



HAL
open science

Le colmatage minéral du lit des cours d'eau : méthode d'estimation et effets sur la composition et la structure des communautés d'invertébrés benthiques et hyporhéiques

Stéphane Descloux

► **To cite this version:**

Stéphane Descloux. Le colmatage minéral du lit des cours d'eau : méthode d'estimation et effets sur la composition et la structure des communautés d'invertébrés benthiques et hyporhéiques. Sciences agricoles. Université Claude Bernard - Lyon I, 2011. Français. NNT : 2011LYO10190 . tel-01002506

HAL Id: tel-01002506

<https://theses.hal.science/tel-01002506>

Submitted on 6 Jun 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.

THESE DE L'UNIVERSITE DE LYON

Délivrée par

L'UNIVERSITE CLAUDE BERNARD LYON 1

ECOLE DOCTORALE

Evolution, Ecosystème, Microbiologie, Modélisation

DIPLOME DE DOCTORAT

(arrêté du 7 août 2006)

soutenue publiquement le 17 octobre 2011

par

M. Stéphane DESCLOUX

Le colmatage minéral du lit des cours d'eau : méthode d'estimation et effets sur la composition et la structure des communautés d'invertébrés benthiques et hyporhéiques

Thèse dirigée par :

M. MARMONIER Pierre : Professeur - Université de Lyon 1

M. DATRY Thibault : Chargé de recherche CEMAGREF - Lyon

Rapporteurs :

M. CHAPPAZ Rémi : Professeur - Université Aix Marseille

M. BEISEL Jean-Nicolas : Maître de Conférences - Université de Metz

Jury :

M. DOLEDEC Sylvain : Professeur - Université de Lyon 1 (Président)

M. DUMONT Bernard : Directeur de recherche CEMAGREF – Aix-en-Provence

M. MARMONIER Pierre : Professeur - Université de Lyon 1

M. DATRY Thibault : Chargé de recherche CEMAGREF - Lyon

Invités :

Mme GOURAUD Véronique : Ingénieur chercheur - EDF R&D

M. USSEGLIO-POLATERA Philippe : Professeur - Université de Metz

UNIVERSITE CLAUDE BERNARD - LYON 1

Président de l'Université

Vice-président du Conseil Scientifique
Vice-président du Conseil d'Administration
Vice-président du Conseil des Etudes et
de la Vie Universitaire
Directeur Général des Services

M. A. Bonmartin

M. le Professeur J.F. Mornex
M. le Professeur G. Annat
M. le Professeur D. Simon

M. G. Gay

UFR SANTE

Composantes

UFR de Médecine Lyon-Est – C. Bernard	Directeur : M. le Professeur J. Etienne
UFR de Médecine et de Maïeutique Lyon-Sud – C. Mérieux	Directeur : M. le Professeur F.N. Gilly
UFR d'Odontologie	Directeur : M. le Professeur D. Bourgeois
Institut des Sciences Pharmaceutiques et Biologiques	Directeur : M. le Professeur F. Locher
Institut Techniques de Réadaptation	Directeur : M. le Professeur Y. Matillon
Département de Formation et Centre de Recherche en Biologie Humaine	Directeur : M. le Professeur P. Farge

UFR SCIENCES ET TECHNOLOGIE

Composantes

Faculté des Sciences et Technologies	Directeur : M. le Professeur F. Gieres
UFR de Physique	Directeur : Mme. S. Fleck
UFR de Biologie	Directeur : M. le Professeur F. Fleury
UFR de Mécanique	Directeur : M. le Professeur H. Ben Hadid
UFR de Génie Electrique et des Procédés	Directeur : M. N. Siauve
UFR Sciences de la Terre	Directeur : Mme. le Professeur I. Daniel
UFR de Mathématiques	Directeur : M. le Professeur A. Goldman
UFR d'Informatique	Directeur : M. le Professeur S. Akkouche
UFR de Chimie Biochimie	Directeur : Mme. le Professeur H. Parrot
UFR Sciences et Techniques des Activités Physiques et Sportives	Directeur : M. C. Collignon
Observatoire de Lyon	Directeur : M. B. Guiderdoni
Ecole Polytechnique Universitaire Lyon 1	Directeur : M. P. Fournier
Ecole Supérieure de Chimie Physique Electronique	Directeur : M. G. Pignault
IUT de Lyon 1	Directeur : M. le Professeur C. Coulet
Institut de Science Financière et d'Assurances	Directeur : M. le Professeur J-C. Augros
IUFM	Directeur : M. R. Bernard

REMERCIEMENTS

Au terme de ces cinq années passées à travailler sur mon sujet de thèse, je tiens à remercier toutes les personnes qui m'ont accompagné tout au long de ce projet ou plus ponctuellement lors des campagnes de terrain.

Tout d'abord, je tiens à exprimer mes plus chaleureux remerciements à :

- **Pierre Marmonier**, Professeur et directeur de l'équipe 'Ecologie, Evolution, Ecosystèmes Souterrains' du Laboratoire d'Ecologie des Hydrosystèmes Naturels et Anthropisés – Université Lyon 1, qui, en tant que directeur de ma thèse a su me témoigner une pleine confiance dès le début de ce travail qui s'est pourtant déroulé dans des conditions particulières. Mon éloignement du laboratoire n'a pas facilité les échanges au quotidien mais la volonté commune de mener à bien ce projet était forte et n'a pas faibli avec le temps. Merci pour ton aide sur les différents articles et sur le manuscrit et aussi pour avoir partagé tes connaissances des Ostracodes et Cladocères.

- **Thibault Datry**, Chargé de recherche au CEMAGREF et co-encadrant de ma thèse qui a su m'apporter son soutien et son aide à la fois pour le terrain, pour les analyses statistiques (particulièrement pour le redoutable R) et son expérience de la rédaction d'articles. Tes conseils ont été précieux et tu n'as jamais renoncé face à mes questions et premières versions d'articles. Merci à toi en espérant pouvoir continuer à travailler sur des projets communs dans un avenir proche.

Je souhaite également remercier les membres du Comité de thèse, **Philippe Usseglio-Polatera** (Professeur à l'Université de Metz : LIEBE), **Sylvie Méricoux** (Maître de Conférences à l'Université de Lyon 1 : Ecologie des Hydrosystèmes Fluviaux) et **Véronique Gouraud** (Ingénieur chercheur à EDF R&D) pour leur différents avis et conseils qu'ils ont pu m'apporter au cours des différentes réunions. Un merci tout particulier à Philippe pour avoir accepté de participer activement à l'article sur les traits biologiques.

Je remercie M. le Professeur **Rémi Chappaz** (Université de Provence) et M. **Jean-Nicolas Beisel** (Maître de Conférences à l'Université de Metz), pour avoir accepté d'être les rapporteurs de ce travail ainsi que M. **Bernard Dumond** (CEMAGREF Aix en Provence) et M. le professeur **Sylvain Dolédec** (Université de Lyon 1), qui ont accepté de participer à ce jury.

Ce travail aurait également été difficile sans l'aide précieuse de l'équipe du CEMAGREF MALY, M. **Michel Philippe**, M. **Pascal Roger**, M. **Le Goff** et les collaborateurs d'EDF CIH, M^{lles} **Marlène Biessy**, **Camille Daubord**, **Caroline Pache**, **Sophie Morel** et M. **Jean-Marie Loaec** qui ont tous pris un peu de leur temps pour m'aider à conduire correctement les manipulations de terrain. Je remercie tout particulièrement **Vincent Chanudet** pour son aide lors de la pause des substrats artificiels en rivière et pour ses multiples relectures et conseils.

Je tiens également à exprimer toute ma reconnaissance à **Janine Gibert** pour avoir accepté d'être pour quelques mois mon Directeur de thèse mais qui malheureusement ne pourra pas voir l'achèvement de ce travail.

Un grand merci également à **Dominique Fontevieille**, UMR CARTELE, Professeur à l'Université de Savoie pour avoir accepté de me mettre à disposition une paillasse pour le tri des invertébrés. Cela a grandement facilité le traitement des échantillons.

Enfin, je tiens à remercier tout particulièrement mon entreprise EDF qui a subventionné la réalisation de ce travail et mon Chef de Service, M. **Laurent Bellet**, qui a fait preuve de compréhension et qui s'est efforcé de concilier au mieux mon activité professionnelle et la réalisation de ma thèse.

Carole, ce travail a pu être mené à bien grâce à ton appui, à ta compréhension et surtout à ta patience. Merci et c'est promis, je n'en ferai pas une autre. **Eléa** et **Lisa-Marie**, cela a été du temps en moins pour vous mais il est l'heure maintenant de se rattraper...

RESUME

L'apport de sédiments fins au cours d'eau est un phénomène naturel mais qui, sous les effets, de l'anthropisation peut devenir excessif et conduire à perturber le fonctionnement de l'hydrosystème. Cet apport excessif peut provoquer le colmatage du lit des rivières et réduire les échanges hydriques, modifier les processus biogéochimiques et les communautés d'invertébrés benthiques et hyporhéiques. Le rôle de la zone hyporhéique dans le fonctionnement de l'hydrosystème a été souligné à de nombreuses reprises et ce compartiment doit être étudié conjointement avec les niveaux de surface dans le cadre de l'analyse des effets d'une perturbation telle que le colmatage. Les méthodes d'estimation du colmatage minéral du fond des cours d'eau sont nombreuses pour la zone benthique, mais bien plus rares pour la zone hyporhéique. Les effets du colmatage sur les invertébrés hyporhéiques sont également peu connus. Les objectifs de ma thèse étaient de clarifier d'une part, les aspects méthodologiques liés à l'estimation du colmatage de la zone hyporhéique et au prélèvement de sa faune et d'autre part, les conséquences biologiques du colmatage simultanément sur les invertébrés benthiques et hyporhéiques.

