggest that the energy dependent mechanism could be relatively less important than for amphipods.

1.4.b. Combined effect of temperature and NH₃

For all species, our results showed that the lethal (i.e. the survival rate) sensitivity to NH₃ increases with temperature whereas no clear trend was observed for the sub-lethal endpoint (i.e. the respiration rate). These results confirmed our second hypothesis (H2). However, the amphipod tolerance was always lower at 24°C than at lower temperatures. Cottin et al. (2012), using the same population (called N2 in their study), observed the appearance of spasms (as thermal stress biomarker) after 23°C for *G. pulex* and a critical thermal maximum ranging between 25.9 and 28°C. This suggests that thermal stress was reduced at 12° and 18°C, but was probably much more important at 24°C. However, the

thermal stress should be highlighted by a strong increase in O₂ consumption rate for temperature higher than 20°C (Maazouzi et al., 2011). The decrease in O₂ consumption rate in our study could be explained by a combined effect of both thermal stress and the NH₃ stress exceeding the capacity of amphipods to adjust their metabolism. This could explain why O₂ consumption increased only according to NH₃ concentration at 18°C, but only slightly at 24°C in amphipod species.

This combined effect of temperature and NH₃ was not observed for the isopod *A. aquaticus*. These results could be explained by a more important thermal tolerance of *A. aquaticus* compared to amphipods. Indeed, Korhonen and Lagerspetz (1996) have shown that the critical thermal maximum of *A. aquaticus* ranged between 30.3 and 31.5°C. A temperature of 24°C is hence probably not sufficient to induce a strong thermal stress in this isopod.

Maltby (1995) hypothesized that NH₃ interferes in the uptake and transport of oxygen and therefore places the animal under oxygen stress. These authors explained the inter-specific difference in NH₃ sensitivity between *A. aquaticus* and *G. pulex* by the hypoxia sensitivity. This link between hypoxia and NH₃ could be particularly strong at elevated temperatures (24°C), which reduce dissolved oxygen availability and could induce oxygen stress. Another explanation could be the impact of elevated temperatures on body stores (i.e. glycogen and lipid content) used by organisms to cope with harsh conditions. The impact of temperature may strongly differ among crustacean species (e.g. Maazouzi et al. 2011) and could explain the observed inter-specific variations.

1.4.c. Season change

For all species, our results showed that the lethal sensitivity to NH₃ varied with the season. However, our third hypothesis (H3) was only verified by taking into account the change in field temperature. The NH₃ tolerance changed according to the temperatures at which the animals were sampled. In winter, the tolerance to NH₃ of all species was maximal at 12°C (i.e. the temperature measured in the field in winter). In spring, the tolerance at 12°C of all species decreased compared to winter and the tolerance of amphipods at 18°C increased. In summer and for all species, the tolerance to NH₃ increased again at 18° and 24°C, especially for *A. aquaticus*, for which the highest tolerance was observed at 24°C. The seasonal effect on pollutant toxicities has already been described (e.g., for cadmium, Prato et al., 2009). Sroda and Cossu-Leguille (2011) also demonstrated a seasonal variability of

antioxidant biomarkers and energy stores in *G. roeselii*. These seasonal changes in physiological states could be explained by seasonal changes in habitat resources and temperature. Indeed, winter and summer are characterized by changes in the nature of organic matter available (i.e. a higher quantity of leaf litter in winter and of vegetation in summer). Some amphipods are hence known to adapt their feeding habits to the available trophic resources (Maazouzi et al. 2009). Moreover, Maltby (1995) demonstrated that life-history stages (juveniles vs. adults collected at the same date) influence both *G. pulex* and *A. aquaticus* sensitivities. Differences in NH₃ sensitivity between cohorts could result from different histories of exposure to NH₃, which vary seasonally (Delpa et al., 2009). Seasonal changes were also observed for the sub-lethal sensitivity of all species. However, the seasonal changes in O₂ consumption rates were different for each species, likely because several species-dependent factors are potentially involved in the seasonal change (e.g. life history, trophic resources, infield acclimation to temperature and NH₃, etc...).

Conclusion

To conclude, our results confirmed at the same time the strong variation in NH₃ tolerance among shredders and the negative effect of temperature. In a context of global change, NH₃ concentration and rising temperatures could strongly affect the survival of the amphipod community and consequently have a strong impact on the litter recycling processes. Indeed, Piscart et al. (2009, 2011) have shown that amphipods contribute up to 75% of the leaf litter recycling in French streams and highlighted their major role in this process. However, this potential impact of global changes could be partially balanced by infield acclimation to NH₃ as demonstrated by the seasonal shift in NH₃ tolerances. In light of our results, it appears necessary to take into account the seasonal exposure to NH₃ and more generally to toxicants in the interpretation of ecotoxicological studies. Future studies should also explore the impact of sublethal NH₃ concentrations on the grazing and leaf litter recycling activities of these three freshwater shredders.

Partie II - Impact de l'émersion des macrophytes et de l'augmentation de la concentration en ammoniac sur les activités de consommation des crustacés décomposeurs

Cette partie fait l'objet d'une publication dans le journal *Global Change Biology*.

“Combined effects of the water level reduction and the increase in ammonia concentrations on organic matter processing by key freshwater shredders in alluvial wetlands”

ARNAUD DEHEDIN, CHAFIK MAAZOUZI, SARA PUIJALON, PIERRE MARMONIER
and CHRISTOPHE PISCART

Abstract

In a global change context, the intensity and the frequency of drastic low flow periods or drought events will likely highly increase over the coming decades, leading to a modification of abiotic characteristics of wetlands. This change in environmental parameters may induce a severe shift in plant and animal communities and the ecosystem functioning. In this study, we experimentally estimated the effect of drought and accumulation of ammonia (NH₃) on the feeding activities of three generalist macroinvertebrates (i.e. *Gammarus pulex*, *Gammarus roeselii* and *Asellus aquaticus*) on three types of organic matter: leaves of *Berula erecta* growing in submerged conditions; leaves of the same species growing in emerged conditions; and dead leaves of *Alnus glutinosa*. We observed a modification of biomechanical and stoichiometric characteristics of plants induced by emersion of aquatic plants leading to a high reduction of the organic matter recycling by invertebrates and their associated physiological ability (i.e. the energy stores of animals) to face the environmental change. Moreover, accumulation of NH₃ amplified the negative effect of emersion. This snowball effect on invertebrates may deeply modify the ecosystem functioning, particularly for organic matter production/degradation and carbon mineralization.

II.1. Introduction

In a context of climate change and rising water-usage (e.g. irrigation, drinking water), the intensity and the frequency of drastic low flow periods or drought events will likely highly increase over coming decades (Arnell 1999; Beniston et al. 2007; IPCC 2007). Increases in low flow duration will modify the abiotic (e.g. temperature, nutrient concentrations, eutrophication) characteristics of rivers and wetlands, inducing shifts in plant and animal communities (Scheffer et al. 2001; Blenckner & Hillebrand 2002; Greig et al. 2012).

Drought first induces direct habitat changes according to the flow permanence and water disappearance (i.e. emergence or desiccation) and induces several changes in the species composition of the plant community according to their preference to terrestrial/aquatic conditions (Bornette & Puijalon 2011). Some aquatic plant species exposed to emersion also present numerous phenotypic changes in morphological, physiological and anatomical traits (Robe & Griffiths 1998; Li et al. 2011). These phenotypic changes enable these aquatic plant species to tolerate changes in abiotic conditions induced by drought, (e.g. availability of water, light, inorganic carbon and nutrients), and also mechanical constraints, e.g. high gravitational forces and wind-induced forces (Usherwood et al. 1997; Niklas 1998). In contrast to the plant community, aquatic animals are less able to face up to the emergence condition, and the resilience of the community is based mainly on their recolonisation capacities from refuge areas (Bonada et al. 2007; Dole-Olivier 2011). Secondly, drought also induces a concentration of dissolved substances (e.g. salinisation; Williams 1999) and a deterioration of water quality, e.g. dysfunction in nutrient recycling and eutrophication (Delpe et al. 2009). The contrasting responses of plants and macroinvertebrates to solutes (Kefford et al. 2012) and eutrophication (Greig et al. 2012) make predictions about effects induced by global change more complex and dependent upon the local conditions (Boyero et al. 2012).

Consequences of these shifts may lead to severe modifications of ecosystems functioning, such as organic matter production and/or degradation and carbon mineralisation (De Deyn et al. 2008; Woodward et al. 2012). Indeed, aquatic ecosystems are based on two types of primary resources: the instream production (e.g. algae, macrophyte) and the allochthonous production of the riparian vegetation, e.g. fallen leaf litter (Cummins et al. 1974; Vannote et al. 1980). The effect induced by global changes on these primary productions may therefore impact all the dependent ecosystem functions. For example, the self-supporting morphology developed by plants in response to drought is directly related to the nature, proportion and spatial distribution of tissues in plant organs and to allometric relations between height and

stem diameter (Golibert 1989; Niklas 1992; Speck et al. 1996; Schulgasser & Witztum 1997; Niklas 1998). Supporting tissues (e.g. sclerenchyma or collenchyma) provide structural support and mechanical resistance in plant shoots and are characterised by modified, thickened cell walls (either lignified or cellulosic), leading to an increase of the dry matter content of plant shoots (DMC; Garnier & Laurent 1994). These changes in plant structures and mechanical properties may have significant effects on the feeding rate of invertebrates and organic matter recycling. Several studies have revealed the important role of leaf mechanical properties in plant resistance to herbivory (Read & Stokes 2006; Sanson 2006). Mechanical resistance, provided for instance by high force and work-to-fracture, generally results in lower levels of herbivore damage. Tough leaves are indeed less consumed by herbivores and shredders (Choong 1996; Read & Stokes 2006; Sanson 2006; Ratnarajah & Barmuta 2009). In the same way, changes in water nutrient concentrations may impact the conditioning of allochthonous leaf litter by microorganisms (Suberkropp & Chauvet 1995), which is essential for the consumption of leaf litter by shredders (Gessner & Chauvet 1994). Finally, increases in nutrient concentration are also known to have an impact on the biomass of shredders and consequently the organic matter recycling (Piscart et al. 2009).

The aims of this study were to experimentally evaluate the effect of water level reduction and changes in nutrient concentration (here accumulation of ammonia) on the feeding activities of three generalist macroinvertebrates on three types of organic matter. The first two ones consisted of a macrophyte (*Berula erecta*) potentially affected by the reduction of water level with two different growing conditions: leaves of plants growing in submerged conditions and leaves of the same species growing in emerged conditions. In order to test the consequence of the increase in ammonia concentration throughout the year, we also used alder leaves (*Alnus glutinosa*) as a third type of organic matter representing the mean feeding resource of aquatic shredders during winter. We hypothesised (H1) that there would be a higher mechanical resistance of *B. erecta* leaves growing in emerged conditions compared to submerged ones due to the production of strengthening tissues that support a self-supportive growth form under terrestrial conditions (Golibert 1989; Usherwood et al. 1997). For that purpose, we measured the mechanical resistance of leaves using punching tests and elemental content (C, N, P). Secondly, we hypothesised (H2) that changes in mechanical and chemical characteristics of plants will affect the feeding rate of the three widely distributed generalist freshwater shredders, with a decreasing gradient of consumption from aquatic (considered as easier to consume) to terrestrial plants (considered as tougher). Thirdly, in order to assess the

effect of increased nutrient concentration and its interaction with the water level reduction on the organic matter resources, we measured the feeding rates of the three shredders on the three types of leaves along a gradient of increasing ammonia (NH₃) concentration. We thus hypothesised (H3) that a decrease in shredder feeding rates would occur because of the disturbance induced by the rise in NH₃ concentration. Indeed, ammonia frequently increases in streams and in wetland during flow reduction or drought (Baron et al. 2009; Dai et al. 2012) because of the reduction of the available water volume and dissolved oxygen concentrations (Lefebvre et al. 2004) and throughout the year in relation with surrounded agricultural practices (Piscart et al. 2009). Finally, as stress generally induces a decrease in animal activity and a decrease of body stores due to energetic costs of physiological defenses (Maazouzi et al. 2011), we hypothesised (H4) that the reduction of feeding rates (due to the combined effect of the type of organic matter and the stress induced by NH₃) and the energetic costs of physiological responses to ammonia (Maltby, 1995) will amplify the decrease in the body stores of shredders (measured by the glycogen body content),

II.2. Materials and methods

II.2.a. Selection of plant and animal species

Berula erecta (Hudson) Coville is a perennial stoloniferous species, consisting of a rosette of petiolated dissected leaves. It measures 30-100 cm in height. The species colonises a large range of trophic conditions (Amoros et al. 2000) and shows a high variability for many morphological traits such as size, leaflet number or leaf morphology according to the nutrient conditions (Puijalon et al. 2007). *B. erecta* is able to grow in emerged as well as in submerged conditions. *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn is a terrestrial riparian plant common in wetlands and largely consumed by aquatic invertebrates (Boyero et al. 2011).

The three freshwater shredders used in our experiments were the amphipods *Gammarus pulex* (Linnaeus 1758) and *Gammarus roeselii* (Gervais 1835), and the isopod *Asellus aquaticus* (Linnaeus 1758). These omnivorous crustacean species are widely distributed in rivers and wetlands where they represent the most important biomass of shredders involved in the organic matter recycling (Piscart et al. 2011b).

II.2.b. Study site and specimen collection

All specimens (i.e. plant and animals) were sampled from adjacent wetland of the Rhône River (45°48'N, 05°09'E) where the NH₃ concentration in water ranged between 0.002 and 0.043 mgL⁻¹ (Dehedin et al. in press). Several individuals of *B. erecta* were collected and placed in 20-L tanks filled with dechlorinated tap water supplied with nutrients under different growing conditions (submerged and partially emerged) two months before the experiment at 18°C and 18:6 h light:dark cycle.

Animals were sampled at different dates corresponding to the natural availability of the feeding resources to avoid any seasonal effect on the feeding activity of animals (Boiché et al. 2010). For studying the consumption of macrophytes, animals were sampled at the end of the summer when the plant biomass is the highest. For the alder leaf litter breakdown study, animals were sampled in winter after the abscission of alder leaves. Individuals of each species (2.3 ± 1 mg dry weight for *A. aquaticus*, and 5.9 ± 2.6 mg for both amphipod species) were maintained in separate 10-L tanks filled with filtered (0.7 µm pore size Whatman GF/F filters, Millipore, USA) site water for one week before the beginning of the experiment. During this acclimatisation period, animals were fed ad libitum with a mixture of both *B. erecta* and stream-conditioned *Alnus glutinosa* leaf litter (Piscart et al. 2011a) and were kept without food two days before the experiments to empty all material from their guts.

II.2.c. Biomechanical measurements of plant resources

Punching tests ('punch and die' tests) measure the force required to punch a hole through the leaf lamina. They were used to measure specific punch strength and specific work to punch. Tests were performed on a universal testing machine (Instron 5942, Canton, MA, USA) using a home-made device consisting of a flat-ended cylindrical steel rod (punch, \square 2.0 mm) mounted onto the moving head of the testing machine and a stationary base with a sharp edged hole with a 0.1mm clearance (following Aranwela et al. 1999; Onoda et al. 2008). The punch was set to go through the hole without any friction. The punch moved downward at a constant speed of 10 mm s⁻¹.

Tests were performed on mature leaves, immediately after plant collection. For each condition, the test was undertaken on 20 randomly chosen leaflets. The leaflets were positioned to avoid primary and secondary veins where possible. Leaf thickness was measured with a digital thickness gauge (\pm 0.01 mm) avoiding major veins. The load applied

to the leaflet (N) and the displacement (m) were recorded simultaneously with a frequency of 10Hz.

The force-displacement curve was used to calculate (Aranwela et al. 1999; Read & Sanson 2003):

- The specific punch strength F_s ($N\ m^{-2}\ mm^{-1}$, punch strength per unit leaf thickness) was calculated as follows:

$$F_s = (F_{max}/A)/T \quad \text{Eq. 1}$$

with F_{max} : maximum force (N), A: area of the punch (m^2) and T: leaf thickness (mm).

- The specific work to punch SW ($J\ m^{-2}\ m^{-1}$, work to punch the leaf per unit leaf thickness) was calculated as follows:

$$SW = (W/A)/T \quad \text{Eq. 2}$$

with W (J) : total work, calculated as the area under the force-displacement curve, A: area of the punch (m^2) and T: leaf thickness (mm).

After tests, leaflets and alder leaves were dried ($70^\circ C$, 48h) and the dry mass content (DMC) was calculated as the ratio between dry and fresh masses.

II.2.d. Stoichiometric analysis of plant resources

Stoichiometric parameters are known to influence plant feeding rates (Boiché et al. 2010). To measure the elemental ratios of C, N and P, three replicates of dry material were randomly selected for each type of organic matter. Total organic carbon (TOC) and total nitrogen (TN) analyses were performed with a Thermo FlashEA 1112 elemental analyser using aspartic acid (36.09% and 10.52% of carbon and nitrogen, respectively) and nicotinamid (59.01% and 22.94% of carbon and nitrogen respectively) as calibration standards. Accuracy was checked using in-house reference material analysed with samples (Leaf Std EMAL; $47.81 \pm 0.72\%$ and $2.075 \pm 0.024\%$ of carbon and nitrogen respectively, N = 3). The total organic phosphorus (TP) content was determined according to Ormazabal-Gonzales and Statham (1996). All elemental ratios are expressed as per cent of the total dry weight, then given as molar ratios: C:N, C:P and N:P ratios.

II.2.e. Measurement of the feeding rate of shredders

For each condition, 20 individuals randomly chosen were placed individually in 5 cm diameter plastic cups with 30 ml of water at 18°C and 12:12 h Light:Dark. Two leaflets of *B. erecta* for the grazing experiment or two disks (diameter 15 mm) of stream-conditioned (21 days) alder leaves for the litter degradation were added to each animal. Only plant materials without any signs of grazing or necrosis were used.

Experiments were carried out using sub-lethal concentrations of NH₃ (< 96h LC₅₀) previously established (Dehedin et al. in press). The nominal concentrations were prepared by dissolving the required amount of ammonium chloride (NH₄Cl) on pre-established volumes of dechlorinated tap water for a final concentration of 0.5, 1, 1.5 and 2 mgNH₄ l⁻¹ for the two *Gammarus* species and 1, 5, 10 and 15 mgNH₄ l⁻¹ for *A. aquaticus*. The equivalent NH₃ concentrations at 18°C (0.09, 0.18, 0.27, 0.36 mgNH₃ l⁻¹ and 0.18, 0.93, 1.82, 2.74 mgNH₃ l⁻¹, respectively) were computed according to water temperature and pH (Emerson et al. 1975). Feeding rates were measured as dry weight loss of leaf fragments after 5 days and then reported per animal body dry weight per day, i.e. mg mg⁻¹ d⁻¹ (Piscart et al. 2011a).

II.2.f. Ergosterol content of alder leaves

Fungal biomass was not measured on fresh *B. erecta* leaves, where it is extremely low, but only on conditioned alder leaves, where fungal biomass plays a crucial role in leaf palatability (Gessner & Chauvet 1994). The fungal biomass was assessed through the content in ergosterol (Gessner & Chauvet 1993). Leaf material was freeze-dried and weighed to the nearest 0.1 mg, and then lipids were extracted two times successively with methanol (25:1 v/w) for 15 min followed by 15 min of sonication. The extracts were concentrated in pure ethyl acetate to a final concentration of 20 mg mL⁻¹ of extracts and the ergosterol was quantified by HPLC DAD (Agilent 1200 series). Separations were carried out using a Kromasil reverse-phase C18 (RP18) column with an isocratic gradient at 1 mL min⁻¹ of 100% methanol for 30 min. Chromatograms were recorded between 200 and 700 nm, and a specific channel set at 282 nm for ergosterol quantification.

II.2.g. Glycogen content of animals

For each species and each treatment, ten replicates of a single freeze-dried specimen were used for glycogen analysis. Glycogen contents were measured by standard enzymatic methods using specific test combinations according to Hervant et al. (1995). Glucose HK kits specific for glycogen were purchased from Sigma-Aldrich (France). Assays were performed in an Uvikon 940 recording spectrophotometer (Kontron) at 25 °C. Glycogen content of each animal is then given as μmol of glycosyl per gram of body dry weight.

II.2.h. Statistical analyses

The statistical comparisons of the biomechanical and stoichiometric characteristics among the three types of leaf were studied using a one-way ANOVA. The comparisons of both the feeding rates and the glycogen content of animals were tested using three-way factorial ANOVAs with the type of leaf, the shredder species and the NH_3 concentrations as fixed factors. Because changes in glycogen body concentrations were not statistically different over a 5-day experiment, additional linear regressions were performed to test the relationship between the mean values of glycogen content and NH_3 concentrations. The difference in the ergosterol content of alder leaves according to NH_3 concentration was tested using one-way ANOVA. For all tests, Tukey's HSD tests were used for pairwise comparisons. All statistical analyses were performed using Statistica 7 (Statsoft™, Tulsa, USA) with a significance level set at $P < 0.05$.

To study the relationship between glycogen content and the feeding rate, we used only the mean values of the feeding rates of the animals ($n=10$) for which we measured their glycogen content ($n=10$). These measures were normalised for each type of leaf using the following equation:

$$X_{\text{normalised}} = \frac{(X - X_{\text{min}})}{(X_{\text{max}} - X_{\text{min}})} \quad \text{Eq. 3}$$

Where X_{min} and X_{max} are the minimum and the maximum values of feeding rates and glycogen concentrations among all shredder species for each type of leaves. The relationship between normalised feeding rates and glycogen contents were then tested using linear regression to evaluate the impact of the reduction of feeding rates on body stores.

II.3. Results

II.3.a. Biomechanical and stoichiometric characteristics of plant leaves

Leaf thickness was significantly lower for submerged *B. erecta* leaves (0.12 mm) in comparison to emerged (0.14 mm) ones (Figure 5-3a, $F_{2,51} = 56.53$, $p = 0.014$). We observed a gradient in mechanical characteristics of leaves from submerged *B. erecta* to alder leaves. Specific punch strength and specific work to punch were 38.8% and 31.34% lower for submerged than for emerged *B. erecta* leaves (Figure 5-3b, c, p -values < 0.005). No difference was observed in DMC between submerged and emerged leaves (0.09 ± 0.02 and

0.09 ± 0.01 %, $F_{2,57} = 49.42$, $p = 0.78$), while the DMC for alder leaves was significantly higher (Figure 5-3d, 0.21 ± 0.02 %, $F_{2,57} = 49.42$, $p < 0.001$).

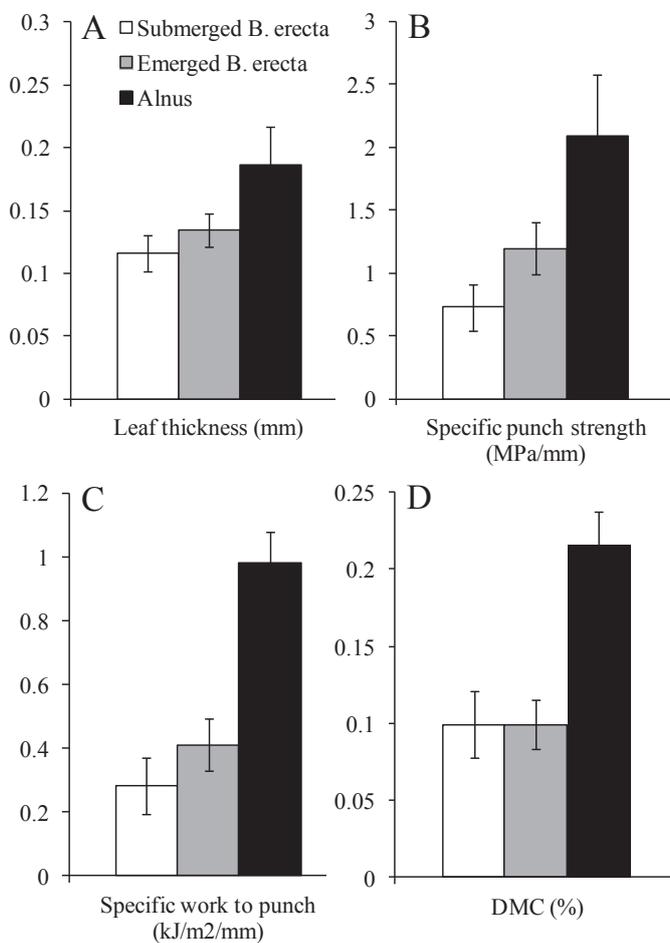


Figure 5-3 : Mechanical characteristics of leaves of submerged and emerged *Berula erecta* and *Alnus glutinosa* (mean±sd, $N = 20$).

We observed a similar pattern in the C:N ratios, which increased from submerged *B. erecta* to alder leaves (Figure 4). The C:N ratio of submerged *B. erecta* leaves (9.46 ± 0.03), was lower than that of emerged leaves (14.16 ± 0.19) which shifted close to the C:N ratio recorded for the alder leaves (Figure 5-4, p -values < 0.005). However, the total phosphorus content of submerged leaves was much lower than for emerged ones ($F_{2,9} = 45.16$, $p = 0.003$), resulting in higher N:P and C:P ratios. In all case, the leaves of *B. erecta* showed lower N:P and C:P ratios than alder ones, which have a smaller amount of phosphorus ($F_{2,9} = 45.16$, $p < 0.001$).

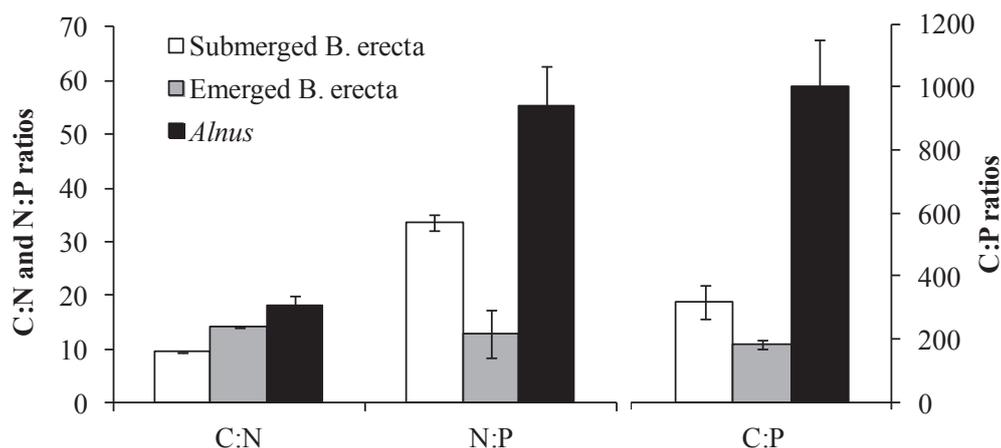


Figure 5-4 : Leaves elemental composition of submerged and emerged *Berula erecta* and *Alnus glutinosa* leaves (mean±sd, N = 3)

II.3.b. Feeding rates of shredders

The feeding rates (Figure 5-5) differed significantly among shredder species and type of leaves (p -values < 0.001). In water without NH₃, the feeding rates of *G. pulex* on leaves of *B. erecta* were significantly higher than of *G. roeselii* and *A. aquaticus* ($F_{4,532} = 29.71$, $p = 0.040$ and $p = 0.034$, respectively) but no difference was observed for alder leaves (p -values > 0.1). Moreover, the submerged leaves of *B. erecta* were significantly more consumed than the emerged ones ($F_{2,532} = 197.54$, $p < 0.001$) and alder leaves were less consumed than both submerged or emerged leaves of *B. erecta* ($F_{2,532} = 197.54$, $p < 0.001$ and $p = 0.036$, respectively).

NH₃ concentration significantly affected the feeding rate of shredders ($F_{4,532} = 6.18$, $p < 0.001$) with a strong interaction between NH₃ and species ($F_{8,532} = 4.20$, $p < 0.001$) and type of leaf ($F_{8,532} = 2.90$, $p = 0.004$).

For submerged leaves of *B. erecta* (Figure 5-5a), the feeding rates of *G. pulex* and *A. aquaticus* at intermediate NH₃ concentrations increased by 48.3% and 150.7%, respectively, and strongly decreased at higher concentrations only for *G. pulex* (by 27.7%). The feeding rate on submerged leaves of *G. roeselii* was negatively correlated with NH₃ concentration ($p = 0.035$).

For emerged leaves of *B. erecta* (Figure 5-5b), the feeding rates of *G. pulex* decreased with NH₃ concentration by 91.1%. However, this decreasing pattern with NH₃ concentration was not significant for *G. roeselii* and *A. aquaticus*.

For alder leaves (Figure 5-5c), the feeding rates of all shredders were negatively correlated with increasing NH₃ concentration (p -values < 0.050). The ergosterol concentration of conditioned alder leaves decreased significantly above the threshold of 0.27 mg NH₃ L⁻¹ ($F_{4,20} = 4.48, p = 0.010$).

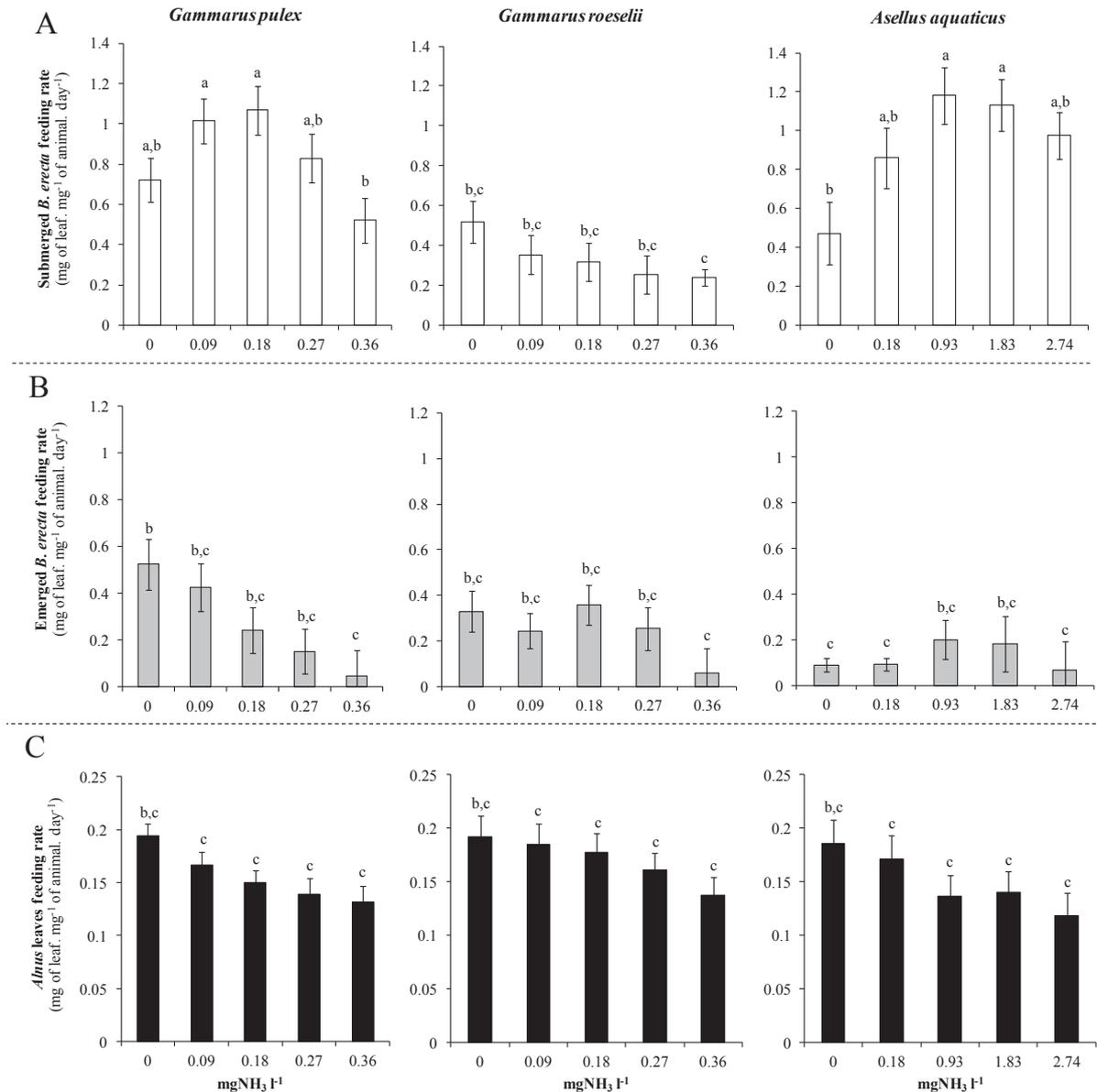


Figure 5-5 : Mean (\pm SE) feeding rate of the three shredder species (*Gammarus pulex*, *Gammarus roeselii* and *Asellus aquaticus*) on immersed(A) and emerged(B) *Berula erecta* and *Alnus glutinosa* (C) leaves according to NH₃ concentration ($N = 20$). Note the differences in the scales NH₃ concentrations and in the intensity of the response for *A. aquaticus*. Significant between-condition differences (Tukey's HSD test following the factorial ANOVAs) in feeding rates are indicated by different letters.

II.3.c. Glycogen contents

The glycogen content of shredders (Figure 5-6) differed significantly among species ($F_{2,532} = 89.32$, p -value < 0.001) and was significantly higher when animals were fed with submerged leaves of *B. erecta*, compared to animals fed with both emerged ones and alder leaves ($F_{2,532} = 29.52$, p -values < 0.001). Differences were particularly significant for *A. aquaticus*, which exhibited a glycogen content two-times higher than the amphipods when fed with macrophytes.

NH₃ concentration significantly affected the glycogen content of shredders ($F_{4,532} = 4.59$, $p = 0.001$), with a strong interaction between NH₃ and species ($F_{8,532} = 2.30$, $p = 0.019$) but not with the type of leaf. For submerged leaves of *B. erecta* (Figure 5-6a), the glycogen content of *G. pulex* did not correlate with NH₃ concentration ($R^2 = 0.07$, $p = 0.33$). However the glycogen content was negatively correlated with NH₃ for *G. roeselii* ($R^2 = 0.87$, $p = 0.001$) and *A. aquaticus* ($R^2 = 0.61$, $p = 0.050$). For emerged leaves (Figure 5-6b), the glycogen contents of the tree species were negatively correlated with the NH₃ concentration ($R^2 > 0.81$, $p < 0.018$). Finally, when shredders were fed with alder leaves (Figure 5-6c), the glycogen contents of the three species were negatively correlated with NH₃ concentration ($R^2 > 0.67$, p -values < 0.045).

The effects of the reduction of feeding rates with NH₃ concentration on energy stores were clear for the two amphipod species. We observed positive correlations between normalised feeding rates and the normalised glycogen contents for both amphipods, whatever the type of leaf (Figure 5-7, $R^2 > 0.61$, p -values < 0.059 , considered significant), whereas for *A. aquaticus*, the correlation between feeding rates and body stores was only observed with alder leaves (Figure 5-7, $R^2 = 0.66$, $p = 0.047$).

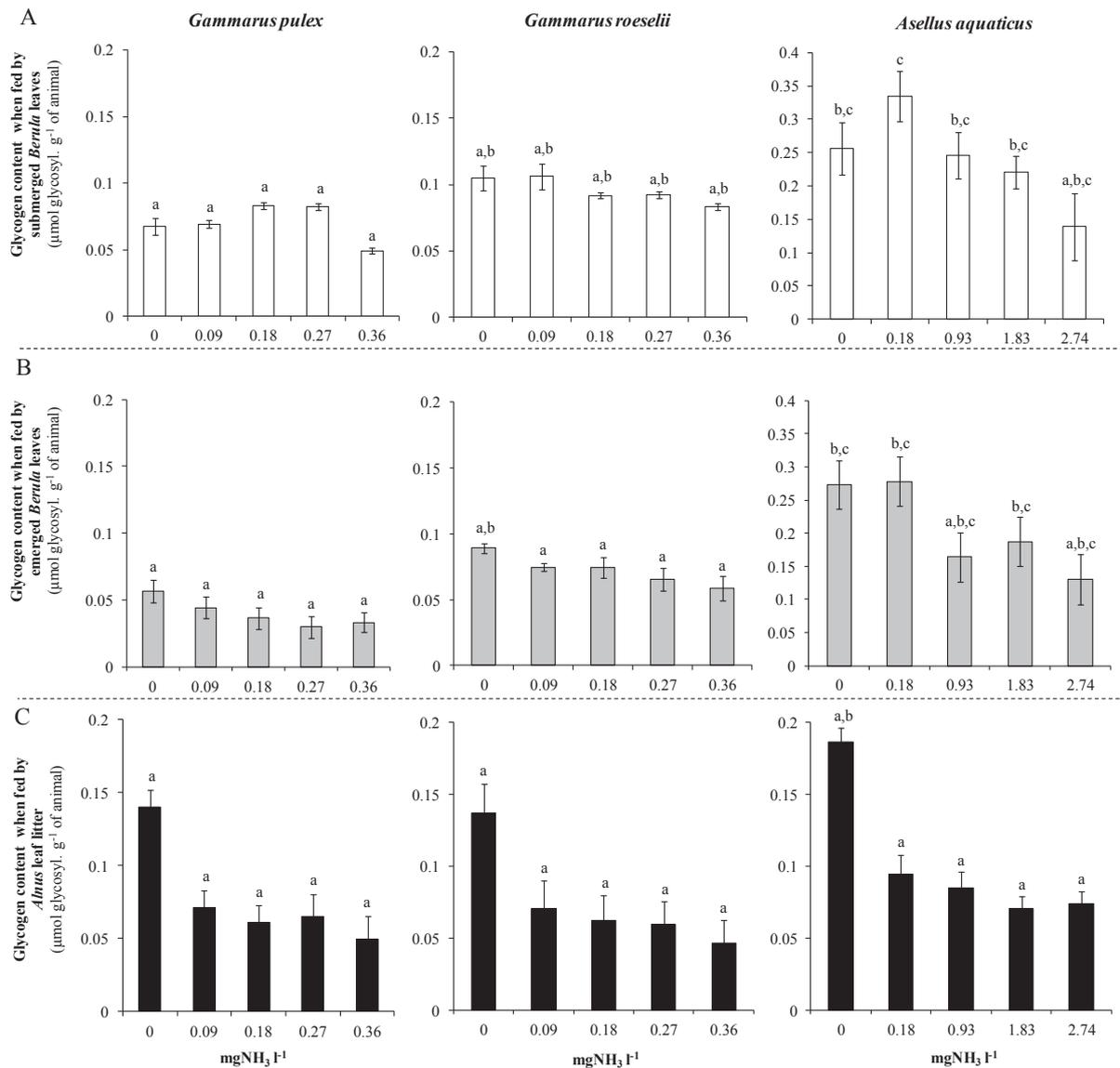


Figure 5-6 : Mean (\pm SE) glycogen content of the three shredder species (*Gammarus pulex*, *Gammarus roeselii* and *Asellus aquaticus*) on immersed (A) and emerged (B) *Berula erecta* and *Alnus glutinosa* (C) leaves according to NH₃ concentration ($N = 10$). Note the differences in the scales NH₃ concentrations and in the body glycogen contents for *A. aquaticus*. Significant between-condition differences (Tukey's HSD test following the factorial ANOVAs) in glycogen content are indicated by different letters.