Mes résultats ont permis l'identification, parmi les méthodes existantes, d'une méthode simple et fiable d'estimation du colmatage de la zone hyporhéique par des mesures de conductivité hydraulique. Cette méthode doit maintenant faire l'objet d'un test à l'échelle du territoire français avant de pouvoir être proposée comme outil de suivi. Parmi les techniques de prélèvement de la faune hyporhéique, j'ai pu montrer que si le carottage cryogénique et le pompage Bou-Rouch permettent d'obtenir des richesses taxonomiques équivalentes, le pompage Bou-Rouch semble constituer une technique plus satisfaisante pour une étude qualitative ou semi-quantitative de la faune hyporhéique. Du point de vue des effets du colmatage sur la faune, mes résultats montrent que l'hyporhéos est plus affecté que le benthos notamment pour sa richesse taxonomique. Les diminutions des densités avec le colmatage sont équivalentes pour les deux communautés et s'effectuent de manière linéaire pour la majorité des taxons. Les traits biologiques des invertébrés sont également plus modifiés dans la zone hyporhéique où le colmatage tend à sélectionner un ensemble de catégories de traits. Le niveau de détermination taxonomique a également été identifié comme un facteur important pour certains groupes d'invertébrés dans l'analyse des effets du colmatage.

Mots clés : Sédiments fins, colmatage, conductivité hydraulique, estimation visuelle, carottage cryogénique, pompage Bou-Rouch, benthos, hyporhéos, traits biologiques.

ABSTRACT

Fine sediment input to the streambeds is a natural phenomenon that may become excessive with human activities and lead to disturb the functioning of the hydrosystem. This excessive input can cause the clogging of the river bed, reduce water exchange and modify biogeochemical processes and benthic and hyporheic invertebrate communities. The role of the hyporheic zone in the functioning of the hydrosystem has been pointed out many times and this area must be considered in conjunction with surface areas in the studies concerning the effects of such disturbances.

Methods for estimating substrate mineral clogging are numerous for the benthic zone, this is not the case for the hyporheic zone. The effects of clogging of hyporheic invertebrates are also little known. The objectives of my thesis deal with methodological issues related to the estimation of hyporheic colmation and with biological aspects related to the analysis of the effects of clogging on the benthic and hyporheic invertebrates simultaneously.

My results have led to the identification, among existing methods, of a simple and reliable method for the estimation of the hyporheic zone clogging, that is, the measure of the hydraulic conductivity. This method must now be tested throughout the French territory before being proposed as a monitoring tool. Among the techniques for sampling hyporheic fauna, the freeze coring and Bou-Rouch pumping revealed equivalent taxonomic richness, but the Bou-Rouch pumping appeared to be more satisfactory for a qualitative or semi - quantitative sampling of the hyporheic fauna. Regarding the biological effects, my results showed that the hyporheos was more affected than the benthos especially for the taxon richness. Decreases in density with colmation are equivalent for the two communities which decrease linearly for most taxa. The biological traits of invertebrates were also more modified in the hyporheic zone and colmation tended to select a set of categories of traits. The taxonomic level of identification was also identified as an important factor for some invertebrates groups in the analysis of the colmation effects.

Keywords: Fine sediment, clogging, colmation, hydraulique conductivity, visual estimation, freeze coring, Bou Rouch pump, benthos, hyporheos, biological traits.

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION	13
CADRE GENERAL ET ORGANISATION DU DOCUMENT	13
1. CADRE GENERAL	15
2. ORGANISATION DU DOCUMENT	16
PREMIERE PARTIE	19
ETAT DES CONNAISSANCES, PROBLEMATIQUES ET OBJECTIFS DE RECHERCHE	19
1. COURS D'EAU, ASPECTS GEOMORPHOLOGIQUES ET DYNAMIQUE DES SEDIMENTS	21
1.1 LES VARIABLES DE CONTROLE	21
1.2 FLUX, FORMES ET HABITATS	22
1.3 LES DIMENSIONS DES HYDROSYSTEMES.....	24
1.3.1. <i>La dimension longitudinale et latérale</i>	24
1.3.2. <i>Définition et importance de la dimension verticale</i>	26
1.4 FONCTIONNEMENT DE LA ZONE HYPORHEIQUE	29
1.4.1 <i>Caractéristiques physiques et échanges hydrauliques</i>	29
1.4.2 <i>Processus chimiques</i>	30
1.4.3 <i>Faune</i>	32
1.5 SYNTHÈSE DES PROCESSUS MIS EN JEU.....	34
2. LES MECANISMES DU COLMATAGE MINERAL	36
2.1 ORIGINE DES SEDIMENTS	36
2.2 DEPOT, INFILTRATION ET COLMATAGE.....	37
3. LES TECHNIQUES ACTUELLES D'ESTIMATION DU COLMATAGE	39
4. L'INFLUENCE DU COLMATAGE SUR LES COMMUNAUTES D'INVERTEBRES AQUATIQUES	41
5. PROBLEMATIQUE ET OBJECTIFS DE RECHERCHE	44
DEUXIEME PARTIE	47
MATERIELS ET METHODES	47
1. SITES D'ETUDES	49
1.1 SELECTION DES SITES.....	49
1.2 DESCRIPTION DES SITES	50
1.2.1 <i>Généralités</i>	50

1.2.2	Hydrologie.....	53
1.2.3	Géomorphologie.....	54
1.2.4	Qualité de l'eau et des biocénoses aquatiques.....	55
2.	ANALYSES COMPAREES DE TERRAIN	56
2.1	METHODES DE PRELEVEMENTS	56
2.1.1	L'estimation visuelle du colmatage de surface	56
2.1.2	Mesures de la conductivité hydraulique.....	57
2.1.3	Méthode dite des bâtons.....	58
2.1.4	La pénétrométrie.....	59
2.1.5	Le carottage cryogénique	59
2.1.6	Le benthomètre.....	61
2.1.7	Le pompage	61
2.2	METHODES DE LABORATOIRE	62
2.2.1	La distribution granulométrique.....	62
2.2.2	Les analyses d'eau	64
2.3	TRI ET DETERMINATION	64
3.	SUIVI EXPERIMENTAL : SUBSTRATS ARTIFICIELS	64
3.1	DESIGN DES SUBSTRATS ARTIFICIELS.....	64
3.2	METHODE D'IMPLANTATION ET DE PRELEVEMENT.....	65
3.3	TRI ET DETERMINATION	66
	TROISIEME PARTIE.....	67
	RESULTATS	67
	CHAPITRE UN : ASPECTS METHODOLOGIQUES DE LA CARACTERISATION DU COLMATAGE.....	69
1.	COMPARAISON DES TECHNIQUES D'ESTIMATION DU COLMATAGE (ARTICLE 1).....	69
2.	COMPARAISON DE DEUX TECHNIQUES D'ECHANTILLONNAGE DE LA FAUNE HYPORHEIQUE EN FONCTION DU NIVEAU DE COLMATAGE (ARTICLE 2)	105
	CHAPITRE DEUX : REPOSE DES COMMUNAUTES FAUNISTIQUES AU COLMATAGE MINERAL DU SUBSTRAT	129
1.	LES EFFETS DU COLMATAGE SUR LES ASSEMBLAGES FAUNISTIQUES DES ZONES BENTHIQUES ET HYPORHEIQUES (ARTICLE 3).....	129
2.	EVOLUTION DES TRAITs BIOLOGIQUES DES INVERTEBRES LE LONG D'UN GRADIENT DE COLMATAGE : REPOSE DU BENTHOS ET DE L'HYPORHEOS (ARTICLE 4)	165
	QUATRIEME PARTIE.....	201
	SYNTHESE, DISCUSSION ET PERSPECTIVES	201

1.	SYNTHESE DES RESULTATS ET DISCUSSION.....	203
1.1	LES NIVEAUX DE COLMATAGE DES RIVIERES ETUDIEES.....	204
1.2	ASPECTS METHODOLOGIQUES.....	206
1.2.1	<i>Méthode d'estimation du colmatage de la zone hyporhéique</i>	<i>206</i>
1.2.2	<i>Comparaison de deux techniques de prélèvement de la faune hyporhéique le long d'un gradient de colmatage</i>	<i>213</i>
1.3	ASPECTS BIOLOGIQUES ET FONCTIONNELS.....	216
1.3.1	<i>Les effets du colmatage sur la chimie</i>	<i>216</i>
1.3.2	<i>Les effets du colmatage sur les assemblages d'invertébrés benthiques et hyporhéiques.....</i>	<i>217</i>
1.3.3	<i>Les effets du colmatage sur les traits biologiques des invertébrés benthiques et hyporhéiques.....</i>	<i>224</i>
1.3.4	<i>Vers un indice biologique du colmatage</i>	<i>227</i>
2.	PERSPECTIVES DE RECHERCHE.....	229
2.1	UTILISATION DE LA CONDUCTIVITE HYDRAULIQUE COMME OUTIL DIAGNOSTIC DU COLMATAGE DE LA ZONE HYPORHEIQUE	229
2.2	CHANGEMENT D'ECHELLE CONCERNANT L'ETUDE DES EFFETS DU COLMATAGE SUR L'HYDROLOGIE ET LA FAUNE AQUATIQUE	231
2.2.1	<i>Echelle spatiale.....</i>	<i>231</i>
2.2.2	<i>Echelle temporelle.....</i>	<i>231</i>
2.3	INFLUENCE DU NIVEAU TROPHIQUE DU COURS D'EAU	233
2.4	COMPLEXITE BIOLOGIQUE DES SYSTEMES COLMATES	233
2.5	CONCLUSION : IMPLICATION DE MES TRAVAUX SUR LA GESTION DES COURS D'EAU	235
	BIBLIOGRAPHIE GENERALE	239
	ANNEXES	269
	ANNEXE 1 : INFLUENCE DU COLMATAGE DU LIT DES COURS D'EAU SUR LES PROCESSUS MICROBIENS DE LA ZONE HYPORHEIQUE (ARTICLE ASSOCIE)	271
	ANNEXE 2 : LISTES FAUNISTIQUES DE LA MANIPULATION DE TERRAIN	301
	ANNEXE 3 : LISTE FAUNISTIQUE DES SUBSTRATS ARTIFICIELS.....	309
	ANNEXE 4 : LISTE DES PUBLICATIONS ET COMMUNICATIONS.....	311
1.	PUBLICATIONS EN LIEN AVEC LA THESE	311
2.	PRESENTATIONS ORALES EN LIEN AVEC LA THESE : COLLOQUES ET CONGRES	311