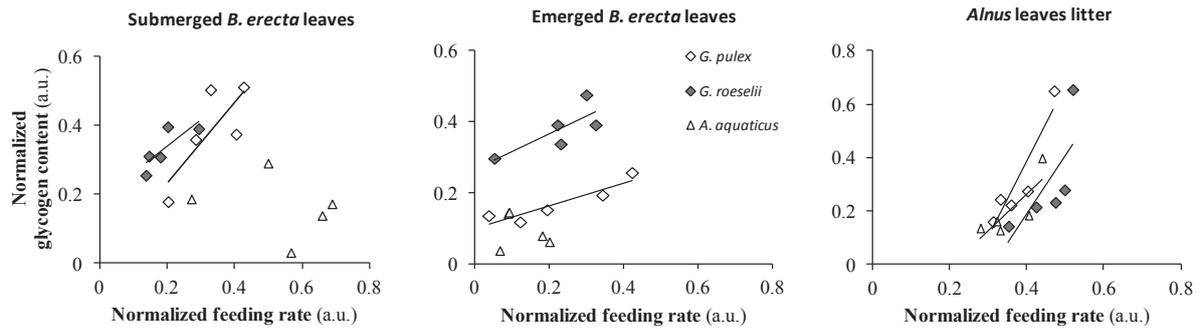


Figure 5-7 : Linear regression lines between the normalized mean glycogen content and the normalized mean feeding rate of the three shredder species (*Gammarus pulex*, *Gammarus roeselii* and *Asellus aquaticus*) fed with immersed and emerged *Berula erecta* leaves and *Alnus glutinosa* leaves. Only significant regression lines ($p < 0.05$) were added.

II.4. Discussion

II.4.a. Biomechanical and stoichiometric characteristics of plant leaves

Our results support our first hypothesis (H1) by highlighting clear differences in mechanical and chemical characteristics between emerged and submerged leaves of *B. erecta* and alder leaves. Leaflets of *B. erecta* produced under emerged conditions were thicker, consistently with some studies carried out on aquatic species producing both emerged and submerged leaves (e.g. Boeger & Poulson 2003). The differences between both conditions in mechanical properties corrected for leaf thickness (specific punch strength and specific work to punch 65% and 45% higher than under submerged conditions, respectively) also indicates changes in the material composition of leaves. Leaves produced under terrestrial conditions were tougher (i.e. leaves were stronger and required higher work to fracture) and presented biomechanical properties intermediate between leaves produced under aquatic conditions and leaves of terrestrial species (e.g. alder leaves).

The changes in mechanical characteristics are associated with changes in stoichiometric ratios. The C:N ratio and the phosphorus proportion increased from submerged to emerged leaves. These increases suggested an increased proportion of structural, fibre-enriched elements (de los Santos et al., 2012), enabling plants to support a self-supportive growth form, i.e. supporting gravitational forces (Golibert 1989). The increase in phosphorous proportion in

emerged tissues has been observed in previous studies (Sytsma & Anderson 1993) and could be a result of an increasing metabolism and photosynthesis rate in emerged leaves (Robe & Grieffiths 2000; Nekrasova et al. 2003) or an accumulation of organic solutes and ions for osmotic adjustment in drought-stressed plants (Pataka et al. 2002).

As expected, terrestrial alder leaves presented mechanical resistance (specific punch strength and specific work to punch) higher than those of *B. erecta*, whatever their growth conditions. This result is in agreement with the characteristics of the terrestrial plant. Our results showed that the higher biomechanical characteristics of terrestrial plants could be maintained after their abscission. A possible explanation may be that biomechanical structure of leaves is mainly controlled by the cell wall in the sclerenchyma and the collenchyma tissues whereas the abscission of leaves will first affect their labile components. This hypothesis is supported by the effect of abscission on the stoichiometric ratios of leaves. As observed by Chapin & Kedrowski (1983), we also observed low N and P contents in leaves, both indicating the predominance of carbon-rich supporting tissues.

II.4.b. Feeding rate of shredders

Our results showed a decreasing gradient of feeding rate of shredders from submerged to emerged leaflets of *B. erecta* and terrestrial alder leaf, hence supporting our second hypothesis (H2). In aerial conditions (i.e. emerged and terrestrial), the proportion of supporting tissues and structural elements is higher and leads to a higher density of emerged organs (Golibert 1989; Garnier & Laurent 1994).

The acceptability of organic matter by shredders may be linked to two different processes. Firstly, mechanical characteristics of leaves modify the feeding activity of shredders, tough leaves being generally less consumed by herbivores and shredders (Ratnarajah & Barmuta 2009). However, we did not observe a link between the leaf DMC and feeding rates. The DMC was previously described as an effective indicator of the relative investment between growth and defence against herbivores in macrophytes (Elger & Willby 2003; Wong et al. 2010). This anatomical trait was not relevant in our study where we did not find any intraspecific differences in DMC between submerged and emerged leaves of *B. erecta*, whereas we observed a strong variation in the feeding rate of shredders. Secondly, changes in shredder feeding rate may also be explained by changes in C:N ratio of organic matter. Macrophytes with a higher nitrogen content (low C:N) were generally more intensely consumed by shredders (Wong et al. 2010). Our results strongly support this observation with

a higher feeding rate on submerged (with low C:N) compared to the emerged leaves of *B. erecta* (with high C:N). Our study thus highlights a combined effect of biomechanical and stoichiometric characteristics of leaves on their acceptability.

In aquatic ecosystems, the macrophyte acceptability increases from spring to autumn according to the macrophyte phenology and growing events, i.e. *Elodea sp.* (Boiché et al. 2010). However, our results suggest that in ecosystems with a reduction of water level during summer, the resulting macrophyte emersion might reverse this tendency by inducing a decrease in plant acceptability during low flow period. Moreover, as suggested by Boiché et al. (2010), plant acceptability not only includes the intrinsic properties of the plant, but also the properties of epiphytes and covering biofilm, particularly for omnivorous and opportunistic consumers as gammarids and isopods. The emersion, by reducing the development of biofilm, therefore may reduce the acceptability of fresh leaves for shredders.

The relationship between the biomechanical and stoichiometric characteristics of instream production (i.e. aquatic *B. erecta*) and the feeding rate of shredders are also congruent with the biomechanical and stoichiometric characteristics of terrestrial alder leaves. Indeed, the alder leaves, which have higher toughness and C:N ratio, are also less consumed by shredders. Recent studies showed that toughness and thickness of terrestrial leaves are the main factor explaining variation in litter decomposition and exhibited a negative effect at the world scale (Cornwell et al. 2008; Onoda et al. 2011). In the same way, interspecific changes in the litter consumption rate was positively correlated to the percentage of N and negatively correlated to the C:N ratio (Richardson et al. 2004), which were good predictors of decomposition rates.

II.4.c. Effects of nutrient recycling dysfunction.

Our experimental results showed that a dysfunction in nutrient recycling due to water level reduction and the resulting increase in NH₃ concentration induce an overall decrease in feeding rate of shredders, up to 50% at the higher NH₃ concentrations. Our third hypothesis (H3) of a decrease in crustacean feeding rates with the rise in NH₃ concentration is hence confirmed. A NH₃ concentration higher than 0.27 mg L⁻¹ strongly impacts on the feeding activity of shredders that may lead to a modification in aquatic ecosystem functioning, e.g. in organic matter recycling (Piscart et al. 2009, 2011a). These concentrations, observed nowadays in agricultural contexts (Reiss 2006), could become more frequent with future global change (Galloway et al. 2008).

However, for the most consumed leaves (i.e. submerged *B. erecta*), the feeding rate of *G. pulex* and *A. aquaticus* increases at low NH₃ concentrations, suggesting that these low concentrations may stimulate the feeding activity of shredders. The stimulation of ingestion of organic matter at a low level of disturbance may be the result of compensation through feeding of the physiological cost of the disturbance. Similar results were observed for the egestion rate in *Eulimnogammarus toletanus* exposed to NH₃ (Alonso & Camargo 2004) or for the feeding rate of *G. pulex* exposed to insecticide (Crane et al. 1995). Another explanation is that the slight increase in NH₃ may stimulate the bacterial and fungal growth (Suberkropp & Chauvet 1995). This increase in microbial biomass and activities may reduce the toughness and increase N and P contents (Assamann et al. 2011) resulting in a stimulation of the feeding rate of shredders (Gessner & Chauvet 1994). In this condition, a moderate increase in nutrient concentration with a slight accumulation of NH₃ may stimulate the organic matter decomposition. In our short-term exposure experiment, we were not able to test this hypothesis. However, for an NH₃ concentration higher than 0.27 mg L⁻¹ (i.e. the concentration at which the feeding rate of shredders is affected), the fungal biomass measured by the ergosterol content in leaves decreased. This decrease could partially explain the decrease in the feeding rate of shredders for alder leaves (Corti et al. 2011). Moreover, the drying regime may negatively affect the fungal community (i.e. biomass and sporulation activity; Bruder et al. 2011), as observed for the macrophyte, and thus may decrease the feeding rates of shredders.

II.4.d. Consequences for invertebrate body stores

We observed higher glycogen contents in shredders fed by submerged *B. erecta* in comparison with shredders fed by emerged *B. erecta* or alder leaves. Two processes may explain these differences in body stores. Firstly, we found a positive relationship between the feeding rate of the two amphipod species and their glycogen content for the three types of leaves, whereas this relationship was only observed with alder leaves for *A. aquaticus*. The significant correlations between glycogen content and the feeding rates of shredders confirmed that the body stores of these organisms may be provided by their feeding activity. In this case, the effects of NH₃ amplify the negative effect of leaves emergence on feeding rates of shredders and have a direct impact on their glycogen contents and, consequently, may impact on the ability of animals to support environmental changes (Maazouzi et al. 2011). Because both emergence and NH₃ interact to affect the glycogen content of animals, our results support our fourth hypothesis (H4). Secondly, crustaceans exhibit an active NH₃

excretion mechanism, including ATPase transporters at the gill surface (Lucu et al. 1989; Weihrauch et al. 1999). This energy-dependent mechanism might also explain the decrease in glycogen content. The direct effect of NH₃ on glycogen content through changes in the feeding rate is not distinguishable from its indirect effect through excretion mechanism, but both act together to modify the ability of shredders to store/renew their glycogen stores.

Differences were observed between the two amphipod species and *A. aquaticus*. The higher glycogen content of *A. aquaticus* in all experiments could be considered as a selective advantage for this isopod to survive in harsh conditions. This result may explain the higher NH₃ tolerance of *A. aquaticus* compared to other crustaceans (Dehedin et al. in press). In addition, the lack of a relationship between the feeding rate and glycogen body concentration observed for isopods fed by the two types of leaf of *B. erecta* also suggests strong differences in the energetic metabolism and investment strategy of *A. aquaticus* compared to the amphipod species. When the resource is of high quality (*B. erecta* leaves with low C:N), *A. aquaticus* seems to compensate for the NH₃-induced stress through an overuse of its body stores. In contrast, when the resource is of low quality (alder leaves with high C:N) the feeding activity becomes the major source of energy to compensate for the stress induced by the NH₃ rising and a positive correlation can be observed between feeding rate and glycogen body content.

II.5. Conclusion

Our study highlights that effects induced by the water level reduction and the increase in NH₃ concentration may strongly impact the organic matter processing in wetlands. This consequence may be amplified by a combined effect of climate change (i.e. drying consequence) and deterioration of water quality (i.e. increase in nutrient concentration). Global-change-induced modifications of biomechanical and stoichiometric characteristics of plants may lead to a high reduction of the organic matter recycling by invertebrates and their associated physiological ability to face the environmental change. This snowball effect on invertebrates may profoundly modify the functions of aquatic ecosystems, particularly for organic matter production/degradation and carbon mineralization. Our observations and hypotheses lend further weight to the integration of the effects induced by global change on the plant consumers and their contribution to the carbon cycle. In this condition, further field studies should quantify the contribution of the each type of consumer (i.e. bacteria, fungi and invertebrates) under the pressure of global changes.

Conclusions du chapitre

L'augmentation des concentrations en ammoniac, induite par les changements globaux et l'assèchement des zones humides, a expérimentalement un effet négatif sur la survie des décomposeurs. Cependant, il existe une grande variabilité interspécifique et un gradient de sensibilité croissante de *G. roeselii* à *G. pulex* puis *Asellus aquaticus*.

L'augmentation des températures de l'eau, conséquence des changements globaux et de l'assèchement des zones humides, a expérimentalement un effet négatif et indépendant sur la survie des décomposeurs, mais tend également à accentuer la toxicité de l'ammoniac.

De fait, l'observation de plus en plus fréquente de concentrations létales en ammoniac et le réchauffement des eaux des zones humides devrait avoir des effets négatifs sur la distribution des crustacés, principaux décomposeurs de MOP, et donc potentiellement des effets négatifs sur le fonctionnement des écosystèmes (dégradation/minéralisation de la MOP).

D'autre part, l'augmentation de la teneur en ammoniac, à des concentrations non-létales, mais néanmoins toxiques, modifient expérimentalement la consommation de MOP des crustacés. Bien que de faibles concentrations puissent stimuler leur activité (*G. pulex* et *A. aquaticus*), l'augmentation de la teneur en ammoniac tend à réduire significativement leur consommation de MOP.

Enfin, l'émergence des ressources nutritives (macrophyte et litière) modifie les propriétés biomécaniques de la MOP, en stimulant le développement de tissus de soutien dans les parties émergées de macrophytes et en réduisant le conditionnement de la litière par les hyphomycètes. Ces modifications produisent une diminution de la consommation de la MOP par les crustacés décomposeurs, et modifient leur état physiologique.

Enfin, l'effet additif de l'augmentation des concentrations en ammoniac et de l'émergence des ressources nutritives diminue de façon significative la consommation de POM par les invertébrés.

L'interaction et l'amplification de ces effets sur les invertébrés décomposeurs sont susceptibles de modifier profondément le fonctionnement des écosystèmes, et plus particulièrement les processus de recyclage et de minéralisation de la matière organique particulaire (Figure 5-8).

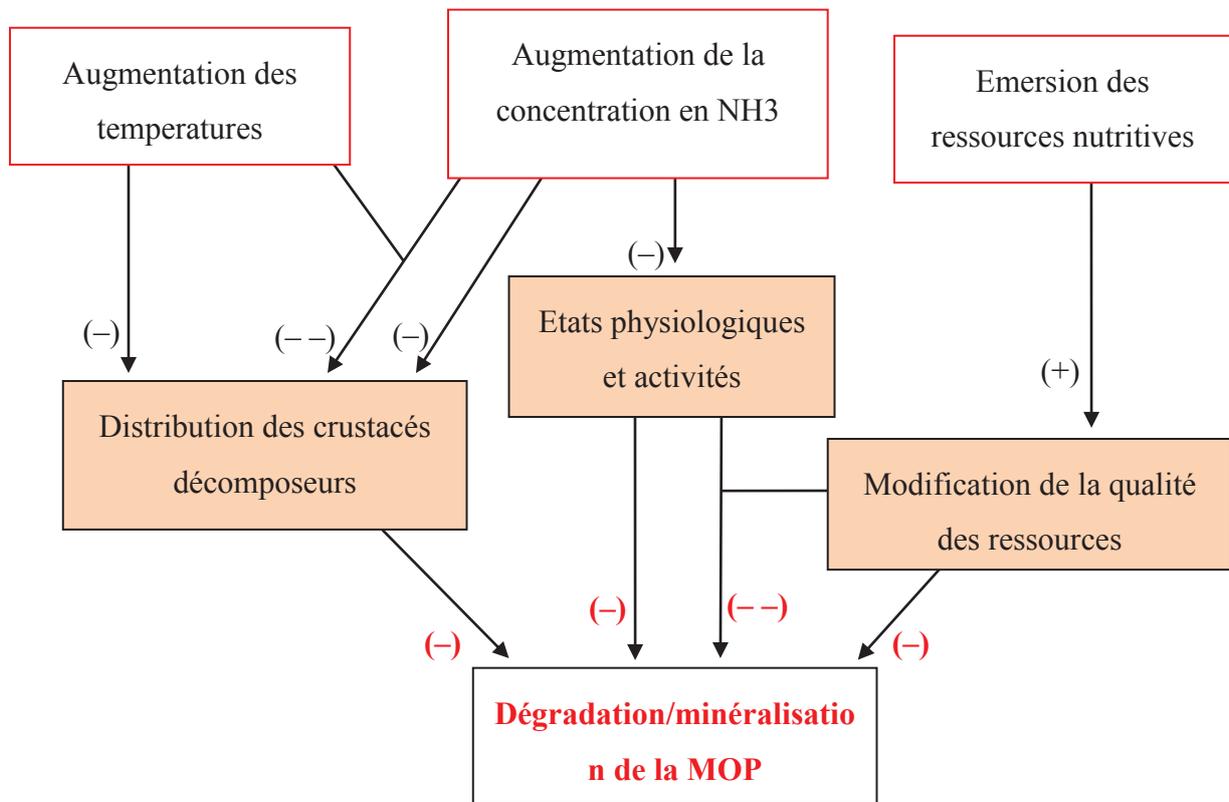


Figure 5-8 : Effets croisés de l'accumulation d'ammoniac, de l'augmentation des températures et de l'émersion des ressources nutritives sur l'activité de dégradation de la MOP par les crustacés des zones humides fluviale. (+), stimulation ; (-) effet négatif ; (- -) effets additifs et/ou synergiques.

Conclusion générale

A travers cette thèse, nous proposons d'évaluer l'impact des changements globaux et de l'assèchement des zones humides fluviales sur le fonctionnement global de ces écosystèmes (processus biogéochimiques et microbiens, production et recyclage de la matière organique, structures et réponses des communautés d'invertébrés) à l'échelle de la plaine alluviale, avec un intérêt particulier pour les processus ayant lieu au sein de la zone interstitielle.

Nos observations *in natura* montrent un **effet significatif de l'assèchement saisonnier sur les communautés microbiennes et les processus biogéochimiques, les communautés d'invertébrés et le fonctionnement des zones humides, notamment sur la dégradation de la MOP (Objectif 1).**

L'impact des étiages sévères sur la structure des communautés microbiennes (bactériennes et fongiques), des communautés de crustacés (planctoniques, benthiques et interstitiels) et des communautés d'insectes à adultes émergents, varie en fonction de la morphologie des zones humides et du mode d'assèchement. Bien que la richesse spécifique annuelle (diversité α) des invertébrés tend à rester identique entre tous les sites, la richesse spécifique pendant l'étiage tend à diminuer dans les sites les plus affectés. De plus, la diversification des habitats induite par les étiages sévères favorise une augmentation de l'hétérogénéité des habitats et des communautés (diversité β), favorisant ainsi la biodiversité à l'échelle de la plaine alluviale (diversité γ), à condition que coexistent des sites pas ou peu affectés et des sites fortement perturbés, permettant respectivement le maintien d'espèces rares ou sensibles et l'apparition de nouvelles espèces adaptées aux mauvaises conditions induites par l'étiage (théorie des perturbations intermédiaires).

Le maintien des communautés face à l'étiage résulte de stratégies qui diffèrent selon les espèces considérées : la survie *in situ* malgré un déclin estival des populations, l'enfouissement dans le milieu interstitiel, le recours à des formes de résistance, des migrations amont/aval ou latéralement depuis/vers des zones refuges, ou encore des migrations aériennes par l'émergence d'adultes ailés venant ré-ensemencer le milieu aquatique lors de la ponte.

Ces modifications structurelles semblent favoriser particulièrement le groupe fonctionnel des insectes prédateurs dont l'abondance augmente de façon significative lors de l'étiage, alors qu'un assec complet favoriserait la communauté des crustacés stygobies.

Enfin, l'étiage induit une diminution de la dégradation de la MOP en surface, résultant d'une diminution de l'abondance totale des invertébrés décomposeurs, alors que la contribution de la microfaune et des microorganismes ne semble pas être affectée par l'étiage. L'enfouissement des décomposeurs pendant et après l'étiage n'augmente pas le taux de dégradation de la MOP dans le milieu interstitiel, suggérant que les organismes enfouis n'utilisent pas cette ressource lorsqu'ils se réfugient dans la zone interstitielle.

Nos résultats démontrent également un **effet significatif de l'assèchement à moyen terme sur la structure des communautés d'invertébrés interstitiels (Objectif 2)**. La part relative de la variabilité interannuelle face aux changements globaux est négligeable, confirmant la modification progressive de la communauté interstitielle.

Cette modification dépend de la morphologie des zones humides et de la modalité d'assèchement (assec complet ou maintien en eau dans des mouilles isolées dont les propriétés physico-chimiques sont profondément modifiées au cours de l'étiage). Dans des mouilles isolées, l'abondance totale tend à augmenter à 50 cm de profondeur, au profit de certaines espèces benthiques, suggérant un enfouissement actif pour échapper à la détérioration du milieu en surface. Cette stratégie d'enfouissement des espèces benthiques semble limitée aux assecs de faible durée, les espèces benthiques disparaissant lors d'assecs prolongés, au profit des espèces stygobies.

Enfin, la modification des communautés de printemps observée depuis 1980 suit la même tendance que celle observée lors de l'étiage 2010. De plus, en 2010, les sites les plus affectés par l'étiage présentent également une modification des communautés plus importante, que ce soit lors de la formation de mouilles isolées ou d'assecs complets. Il existe donc un gradient d'intensité de réponse des communautés qui est corrélé à l'intensité de l'étiage. La modification de l'assemblage des invertébrés interstitiels à moyen terme semble donc résulter de modifications de structure cumulées par des étiajes répétés et d'une résilience partielle des communautés interstitielles après chaque épisode.

Enfin, nos expérimentations en laboratoire démontrent un **effet significatif de l'assèchement, plus particulièrement de l'augmentation des concentrations en ammoniac, de l'augmentation des températures et de l'exondation des ressources, sur la**

survie de trois espèces de crustacés décomposeurs typiques des zones humides et sur leur contribution au recyclage de la matière organique particulaire (Objectif 3).

L'augmentation des concentrations en ammoniac et celle de la température de l'eau augmentent le taux de mortalité des crustacés, séparément, mais également en synergie en amplifiant leurs effets respectifs. Des différences de sensibilité interspécifique sont également observées, suggérant une disparition rapide de l'amphipode *Gammarus roeselii*, suivie de celle de *Gammarus pulex*, puis, plus tardivement, de l'isopode *Asellus aquaticus*, relativement tolérant.

L'augmentation de la teneur en ammoniac à des concentrations non-létales mais néanmoins toxiques, tend globalement à réduire la consommation de la MOP par les crustacés et affecte leur état physiologique (réserves énergétiques).

Enfin, l'exondation des ressources nutritives induit une modification des propriétés biomécaniques et stœchiométriques des feuilles de macrophyte, réduisant leur consommation par les crustacés.

Ainsi, les effets indépendants et/ou additifs de l'augmentation des concentrations en ammoniac, du réchauffement de l'eau, et de l'exondation des ressources nutritives devraient diminuer significativement la distribution des différentes espèces de crustacés, affectant directement leur contribution au recyclage de la MOP ; mais aussi indirectement en modifiant leur état physiologique et leur capacité à dégrader la MOP.

Ainsi, les changements globaux et l'assèchement des zones humides fluviales intensifient l'hétérogénéité spatiale et temporelle des zones humides. De telles modifications favoriseraient localement l'augmentation de la diversité β (apparition de nouvelles espèces propres aux sites les plus affectés) malgré la disparition d'espèces sensibles. Cependant, le maintien d'espèces rares ou sensibles n'est observé que dans les sites les moins affectés. De fait, les changements globaux et l'assèchement des zones humides auraient un effet bénéfique sur la biodiversité des invertébrés à l'échelle de la plaine alluviale, à condition de maintenir un gradient d'intensité d'assèchement et l'hétérogénéité des zones humides.

D'autre part, les nombreuses modifications physico-chimiques de l'habitat se traduisent par la multiplication et l'accumulation de différents stress sur les organismes. Les assemblages des invertébrés décomposeurs s'avèrent particulièrement sensibles à

ces modifications, réduisant leur abondance et leur capacité de dégradation de la matière organique particulaire, perturbant ainsi de façon significative le fonctionnement des écosystèmes.

La gestion des zones humides fluviales devrait donc s'effectuer à l'échelle régionale, et non en considérant les sites indépendamment les uns des autres, afin de garantir leur durabilité écologique dans un contexte de changements globaux et d'assèchement des plaines alluviales.

Perspectives

Différentes mesures préventives ou correctives sont d'ores-et-déjà mises en œuvre afin de limiter le risque d'assèchement et d'atterrissement des zones humides fluviales. Elles consistent généralement à restaurer une connectivité directe avec le chenal principal par la reconnexion des eaux de surface. En conséquence, les caractéristiques hydrologiques et physico-chimiques des zones humides tendent à se rapprocher de celles du chenal, inversant le processus d'hétérogénéisation des habitats induits par l'assèchement, et favorisant l'homogénéisation des processus écologiques et des communautés à l'échelle de la plaine alluviale. De plus, ainsi reconnectées à l'ensemble du réseau hydrographique par lequel transite de nombreuses espèces invasives, les zones humides seraient alors elles aussi directement exposées aux invasions biologiques dont elles étaient jusqu'alors préservées.

Une autre alternative consiste à restaurer la connectivité verticale entre la zone humide et la nappe sous-jacente par excavation de sédiments et abaissement du lit de la zone humide. Ce processus a l'avantage de maintenir l'isolement relatif des zones humides, continuant alors d'évoluer indépendamment du reste du réseau hydrographique. Nos résultats démontrent l'importance des apports phréatiques dans le maintien de la biodiversité et leur capacité à tamponner les variations physico-chimiques lors des étiages. Cependant, ce type de restauration, plus complexe et onéreux, est encore peu répandu et de fait, peu étudié. L'excavation de sédiments est susceptible de modifier les propriétés de la zone interstitielle, pouvant favoriser le maintien et l'enfouissement des espèces benthiques, mais aussi réduire la stabilité du milieu interstitiel au détriment des espèces stygobies. **Dans un contexte de durabilité écologique, une étude approfondie des effets de la restauration des zones humides par excavation sur les processus biogéochimiques et l'évolution des communautés d'invertébrés semble nécessaire.**

Nos résultats ont également mis en évidence un effet de l'assèchement sur l'hétérogénéité régionale des habitats et la biodiversité à l'échelle de la plaine alluviale. Nos observations laissent également supposer l'existence d'une hétérogénéité locale des habitats au sein d'une même zone humide, chacune répondant différemment à l'étiage (formation de mouille, apports phréatiques). De nombreux paramètres peuvent influencer localement les processus opérants dans la différenciation de ces habitats et de leurs communautés respectives, dont leur isolement relatif (sens des écoulements, présence de seuils, durée et fréquence des reconnexions, etc). Etant donné la difficulté à restaurer simultanément toutes les zones humides d'une plaine alluviale, **il serait intéressant de voir si des stratégies de restauration optimisant l'hétérogénéité locale des habitats au sein d'une même zone**

humide permettent de maintenir des habitats hétérogènes répondant de façon différente aux étiages afin de faciliter la gestion/restauration des zones humides à l'échelle de la plaine alluviale.

Nous avons démontré que cette hétérogénéité spatiale des zones humides influence particulièrement la structure des communautés microbiennes et leur contribution au processus de minéralisation de la matière organique. Cependant, notre étude ciblait l'ensemble des microorganismes bactériens et fongiques et des activités (hydrogenase et déshydrogenase) très globales. Ces descripteurs s'avèrent trop généraux pour nous renseigner en détail sur les mécanismes impliqués dans la structuration des communautés et l'impact réel des étiages ou assecs sur celles-ci. **De futures études devraient explorer l'effet de l'hétérogénéité spatiale et temporelle des communautés microbiennes selon une approche fonctionnelle, en ciblant des gènes spécifiques de certaines fonctions relatives au cycle du carbone (activités xylosidasique, glucosidasique ou encore production de méthane) ou relatives au cycle de l'azote (nitrification et dénitrification), par des méthodes de séquençages quantitatifs (qPCR).**

Enfin, notre étude démontre la difficulté d'évaluer *in natura* ou expérimentalement l'impact des changements globaux et de l'assèchement des zones humides du fait de la multitude de modifications hydrauliques, physico-chimiques et biologiques qu'ils entraînent à l'échelle de la plaine alluviale, mais aussi de part la complexité des interactions entre chacun des paramètres. En effet, il est difficile d'identifier *in natura* la part relative des différents paramètres étudiés dans la réponse des organismes ou des processus. Inversement, les expérimentations en environnement contrôlé sont généralement trop simplistes et ne reflètent pas les conditions réelles observées sur le terrain. **Identifier les différents facteurs influençant la réponse des écosystèmes, évaluer leur part relative et les interactions des uns par rapport aux autres s'avère donc essentiel, mais néanmoins plus complexe. Davantage réaliste, cette approche globale reste un challenge pour les recherches futures et l'évaluation des changements globaux sur le fonctionnement des écosystèmes.**

Références bibliographiques

- Acuña, V., Muñoz I, Giorgi A, Omella M, Sabater F, Sabater S (2005) Drought and post-drought recovery cycles in an intermittent Mediterranean stream: structural and functional aspects. *Journal of the North American Benthological Society*, **24**, 919-933.
- Acuña V., Giorgi A., Muñoz I., Sabater F., Sabater S. (2007) Meteorological and riparian influences on organic matter dynamics in a forested Mediterranean stream. *Journal of the North American Benthological Society*, **26**, 54-69.
- Alcamo J., Flörke M., Märker M. (2007) Future long-term changes in global water resources driven by socio-economic and climatic changes. *Hydrological Sciences Journal*, **52**, 247-275.
- Aller R. & Yingst J.Y. (1978) Biogeochemistry of tube-dwellings: a study of the sedentary polychaete *Amphitrite ornata* (Leidy). *J. Mar. Res.*, **36**, 201-54.
- Allison S.D. & Martiny J.B.H. (2008) Resistance, resilience, and redundancy in microbial communities. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 11512-11519.
- Alonso A. & Camargo J.A. (2004) Toxic effects of unionized ammonia on survival and feeding activity of the freshwater amphipod *Eulimnogammarus toletanus* (Gammaridae, Crustacea). *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, **72**, 1052-1058.
- Amalfitano S, Fazi S, Zoppini A, Barra-Caracciolo A, Grenni P, Puddu A (2008) Responses of benthic bacteria to experimental drying in sediments from Mediterranean temporary rivers. *Microbial Ecology*, **55**, 270-279.
- Amoros C. (1984) Introduction pratique à la systématique des organismes des eaux continentales françaises 5 : Crustacés Cladocères. Extrait du Bulletin mensuel de la Société Linnéenne de Lyon 53^{ème} année, n° 3 et 4.
- Amoros C. & Bornette G. (2002) Connectivity and biocomplexity in waterbodies of riverine floodplains. *Freshwater Biology*, **47**, 761-776.
- Amoros C. & Roux A.L. (1988) Interaction between water bodies within the floodplain of large rivers: function and development of connectivity. *Münstersche Geographische Arbeiten*, **29**, 125-130.
- Amoros C., Roux A.-L., Reygrobellet J.-L., Bravard J.-P., Pautou G. (1987) A method for applied ecological studies of fluvial hydrosystems. *Regulated Rivers*, **1**, 17-36.
- Amoros C., Bornette G., Henry C.P. (2000) A vegetation-based method for ecological diagnosis of riverine wetlands. *Environmental Management*, **25**, 211-227.
- Anderson J.T. & Smith L.M. (2004) Persistence and colonization strategies of playa wetland invertebrates. *Hydrobiologia*, **513**, 77-86.
- Andréasson J., Bergström S., Carlsson B., Graham L.P., Lindström G. (2004) Hydrological change - climate change impact simulations for Sweden. *Ambio*, **33**, 228-234.
- Angelier E (1953) Recherches écologiques et biogéographiques sur la faune des sables submergés. *Arch. Zool. Exptl. Gen.*, **90**, 37-162.
- Aranwela N., Sanson G., Read J. (1999) Methods of assessing leaf-fracture properties. *New Phytologist*, **144**, 369-383.
- Argyroudi A., Chatzinikolaou Y., Poirazidis K., Lazaridou M. (2009) Do intermittent and ephemeral Mediterranean rivers belong to the same river type? *Aquat Ecol.*, **43**, 465-476.
- Armitage P.D. (1995) The Chironomidae - Biology and ecology of non-biting midges (eds Armitage P.D., Cranston P.S. & Pinder L.C.V.), 194-224. Chapman & Hall, London.
- Arnell N.W. (1999) The effect of climate change on hydrological regimes in Europe: a continental perspective. *Global Environmental Change*, **9**, 5-23.
- Arscott D.B., Larned S.T., Scarsbrook M., Lambert P. (2010) Aquatic invertebrate community structure along an intermittence gradient: Selwyn River, New Zealand. *Journal of the North American Benthological Society*, **29**, 530-545.
- Assmann C., Rinke K., Nechwatal J., von Elert E. (2011) Consequences of the colonization of leaves by fungi and oomycetes for leaf consumption by gammarid shredder. *Freshwater Biology*, **56**, 839-852.
- Audsley E, Pearn KR, Simota C, Cojocar G, Koutsidou E, Rounsevell MDA, Trnka M, Alexandrov V (2006) What can scenario modelling tell us about future European scale

- agricultural land use, and what not?. *Environmental Science & Policy*, **9**, 148-162.
- Baldwin D.S. & Mitchell A.M. (2000) The effects of drying and re-flooding on the sediment and soil nutrient dynamics of lowland river-floodplain systems: a synthesis. *Regulated Rivers: Research and Management*, **16**, 457-467.
- Ballinger A., Mac Nally R., Lake P.S. (2005) Immediate and longer-term effects of managed flooding on floodplain invertebrate assemblages in south-eastern Australia: generation and maintenance of a mosaic landscape. *Freshwater Biology*, **50**, 1190-1205.
- Ballinger A., Lake P.S., MacNally R. (2007) Do terrestrial invertebrates experience floodplains as landscape mosaics? Immediate and longer-term effects of flooding on ant assemblages in a floodplain forest. *Oecologia*, **152**, 227-238.
- Baron J.S., Schmidt T.M., Hartman M.D. (2009) Climate-induced changes in high elevation stream nitrate dynamics. *Global Change Biology*, **15**, 1777-1789.
- Bartlett K.B. & Harris R.C. (1993) Review and assessment of methane emissions from wetlands. *Chemosphere*, **26**, 261-320.
- Bat L., Akbulut M., Culha M., Gündođdu A., Satilmis H. (2000) Effect of temperature on the toxicity of Zinc, Copper and Lead to the freshwater amphipod *Gammarus pulex pulex*. *Turk. J. Zool.*, **24**, 409-415.
- Battle JM & Golladay SW (2001) Hydroperiod influence on breakdown of leaf litter in cypress-gum wetlands. *Am Midl Nat*, **146**, 128-145.
- Batzer D.P., Palik B.J., Buech R. (2004) Relationships between environmental characteristics and macroinvertebrate communities in seasonal woodland ponds of Minnesota. *Journal of the North American Benthological Society*, **23**, 50-68.
- Belnap J., Welter J.R., Grimm N.B., Barger N., Ludwig J.A. (2005) Linkages between microbial and hydrologic processes in arid and semiarid watersheds. *Ecology*, **86**, 298-307.
- Beniston M, Stephenson DB, Christensen OB, Ferro CAT, Frei C, Goyette S, Halsnaes K, Holt T, Jylhä K, Koffi B, Palutikof J, Schöll R, Semmler T, Woth K. (2007) Future extreme events in European climate: an exploration of regional climate model projections. *Climatic Change*, **81**, 71-95.
- Bernal B. & Mitsch W.J. (2012) Comparing carbon sequestration in temperate freshwater wetland communities. *Global Change Biology*, **18**, 1636-1647.
- Bernal S., Butturini A., Nin E., Sabater F., Sabater S. (2003) Leaf litter dynamics and nitrous oxide emission in a Mediterranean riparian forest: implications for soil nitrogen dynamics. *J. Environ. Qual.*, **32**, 191-197.
- Bernal S., Butturini A., Sabater F. (2005) Seasonal variations of dissolved nitrogen and DOC:DON ratios in an intermittent Mediterranean stream. *Biogeochemistry*, **75**, 351-372.
- Betts R. (2005) Integrated approaches to climate-crop modelling: needs and challenges. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **360**, 2049-2065.
- Blenckner T. & Hillebrand H. (2002) North Atlantic Oscillation signatures in aquatic and terrestrial ecosystems - a meta-analysis. *Global Change Biology*, **8**, 203-212.
- Boeger M.R.T. & Poulson M.E. (2003) Morphological adaptations and photosynthetic rates of amphibious *Veronica anagallis-aquatica* L. (Scrophulariaceae) under different flow regimes. *Aquatic Botany*, **75**, 123-135.
- Bohonak A.J. & Jenkins D.G. (2003) Ecological and evolutionary significance of dispersal by freshwater invertebrates. *Ecology Letters*, **6**, 783-796.
- Bohonak A.J.; Holland M.D.; Santer B. et al. (2006). The population genetic consequences of diapause in Eudiaptomus copepods. *Archiv für Hydrobiologie*, **67**, 183-202.
- Boiché A., Gierlinski P., Thiébaud G. (2010) Contrasting seasonal patterns in the acceptability of a naturalised and an introduced macrophyte for a generalist shredder. *Fundamental and Applied Limnology*, **177**, 133-141.
- Bokn T.L., Duarte C.M., Pedersen M.F., Marbà N., Moy F.E., Barron C., Bjerkeng B., Borum J., Christie H., Engelbert S., Fotel F.L., Hoell E.E., Karez R., Kersting K., Kraufvelin P., Lindblad C., Olsen M., Sommer U., Sørensen K. (2003) The response of experimental rocky shore communities to nutrient additions. *Ecosystems*, **6**, 577-594.
- Bonada N., Dolédec S., Statzner B. (2007a) Taxonomic and biological trait differences of stream macroinvertebrate communities between Mediterranean and temperate regions: implications for future climatic scenarios. *Global Change Biology*, **13**, 1658-1671