INTRODUCTION



CADRE GENERAL ET ORGANISATION DU DOCUMENT

1. CADRE GENERAL

Les cours d'eau, et plus globalement les hydrosystèmes, subissent depuis plusieurs décennies les effets des activités humaines (apports excessifs de sédiments, réduction des débits, pollutions de l'eau, recalibrage...). Ces activités sont en particulier le développement des pratiques agricoles (incluant le drainage et l'irrigation des sols), forestières et industrielles et de l'urbanisation des bassins versants. Elles ont en effet évolué au cours du temps et ont été fortement modifiées au XX^{ème} siècle pour répondre aux exigences démographiques et économiques. Plusieurs de ces pratiques sont connues pour modifier le transport solide et augmenter les quantités de particules minérales fines apportées aux cours d'eau (Waters, 1999). Par ailleurs, la fragmentation des hydrosystèmes (barrages et seuils notamment) perturbe et réduit le flux solide et plus particulièrement le transport des sédiments grossiers. L'hydrologie est également affectée par de nombreuses activités humaines (écrêtement de petites crues, réduction des débits minimum réservés ou d'étiage...) ce qui a pour conséquences de modifier profondément la géomorphologie des cours d'eau. Dans ce contexte, une augmentation des apports de sédiments fins et leur infiltration dans les interstices du substrat peuvent conduire au colmatage du lit des cours d'eau. Les principaux effets du colmatage sont à la fois d'ordre physique (modification et uniformisation des faciès d'écoulement, réduction des échanges d'eau) et biologique (baisse de la biodiversité et changement des assemblages faunistiques associés à ce milieu interstitiel ; Wood & Armitage, 1997).

La problématique du colmatage et de ses effets sur la biodiversité s'inscrit dans des enjeux plus globaux de la qualité hydromorphologique et biologique des rivières. La morphologie est principalement conditionnée par une continuité des flux solides et liquides dans les trois dimensions des hydrosystèmes (longitudinale, latérale et verticale). La nécessité de restauration du transport solide pour réduire les phénomènes d'érosion et pour retrouver une hétérogénéité des faciès d'écoulement se retrouve dans différentes politiques de gestion de l'eau tant à l'échelon national qu'euro péen. Ainsi, la Directive Cadre sur l'Eau (du 23/10/2000) transposée en 2004 en droit français impose l'atteinte d'un bon état physique, chimique et biologique des cours d'eau. Les principes inscrits dans la circulaire du 31 juillet 2007 pour les contrôles opérationnels concernant les pressions diffuses et hydromorphologiques imposent notamment le suivi du colmatage du lit des cours d'eau.

L'objectif de ce travail est de comprendre les effets du colmatage et de répondre à plusieurs questions d'ordre méthodologique et biologique. Tout d'abord, face au manque de consensus sur les protocoles permettant d'estimer le niveau de colmatage du lit des cours d'eau, il s'agira de comparer les méthodes existantes permettant d'estimer ou de mesurer le colmatage des zones benthiques et hyporhéiques et de proposer celle qui sera la plus adaptée comme outil de diagnostic à large échelle. Deux techniques de prélèvement de la faune hyporhéique sont également comparées le long d'un gradient du colmatage. Dans un deuxième temps, il s'agira de répondre à la question de l'effet du colmatage sur les structures et compositions des assemblages d'invertébrés aquatiques avec la question sous-jacente de la prédiction des effets liés au colmatage minéral dans les zones benthiques et hyporhéiques. Ces objectifs et les questions associées, seront détaillés après avoir fait un bilan des connaissances actuelles disponibles sur le sujet, à la fin de la première partie de ma thèse.

2. ORGANISATION DU DOCUMENT

Ce mémoire de thèse est divisé en 4 grandes parties.

La première partie présente une synthèse bibliographique concernant les concepts de continuité de l'hydrosystème, englobant la problématique du transport solide et du colmatage du lit des cours d'eau par les sédiments minéraux fins. Les mécanismes connus du dépôt et de l'infiltration des sédiments fins dans les interstices sont décrits ainsi que les principales techniques d'estimation du colmatage. Les effets du colmatage sur les conditions d'habitats et sur les processus biogéochimiques sont présentés. Enfin, les effets connus sur les deux compartiments biologiques (benthique et hyporhéique), vus au travers des communautés d'invertébrés, sont également détaillés. Cette partie permet également de situer le travail dans un cadre théorique et conceptuel et de présenter en détail les objectifs de recherche liés à cette problématique.

La deuxième partie est consacrée à la présentation du matériel et des méthodes utilisés ainsi que des sites retenus pour l'analyse comparée de terrain et pour l'expérimentation.

Les résultats sont développés dans la troisième partie sous la forme de deux chapitres distincts. Le premier chapitre traite des aspects méthodologiques liés à la problématique du colmatage du lit des cours d'eau. Ce chapitre est présenté sous forme de deux articles. Le premier article aborde la question des techniques d'estimation du colmatage : '**Comparison of different techniques to assess surface and subsurface streambed colmatation with fine sediments**' publié dans *International Review of hydrobiology* (article 1). Le deuxième article qui compare deux techniques couramment utilisées pour décrire la faune hyporhéique en analysant les structures et compositions des assemblages faunistiques obtenus le long d'un gradient de colmatage '**Hyporheic invertebrate sampling and sediment colmatation. Comparison of the Freeze coring and Bou-Rouch techniques**', est fourni sous la forme d'un manuscrit **en préparation** (article 2).

Les résultats concernant les réponses faunistiques au colmatage sont présentés sous forme de deux articles, dans le deuxième chapitre de ce mémoire. Le premier article s'attache à décrire l'effet du colmatage sur les structures et compositions des assemblages faunistiques : '**Benthic and hyporheic invertebrate assemblages along a gradient of increasing streambed colmatation by fine sediments**'. Il est fourni sous la forme d'un **manuscrit** (article 3) à soumettre dans *Fundamental and Applied Limnology*. Le deuxième article aborde l'effet du colmatage sur les traits biologiques des invertébrés des zones benthiques et hyporhéiques : '**Trait based structure of invertebrates along a gradient of sediment colmatation : benthos versus hyporheos responses**', soumis dans *Hydrobiologia* (article 4).

La quatrième partie présente la synthèse générale des résultats et propose des perspectives résultant de ce travail de recherche.

Un article rédigé en tant que co-auteur et concernant l'influence du colmatage sur les processus microbiens de la zone hyporhéique est présenté dans l'annexe 1 : '**Influence of streambed sediment clogging on microbial processes in the hyporheic zone**', publié dans *Freshwater Biology* (article associé). Le sujet ne s'inscrivant pas directement dans les objectifs de cette thèse, j'ai décidé de le joindre à titre informatif en annexe.

PREMIERE PARTIE



ETAT DES CONNAISSANCES, PROBLEMATIQUES ET OBJECTIFS DE RECHERCHE

1. COURS D'EAU, ASPECTS GEOMORPHOLOGIQUES ET DYNAMIQUE DES SEDIMENTS

Les cours d'eau sont des systèmes dynamiques fonctionnant en fonction du rapport entrées – sorties. Ils dépendent de processus se déroulant à large échelle (climat, géologie, hydrologie...) mais aussi à des échelles plus locales (pente, stabilité des rives...). Ces processus physiques contrôlent notamment la dynamique fluviale et par conséquent la géomorphologie de la rivière.

1.1 LES VARIABLES DE CONTROLE

La morphologie des cours d'eau n'est pas figée dans le temps et évolue selon deux variables principales, le débit liquide et le débit solide. Lane (1955, Figure I-1) décrit la morphologie d'un cours d'eau comme un équilibre dynamique entre ces deux variables. Le débit liquide intervient principalement par couplage avec la pente qui conditionne ainsi l'énergie du cours d'eau. Ce sont essentiellement les débits de crue qui vont avoir une action sur la morphologie à large échelle du cours d'eau. Ces débits sont d'autant plus efficaces qu'ils mobilisent une part importante de matériaux. Ils sont dits morphogènes et correspondent grossièrement au débit de plein bord ou à une crue biennale (Wasson *et al.*, 1998 ; Gilvear & Bravard, 1993).

Le flux solide est caractérisé par la quantité et la taille des sédiments transportés. Outre la prévision des ajustements des formes par modification de la pente ou de la capacité de transport, la représentation de Lane (1955, Figure I-1) permet la prévision des phénomènes d'érosion ou de dépôt des sédiments. Le mode de transport des particules dépend de leur taille et de l'énergie du cours d'eau. On distingue généralement le transport de fond (roulement, sauts...) du transport en suspension (Petts & Foster, 1985). Dans le cas où l'énergie du cours d'eau est supérieure à la charge transportée, il y aura érosion du lit et mise en mouvement des particules. Dans le cas contraire, l'énergie est insuffisante pour assurer le transport des particules et des dépôts vont se former. En réalité le cours d'eau opère un ajustement constant entre les processus d'érosion et de dépôt autour des

conditions moyennes des variables de contrôle (Malavoi & Bravard, 2010). Quand une des variables est modifiée, un ajustement s'opère afin de retrouver un nouvel équilibre. Ainsi, des phénomènes de dépôts apparaissent quand les forces liées au flux liquide diminuent à cause, par exemple, d'une réduction de la pente ou du débit du cours d'eau ou quand la section du lit mouillé augmente. Ce phénomène de dépôt/sédimentation peut alors être considéré comme naturel dans certaines zones du cours d'eau. Dans certains cas, ce dépôt peut conduire au colmatage du substrat. Des systèmes naturels peuvent donc être soumis à une forte sédimentation et au colmatage du substrat (Marcinek & Rosenkranz, 1989). C'est le cas de certains cours d'eau où la nature géologique du bassin versant favorise l'érosion et un très fort transport solide. Les dépôts se forment par exemple dans les zones lentes de mouilles voir sur des faciès où la vitesse de l'eau est plus rapide dans des rivières à très fort transport solide. Toutefois, si les apports en sédiments fins sont artificiellement augmentés par les activités humaines, il est alors possible que le milieu soit soumis à des dépôts importants dans des zones généralement non propices à la sédimentation (comme par exemple dans les zones de radiers ou de plats courants).