- Bonada N., Rieradevall M., Prat N (2007b) Macroinvertebrate community structure and biological traits related to flow permanence in a Mediterranean river network. *Hydrobiologia*, 589,91–106.
- Boon P.I. & Sorrell B.K. (1991) Biogeochemistry of billabong sediments. I. The effect of macrophytes. *Freshwater Biology*, 26, 209-226.
- Bornette G. & Heiler G. (1994) Environmental and biological responses of former channels to river incision: a diachronic study on the Upper Rhône River. *Regulated Rivers, Research and Management*, 9, 79-92.
- Bornette G & Large A.R.G. (1995) Groundwater-surface water ecotones at the upstream part of confluence in former river channels. *Hydrobiologia*, 310, 123-137.
- Bornette G & Amoros C. (1996) Disturbance regimes and vegetation dynamics: role of floods in riverine wetlands. *Journal of Vegetation Science*, 7, 615-622.
- Bornette G & Pujalon S (2011) Response of aquatic plants to abiotic factors; a review. *Aquatic Sciences*, 73, 1-14.
- Bou C (1974) Les méthodes de récolte dans les eaux souterraines interstitielles. *Annals of Speleology*, 29, 611-619.
- Bou C & Rouch R (1967). Un nouveau champ de recherches sur la faune aquatique souterraine. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences de Paris*, 265, 369-370.
- Boulton A.J. & Lake P.S. (1990) The ecology of two intermittent streams in Victoria, Australia. I. Multivariate analyses of physicochemical features. *Freshwater Biology*, 24, 123–141.
- Boulton A.J. & Lake P.S. (1992) The ecology of two intermittent streams in Victoria, Australia. II. Comparisons of faunal composition between habitats, rivers and years. *Freshwater Biology*, 27, 99–121.
- Boulton A.J. & Stanley E.H. (1995) Hyporheic processes during flooding and drying in a Sonoran Desert stream. II. Faunal dynamics. *Archiv für Hydrobiologie*, 134, 27–52.
- Boulton A.J. & Foster J.G. (1998) Effects of buried leaf litter and vertical hydrological exchange on hyporheic water chemistry and fauna in a gravel-bed river in northern New South Wales, Australia. *Freshwater Biology*, 40, 229-243.
- Boulton A.J.; Findlay S.; Marmonier P., Stanley E.H., Valett H.M. (1998) The functional significance of the hyporheic zone in streams and rivers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29, 59-81.
- Boulton A.J. (2003) Parallels and contrasts in the effects of drought on stream macroinvertebrate assemblages. *Freshwater Biology*, 48, 1173–1185.
- Boulton A.J., Sheldon F., Jenkins K.M. (2006) Natural disturbance and aquatic invertebrates in desert rivers. In: Ecology of Desert Rivers (Ed. R.T. Kingsford), pp. 133–153. Academic Press, New York.
- Boyero L., Pearson R.G., Dudgeon D. *et al.* (2012) Global patterns of stream detritivore distribution: implications for biodiversity loss in changing climates. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 134-141.
- Bradley RI, Moffat AJ, Falloon P, (2005) Climate change and soil function. Research rapport to Defra SP0538. UK: Cranfield University.
- Bravard J.-P., Amoros C., Pautou G. (1986) Impact of civil engineering on the succession of communities in a fluvial system. *Oikos*, 47:92-111.
- Bravard J-P., Kondolf G.M., Piégay H. (1999) Environmental and societal effects of channel incision and remedial strategies. In: Darby S.E. & Simon A. (Eds), Incised River Channels, John Wiley & Sons Ltd., 303-341.
- Bravard, J-P (2010) Discontinuities in braided patterns: The River Rhône from Geneva to the Camargue delta before river training. *Geomorphology*, 111: 219-233.
- Brinson M.M., Swift B.L., Plantico R.C., Barclay J.S. (1981) Riparian Ecosystems: Their Ecology and Status. U.S. Fish and Wildlife Service, Biol.Serv. Program. FWS/OBS-81/17, Washington, D.C., 151 p.
- Brock M.A.; Nielsen D.L.; Shiel R.J.; et al. (2003) Drought and aquatic community resilience: the role of eggs and seeds in sediments of temporary wetlands. *Freshwater Biology*, 48, 1207-1218.
- Brook B.W., Sodhi N.S., Bradshaw C.J.A. (2008). Synergies among extinction drivers under global change. *Trends Ecol. Evol.*, 23, 453-460.
- Bruder A., Chauvet E., Gessner M.O. (2011) Litter diversity, fungal decomposers and litter decomposition under simulated stream intermittency. *Functional Ecology*, 25, 1269-1277.
- Brunke M. (1999) Colmation and deep filtration within streambeds: Retention of particles in hyporheic interstices. *International Review of Hydrobiology*, 84, 99–117.
- Burnouf J., Guilhot J-O., Mandy M.-O., Orcel C. (1991) Le pont de la Guillotière : Franchir le

- Rhône à Lyon. Document archéologique en Rhône Alpes 5, p. 196.
- Butturini A. & Sabater F. (2002) Nitrogen concentrations in a small Mediterranean stream: 1. Nitrate 2. Ammonium, *Hydrol. Earth Syst. Sci.*, **6**, 539–550. Parkin, T.B. (1987) Soil microsites as a source of denitrification variability. *Soil Science Society of America Journal*, **51**, 1194-1199.
- Butturini A., Bernal S., Hellin C., Nin E., Rivero L., Sabater S., Sabater F. (2003) Influences of the stream groundwater hydrology on nitrate concentration in unsaturated riparian area bounded by an intermittent Mediterranean stream. *Water Resources Research*, **39**, 1-13.
- Camargo J.A., Alonso A., Salamanca A. (2005) Nitrate toxicity to aquatic animals: a review with new data for freshwater invertebrates. *Chemosphere*, **58**, 1255-1267.
- Caramujo M-J., Mendes C.R.B., Cartaxana P., Brotas V., Boavida M-J (2008) Influence of drought on algal biofilms and meiofaunal assemblages of temperate reservoirs and rivers. *Hydrobiologia*, **598**, 77–94.
- Caruso B.S. (2002) Temporal and spatial patterns of extreme low flows and effects on stream ecosystems in Otago, New Zealand. *Journal of Hydrology*, **257**, 115–133.
- Chakona A., Phiri C., Magadza C.H.D, Brendonck L. (2008) The influence of habitat structure and flow permanence on macroinvertebrate assemblages in temporary rivers in northwestern Zimbabwe. *Hydrobiologia*, **607**, 199-209.
- Chapin E.S. & Kedrowski R.A. (1983) Seasonal changes in nitrogen and phosphorus fractions and autumn retranslocation in evergreen and deciduous taiga trees. *Ecology*, **64**, 376-391.
- Chapman P.J., Edwards A.C., Cresser M.S. (2001) The nitrogen composition of streams in upland Scotland: some regional and seasonal differences. *The Science of the Total Environment*, **265**, 65-83.
- Chatarpaul L., Robinson J.B., Kaushik N.K. (1980) Effects of tubificid worms on denitrification and nitrification in stream sediment. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **37**, 656-663.
- Choong M.F. (1996) What makes a leaf tough and how this affects the pattern of *Castanopsis fissa* leaf consumption by caterpillars. *Functional Ecology*, **10**, 668-674.
- Claret C, Boulton A.J., Dole-Olivier M.J., Marmonier P. (2001). Functional processes versus state variables: interstitial organic matter and breakdown pathways in floodplain habitats varying in groundwater input and sediment size. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **58**: 1594-1602.
- Clarke A., Mac Nally R., Bond N., Lake P.S. (2008). Macroinvertebrate diversity in headwater streams: a review. *Freshwater biology*, **53**, 1707-1721.
- Clement J.C., Pinay G., Marmonier P. (2002) Three-dimensional and seasonal dynamics of denitrification along catenas in three riparian wetlands with different vegetation cover. *Journal of Environmental Quality*, **31**, 1025-1037.
- Collins S.L., Sinsabaugh R.L., Crenshaw C., Green L., Porras-Alfaro A., Stursova M. & Zeglin L.H. (2008) Pulse dynamics and microbial processes in arid land ecosystems. *Journal of Ecology*, **96**, 413–420.
- Colt J.E. & Armstrong D.A. (1981) Nitrogen toxicity to crustaceans, fish, and mollusks. Bio-Engineering Symposium for Fish Culture (FCS Publ.1), pp 34-47.
- Corbet P. (1980) Biology of Odonata. *Annual Review of Entomology*, **25**, 189-217.
- Corcoran R.M., Lovvorn J.R., Heglund P.J. (2009) Long-term change in limnology and invertebrates in Alaskan boreal wetlands. *Hydrobiologia*, **620**, 77-89.
- Cornwell W.K., Cornelissen J.H.C., Amatangelo K. *et al.* (2008) Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*, **11**, 1065-1071.
- Corti R, Datry T., Drummond L., Larned S. (2011). Natural variation in immersion and emersion affects breakdown and invertebrate colonization of leaf litter in a temporary river. *Aquatic Sciences*, **73**, 537–550.
- Costerton J.W., Lewandowski Z., Caldwell D.E., Korber D.R., Lappin-Scott H.M. (1995) Microbial biofilms. *Ann Rev Microbiol*, **49**, 711-45.
- Cottin D., Roussel D., Foucreau N., Hervant F., Piscart C. (2012) Distending the effects of local and regional factors on the thermal tolerance of freshwater crustaceans. *Naturwissenschaften*, **99**, 259-264.
- Covich A.P., Crowl T.A., Scatena F.N. (2003) Effects of extreme low flows on freshwater shrimps in a perennial tropical stream. *Freshwater Biology*, **48**, 1219-1231.
- Crane M., Delaney P., Watson S., Parker P., Walker C. (1995) The effect of malathion 60 on *Gammarus pulex* (L.) below watercress beds.

- Environmental Toxicology and Chemistry*, **14**, 1181-1188.
- Cuffney T.F. & Wallace J.B. (1989) Discharge-export relationships in headwater streams: the influence of invertebrate manipulations and drought. *Journal of the North American Benthological Society*, **8**, 331-341.
- Cummins K.W. (1974) Structure and function of stream ecosystems. *Bioscience*, **24**, 631-641.
- Cummins K.W. (1979) Feeding ecology of stream invertebrates. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **10**, 147-172.
- Dai G-Z., Shang J-L., Qiu B-S. (2012) Ammonia may play an important role in the succession of cyanobacterial blooms and the distribution of common algal species in shallow freshwater lakes. *Global Change Biology*, **18**, 1571-1581.
- Dangles O.; Gessner M.O.; Guerold F., Chauvet E. (2004) Impacts of stream acidification on litter breakdown: implications for assessing ecosystem functioning. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 365-378.
- Danielopol D.L. (1976) The distribution of the fauna in the interstitial habitats of riverine sediments of the Danube and the Piesting (Austria). *International Journal of Speleology*, **8**, 23-51.
- Datry T., Lafont M., Larned S.T. (2010) Hyporheic annelid distribution along a flow permanence gradient in an alluvial river. *Aquat. Sci.*, **72**, 335-346.
- Datry T., Corti R., Claret C., Philippe M. (2011) Flow intermittence controls leaf litter breakdown in a French temporary alluvial river: the "drying memory". *Aquatic Sciences*, **73**, 471-483
- Daufresne M., Roger M.C., Capra H., Lamouroux N. (2004) Long-term changes within the invertebrate and fish communities of the Upper Rhône River: Effects of climatic factors. *Global Change Biology*, **10**, 124-140.
- Dawidowicz P., Gliwicz Z.M., Gulati R.D. (1988) Can *Daphnia* prevent a blue-green algal bloom in hypertrophic lakes? A laboratory test. *Limnologia*, **19**, 21-26.
- De Deyn G.B., Cornelissen J.H.C., Bardgett R.D. (2008) Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecology Letters*, **11**, 516-531.
- De los Santos C.B., Brun F.G., Onoda Y., Cambridge M.L., Bouma T.J., Vergara J.J., Pérez-Lloréns J.L. (2012) Leaf-fracture properties correlated with nutritional traits in nine Australian seagrass species: implications for susceptibility to herbivory. *Marine Ecology Progress Series*, **458**, 89-102.
- De Stasion B.T. Jr. (1989). The seed bank of a freshwater crustacean: Copepodology for the plant ecologist. *Ecology*, **70**, 1377-1389.
- Dedecker A.P, Goethals P.L.M, D'heygere T and De Pauw N. (2006) Development of an in-stream migration model for *Gammarus pulex* L. (Crustacea, Amphipoda) as a tool in river restoration management. *Aquatic Ecology*, **40**, 249–261.
- Dehedin A, Piscart C, Marmonier P (*in press*) Seasonal variations of the effect of temperature on lethal and sublethal toxicities of ammonia for three common freshwater shredders. *Chemosphere*, <http://dx.doi.org/10.1016/j.chemosphere.2012.07.055>.
- Del Rosario R.B. & Resh V.H. (2000) Invertebrates in intermittent and perennial streams: is the hyporheic zone a refuge from drying? *Journal of the North American Benthological Society*, **19**, 680–696.
- Delpa I., Jung A.V., Baures E., Clement M., Thomas O. (2009) Impacts of climate change on surface water quality in relation to drinking water production. *Environment International*, **35**, 1225-1233.
- Denef K., Six J., Bossuyt H., Frey S.D., Elliott E.T., Merckx R., Paustian K. (2001a) Influence of dry-wet cycles on the interrelationship between aggregate, particulate organic matter, and microbial community dynamics. *Soil Biology & Biochemistry*, **3**, 1599-1611.
- Dent C.L., Grimm N.B. & Fisher S.G. (2001) Multiscale effects of surface-subsurface exchange on stream water nutrient concentrations. *Journal of the North American Benthological Society*, **20**, 162–181.
- Dewson Z.S., James A.B.W., Death R.G. (2007) Invertebrate responses to short-term water abstraction in small New Zealand streams. *Freshwater Biology*, **52**, 357-369.
- Dodds W.K. (2002) Freshwater ecology: concepts and environmental applications. Academic Press.
- Dole M-J. & Mathieu J. (1984) Etude de la "pellicule biologique" dans les milieux interstitiels de l'Est lyonnais. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, **22**, 1745-1750.
- Dole M-J. (1985) Le domaine aquatique souterrain de la plaine alluviale du Rhône à l'est de Lyon. 2- Structure verticale des peuplements des niveaux supérieurs de la nappe. *Stygologia*, **1**, 270-291.

- Dole-Olivier M.-J., Marmonier P., Befly J.L. (1997) Response of invertebrates to lotic disturbance: is the hyporheic zone a patchy refugium? *Freshwater Biology*, **37**, 257-276.
- Dole-Olivier M.-J. (1998) Surface water-groundwater exchanges on three dimensions on a backwater of the Rhône River. *Freshwater biology*, **40**, 93-109.
- Dole-Olivier M.-J., Galassi M.P., Marmonier P., Creuzé des Châtelliers M. (2000) The biology and ecology of lotic microcrustaceans. *Freshwater Biology*, **44**, 63-91.
- Dole-Olivier M.-J. (2011) The hyporheic refuge hypothesis reconsidered: a review of hydrological aspects. *Marine and Freshwater Research*, **62**, 1281-1302.
- Douville H, Chauvin F, Planton S, Royer JF, Salas-Mélia D, Tyteca S (2002) Sensitivity of the hydrological cycle to increasing amounts of greenhouse gases and aerosols. *Climate Dynamics* 45-68.
- Duinker J. & Wefer G. (1994) Das CO₂-problem und die Rolle des Ozeans. *Naturwissenschaften*, **81**: 237-242.
- Eckhardt K. & Ulbrich U. (2003) Potential impacts of climate change on groundwater recharge and streamflow in a central European low mountain range. *J Hydrol.*, **284**, 244-252.
- Eitzinger J., Stastna M., Zalud Z., Dubrovsky M. (2003) A simulation study of the effect of soil water balance and water stress in winter wheat production under different climate change scenarios. *Agricultural Water Management*, **61**, 195-217.
- Elger A. & Willby N.J. (2003) Leaf dry matter content as an integrative expression of plant palatability: the case of freshwater plants. *Functional Ecology*, **17**, 58-65.
- Elliott J.A., Thackeray S.J., Huntingford C., Jones R.G. (2005) Combining a regional climate model with a phytoplankton community model to predict future changes in phytoplankton in lakes. *Freshwater Biology*, **50**: 1404-1411.
- Emerson K., Russo R.C., Lund R.E., Thurston R.V. (1975) Aqueous Ammonia Equilibrium Calculations: Effects of pH and Temperature. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **32**, 2379-2383.
- Eriksen C.H., Resh V.H., Lamberti G.A. (1996) Aquatic insect respiration. In: Merritt R.W. and Cummins K.W. (eds), *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. 3rd ed. Kendall-Hunt Publishing, Dubuque, IA, USA, pp. 29-40
- Erol A. and Randhvir T.O. (2012) Climatic change impacts on the ecohydrology of Mediterranean watersheds. *Climatic Change*, **114**, 319-341.
- Everard M. (1996) The importance of periodic droughts for maintaining diversity in the freshwater environment. *Freshwater Forum*, **7**, 33-50.
- Febria C.M., Fulthorpe R.R., Williams D.D. (2010) Characterizing seasonal changes in physicochemistry and bacterial community composition in hyporheic sediments. *Hydrobiologia*, **647**, 113-126.
- Fierer N. & Schimel J.P. (2002) Effects of drying-rewetting frequency on soil carbon and nitrogen transformations. *Soil Biology & Biochemistry*, **34**, 777-787.
- Findlay S.E.G., Sinsabaugh R.L., Sobczak W.V., Hoostal M. (2003) Metabolic and structural response of hyporheic microbial communities to variations in supply of dissolved organic matter. *Limnology and Oceanography*, **48**, 1608-1617.
- Fischer H., Sachse A., Steinberg C.E.W., Pusch M. (2002) Differential retention and utilization of dissolved organic carbon by bacteria in river sediments *Limnol. Oceanogr.*, **47**, 1702-1711.
- Fowler R.T. & Death R.G. (2001) The effect of environmental stability on hyporheic community structure. *Hydrobiologia*, **445**, 85-95.
- Fowler H.J. & Kilsby C.G. (2004) Future increase in UK water resource drought projected by a regional climate model. Proceedings of the BHS International Conference on Hydrology: Science & Practice for the 21st Century. London, 12-16 July 2004, British Hydrological Society. p. 15-21.
- Frei C., Schöll R., Fukutome S., Schmidli J., Vidale P.L. (2006) Future change of precipitation extremes in Europe: intercomparison of scenarios from regional climate models. *J Geophys Res.*, **111**, D06105.
- Fritz K.M. & Dodds W.K. (2004) Resistance and resilience of acroinvertebrate assemblages to drying and flood in a tallgrass prairie stream system. *Hydrobiologia*, **527**, 99-112.
- Gallardo B., Gascon S., Garcia M., Comin F.A. (2009) Testing the response of macroinvertebrate functional structure and biodiversity to flooding and confinement. *Journal of Limnology*, **68**, 315-326.
- Galloway J.N., Townsend A.R., Erisman J.W. *et al.* (2008) Transformation of the Nitrogen cycle: recent trends, questions, and potential solutions. *Science*, **320**, 889-892.