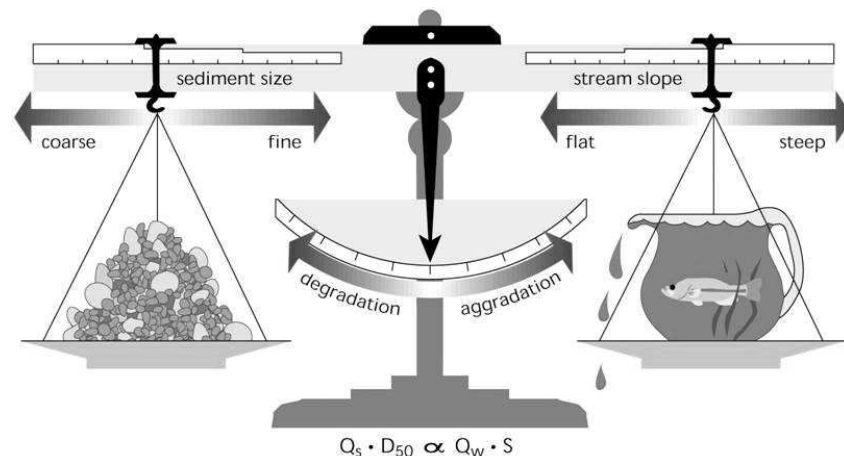


Figure I-1 : La balance de Lane (d'après Lane 1955 modifié par Federal interagency stream Restoration working group, 1998)

1.2 FLUX, FORMES ET HABITATS

Les équilibres dynamiques, et par conséquent les formes des cours d'eau, dépendent donc principalement de ces deux variables de contrôle. Les formes se succèdent d'amont en aval suivant des styles fluviaux. Les principaux sont décrits comme étant le style rectiligne, le

tressage et le méandrage. La typologie de Rosgen (1994) rend compte de ces styles fluviaux grâce à une classification intégrant le profil longitudinal, la section transversale et la forme du cours d'eau. Au total, et avec les formes intermédiaires, 9 types morphologiques sont décrits (Figure I-2). Les types Aa+ et A représentent des secteurs à fortes pentes localisés dans des vallées encaissées. Le chenal est dominé par des alternances de cascades et de fonds selon un tracé rectiligne. Le type B représente les rivières moins pentues dominées par des radiers-mouilles toujours suivant un tracé rectiligne. Le tressage est représenté par le type D et le méandrage par le type E. Le lit est alors large ainsi que la plaine d'inondation. Les autres types représentent des formes intermédiaires. Cette classification permet de prendre en compte le concept de continuum de la morphologie fluviale.

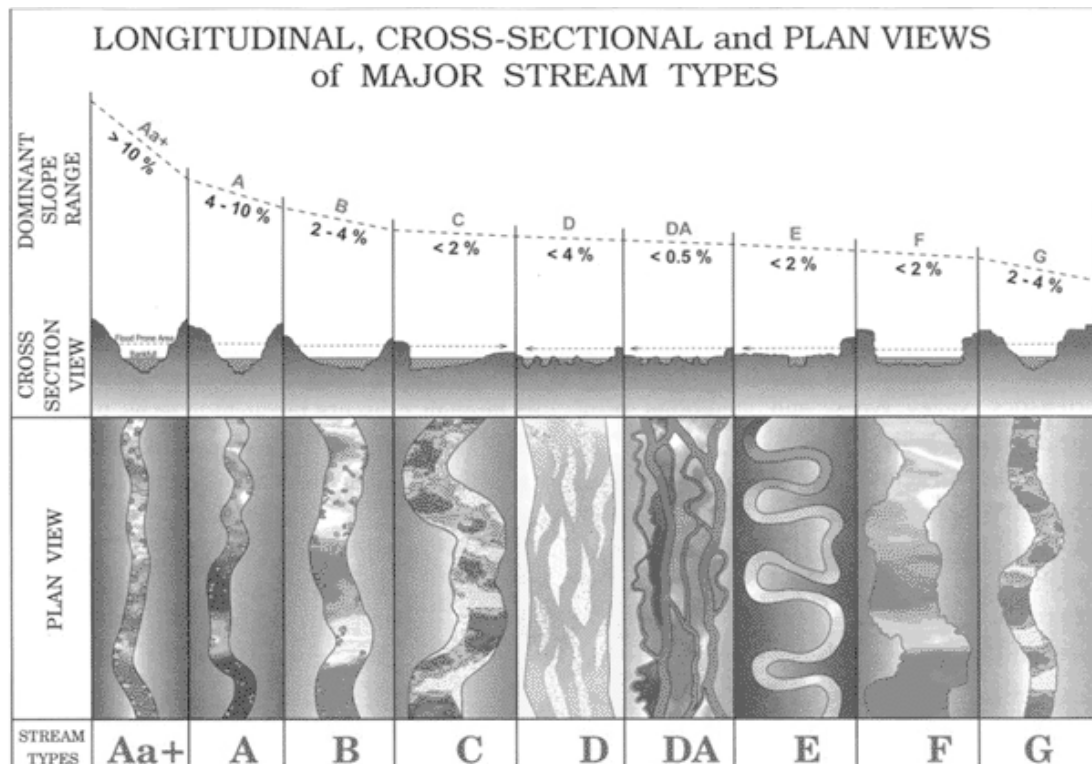


Figure I-2 : La typologie de Rosgen (1994) décrivant les styles fluviaux

Ces structures à la large échelle vont influencer les schémas d'organisation spatiale à une échelle plus locale. Chaque style fluvial est généralement découpé en tronçons homogènes à l'intérieur duquel, des faciès se différencient et se succèdent (Malavoi, 1989). Ces faciès présentent une unité structurale et fonctionnelle souvent utilisée par les hydrobiologistes pour décrire l'habitat piscicole ou des invertébrés aquatiques. Ils sont générés par les

processus d'érosion et de transport et permettent de faire le lien entre le fonctionnement hydromorphologique et écologique des cours d'eau (Malavoi & Bravard, 2010). La hauteur d'eau et la vitesse du courant constituent les premiers critères de classification et la granulométrie un critère secondaire. Ainsi tous les milieux colonisables par les organismes dépendent de conditions morphodynamiques locales, les caractéristiques physiques et dynamiques du substrat caractérisant les habitats présents dans le cours d'eau. A cette échelle, les phénomènes d'érosion/dépôt de sédiments fins génèrent une mosaïque de conditions granulométriques vitales pour le maintien d'une bonne diversité d'habitats et d'espèces. Plus un système est hétérogène, plus les habitats et la biodiversité sont grands (Mc Arthur, 1965 ; Huston, 1994). L'alternance des faciès radiers/mouilles est aussi particulièrement importante pour la circulation de l'eau en produisant des zones d'infiltration et d'exfiltration au sein du substrat (Hendricks & White, 1991) et créant ainsi une hétérogénéité des conditions d'habitat. Les modifications temporelles sont également particulièrement structurantes pour les communautés aquatiques. Elles ont, avec l'hétérogénéité spatiale, été traduites dans le concept de l'« habitat temple » (Townsend & Hildrew, 1994). L'environnement sélectionnerait ainsi certains traits biologiques des espèces adaptés à leur survie (forme, taille, type de reproduction...).

1.3 LES DIMENSIONS DES HYDROSYSTEMES

1.3.1. LA DIMENSION LONGITUDINALE ET LATERALE

Les concepts décrivant le fonctionnement des cours d'eau sont très récents. Un des premiers a été proposé par Vannote *et al.* (1980) et concerne principalement la dimension longitudinale des cours d'eau. Le '*River continuum concept*' (RCC) applique les théories de la géomorphologie fluviale à l'écologie dans un cadre d'équilibre dynamique (Figure I-3). Il propose une évolution continue des assemblages faunistiques (structurelle et fonctionnelle) avec l'évolution progressive des descripteurs physiques du cours d'eau depuis la source à l'embouchure. Les assemblages faunistiques peuvent ainsi être prédits suivant le niveau d'ordre du cours d'eau. Les zones de source (ordre 1-3), pauvres en éléments nutritifs, dépendent des apports allochtones (principalement les litières de feuilles mortes). Les décheteteurs et les collecteurs dominent alors les peuplements d'invertébrés aquatiques. Avec l'augmentation de la taille du cours d'eau, de sa température et de son ensoleillement

(ordre 4-6), la production primaire et la diversité des habitats augmentent maximisant ainsi la diversité de la faune aquatique. Enfin les grandes rivières et les zones d'embouchures (ordre >6) se caractérisent par une productivité primaire plus faible (notamment à cause de la turbidité de l'eau et de sa profondeur) et dépendent surtout des apports énergétiques venant de l'amont (Vannote *et al.*, 1980).

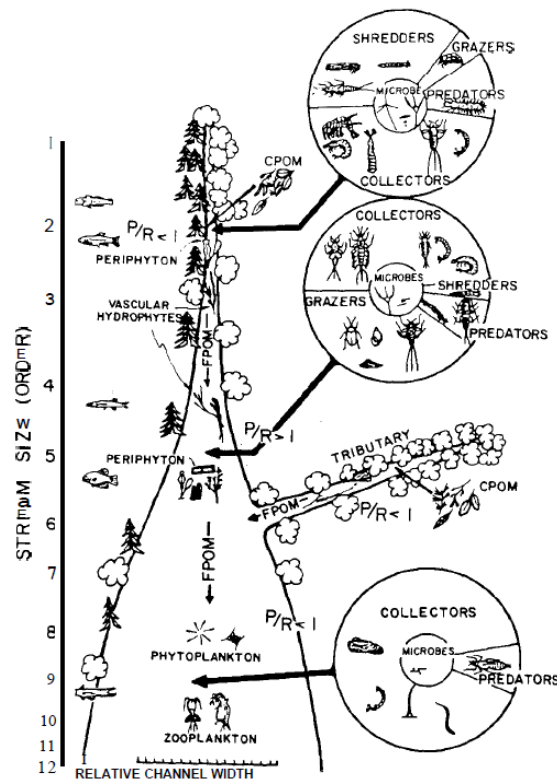


Figure I-3 : Le concept du Continuum fluvial (d'après Vannote *et al.*, 1980).

Concernant la granulométrie des sédiments, le diamètre moyen (D_{50}) des particules sédimentaires diminue lorsque l'on s'éloigne des zones de source et des têtes de bassin versant et ce de façon exponentielle (Larras, 1977). Les particules grossières arrachées aux têtes de bassin se retrouvent principalement en amont puis l'énergie du cours d'eau diminuant, seules les particules les plus fines sont transportées et atteignent l'estuaire.

Le concept du RCC a été remis en cause depuis sa formulation au début des années 80. Les éléments de discontinuité, comme la confluence avec un autre cours d'eau perturbent cette évolution graduelle en apportant ponctuellement au système des quantités d'eau et des charges organiques pouvant être importantes. Il existe par conséquent des changements brutaux des conditions physiques et trophiques modifiant de fait les assemblages

faunistiques (Poole, 2002). Suivant cette même logique, le '*Serial discontinuity concept*' (Ward & Stanford, 1983 et 1995) propose de considérer les éléments physiques tels les barrages ou les digues comme des obstacles qui brisent les gradients longitudinaux environnementaux décrits dans le RCC.

Cependant, la rivière ne doit pas être vue comme un chenal isolé du reste de la plaine alluviale. Le patron de distribution écologique amont-aval a par conséquent été complété par une dimension latérale qui souligne l'importance des échanges entre le lit principal et la plaine inondable. Cette dimension a été décrite dans le '*flood pulse concept*' (Junk *et al.*, 1989 ; Tockner *et al.*, 2000). Dans ce concept, la granulométrie des sédiments joue un rôle essentiel dans le fonctionnement de l'hydrosystème. Généralement les particules les plus grossières se situent au niveau du chenal principal du cours d'eau et la taille des sédiments diminue lorsque l'on s'éloigne du lit vif, créant une nouvelle fois un gradient granulométrique. Une mosaïque d'habitats se forme depuis le chenal principal vers la plaine d'inondation sous l'influence de gradients transversaux abiotiques et biotiques tels que la vitesse du courant, la profondeur, la température, la concentration en nutriments et la fréquence des crues.

Il faut noter que ces deux modèles conceptuels des cours d'eau ignorent partiellement ou totalement la dimension verticale des hydrosystèmes.

1.3.2. DEFINITION ET IMPORTANCE DE LA DIMENSION VERTICALE

Les communautés d'invertébrés aquatiques colonisent à la fois la surface et l'intérieur des sédiments. On distingue classiquement deux habitats différents : la zone benthique et la zone hyporhéique. La zone benthique est définie comme la surface des sédiments constituant le fond des cours d'eau. Les caractéristiques des habitats benthiques sont principalement soumises aux contraintes de débits (hauteur et vitesse de l'eau) et à la granulométrie des sédiments. Ces conditions d'habitat sont donc extrêmement variables dans le temps et dans l'espace, en particulier à cause de la dynamique hydrologique (Hynes, 1970).

Mais la conception même de la rivière a évolué depuis ces 20 dernières années. Ses limites ont été étendues verticalement pour inclure les interstices des sédiments ou zone hyporhéique (Orghidan, 1959 ; Hynes 1983 ; Danielopol, 1989 ; Jones & Holmes, 1996 ; Petts & Amoros 1996 ; Jones & Mulholland 2000 ; Robertson & Wood, 2010), zone d'écotone entre la rivière et les eaux souterraines (Gibert *et al.*, 1990). Cet espace est maintenant reconnu comme une composante à part entière de l'hydrosystème (Stanford &

Ward, 1993 ; Thorp *et al.*, 2006). Les limites de la zone hyporhéique sont floues (Stanford & Ward, 1988). Celle-ci est souvent définie comme une interface située dans les sédiments du fond des cours d'eau où viennent converger eaux de surface et eaux souterraines et où d'importants processus écologiques se déroulent (Boulton *et al.*, 1998). Elle peut être présente dès lors que les sédiments ont un certain degré de perméabilité. Son épaisseur peut varier de quelques centimètres à plusieurs mètres (Stanford & Ward, 1988). C'est une zone dynamique où les eaux de surface s'infiltrent, traversent les interstices, éventuellement se mélangent avec les eaux souterraines, puis retournent à la rivière. Il s'y établit des échanges de matières, d'énergies et d'organismes entre la rivière et les eaux souterraines (Gibert *et al.*, 1990). Cette zone diffère de la zone benthique car les conditions environnementales sont plus stables (habitat, température, débit interstitiel...). Pourtant, comme le compartiment de surface, la zone hyporhéique subit des perturbations dues au développement des activités humaines qui peuvent conduire, dans de nombreuses régions, à une augmentation du transfert de sédiments fins, multipliant les phénomènes de colmatage (Waters 1995).

Le concept de l' '*Hyporheic Corridor Concept* (HCC)' souligne l'importance de ces échanges entre les eaux de surface et les eaux souterraines dans la compréhension des schémas biologiques (Stanford & Ward, 1993 ; Boulton *et al.*, 1998 ; Figure I-4(a)). Les échanges d'eau et le temps de résidence pourraient à eux seuls contrôler les processus écologiques de la zone hyporhéique. Le concept du corridor hyporhéique (HCC) s'applique aussi à la dimension latérale permettant ainsi la connexion aux aquifères des plaines d'inondation. Longitudinalement, il prédit également l'apparition de zones d'infiltration et d'exfiltration, de gradients dans la taille de la zone hyporhéique mais aussi dans les temps de rétention de l'eau et la granulométrie. A l'échelle du tronçon (b), les phénomènes d'infiltration et d'exfiltration de l'eau dus aux discontinuités géomorphologiques entraînent des circulations de nutriments, de gaz dissous et de faune. A l'échelle de l'habitat (c), la pénétration et la circulation de l'eau dans les interstices est très hétérogène (rapide à nulle) créant des conditions d'habitat et de physico-chimies contrastées. Les processus chimiques et microbiens sont ici très importants et se réalisent à la surface des particules créant ainsi des micro-gradients (Boulton *et al.*, 1998). Les processus de nitrification/dénitrification et de minéralisation de la matière organique sont généralement étudiés à cette échelle (Boulton *et al.*, 1998). Toutefois, ils entraînent l'apparition de gradients chimiques longitudinaux et verticaux à l'échelle du mètre. On observe notamment une baisse de l'oxygène dissous avec la profondeur liée à la minéralisation de la matière organique et à la respiration microbienne.

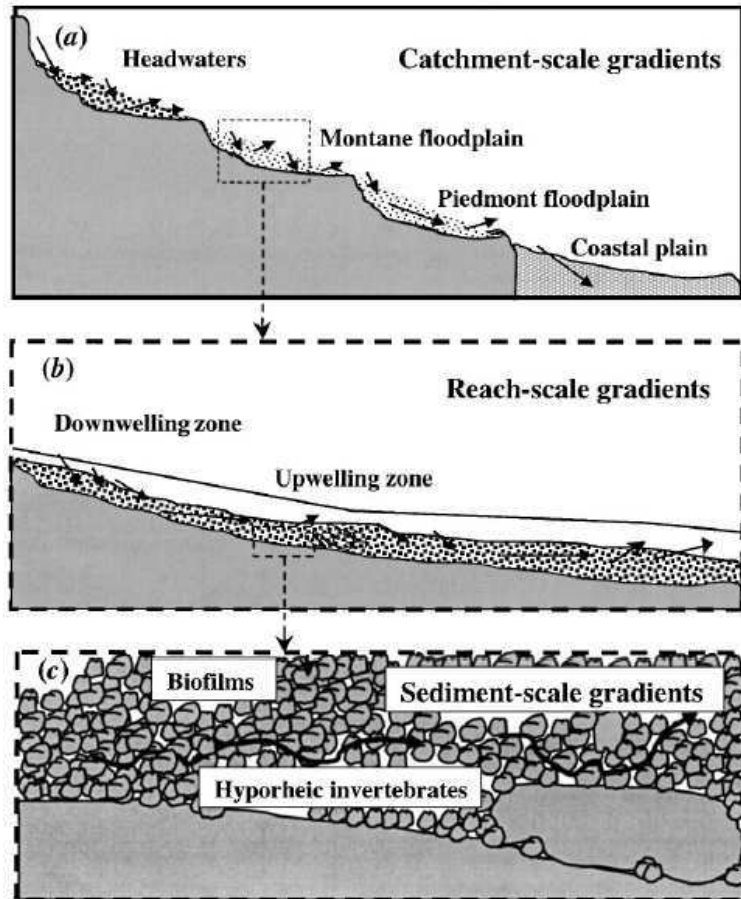


Figure I-4 : Vue de la zone hyporhéique à 3 échelles spatiales : bassin (a), tronçon (b) et habitat (c). Les flèches indiquent le sens d'écoulement de l'eau (Boulton *et al.*, 1998).