- Garnier E. & Laurent G. (1994) Leaf anatomy, specific mass and water-content in congeneric annual and perennial grass species. *New Phytologist*, **128**, 725-736.
- Gayraud S. & Philippe M. (2003) Influence of bed-sediment features on the interstitial habitat available for macroinvertebrates in 15 French streams. *International Review of Hydrobiology*, **88**, 77-93.
- Gérino M. (1990) The effects of bioturbation on particle redistribution in Mediterranean coastal sediment. Preliminary result. *Hydrobiologia*, **207**, 251-258.
- Gessner MO, Chauvet E (1993) Ergosterol-to-biomass conversion factors for aquatic hyphomycetes. *Applied and Environmental Microbiology*, **59**, 502-507.
- Gessner MO, Chauvet E (1994) Importance of stream microfungi in controlling breakdown rates of leaf litter. *Ecology*, **75**, 1807-1817.
- Giannakopoulos C, Bindi M, Moriondo M, LeSager P, Tin T (2005) Climate change impacts in the Mediterranean resulting from a 2 °C global temperature rise. WWF report. Gland Switzerland.
- Gibert J., Dole-Olivier M-J., Marmonier P., Vervier P. (1990) Surface water-groundwater ecotones. *The Ecology and Management of Aquatic-Terrestrial ecotones*, Naiman R. J. and Décamps H. Eds., Carnforth, 199-225.
- Gliwicz Z.M. & Lampert W. (1990) Food thresholds in *Daphnia* species in the absence and presence of bluegreen filaments. *Ecology*, **71**, 691-702.
- Golibert T.E. (1989) Gravitational stress and lignification in aerial vs. submerged shoots of *Hippuris vulgaris*. *Physiologia Plantarum*, **75**, 355-361.
- Graca M.A.S. (2001) The role of invertebrates on leaf litter decomposition in streams - A review. *International Review of Hydrobiology*, **86**, 383-393.
- Green A.J. & Figuerola J. (2005) Recent advances in the study of long-distance dispersal of aquatic invertebrates via birds. *Diversity and Distributions*, **11**, 149-156.
- Gregory S.V., Swanson F.J., McKee W.A., Cummins K.W. (1991) An ecosystem perspective of riparian zones. *BioScience*, **41**, 540-545.
- Greig H.S., Kratina P., Thompson P.L., Palen W.J., Richardson J.S., Shurin J.B. (2012) Warming, eutrophication, and predator loss amplify subsidies between aquatic and terrestrial ecosystems. *Global Change Biology*, **18**, 504-514.
- Grove J. (1988) The Little Ice Age. Methuen, London.
- Hairton N.G. Jr, Kearns C.M., Engstrom D.R. (1995) Age and survivorship of diapausing eggs in a sediment egg bank. *Ecology*, **76**, 1706-1711.
- Hanson M.A. & Riggs M.R. (1995) Potential effects of fish predation on wetland invertebrates: a comparison of wetlands with and without fathead minnows. *Wetlands*, **15**, 167-175.
- Hawkes H.A. & Davies L.J. (1971) Some effects of organic enrichment on benthic invertebrate communities in stream riffles. In: Duffey, E. and Watt, A. S. (Eds.), *The Scientific Management of Animal and Plant Communities for Conservation*, Blackwell Scientific, Oxford, pp. 271-293.
- Hedin L.O., Armesto J.J., Johnson A.H. (1995) Patterns of nutrient loss from unpolluted, old-growth temperature forests. Evaluation of biogeochemical theory. *Ecology*, **76**, 493-509.
- Heggenes J. & Dokk J.G. (2001) Contrasting Temperatures, Waterflows, and Light: Seasonal Habitat selection by Young Atlantic Salmon and Brown Trout in a Boreonemoral River. *Regul. River. Res. Manag.*, **17**, 623-635.
- Hervant F., Mathieu J., Garin D., Fréminet A. (1995) Behavioral, ventilatory and metabolic responses to severe hypoxia and subsequent recovery of the hypogean *Niphargus rhenorhodanensis* and the epigeal *Gammarus fossarum*. *Physiological Zoology*, **68**, 223-244.
- Hohensinner S., Habersack H., Jungwirth M., Zauner G. (2004) Reconstruction of the characteristics of a natural alluvial river-floodplain system and hydromorphological changes following human modifications: The Danube River (1812-1991). *River Research and Applications*, **20**, 25-41.
- Holden P.A. & Fierer N. (2005) Microbial processes in the vadose zone. *Vadose Zone Journal*, **4**, 1-21.
- Hickin E. & Sickingabula H. (1988) The geomorphic impact of the catastrophic October 1984 flood on the planform of the Squamish River, southwestern British Columbia. *Canadian Journal of Earth Science*, **25**, 1078-1087.
- Hieber M. & Gessner M.O. (2002) Contribution of stream detritivores, fungi, and bacteria to leaf breakdown based on biomass estimates. *Ecology*, **83**, 1026-1038.

- Hildrew AG, Townsend CR. (1980) Aggregation, interference and foraging by larvae of *Plectrocnemia conspersa* (Trichoptera: Polycentropodidae). *Animal Behaviour*, **28**, 553-560.
- Hill B.H. & Gardner T.J. (1987) Benthic metabolism in a perennial and an intermittent Texas prairie stream. *Southwestern Naturalist*, **32**, 305-311.
- Hill B.H., Hall R.K., Husby P., Herlihy A.T., Dunne M. (2000) Interregional comparison of sediment microbial respiration in stream. *Freshwater Biology*, **44**, 213-222.
- Holomuzki J.R. & Biggs B.J.F. (2000) Taxon-specific responses to high-flow disturbances in streams: implications for population persistence. *Journal of North American Benthological Society*, **19**, 670-679.
- Hughes D.A. (2005) Hydrological issues associated with the determination of environmental water requirements of ephemeral rivers. *River Research and Applications*, **21**, 899-908.
- Hulme M, Jenkins GJ, Lu X, Turnpenny JR, Mitchell TD, Jones RG, Lowe J, Morphy JM, Hassel D, Boorman P, McDonald R, Hill S. (2002) Climate change scenarios for the United Kingdom: the UKCIP02 scientific report. Tyndall Centre for Climate Change Research, School of Environmental Sciences. Norwich, UK: University of East Anglia; p. 120.
- Humphries P. & Baldwin D.S. (2003) Drought and aquatic ecosystems: An introduction. *Freshwater Biology*, **48**, 1141-1146.
- Hynes H.B.N. (1974) Further studies on the distribution of stream animals within the substratum. *Limnology and Oceanography*, **19**, 92-99.
- Huryn A.D.; Huryn V.M.B.; Arbuttle C.J., Tsomides L. (2002) Catchment land-use, macroinvertebrates and detritus processing in headwater streams: taxonomic richness versus function. *Freshwater Biology*, **47**, 401-415.
- Falloon P & Betts R. (2009) Climate impacts on European agriculture and water management in the context of adaptation and mitigation. The importance of an integrated approach. *Science of the Total Environment*, **408**, 5667-5687.
- Falloon PD & Smith P. (2003) Modelling soil carbon fluxes and land use change for the National Carbon Dioxide Inventory, Final Research Report to Defra Contract CC0242. Harpenden, UK: Rothamsted Research.
- Feminella J.W. (1996) Comparison of benthic macroinvertebrate assemblages in small streams along a gradient of flow permanence. *Journal of the North American Benthological Society*, **15**, 651-669.
- Figuerola J. & Green A.J. (2002) Dispersal of aquatic organisms by waterbirds: a review of past research and priorities for future studies. *Freshwater Biology*, **47**, 482-494.
- Hickin E. & Sickingabula H. (1988) The geomorphic impact of the catastrophic October 1984 flood on the planform of the Squamish River, southwestern British Columbia. *Canadian Journal of Earth Science* (25) pp. 1078-1087
- Ingendahl D., Borchardt D., Saenger N., Reichert P. (2009) Vertical hydraulic exchange and the contribution of hyporheic community respiration to the whole ecosystem respiration in the River Lahn (Germany). *Aquatic Sciences*, **71**, 399-410.
- Iglesias A., Estrela T., Gallart F. (2005) Impactos sobre los recursos hídricos. In: Moreno JM, editor. Evaluación Preliminar de los Impactos en España for Efecto del Cambio Climático, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, Spain. p. 303-53.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) (2001) Climate change 2001: impacts, adaptation and vulnerability. Contribution of working Group II to the third assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge University Press, Cambridge
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) (2007) Climate change 2007. In: Pachauri R.K., Resinger A. (Eds) Contribution of working groups I, II and III to the fourth assessment report of the international panel on climate change, Switzerland.
- James A.B.W., Dewson Z.S., Death R.G. (2008) The effect of experimental flow reductions on macroinvertebrate drift in natural and streamside channels. *River Research and Applications*, **24**, 22-35.
- Jeppesen E., Kronvang B., Meerhoff M., Søndergaard M., Hansen K.M., Andersen H.E., Lauridsen T.L., Beklioglu M., Ozen A., Olesen J.E. (2009) Climate change effects on runoff, catchment phosphorus loading and lake ecological state, and potential adaptations. *J. Environ. Qual.*, **38**, 1930-1941.
- Johnson D.L., Keller E.A., Rockwell T.K. (1990) Dynamic pedogenesis: new views on some key soil concepts, and a model for interpreting Quaternary soils. *Quaternary Research*, **33**, 306-319.
- Jokic A., Cutler J.F., Ponomarenko E., van der Kamp G., Anderson D.W. (2003) Organic

- carbon and sulphur compounds in wetland soils: insights on structure and transformation processes using K-edge Xanes and NMR spectroscopy. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **67**, 2585-2597.
- Jones J. B. & Holmes R. M. (1996) Surface-subsurface interactions in stream ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, **11**, 239-242.
- Junk W.J., Bayley P.B., Sparks R.E. (1989). The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Special Publications in Fisheries and Aquatic Sciences*, **106**, 110–127.
- Kalff, J. (2000) Limnology. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.
- Kefford B.J., Hickey G.L., Gasith A. *et al.* (2012) Global Scale Variation in the Salinity Sensitivity of Riverine Macroinvertebrates: Eastern Australia, France, Israel and South Africa. *PLoS ONE*, **7**, e35224.
- Kinne O. (1961) Growth, molting frequency, heart beat, number of eggs, and incubation time in *Gammarus zaddachi* exposed to different environments. *Crustaceans*, **2**, 26-36.
- Kiss K. T. (1996) Diurnal change of planktonic diatoms in the River Danube near Budapest (Hungary). *Archiv für Hydrobiologie*, **80**, 113-122.
- Klapper H. (1991): Control of eutrophication in Inland waters. Ellis Horwood Ltd., West Sussex, UK.
- Korhonen I.A. & Lagerspetz K.Y.H. (1996) Heat shock response and thermal acclimation in *Asellus aquaticus*. *J. therm. Biol.*, **21**, 49-46.
- Krantzberg G. (1985) The influence of bioturbation on physical, chemical and biological parameters in aquatic environments: a review. *Environ. Pollut. (Ser. A)*, **39**, 99-122.
- Kraufvelin P., Salovius S., Christie H., Moy F.E., Karez R., Pedersen M.F. (2006a) Eutrophication-induced changes in benthic algae affect the behavior and fitness of the marine amphipod *Gammarus locusta*. *Aquat. Bot.*, **84**, 199-209.
- Kraufvelin P., Moy F.E., Christie H., Bokn T.L. (2006b) Nutrient addition to experimental rocky shore communities revisited: delayed responses, rapid recovery. *Ecosystems*, **9**, 1076-1093.
- Kraufvelin P. (2007) Responses to nutrient enrichment, wave action and disturbance in rocky shore communities. *Aquatic Botany*, **87**, 262-274.
- Krüger A, Ulbrich U, Speth P. (2002) Groundwater recharge in North rhine-Westfalia by a statistical model for greenhouse gas scenarios. *Physics and Chemistry of the Earth, Part B: Hydrology, Oceans and Atmosphere*, **26**, 853-861.
- Lake P.S. (2000) Disturbance, patchiness, and diversity in streams. *Journal of North American Benthology Society*, **19**, 573-592.
- Lake P.S. (2003) Ecological effects of perturbation by drought in flowing waters. *Freshwater Biology*, **48**, 1161–1172.
- Labbe T.R. & Fausch K.D. (2000) Dynamics of intermittent stream habitat regulate persistence of a threatened fish at multiple scales. *Ecological Applications*, **10**, 1774–1791.
- Lancaster J. & Belyea L.R. (1997) Nested hierarchies and scale-dependence of mechanisms of flow refugium use. *Journal of the North American Benthological Society*, **16**, 221–238.
- Landin J. (1980) Habitats, life histories, migration and dispersal by flight of two water-beetles *Helophorus brevipalpis* and *H. strigifrons* (Hydrophilidae). *Holarctic Ecology*, **3**, 190-201.
- Larned S.T., Datry T. & Robinson C.T. (2007) Invertebrate and microbial responses to inundation in an ephemeral river reach in New Zealand: effects of preceding dry periods. *Aquatic Sciences: Research Across Boundaries*, **69**, 554–567.
- Larned S., Hicks D., Schmidt J., Davey A., Dey K., Scarsbrook M., Arscott D. & Woods R. (2008) The Selwyn River of New Zealand: a benchmark system for alluvial river. *River Research and Applications*, **24**, 1–21.
- Larned S.T., Datry T., Arscott D.B. and Tockner K (2010). Emerging concepts in temporary-river ecology. *Freshwater Biology*, **55**, 717–738
- Larson J.S., Adamus P.R., Clairain E.J. (1989) Functional assessment of freshwater wetlands: a manual and training outline. University of Massachusetts, Amherst, MA.
- Lecerf A.; Usseglio-Polatera P.; Charcosset J.Y.; Lambrigt D.; Bracht B., Chauvet E. (2006) Assessment of functional integrity of eutrophic streams using litter breakdown and benthic macroinvertebrates. *Archiv Fur Hydrobiologie*, **165**, 105-126.
- Leeper D.A. & Taylor B.E. (1998) Abundance, biomass, and production of aquatic invertebrates in Rainbow Bay, a temporary wetland in South Carolina, USA. *Archives fur Hydrobiologia*, **143**, 335–362.
- Lefebvre S., Marmonier P., Pinay G. (2004) Stream regulation and nitrogen dynamics in sediment interstices: comparison of natural and

- straightened sectors of a third order stream. *River Research and Applications*, **20**, 499-512.
- Lefebvre S., Clement J.C., Pinay G., Thenail C., Durand P., Marmonier P. (2007) ¹⁵N-Nitrate signature in streams: effects of land-cover and agriculture practices. *Ecol. Appl.*, **17**, 2333-2346.
- Lehner B, Döll P, Alcamo J, Henrichs T, Kaspar F. (2006) Estimating the impact of global change on flood and drought risks in Europe: a continental, integrated analysis. *Clim. Change*, **75**, 273-99.
- Lehner B., Reidy Liermann C., Revenga C., Vörösmarty C., Fekete B., Crouzet P., Döll P., Endejan M., Frenken K., Magome J., Nilsson C. (2011) High-resolution mapping of the world's reservoirs and dams for sustainable river flow management. *Front Ecol. Environm.*, **9**, 494-502.
- Leopold L.B., Wolman M.G. (1957) River channel patterns-braided, meandering and straight. U.S. Geol. Survey Prof. paper 282B, 39-85.
- Li Z.Q., Yu D., Xu J. (2011) Adaptation to water level variation: Responses of a floating-leaved macrophyte *Nymphoides peltata* to terrestrial habitats. *Annales De Limnologie-International, Journal of Limnology*, **47**, 97-102.
- Lofgren B.M. (2002) Global warming influences on water levels, ice, and chemical and biological cycles in lakes: some examples. – In: McGinn NA (ed) Fisheries in a changing climate. American Fisheries Society, Bethesda, MD, pp. 15-22.
- Lopez-Rodriguez M.J.; de Figueroa J.M.T.; Alba-Tercedor J. (2010) Life history of two burrowing aquatic insects in southern Europe: *Leuctra geniculata* (Insecta: Plecoptera) and *Ephemera danica* (Insecta: Ephemeroptera). *Aquatic Insects*, **31**, 99–110.
- Lucu C., Devescovi M., Siebers D. (1989) Do amiloride and ouabain affect ammonia fluxes in perfused *Carcinus* gill epithelia ? *Journal of Experimental Zoology*, **249**, 1-5.
- Lytle D.A. (2000) Biotic and abiotic effects of flashflooding in a montane desert stream. *Archiv für Hydrobiologie*, **150**, 85-100.
- Lytle D.A. & Poff N.L. (2004) Adaptation to natural flow regimes. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**, 94-100.
- Maazouzi C., Piscart C., Pihan J.C., Masson G. (2009) Effect of habitat-related resources on fatty acid composition and body weight of the invasive *Dikerogammarus villosus* in an artificial reservoir. *Fundam. Appl. Limnol.*, **175**, 327-338.
- Maazouzi C., Piscart C., Legierv F., Hervant F. (2011) Ecophysiological responses to temperature of the “killer shrimp” *Dikerogammarus villosus*: Is the invader really stronger than the native *Gammarus pulex*? *Comparative Biochemistry and Physiology, part A: molecular and integrative physiology*, **159**, 268-274.
- MacNeil C., Dick J.T.A., Bigsby E., Elwood R.W., Montgomery W.I., Gibbins C.N., Kelly D.W. (2002) The validity of the *Gammarus* : *Asellus* ratio as an index of organic pollution: abiotic and biotic influences. *Water Research.*, **36**, 75-84.
- Magdaleno F. & Fernandez-Yuste J.A. (2011) Meander dynamics in a changing river corridor. *Geomorphology*, **130**, 197-207.
- Magoulick D.D. & Kobza R.M. (2003) The role of refugia for fishes during drought: a review and synthesis. *Freshwater Biology*, **48**, 1186–1198.
- Malard F., Ferreira D., Doledec S., Ward J.V. (2003) Influence of groundwater upwelling on the distribution of the hyporheos in a headwater river floodplain. *Archiv für Hydrobiologie*, **157**, 89-116.
- Maltby L. (1995) Sensitivity of the crustaceans *Gammarus pulex* (L.) and *Asellus aquaticus* (L.) to short-term exposure to hypoxia and unionized ammonia: observation and possible mechanisms. *Water Research*, **29**, 781-187.
- Malcolm I.A., Soulsby C., Youngson A.F., Tetzlaff D. (2009) Fine scale variability of hyporheic hydrochemistry in salmon spawning gravels with contrasting groundwater-surface water interactions. *Hydrogeology Journal*, **17**, 161-174.
- Maracchi G, Sirotenko O, Bindi M, (2005) Impact of present and future climate variability on agriculture and forestry in the temperate regions: Europe. *Climatic Change*, **70**, 117-135.
- Marmonier, P., Dole-Olivier, M.J., Creuze Des Châtelliers M. (1992) Spatial distribution of interstitial assemblages in the floodplain of the Rhône River. *Regulated rivers: research & management*, **7**, 75-82.
- Marmonier P., Vervier P., Gibert J., Dole-Olivier M.-J. (1993) Biodiversity in Ground Waters. *Trends in Ecology & Evolution*, **8**,392-395.
- Marmonier P., Fontvieille D., Gibert J, Vanek V. (1995) Distribution of dissolved organic Carbon and bacteria at the interface between the Rhône river and its alluvial aquifer. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, **14**, 382-392.
- Marmonier P., Piscart C., Sarriquet P.E., Azam D., Chauvet E. (2010) Relevance of large litter bag