A cette échelle du mètre, un gradient vertical de la taille des sédiments peut être observé, les particules grossières étant plus abondantes en surface car elles ne sont pas déplacées et les particules fines proportionnellement plus abondantes à l'intérieur du substrat. Les apports excessifs de sédiments fins vont aggraver cette situation et induire un colmatage des interstices.

Le concept du HCC ajoute donc aux dimensions longitudinale et latérale, une dimension verticale. Les caractéristiques du cours d'eau et de ses habitats sont contrôlées par des processus se déroulant dans ces trois dimensions. Ainsi, les sédiments se répartissent physiquement dans les 3 dimensions spatiales selon leur taille, de l'amont vers l'aval, du chenal principal vers la plaine d'inondation et de la surface vers la profondeur.

Cette forte structuration spatiale ne doit pas faire oublier que les cours d'eau sont des systèmes dynamiques, les variations temporelles contribuent à maintenir une forte

hétérogénéité dans le système (Ward, 1989). Amoros & Petts, (1993, Figure I-5) soulignent que cette dimension temporelle est une fonction du régime hydrologique des cours d'eau.

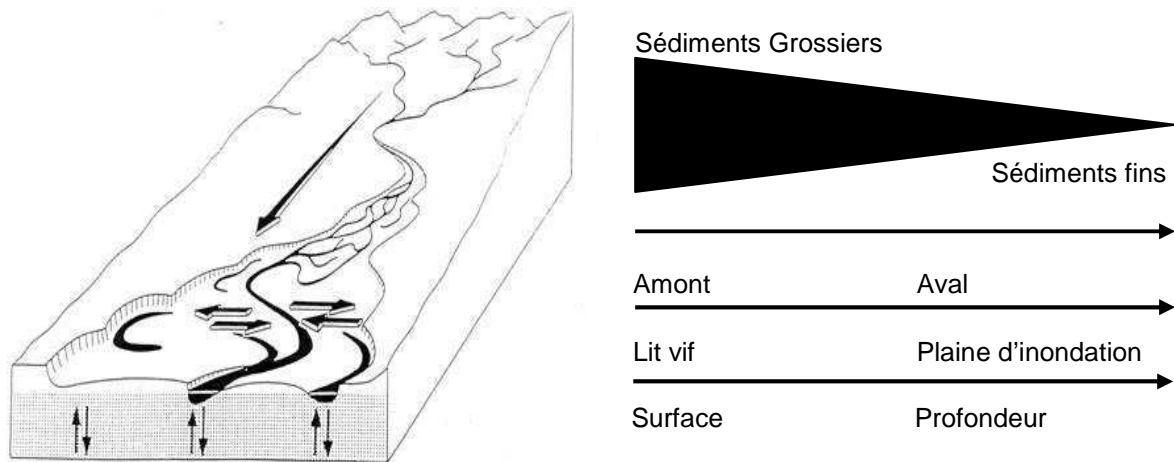


Figure I-5 : Représentation des 3 dimensions de l'hydrosystème et de la taille théorique des sédiments (d'après Amoros & Petts, 1993).

Cette structuration spatiale et temporelle, implique que la connectivité est nécessaire et les échanges de matières et d'organismes essentiels bon fonctionnement de l'hydrosystème. Pour mieux comprendre l'importance de la zone hyporhéique, nous détaillerons maintenant son fonctionnement.

1.4 FONCTIONNEMENT DE LA ZONE HYPORHEIQUE

1.4.1 CARACTERISTIQUES PHYSIQUES ET ECHANGES HYDRAULIQUES

Le substrat des cours d'eau est généralement composé d'une macrostructure créée par les particules de grandes tailles. Cette macrostructure est fortement poreuse. Elle est généralement comblée par des particules de plus petite taille. Les vides restant constituent l'espace interstitiel qui permet la circulation et le stockage de l'eau, des nutriments et des organismes (Brunke & Gonser, 1997 ; Gayraud *et al.*, 2002). La porosité permet de rendre compte de ces espaces libres dans le substrat. Elle correspond au ratio entre le volume des

vides et le volume total de l'échantillon (ou pourcentage de vide dans un volume donné ; Davis, 1969). Elle dépend de la taille des particules, de leur distribution granulométrique mais aussi de la forme et de la rugosité de ces particules et du compactage du substrat (Brunke & Gonser, 1997). Cette porosité va permettre à l'eau de circuler plus ou moins vite dans le substrat. Les échanges hydrauliques avec les eaux de surface sont déterminants pour l'établissement de conditions viables pour la vie aquatique liée à ce milieu (nommé hyporhéos). L'hétérogénéité morphologique et des conditions d'écoulement des eaux de surface induisent des zones de sur-pressions et de dépressions, conduisant à des infiltrations ou exfiltrations des eaux vers ou depuis la zone hyporhéique (Harvey & Bencala, 1993). Ces échanges dépendent donc de la porosité et sont plus ou moins lents compte tenu du gradient hydraulique et de la perméabilité¹ des sédiments (ou de la conductivité hydraulique, k^2). Les eaux interstitielles peuvent séjourner de quelques minutes à plusieurs jours et transiter sur une longueur allant de quelques centimètres à plusieurs centaines de mètres (Stanford & Ward, 1993). Les sédiments colmatés présentent en général de faibles porosités et perméabilités (Schälchli, 1992).

Dans les rivières en gorge et à chenal unique, les phénomènes d'érosion dominant et la forte dynamique du cours d'eau induit un lit instable. La zone hyporhéique est alors réduite et les échanges avec l'eau de surface très rapides. Dans les rivières en tresse, le lit reste instable mais les phénomènes d'érosion et de dépôts alternent et permettent l'établissement d'une zone hyporhéique plus conséquente, souvent à forte perméabilité.

Les autres styles fluviaux (anastomose et méandrage par exemple) sont caractérisés par un lit plus stable, induisant plus de zones de dépôts de matériaux. La zone hyporhéique peut y être bien développée, mais la perméabilité est généralement plus faible (Boulton *et al.*, 1998).

1.4.2 PROCESSUS CHIMIQUES

La zone hyporhéique est, d'un point de vue chimique, hautement dépendante des échanges avec les eaux de surface. Ainsi, l'absence de lumière empêche toute production primaire (ou photosynthèse) supprimant toute production d'oxygène *in situ*. L'oxygénation du milieu dépend alors des apports externes pour cet élément et les échanges d'eau prennent une importance capitale dans son fonctionnement. Ceci est également vrai pour la matière

¹ La perméabilité est une mesure de la façon dont un milieu poreux transmet un fluide (Davis, 1969).

organique et pour certains éléments nutritifs essentiellement apportés par les eaux de surface. Cette dépendance explique en grande partie la forte structuration verticale de la zone hyporhéique avec une diminution des concentrations en ressources nutritives et en organismes avec la profondeur (Danielopol, 1984).

Le temps de résidence des eaux dans la zone hyporhéique va agir sur les paramètres physico-chimiques tels que la température, l'oxygène, la matière organique et les solutés. Le temps de contact entre l'eau et les sédiments, supérieur aux eaux de surface, favorise les processus biogéochimiques. Comme les eaux interstitielles sont aussi influencées par des apports d'eaux souterraines, la température est généralement plus constante dans cette zone. La minéralisation de la matière organique est effectuée dans la zone hyporhéique par des microorganismes hétérotrophes utilisant les composés oxydés comme accepteur d'électrons. L'oxygène est utilisée en premier, suivi des nitrates (dénitrification), des sels de Fer et de Manganèse, des sulfates et jusqu'au CO₂ par méthanogénèse (Hedin *et al.*, 1998). L'adsorption du phosphate et les processus d'oxydation comme la respiration aérobie, la nitrification, l'oxydation des sulfates et du méthane dominant dans les zones perméables bien oxygénées. Quand les apports d'oxygène au milieu interstitiel sont faibles (ou les quantités disponibles diminuées le long d'un gradient longitudinal) ou que la perméabilité est faible (comme dans le cas d'un substrat colmaté), la minéralisation de la matière organique peut conduire à une anoxie. Elle provoque alors des processus de dissociation des complexes minéraux et phosphoriques et des processus de réduction comme la dénitrification, la réduction des sulfates, la méthanogénèse et la fermentation (Malard *et al.*, 2002). L'hétérogénéité du substrat va par conséquent favoriser un cycle de l'azote complexe (nitrification/dénitrification) aux interfaces oxiques/anoxiques (Duff & Triska, 1990).

Signalons enfin que la présence d'oxygène dans la zone hyporhéique varie dans l'espace. Elle dépend de plusieurs facteurs comme le flux interstitiel, la distances aux zones de recharge, le taux de respiration et le temps de résidence de l'eau dans le substrat (Valett *et al.*, 1990). La concentration en oxygène diminue généralement avec la profondeur. Elle est aussi souvent plus importante dans les zones d'infiltration que d'exfiltration.

² La conductivité hydraulique représente la facilité d'un fluide à se déplacer dans un milieu. Elle dépend notamment de la perméabilité et s'exprime en m.s⁻¹ (Beyer, 1964).

1.4.3 FAUNE

La zone hyporhéique, en tant qu'extension verticale du compartiment benthique, contribue à la biodiversité des hydrosystèmes. Cette zone héberge des peuplements originaux constitués d'un mélange d'invertébrés adaptés aux milieux souterrains et d'invertébrés benthiques qui y effectuent une partie ou la totalité de leur cycle de vie à l'intérieur des sédiments (Gibert *et al.* 1994, Figure I-6). Ces organismes sont dits 'stygoxènes' quand ils ne présentent pas d'affinité pour les eaux souterraines et peuvent toutefois se retrouver accidentellement dans la zone hyporhéique. Les organismes 'stygoxiles' présentent une affinité plus grande envers le milieu souterrain et peuvent exploiter les habitats et les ressources de la zone hyporhéique en réalisant une partie de leur cycle de vie dans les interstices. Ces organismes stygoxiles peuvent également être classés suivant le temps qu'ils passent dans les interstices des sédiments. Certains sont qualifiés d'hyporhéos 'occasionnels' lorsque les individus passent une partie de leur cycle de vie dans la zone hyporhéique mais doivent retourner en surface pour boucler leur développement. D'autres sont qualifiés d'hyporhéos 'permanents', lorsque les individus peuvent passer la totalité de leur cycle de vie dans la zone hyporhéique (Williams & Hynes, 1974 ; Boulton, 1989 ; Marmonier *et al.*, 1993). Enfin, les organismes 'stygoxiles' présentent une adaptation au monde souterrain et occupent essentiellement la zone hyporhéique profonde (ou proche des apports d'eau souterraine).