- burial for the study of leaf breakdown in the hyporheic zone. *Hydrobiologia*, **641**, 203-214
- Martin M., Fehsenfeld S., Sourial M.M., Weihrauch D. (2011) Effects of high environmental ammonia on branchial ammonia excretion rates and tissue Rh-protein mRNA expression levels in seawater acclimated Dungeness crab *Metacarcinus magister*. *Comp. Biochem. Physiol. A-Mol. Integr. Physiol.*, **160**, 267-277.
- Matthews W.J. (1998) Patterns in Freshwater Fish Ecology. Chapman and Hall, New York, NY. 757 pages. Second printing, May 1998, Kluwer Academic Press.
- Matthews W.J. & Marsh-Matthews E. (2003) Effects of drought on fish across axes of space, time and ecological complexity. *Freshwater Biology*, **48**, 1233-1255.
- Maurines-Carboneill C., Morin L., Pernelle J.J., Derlet N., Sachon G., Leblon G. (1998) Reviviscence of aerobic chemoheterotrophic bacteria in an activated sludge pilot plant after a prolonged absence of oxygen. *Water Res*, **32**, 2211-2219.
- Mausser W, Strasser U, Ludwig R, Willems W, Barthel R, Frueh B. (2006) The impact of climate change on low-flow conditions in the Upper Danube watershed - a scenario case study using the DANUBIA decision support system. *Geophys Res Abs*, **8**, 04430.
- McAbendroth L., Foggo A., Rundle S.D. & Bilton D.T. (2005) Unravelling nestedness and spatial pattern in pond assemblages. *Journal of Animal Ecology*, **74**, 41-49.
- McCain M.E., Boyer E.W., Dent C.L., Gergel S.E., Grimm N.B., Groffman P.M., Hart S.C., Harvey J.W., Johnston C.A., Mayorga E., McDowell W.H., Pinay G. (2003) Biogeochemical hot spots and hot moments at the interface of terrestrial and aquatic ecosystems. *Ecosystems*, **6**, 301-312.
- McCall P.L. & Tevesz M.J.S. (1982) The effects of benthos on physical properties of freshwater sediments. In: McCall P.L. (ed.), Animal-sediment relations: the biogenic alteration of sediments, New York London, pp. 105-176.
- McIntyre R.E.S., Adams M.A., Ford D.J. & Grierson P.F. (2009) Rewetting and litter addition influence mineralisation and microbial communities in soils from a semi-arid intermittent stream. *Soil Biology and Biochemistry*, **41**, 92-101.
- McLachlan A.J. & Cantrell M.A. (1980) Survival strategies in tropical rain pools. *Oecologia*, **47**, 344-351.
- Mermillod-Blondin F. & Rosenberg R. (2006) Ecosystem engineering: the impact of bioturbation on biogeochemical processes in marine and freshwater benthic habitats. *Aquatic Sciences*, **68**, 434-442.
- Mermillod-Blondin F. (2011) The functional significance of bioturbation and biodeposition on biogeochemical processes at the water-sediment interface in freshwater and marine ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*, **30**, 770-778.
- Meyerhoff R.D. & Lind O.T. (1987) Factors Affecting the Benthic Community Structure of a Discontinuous Stream in Guadalupe Mountains National Park, Texas. *Internationale Revue der gesamten. Hydrobiologie und Hydrographie*, **72**, 283-296.
- Meyer E.I., Niepagenkemper O., Molls F., Spanhoff B. (2008) An experimental assessment of the effectiveness of gravel cleaning operations in improving hyporheic water quality in potential salmonid spawning areas. *River Research and Applications*, **24**, 119-131.
- Mitra S., Wassmann R., Vlek L.G. (2005) An appraisal of global wetland area and its organic carbon stock. *Current Science*, **88**, 25-35.
- Mitsch W.J. & Gosselink J.G. (2007) Wetlands, 4th ed., John Wiley & Sons, Inc., New York, 582 pp.
- Moksnes P-O., Gullström M., Tryman K., Baden S. (2008) Trophic cascades in a temperate seagrass community. *Oikos*, **117**, 763-777.
- Mooij W.M., Hülsmann S., De Senerpont Domis L.N., Nolet B.A., Bodelier L.E., Boers P.C.M., Dionisio Pires M.L., Gons H.J., Ibelings B.W., Noordhuis R., Portielje R., Wolfstein K., Lammens R.R. (2005): The impact of climate change on lakes in the Netherlands: a review. *Aquatic Ecology*, **39**, 381-400.
- Mooij W.M., Janse J.H., Domis L.N., Hülsmann S., Ibelings B.W. (2007): Predicting the effect of climate change on temperate shallow lakes with the ecosystem model PCLake. *Hydrobiologia*, **584**, 443-454.
- Mulholland P.J. (2003) Large-scale patterns in dissolved organic carbon concentration, flux and sources. In: Findlay, SE, Sinsabaugh, RL (Eds.) Aquatic Ecosystems, Interactivity of Dissolved Organic Matter. Academic Press, Elsevier, San Diego, pp 139-159
- Navel, S., Mermillod-Blondin, F., Montuelle, B., Chauvet, E., Simon, L., Piscart, C., Marmonier, P. (2010) Interactions between fauna and sediment control plant matter breakdown in

- river sediments. *Freshwater biology*, **55**, 753-766.
- Nekrasova G.F., Ronzhina D.A., Maleva M.G., P'yankov V.I. (2003) Photosynthetic Metabolism and Activity of Carboxylating Enzymes in Emergent, Floating, and Submersed Leaves of Hydrophytes. *Russian Journal of Plant Physiology*, **50**, 57-67.
- Nhiwatiwa T., De Bie T., Vervaeke B., Barson M., Stevens M., Vanhove M.P.M., Brendonck L. (2009) Invertebrate communities in dry-season pools of a large subtropical river: patterns and processes. *Hydrobiologia*, **630**, 169-186.
- Niklas K.J. (1992) Plant Biomechanics: an Engineering Perspective on Plant Form and Function, University of Chicago Press Chicago, Illinois, USA.
- Niklas K.J. (1998) The influence of gravity and wind on land plant evolution. *Review of Paleobotany and Palynology*, **102**, 1-14.
- Nogaro G., Mermillod-Blondin F., François-Carcaillet F., Gaudet J.P., Lafont M., Gibert J. (2006) Invertebrate bioturbation can reduce the clogging of sediment: an experimental study using filtration sediment columns. *Freshwater Biology*, **51**, 1458-1473.
- Nyberg, P., Bergstrand, E., Degerman, E., Enderlein, O. (2001) Recruitment of pelagic fish in an unstable climate: studies in Sweden's four largest lakes. *Ambio*, **30**, 559-564.
- O'Toole C., Donohue I., Moe S.J., Irvine K. (2008) Nutrient optima and tolerances of benthic invertebrates, the effects of taxonomic resolution and testing of selected metrics in lakes using an extensive European data base. *Aquat Ecol.*, **42**, 277-291.
- Olsen D.A., Matthaedi C.D., Townsend C.R. (2010) Effects of a depositional flood event on the hyporheos of a New Zealand stream. *Fundamental and Applied Limnology*, **176**, 337-348
- Onoda Y., Schieving F., Anten N.P.R. (2008) Effects of light and nutrient availability on leaf mechanical properties of *Plantago major*: A conceptual approach. *Annals of Botany*, **101**, 727-736.
- Onoda Y., Westoby M., Adler P.B. *et al.* (2011) Global patterns of leaf mechanical properties. *Ecology Letters*, **14**, 301-312.
- Orghidan T. (1959) Ein neuer Lebensraum des unterirdischen Wassers, der hyporheische Biotop. *Archiv für Hydrobiologie*, **55**, 392-414.
- Orghidan T. (2010) A new habitat of subsurface waters: the hyporheic biotope. *Fundamental and Applied Limnology*, **176**, 291-302.
- Paillat, G. (2004). Resistance à l'assèchement et dynamique de trois espèces de gasteropodes aquatiques en zone alluviale. Travail de diplôme, Université de Genève.
- Pataka A., Nikolaou N., Zioziou E., Radoglou K., Noitsakis B. (2002) The role of organic solute and ion accumulation in osmotic adjustment in drought-stressed grapevines. *Plant Science*, **163**, 361-367.
- Peck L.S. (2011) Organisms and responses to environmental change. *Mar Genomics*, **4**, 237-43.
- Peckarsky B.L. (1980) Predator-prey interactions between stoneflies and mayflies: behavioral observations. *Ecology*, **61**, 932-943.
- Petersen R.C. & Cummins K.W. (1974) Leaf processing in a woodland stream. *Freshwater Biology*, **4**, 343-368.
- Pinder, D.A., Witherick, M.E. (1990) Port industrialization, urbanization and wetland loss. In: Williams, M. (Ed.), *Wetlands: A Threatened Landscape*. Basil Blackwell, Oxford, pp. 234-266.
- Piscart C., Webb D., Beisel J.N. (2007) An acanthocephalan parasite increases the salinity tolerance of the freshwater amphipod *Gammarus roeseli* (Crustacea: Gammaridae). *Naturwissenschaften*, **94**, 741-747.
- Piscart C., Genoel R., Dolédec S., Chauvet E., Marmonier P. (2009) Effects of intense agricultural practices on heterotrophic processes in streams. *Environmental Pollution*, **157**, 1011-1018.
- Piscart C., Mermillod-Blondin F., Maazouzi C., Mérigoux S., Marmonier P. (2011a). Potential impact of invasive amphipods on leaf litter recycling in aquatic ecosystems. *Biological Invasions*, **13**, 2861-2868
- Piscart C., Navel S., Maazouzi C. *et al.* (2011b) Leaf litter recycling in benthic and hyporheic layers in agricultural streams with different types of land use. *Science of the Total Environment*, **409**: 4373-4380.
- Pitelka F. (1997) Plant migration and climate change. *American Scientist*, **85**, p464.
- Planton S, Michel Déqué, Douville H, Spagnoli B (2004) Impact du réchauffement climatique sur le cycle hydrologique. *Comptes Rendus Geoscience*, **337**, 193-202.
- Pöckl M. (1992) Effects of temperature, age and body size on moulting and growth in the

- freshwater amphipods *Gammarus fossarum* and *G. roeseli*. *Freshwater Biology*, **27**, 211-225.
- Pöckl M. & Humpesch U.H. (1990) Intra- and interspecific variations in egg survival and brood development time for Austrian populations of *Gammarus fossarum* and *G. roeseli* (Crustacea: Amphipoda). *Freshwater Biology*, **23**, 441-455.
- Pöckl M., Webb B.W., Sutcliffe D.W. (2003) Life history and reproductive capacity of *Gammarus fossarum* and *G. roeseli* (Crustacea: Amphipoda) under naturally fluctuating water temperatures: a simulation study. *Freshw. Biol.*, **48**, 53-66.
- Pollock MM, Naiman RJ, Hanley TA. (1998) Plant species richness in riparian wetlands - A test of biodiversity theory. *Ecology*, **79**, 94-105.
- Pörtner H.O. & Farrell A.P. (2008) Physiology and climate change. *Science*, **322**, 690-692.
- Prato E., Biandolin F., Scardicchio C. (2009) Effects of temperature on the sensitivity of *Gammarus aequicauda* (Martynov, 1931) to cadmium. *B. Environ. Contam. Toxicol.*, **83**, 469-473.
- Prenter J., MacNeil C., Dick J.T.A., Riddell G.E., Dunn A.M. (2004) Lethal and sublethal toxicity of ammonia to native, invasive and parasitised freshwater amphipods. *Water Research*, **38**, 2847-2850.
- Pringle C.M. (2001) Managing river connectivity in complex landscapes to protect 'remnant natural areas'. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, **27**, 1149-1164.
- Pringle C.M. (2003) What is hydrological connectivity and why is it important? *Hydrological Processes*, **17**, 2685-2689.
- Proctor V.W., Malone C.R., De Vlaming V.L. (1967) Dispersal of aquatic organisms, viability of disseminules recovered from the intestinal tract of captive Kildeer. *Ecology*, **48**, 672-676.
- Puijalon S., Léna J-P., Bornette G. (2007) Interactive effects of nutrient and mechanical stresses on plant morphology. *Annals of Botany*, **100**, 1297-1305.
- Puijalon S., Léna J-P., Riviere N., Champagne J.Y., Rostan J.C., Bornette G. (2008) Phenotypic plasticity in response to mechanical stress: hydrodynamic performance and fitness of four aquatic plant species. *New Phytologist*, **177**, 907-917.
- Ranjard L., Poly F., Lata J-C., et al. (2001) Characterization of Bacterial and Fungal Soil Communities by Automated Ribosomal Intergenic Spacer Analysis Fingerprints: Biological and Methodological Variability. *Applied and Environmental Microbiology*, **67**, 4479-4487.
- Ratnarajah L. & Barmuta L.A. (2009) The effects of leaf toughness on feeding preference by two Tasmanian shredders. *Hydrobiologia*, **636**, 173-178.
- Read J. & Stokes A. (2006) Plant biomechanics in an ecological context. *American Journal of Botany*, **93**, 1546-1565.
- Read J. & Sanson G.D. (2003) Characterizing sclerophylly: the mechanical properties of a diverse range of leaf types. *New Phytologist*, **160**, 81-99.
- Reid D.J., Quinn G.P., Lake P.S. & Reich P. (2008) Terrestrial detritus supports the food webs in lowland intermittent streams of south-eastern Australia: a stable isotope study. *Freshwater Biology*, **53**, 2036-2050.
- Reiss K.C. (2006) Florida Wetland Condition Index for depression forested wetlands. *Ecological Indicators*, **6**, 337-352.
- Reynolds C.S. (1997): Vegetation processes in the pelagic: A model for ecosystem theory. 371p. Oldendorf/Luhe, Germany: Ecology Institute.
- Richardson J.S., Shaughnessy C.R., Harrison P.G. (2004) Litter breakdown and invertebrate association with three types of leaves in a temperate rainforest stream. *Archiv für Hydrobiologie*, **159**, 309-325.
- Robe W.E. & Griffiths H. (1998) Adaptations for an amphibious life: changes in leaf morphology, growth rate, carbon and nitrogen investment, and reproduction during adjustment to emersion by the freshwater macrophyte *Littorella uniflora*. *New Phytologist*, **140**, 9-23.
- Robe W.E. & Griffiths H. (2000) Physiological and photosynthetic plasticity in the amphibious, freshwater plant, *Littorella uniflora*, during the transition from aquatic to dry terrestrial environment. *Plant, Cell and Environment*, **23**, 1041-1054.
- Robertson A.L. & Wood P.J. (2010) Ecology of the hyporheic zone: origins, current knowledge and future directions. *Fundamental and Applied Limnology*, **176**, 279-289.
- Rollet A.J. (2007) Etude et gestion de la dynamique sédimentaire d'un tronçon fluvial à l'aval d'un barrage : le cas de la basse vallée de l'Ain. Thèse de Doctorat, Université Lyon 3.
- Romani A.M., Vazquez E., Butturini A. (2006) Microbial availability and size fractionation of dissolved organic carbon after drought in an