Les organismes colonisant cette zone sont principalement des crustacés, des oligochètes, des rotifères, des nématodes et des insectes. Les invertébrés hyporhéiques sont aussi souvent divisés en deux groupes de taille : la méiofaune (50-500 μm) et la macrofaune (>500 μm ; Silver *et al.*, 2002). La méiofaune est plus abondante dans les couches profondes et dans les sédiments fins, alors que la macrofaune occupe des zones où le sédiment est plus grossier (Dole-Olivier *et al.* 1997 ; Hakenkamp & Morin, 2000). La densité des macroinvertébrés diminue avec la profondeur, notamment à cause des capacités de pénétration limitées de la plupart des insectes et de l'augmentation des contraintes environnementales qu'ils subissent (Gibert *et al.*, 1995 ; Lenat *et al.*, 1981). L'espace interstitiel disponible et les gradients de température, d'oxygène et de matière organique induits par les échanges avec la surface, contrôlent en effet la distribution des microorganismes, de la méiofaune et de la macrofaune (Dole-Olivier & Marmonier 1992 ; Strayer *et al.* 1997 ; Boulton *et al.* 1998 ; Brunke & Gonser 1999 ; Malard & Hervant 1999 ; Mermillod-blondin *et al.* 2000).

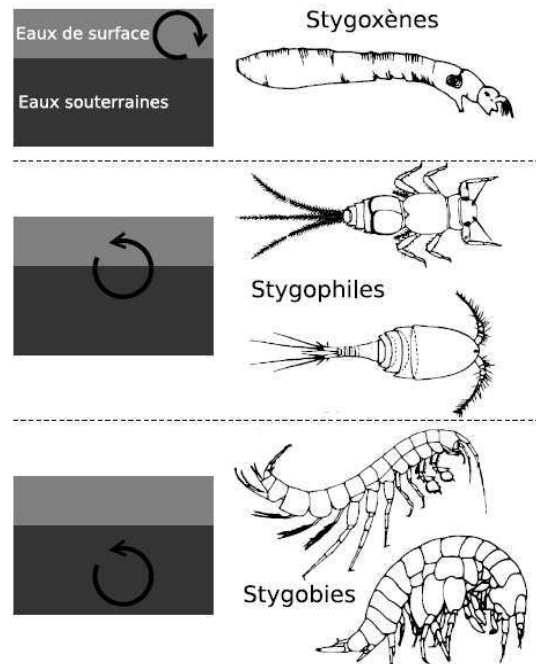


Figure I-6 : Classification des organismes aquatiques en fonction de leur affinité avec le milieu souterrain. Modifié d'après Marmonier *et al.* (1993).

Cet environnement relativement stable constitue une protection pour les œufs et les larves d'invertébrés benthiques (Hynes, 1970), mais aussi pour le développement embryonnaire de certains poissons (Salmonidae en particulier). La zone hyporhéique peut alors être considérée comme une 'nurserie' pour ces organismes. Elle assure aussi une protection vis-à-vis de la prédation (Brusven & Rose, 1981) et a été souvent présentée comme constituant un habitat possible lors de perturbations de court terme du milieu superficiel (Palmer *et al.*, 1992 ; Dole-Olivier *et al.*, 1997 ; Gayraud *et al.*, 2000). En effet, les invertébrés de surface semblent utiliser ce compartiment comme refuge lors de perturbations naturelles ou anthropiques en surface (crues, sécheresses, détérioration de la qualité de l'eau de surface ; Boulton, 1993 et 1999 ; Dole-Olivier *et al.*, 1997 ; Brunke & Gonser, 1997 ; Wood *et al.*, 2010). Ce phénomène est important car la présence de ces organismes de surface dans les interstices des sédiments peut favoriser la résilience (ou capacité de persistance d'un peuplement par sa reconstitution après perturbations du milieu) des peuplements benthiques et leur retour à l'équilibre après perturbation (Claret, 2007). Le colmatage des sédiments doit certainement réduire cette possibilité de refuge, en induisant une dégradation des conditions environnementales dans les sédiments et en limitant la connectivité verticale avec la zone benthique.

1.5 SYNTHÈSE DES PROCESSUS MIS EN JEU

Les assemblages faunistiques sont de part leur relation au substrat particulièrement contraints par les caractéristiques physiques de l'habitat et par conséquent sensibles au colmatage. La Figure I-7 illustre les différents compartiments mis en jeu dans le cadre d'une perturbation anthropique conduisant à colmater des portions de cours d'eau naturellement non sujettes à ce type de phénomène. Le colmatage a dans un premier temps des conséquences directes sur la disponibilité de l'habitat pour les organismes vivants. Cet effet a été en partie abordé dans le travail de Thèse de S. Gayraud (Gayraud, 2001) sous l'angle de l'influence de la composition granulométrique sur la disponibilité de l'habitat interstitiel. Celle-ci doit toutefois influencer directement les densités d'invertébrés benthiques et hyporhéiques (macro et méiofaune) mais aussi leur diversité et leurs traits biologiques. Une quantification plus précise de ces effets permettrait une meilleure compréhension du phénomène de colmatage ainsi que de meilleures prédictions des évolutions futures des peuplements d'invertébrés. Elle permettrait également une meilleure prévision des effets des programmes de restaurations des milieux.

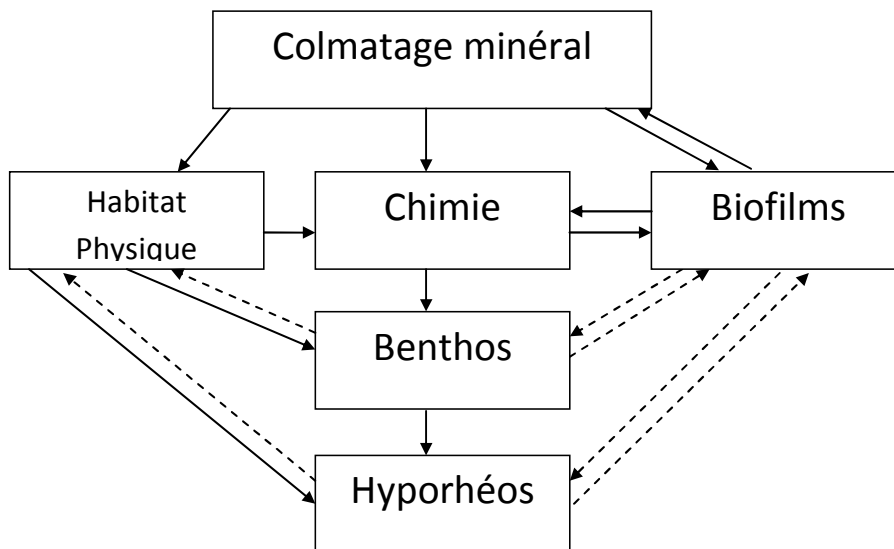


Figure I-7 : Compartiments mis en jeu dans le cas du colmatage des cours d'eau (les flèches pleines symbolisent les interactions étudiées dans la thèse et les flèches en pointillées celles non abordées).

En limitant les échanges d'eau entre la surface et la zone hyporhéique, le colmatage va indirectement influencer la chimie des eaux interstitielles. Le phénomène le plus marquant est un passage vers des conditions anoxiques qui va potentiellement conditionner la nature des processus biogéochimiques et la composition des assemblages faunistiques de la zone hyporhéique. Les échanges entre la zone benthique et la zone hyporhéique doivent être particulièrement limités dans les sites les plus colmatés et augmenter ainsi les différences entre les assemblages faunistiques de ces deux compartiments.

Inversement, les effets de la faune sur l'habitat, comme la bioturbation, peuvent conduire à décolmater et décompacter le substrat (Eder, 1982 ; Danielopol, 1984 ; Nogaro *et al.*, 2006). Ces phénomènes dépendent à la fois des assemblages faunistiques (principalement du mode de bioturbation) et des caractéristiques même de l'habitat (notamment la teneur en matière organique ; Nogaro *et al.*, 2009). Cet aspect n'est toutefois pas considéré dans ce travail et a été traité par d'autres auteurs (Rogaar, 1980 ; Mermillod-Blondin & Rosenberg, 2006 ; Nogaro *et al.*, 2006 ; Navel, 2011).

Enfin, le colmatage minéral peut augmenter considérablement l'activité bactérienne (Boulton, 1998). Ceci réduit encore la disponibilité en oxygène dans la zone hyporhéique et favorise le passage de processus microbiens aérobie vers des processus anaérobies. Les effets du colmatage sur l'activité bactérienne sont abordés dans l'article placé en annexe de ce travail. Le rôle des biofilms (évoluant avec le colmatage) sur les assemblages des invertébrés hyporhéiques n'est par contre pas abordé ici.

2. LES MECANISMES DU COLMATAGE MINERAL

2.1 ORIGINE DES SEDIMENTS

La principale source de sédiments se situe au niveau de l'érosion des reliefs des bassins versants et de l'érosion des berges des rivières. Les caractéristiques granulométriques du lit des cours d'eau sont donc liées à la nature géologique et au degré d'altération des bassins versants mais aussi aux actions anthropiques qui favorisent l'érosion et le transport solide. Les sédiments sont caractérisés par leur granulométrie, leur composition minérale et leurs teneurs en matières organiques. Pour cette étude, il a été décidé de classer les sédiments fins comme étant la somme des particules <2 mm. Cette classe de tailles est couramment utilisée en biologie pour décrire l'ensemble des sédiments fins et le colmatage minéral (Nuttall, 1972 ; Angradi, 1999 ; Zweig & Rabeni, 2001 ; Bo *et al.*, 2007). Elle comprend la fraction sableuse (63 μm à 2 mm), les limons (4 à 63 μm) et les argiles (<4 μm) selon l'échelle de Wentworth (1922).