- intermittent stream: biogeochemical link across the stream– riparian interface. *Microb Ecol.*, **52**, 501-512.
- Rosset V. & Oertli B. (2011) Freshwater biodiversity under climate warming pressure: Identifying the winners and losers in temperate standing waterbodies. *Biological Conservation*, **144**, 2311-2319.
- Roux A.L. (1969) L'extension de l'aire de répartition géographique de *Gammarus roeseli* en France. Nouvelles données. *Ann. Limnol.-Int. J. Limnol.*, **5**, 123-127.
- Roux A.L. (1970) Le cycle de reproduction de deux espèces étroitement parentes de Crustacés Amphipodes: *Gammarus pulex* et *Gammarus fossarum*. *Ann. Limnol.*, **6**, 27-46.
- Sabater S., Bernal S., Butturini A., Nin E., Sabater F. (2001) Wood and leaf debris input in a Mediterranean stream: the influence of riparian vegetation. *Arch Hydrobiol*, **153**, 91-102.
- Sachse A., Henrion R., Gelbrecht J. et al., (2005) Classification of dissolved organic carbon (DOC) in river systems: Influence of catchment characteristics and autochthonous processes. *Organic Geochemistry*, **36**, 923-935.
- Salavert V., Zamora-Munoz C., Ruiz-Rodriguez M., Fernandez-Cortés A., Soler J.J. (2008) Climatic conditions, diapause and migration in a troglophile caddisfly. *Freshwater Biology*, **53**, 1606-1617.
- Sanson G. (2006) The biomechanics of browsing and grazing. *American Journal of Botany*, **93**, 1531–1545.
- Sanzone D.M., Meyer J.L., Marti E., Gardiner E.P., Tank J.L., Grimm N.B. (2003) Carbon and nitrogen transfer from a desert stream to riparian predators. *Oecologia*, **134**, 238-250.
- Sarriquet PE, Delettre Y, Marmonier P. (2006). Effects of catchment disturbance on stream invertebrates: comparison of different habitats (vegetation, benthic and interstitial) using bio-ecological groups. *Ann Limnol- Int J Limnol*, **42**, 205-219.
- Saunders, D.L. & Kalff, J. (2001) Nitrogen retention in wetlands, lakes and rivers. *Hydrobiologia*, **443**, 205–212.
- Scheffer M., Carpenter S., Foley J.A., Folke C., Walker B. (2001) Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, **413**, 591-596.
- Schlesinger W.H. (1977) Carbon balance in terrestrial detritus. *Ann. Rev. Ecol. Systematics*, **8**, 51-81.
- Schlesinger W.H. (1997) Biogeochemistry: An Analysis of Global Change (2nd edn). Academic Press, San Diego, CA.
- Schröter D., Cramer W., Leemans R., Prentice I.C., Araújo M.B., Arnell N.W., Bondeau A., Bugmann H., Carter T.R., Gracia C.A., Vega-Leinert A.C., Erhard M., Ewert F., Glendining M., House J.I., Kankaanpää S., Klein R.J.T., Lavorel S., Lindner M., Metzger M.J., Meyer J., Mitchell T.D., Reginster I., Rounsevell M., Sabaté S., Sitch S., Smith B., Smith J., Smith P., Sykes M.T., Thonicke K., Thuiller W., Tuck G., Zaehle S., Zierl B. (2005) Ecosystem Service Supply and Vulnerability to Global Change in Europe. *Science*, **310**, 1333-1337.
- Schulgasser K. & Witztum A. (1997) On the strength of herbaceous vascular plant stems. *Annals of Botany*, **80**, 35-44.
- Schumm, S.A. & Kahn H. (1972) Experimental Study of Channel Patterns. *Bulletin of the Geological Society of America* (83) pp. 1755–1770
- Schumm, S.A. (1977) The fluvial System. Wiley, New York.
- Scott M.L., Shafroth P.B., Auble G.T. (1999) Response of riparian cottonwoods to alluvial water table declines: *Environmental Management*, **23**, 347-358.
- Sheldon A.L. (1984) Colonization dynamics of aquatic insects. Pages 401-429 in V.H. Resh, and D.M. Rosenberg (eds). The ecology of aquatic insects. Praeger, NY, NY. Sweeney, B.W. 1984.
- Sheldon F., Boulton A.J., Puckridge J.T. (2002) Conservation value of variable connectivity: aquatic invertebrate assemblages of channel and floodplain habitats of a central Australian arid-zone river, Cooper Creek. *Biological Conservation*, **103**, 13-31.
- Sipkay CS., Kiss K.T., Vadadi-Fülöp CS., Hufnagel L. (2009) Trends in research on the possible effects of climate change concerning aquatic ecosystems with special emphasis on the modeling approach. *Applied Ecology and Environmental Research*, **7**, 171-198.
- Skoulikidis N. & Amaxidis Y. (2009) Origin and dynamics of dissolved and particulate nutrients in a minimally disturbed Mediterranean river with intermittent flow. *Journal of Hydrology*, **373**, 218-229.
- Ślusarczyk M & Pietrzak B. (2008) To sink or float: the fate of dormant offspring is determined by maternal behaviour in *Daphnia*. *Freshwater Biology*, **53**, 569-576

- Smith J.J. & Lake P.S. (1993) The Breakdown of Buried and Surface-Placed Leaf-Litter in an Upland Stream. *Hydrobiologia*, **271**, 141-148.
- Sobczak W. V. & Findlay S. (2002) Variation in bioavailability of dissolved organic carbon among stream hyporheic flowpaths. *Ecology*, **83**, 3194-3209.
- Somlyódy L. (2002) Strategic issues of the Hungarian water resources management. Budapest: Academy of Science of Hungary, 402.
- Speck T., Rowe N.P., Brüchert F., Haberer W., Gallenmüller F., Spatz H.C. (1996) How plants adjust the 'material properties' of their stems according to differing mechanical constraints during growth: an example of smart design in nature. In: Engin AE ed. Proceeding of the 1996 Engineering Systems Design and Analysis Conference, American Society of Mechanical Engineers.
- Spencer M., Blaustein L., Schwartz S.S., Cohen J.E. (1999) Species richness and the proportion of predatory animal species in temporary freshwater pools: relationships with habitat size and permanence. *Ecology Letters*, **2**, 157-166.
- Spicer J.I. & McMahon B.R. (1994) Gill function in the amphipod *Megalorchestia* (Orchestoidea) californiana (Brandt, 1851) (Crustacea). *Can. J. Zool.*, **72**, 1155-1158.
- Sroda S. & Cossu-Leguille C. (2011) Seasonal variability of antioxidant biomarkers and energy reserves in the freshwater gammarid *Gammarus roeseli*. *Chemosphere*, **83**, 538-544.
- Stagliano D.M. & Whiles M.R. (2002) Macroinvertebrate production and trophic structure in a tallgrass prairie headwater stream. *Journal of North American Benthological Society*, **21**, 97-113.
- Stanford J.A. & Ward J.V. (1993) An ecosystem perspective of alluvial rivers: connectivity and the hyporheic corridor. *Journal of the North American benthology Society*, **12**, 48-60.
- 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**, 288-300.
- Stanley E.H., Fisher S.G. & Grimm N.B. (1997) Ecosystem expansion and contraction in streams. *BioScience*, **47**, 427-435.
- Starkel, L. (1983) The reflection of hydrological changes in the fluvial environments of the temperate zone during the last 15 000 years. In: Gregory, K.J. (Ed.), Background to Paleohydrology. Wiley, Chichester, pp. 213-235.
- Straile, D. (2002): Die saisonale Entwicklung des Kohlenstoffkreislaufes im pelagischen Nahrungsnetz des Bodensees – Eine Analyse von massenbilanzierten Flu_digrammen mit Hilfe der Netzwerktheorie. PhD Thesis, University of Konstanz. Hartung-Gorre Verlag, Konstanz.
- Stubbington R, Greenwood A.M., Wood P.J., Armitage P.D., Gunn J., Roberston A.L. (2009) The response of perennial and temporary headwater stream invertebrate communities to hydrological extremes. *Hydrobiologia*, **630**, 299-312.
- Suberkropp K. & Chauvet E. (1995) Regulation of Leaf Breakdown by Fungi in Streams: Influences of Water Chemistry. *Ecology*, **76**, 1433-1445.
- Suren A.M. & Jowett, I.G. (2006). Effects of floods versus low flows on invertebrates in a New Zealand gravel-bed river. *Freshwater Biology*, **51**, 2207-2227.
- Sytsma M.D. & Anderson L.W.J. (1993) Biomass, Nitrogen and Phosphorus allocation in Parrotfeather (*Myriophyllum-aquaticum*). *Journal of Aquatic Plant Management*, **31**, 244-248.
- Tachet H, Richoux P, Bournaud M, Usseglio-Polatera P (2000) Invertébrés d'eau Douce. Systématique, Biologie, Ecologie. CNRS Editions, Paris.
- Tarr, T.L., Baber, M.J., Babbitt K.J. (2005) Macroinvertebrate community structure across a wetland hydroperiod gradient in southern New Hampshire, USA. *Wetlands Ecology and Management*, **13**, 321-334
- Thackeray S.J., Sparks T.H., Frederiksen M., Burthe S., Bacon P.J., Bell J.R., Botham M.S., Brereton T.M., Bright P.W., Carvalho L., Clutton-Brock T., Dawson A., Edwards M., Elliott J.M., Harrington R., Johns D., Jones I.D., Jones J.T., Leech D.I., Roy D.B., Scott W.A., Smith M., Smithers R.J., Winfield I.J., Wanless S. (2010) Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments. *Global Change Biology*, **16**, 3304-3313.
- Tockner K. & Stanford J.A. (2002) Riverine flood plains: present state and future trends. *Environmental Conservation*, **29**, 308-330.
- Tockner K., Malard F., Ward J.V. (2000) An extension of the flood pulse concept. *Hydrol. Process.*, **14**, 2861-2883.

- Towns D.R. (1983) Terrestrial oviposition by two species of caddisfly in South Australia (Trichoptera: Leptoceridae). *Journal of the Australian Entomological Society*, **22**, 113–118.
- Traunspurger W. (2000) The biology and ecology of lotic nematodes. *Freshwater Biology*, **44**, 29–45
- Tronstad L.M., Tronstad B.P., Benke A.C. (2007) Aerial colonization and growth: rapid invertebrate responses to temporary aquatic habitats in a river floodplain. *Journal of the North American Benthological Society*, **26**, 460–471.
- Turner R.K., van den Bergh J.C.J.M, Söderqvist T., Barendregt A., van der Straaten J., Maltby E., van Ierland E.C. (2000) Ecological-economic analysis of wetlands: scientific integration for management and policy. *Ecological Economics*, **35**, 7–23
- Ugland K.I., Gray J.S., Ellingsen K.E. (2003) The species-accumulation curve and estimation of species richness. *Journal of Animal Ecology*, **72**, 888–897.
- Usherwood J.R., Ennos A.R., Ball D.J. (1997) Mechanical and anatomical adaptations in terrestrial and aquatic buttercups to their respective environments. *Journal of Experimental Biology*, **48**, 1469–1475.
- Van de Bund W.J., Goedkoop W., Johnson R.K. (1994) Effects of deposit-feeder activity on bacterial production and abundance in profundal lake sediment. *J N Am Benthol Soc.*, **13**, 532–539.
- Van Vliet M.T.H, Blenkinsop S., Burton A., Harpham C., Broers H.P., Fowler H.J. (2012) A multi-model ensemble of downscaled spatial climate change scenarios for the Dommel catchment, Western Europe. *Climatic Change*, **111**, 246–277.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R., Cushing C.E. (1980) The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **37**, 130–137.
- Vanschoenwinkel B., Hulsmans A., De Roeck E., De Vries C., Seaman M., Brendonck L. (2009a) Community structure in temporary freshwater pools: disentangling effects of habitat size and hydroregime. *Freshwater Biol.*, **54**, 1487–1500.
- Vidon P.G. & Hill A.R. (2004) Landscape controls on the hydrology of stream riparian zones. *Journal of Hydrology*, **292**, 210–228.
- Vinikour W.S. (1981) Aquatic insect drift through a final-cut strip mine pit, with emphasis on drift distances. *Hydrobiologia*, **77**, 225–232.
- Vinogradova E.B. (2007) Diapause in aquatic insects, with an emphasis on mosquitoes. In: V. R. Alekseev et al. (eds.), *Diapause in Aquatic Invertebrates*. Springer. pp. 83–113.
- Wagner A. & Benndorf J. (2007) Climate-driven warming during spring destabilises a *Daphnia* population: a mechanistic food web approach. *Oecologia*, **151**, 351–364.
- Walton OE Jr. (1980a) Active entry of stream benthic macroinvertebrates into the water column. *Hydrobiologia*, **74**, 129–139.
- Walton OE Jr. (1980b) Invertebrate drift from predator-prey associations. *Ecology*, **61**, 1486–1497.
- Ward J.V. & Stanford J.A. (1983) The intermediate disturbance hypothesis: an explanation for biotic diversity in lotic ecosystems. Pages 347–356 in T. D. Fontaine and S. M. Bartell (editors). *Dynamics of lotic ecosystems*. Ann Arbor Science, Ann Arbor, Michigan.
- Ward J.V. (1989) The four-dimensional nature of lotic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*, **8**, 2–8.
- Weihrauch D, Becker W, Postel U, Luck-kopp S, Siebers D (1999) Potential of active excretion of ammonia in three different haline species of crabs. *Journal of Comparative Physiology, part B: Biochemical systemic and environmental physiology*, **169**, 25–37.
- Wetzel R.G. (1983) *Limnology*. 2e éd. Saunders College Publishing, Philadelphia.
- Whalen S.C. (2005) Biogeochemistry of methane exchange between natural wetlands and the atmosphere. *Environmental Engineering Science*, **22**, 73–94.
- Whitehurst I.T. (1991) The *Gammarus* : *Asellus* ratio as an index of organic pollution. *Water Res.*, **25**, 333–339.
- Wiggins G.B., Mackay R.J., Smith I.M. (1980) Evolutionary and ecological strategies of animals in annual temporary pools. *Archiv für Hydrobiologie Supplement*, **58**, 97–206.
- Williams D.D. & Hynes H.B.N. (1974) Occurrence of benthos deep in the substratum of a stream. *Freshwater Biology*, **4**, 233–255.
- Williams D.D. & Hynes H.B.N. (1976) The recolonization mechanisms of stream benthos. *Oikos*, **27**, 265–272.
- Williams D.D. (1996) Environmental constraints in temporary fresh waters and their consequences for the insect fauna. *Journal of the North American Benthological Society*, **15**, 634–650.

- Williams D.D. (2006) *The Biology of Temporary Waters*. Oxford University Press, Oxford.
- Williams D.D., Febria C.M., Wong J.C.Y. (2010) Ecotonal and other properties of the hyporheic zone. *Fundamental and Applied Limnology*, **176**, 349-364.
- Williams K.A.W., Green D.W.J., Pascoe D. (1986) Studies on the acute toxicity of pollutants to freshwater macroinvertebrates: 3, Ammonia. *Arch. Hydrobiol.*, **106**, 61-70.
- Williams W.D. (1999) Wetlands, salinity and the River Murray: three elements of a changing environmental scenario. *Rivers for the Future*, **10**, 30-33.
- Wilson Jr W.H. & Parker K. (1996) The life history of the amphipod, *Corophium volutator*: the effects of temperature and shorebird predation. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **196**, 239-250.
- Winder M. & Schindler D. E. (2004) Climate change uncouples trophic interactions in an aquatic ecosystem. *Ecology*, **85**, 2100-2106.
- Winter T.A. (2000) The vulnerability of wetlands to climate change: a hydrologic landscape perspective. *J. Amer. Water Resour. Assoc.*, **36**, 305-311.
- Wong P.K., Liang Y., Liu N.Y., Qiu J-W. (2010) Palatability of macrophytes to the invasive freshwater snail *Pomacea canaliculata*: differential effects of multiple plant traits? *Freshwater Biology*, **55**, 2023-2031.
- Woodward R.T. & Wui Y-S (2001) The economic value of wetland services: a meta-analysis. *Ecological Economics*, **37**, 257-270
- Woodward G., Gessner M.O., Giller P.S. et al. (2012) Continental-Scale Effects of Nutrient Pollution on Stream Ecosystem Functioning. *Sciences*, **336**, 1438-1440.
- Worm B., Reusch T.B.H., Lotze H.K. (2000) In situ nutrient enrichment: Methods for marine benthic ecology. *Hydrobiologia*, **85**, 359-375.
- Wright J.F. & Symes K.L. (1999) A nine-year study of the macroinvertebrate fauna of a chalk stream. *Hydrological Processes*, **13**, 371-385.
- Wu J. & Brookes P.C. (2005) The proportional mineralization of microbial biomass and organic matter caused by air-drying and rewetting of a grassland soil. *Soil Biology and Biochemistry*, **37**, 507-515.
- Xiang S-R., Doylec A., Holdena P.A., Schimel J.P. (2008) Drying and rewetting effects on C and N mineralization and microbial activity in surface and subsurface California grassland soils. *Soil Biology & Biochemistry*, **40**, 2281-2289.
- Ylla I., Sanpera-Calbet I., Vazquez E., Romani A.M., Munoz I., Butturini A., Sabater S. (2010) Organic matter availability during pre- and post-drought periods in a Mediterranean stream. *Hydrobiologia*, **657**, 217-232.
- Zhang Q.Z., Chen X., Shen S.M. (2002) Advances in studies on accumulation and leaching of nitrate in farming soil. (In Chinese.) *Chin. J. Appl. Ecol.*, **13**, 233-238.
- Zhou Y., Kellermann C., Griebler C. (2012) Spatio-temporal patterns of microbial communities in a hydrologically dynamic pristine aquifer. *FEMS Microbiol Ecol.*, **81**, 230-242.
- Zierl B. & Bugmann H. (2005) Global change impacts on hydrological processes in Alpine catchments. *Water Resour Res*, **41**, 1-13.
- Zoppini A. & Marxsen J. (2010) Importance of Extracellular Enzymes for Biogeochemical Processes in Temporary River Sediments during Fluctuating Dry-Wet Conditions. In : G. Shukla and A. Varma (eds.), *Soil Enzymology, Soil Biology 22*, © Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2011, 103-117.
- Zoppini A., Amalfitano S., Fazi S., Puddu A. (2010) Dynamics of a benthic microbial community in a riverine environment subject to hydrological fluctuations (Mulargia River, Italy). *Hydrobiologia*, **657**, 37-51.
- Rapport d'étude BURGEAP (2005) Modélisation de la nappe alluviale de la basse plaine de l'Ain et de ses milieux annexes.
- Rapport d'étue EDF-DTG (2010) Caractérisation de l'hydrosystème « Vallée de l'Ain », Etat des connaissances et propositions d'étude.

Résumé

Les zones humides (ZH) alluviales constituent des secteurs à forte valeur écologique et patrimoniale. Pour comprendre et prédire l'évolution à long terme de ces zones, en particulier face aux changements globaux, il apparaît primordial de traduire les perturbations hydrologiques attendues en termes de perturbations biologiques, afin d'estimer les conséquences potentielles de ces changements pour la biodiversité et le fonctionnement global de ces écosystèmes. Cette thèse s'articule donc autour de deux objectifs: proposer un modèle conceptuel de fonctionnement écologique des ZH soumises à des assèchements saisonniers et estimer la vulnérabilité écologique de communautés faunistiques vivant dans ces ZH, en considérant conjointement les peuplements benthiques et interstitiels (principalement Crustacés).

Nos résultats démontrent que la morphologie des ZH (eau relativement courante, eau stagnante, apports phréatique) et leurs modes d'assèchement (formation de mouilles isolées ou assec complet) sont essentiels dans la structuration des communautés microbiennes et d'invertébrés et dans la réponse saisonnière de la biodiversité et des processus écologiques. L'intensification probable des étiages et des assèchements augmentera l'hétérogénéité spatiale et temporelle des habitats et leur richesse spécifique mais réduira la biodiversité globale des plaines alluviales (disparition des espèces rares). Ces étiages plus sévères modifieront les processus écologiques, diminuant le recyclage de la matière organique et la qualité des eaux superficielles. Les recherches futures devraient s'orienter vers des stratégies et des moyens efficaces pour garantir la durabilité écologique des ZH.

Abstract

Alluvial wetlands offer many ecological goods and services. In order to evaluate the long term impact of global changes, it appeared essential to translate the hydrological changes in term of biological perturbation, so as to estimate the consequences on biodiversity and ecosystem functioning. This PhD thesis focuses on two points: to propose a conceptual model of ecological functioning of the wetlands that are subjected to seasonal drying and to estimate the ecological vulnerability of aquatic invertebrate communities of the wetlands facing the increasing drought risk, by considering both the benthic and interstitial assemblages (with a particular interest on Crustaceans).

Our main results demonstrate that wetlands' morphology (running water, groundwater upwelling, stagnant water) and their drying modalities (formation of isolated pools or complete drying) influence both the microbial and invertebrate community structures and control the seasonal responses of biodiversity and ecological processes. The potential increase in the low flow period and drying intensity may increase the spatial and temporal heterogeneity of habitats and their specific richness but may decrease the global biodiversity of floodplain (rarefaction of sensible species). Severe low flow periods may also disturb their ecological functioning, reducing the organic matter recycling and the surface waters quality. Future studies should develop efficient strategies to support the ecological durability of wetlands.