Waters (1995) et Hancock (2002) ont réalisé des revues très complètes des sources de sédiments dues aux altérations anthropiques. Parmi ces altérations, les pratiques agricoles semblent être les plus impactantes avec, en second lieu, les pratiques forestières. Ces pratiques ont comme conséquences principales la mise à nue des terres et l'augmentation des phénomènes d'érosion impliquant un transfert de sédiments fins vers l'hydrosystème. L'aménagement du territoire contribue significativement à l'augmentation de sédiments fins dans les cours d'eau. Ce sont essentiellement les phases de travaux pour la construction de nouvelles routes et ponts qui augmentent l'érosion et le transfert des sédiments vers les cours d'eau. Les aménagements transversaux comme les barrages et seuils bloquent une partie de la charge sédimentaire et peuvent augmenter les phénomènes d'érosion en aval. Des pratiques liées à l'exploitation de ces ouvrages comme les chasses de dégravage augmentent considérablement le flux de sédiments fins dans l'hydrosystème sur de très courtes périodes, pouvant ainsi contribuer au dépôt et à l'infiltration de sédiments fins dans le substrat. La réduction de la fréquence et de l'amplitude des crues empêche également la reprise des dépôts de sédiments fins dans le lit des cours d'eau (Petts, 1984, 1988). Les activités d'extraction de granulats et l'urbanisation sont également productrices de particules

fines. Les sédiments d'origine urbaine présentent toutefois des caractéristiques particulières dont une forte charge en matière organique et métallique (Chebbo *et al.*, 1995 ; Datry *et al.*, 2003a). Ce type de sédiment n'est pas étudié dans le cadre de ce travail.

Le problème du transit sédimentaire en France se situe en fait à deux niveaux. D'une part, les activités décrites précédemment augmentent le transfert de sédiments fins dans l'hydrosystème et d'autre part, les ouvrages transversaux et les altérations des régimes hydrologiques réduisent le transfert vers l'aval de matériaux plus grossiers de type galets et graviers. Les rivières du territoire français peuvent donc subir, paradoxalement, les deux phénomènes d'incision et de colmatage de leur lit (Owens *et al.*, 2005 ; Malavoi & Bravard, 2010).

2.2 DEPOT, INFILTRATION ET COLMATAGE

Le volume de sédiment apporté au cours d'eau dépend de facteurs externes comme la topographie, le couvert végétal et les activités humaines (Wood & Armitage, 1997). Le colmatage peut être défini comme un dépôt de ces particules minérales fines dans la zone benthique et à leur infiltration dans la zone hyporhéique (Gayraud *et al.*, 2002). Les dépôts se forment, comme décrit précédemment, quand l'énergie du cours d'eau diminue et passe en-deçà des capacités de transport. Cette sédimentation apparaît principalement lors des phases de décroissance des crues mais semble également possible en basses eaux pour les particules les plus fines (Wood & Armitage, 1997). Les particules les plus grossières pénètrent peu dans le substrat et seules les particules les plus fines pénètrent en profondeur. On observe par conséquent un gradient vertical de sédiments fins (Jobson & Carey, 1989). Le processus de colmatage profond apparaît quand les particules fines, transportées par les eaux interstitielles, sont piégées dans les pores du substrat. Ces particules induisent une perte de porosité et de perméabilité (Brunke, 1999) et perturbent les processus d'échange d'eau et de nutriments avec la surface et avec les nappes. Le processus de colmatage et la profondeur de pénétration des particules sont également influencés par d'autres variables :

- physiques (gradient hydraulique, matières en suspension, taille et forme des particules (Beschta & Jackson, 1979), homogénéité des particules qui constituent l'armure (Beyer & Branscher, 1975 et Brunke, 1999), taille des pores (Frostick *et al.*, 1984)),
- chimiques (type et quantité de matière organique...),

- biologiques (activité algale et microbienne, bioturbation...).

A noter que le colmatage du substrat peut directement être causé par la chimie (concrétionnement calcaire) ou la biologie (développement d'algues, de biofilms...). Ces deux points ne sont cependant pas abordés dans mon travail.

Blaschke *et al.* (2003) et Brunke (1999) ont montré que le colmatage minéral de la zone hyporhéique dans leurs cours d'eau n'excédait pas 45 à 50 cm, limite de pénétration des particules fines. Ce colmatage de la zone hyporhéique constitue un stockage en profondeur des sédiments fins certainement plus pérenne que le colmatage de surface plus régulièrement soumis aux variations de débits et reprises sédimentaires.

A l'échelle du tronçon, les zones de mouilles sont connues pour stocker naturellement les sédiments et pour se colmater rapidement (notamment à cause de la diminution de la vitesse des courants et donc de la capacité de transport des sédiments). Les autres faciès d'écoulement sont en théorie moins favorables au dépôt et à l'infiltration des sédiments fins. Toutefois, les effets du colmatage pourraient être plus importants au niveau des zones d'infiltration (des eaux de surface vers la zone hyporhéique) des radiers qu'au niveau des zones d'exfiltration (Jobson & Carey, 1989 ; Brunke & Gonser, 1997) car le substrat joue alors un rôle de filtre pour les sédiments fins pendant leur circulation dans la zone hyporhéique et les restitutions d'eau vers la surface un rôle de lessivage des particules fines.

Compte tenu du nombre important de paramètres physiques, chimiques et biologiques conduisant au colmatage naturel ou non naturel du substrat des cours d'eau, il est difficile de connaître à priori les quantités de sédiments fins permettant de classer un substrat comme 'colmaté' ou 'non colmaté'. Par conséquent, certains cours d'eau pourront être colmatés avec de faibles quantités de sédiments fins alors que d'autres ne seront pas considérés comme colmatés pour des quantités équivalentes. En effet, la composition et l'homogénéité granulométrique et la forme des particules composant le substrat d'un cours d'eau peuvent induire une différence de sensibilité au colmatage. Ainsi les rivières dont le substrat est dominé par des particules grossières bien triées et arrondies dont le volume des pores est important seraient sans doute plus favorables à la pénétration des sédiments fins au sein de la zone hyporhéique mais le colmatage se met alors en place pour des quantités relativement importantes de sédiments fins. Au contraire, les rivières dont le lit présente une couche d'armure, une hétérogénéité granulométrique, des formes non arrondies et dont le volume des pores est déjà réduit seraient moins sensibles à la pénétration des sédiments fins mais sujettes à un colmatage pour des quantités faibles de sédiments fins. Les différentes proportions des classes de tailles des particules assimilées aux sédiments fins (<2 mm) peuvent également influencer la quantité de sédiment conduisant au colmatage.

Les classes des argiles et des silts pénètrent par exemple plus facilement que la classe des sables fins dans le substrat.

Le colmatage peut donc apparaître à partir de différentes proportions de sédiments fins dans le substrat mais il est possible d'imaginer qu'à partir d'une proportion importante de sédiments fins, tous les substrats sont colmatés. Ce point a dû être considéré en amont pour ce travail de recherche et les sites choisis pour les expérimentations ont été classés en tenant compte du pourcentage de sédiments fins, de la porosité des sédiments et de la conductivité hydraulique (cf. deuxième partie et Article 1) pour des rivières de moyenne montagne ou le substrat est dominé par des galets/graviers grossiers. Les gammes de sédiments fins observés dans chaque site colmaté ou non colmatés sont donc légèrement différentes selon le cours d'eau.

3. LES TECHNIQUES ACTUELLES D'ESTIMATION DU COLMATAGE

Les techniques utilisées pour décrire le colmatage des cours d'eau sont généralement des méthodes directes ou indirectes de mesure ou d'estimation du pourcentage de sédiments fins. Elles sont bien plus nombreuses pour l'estimation du colmatage de surface que pour la zone hyporhéique, essentiellement pour des questions d'ordre pratique.

La plupart des méthodes d'évaluation qui ont été développées pour mesurer le colmatage par des sédiments fins se sont donc concentrées directement sur la couche de surface (Wolman, 1954 ; Platts *et al*, 1983 ; Fitzpatrick *et al*, 1998 ; Peck *et al*, 2000). Les méthodes couramment utilisées pour évaluer le colmatage de surface sont principalement basées sur des observations de la surface du lit. Elles utilisent des mesures directes de la taille des sédiments (Wolman, 1954) ou des estimations visuelles des pourcentages de sédiments fins (Platts *et al*, 1983 ; Peck *et al.*, 2000). Ces méthodes ont été largement utilisées (Sennatt *et al*, 2006) mais restent relativement subjectives car l'évaluation dépend de la sensibilité et de l'expérience de l'observateur (Bain *et al*, 1999 ; Sennatt *et al*, 2006). Le colmatage de surface peut aussi être mesuré indirectement grâce à l'évaluation des taux de sédimentation mesurés avec des paniers d'infiltration (*'basket siltation'* par exemple ; Bloesch & Burns, 1979; Palmer *et al*, 2004).

Certaines techniques ont été proposées plus récemment pour évaluer la composition granulométrique et, par analogie, le colmatage de la zone hyporhéique (Bretschko &

Klemens, 1986 ; Marmonier *et al*, 2004). Toutefois, personne n'a examiné les relations entre les méthodes mises au point pour évaluer le colmatage de surface et de la zone hyporhéique. Le carottage cryogénique a été développé pour quantifier les quantités de sédiments fins interstitiels dans les frayères à saumon et pour étudier la distribution verticale des invertébrés dans les sédiments. Cette technique permet aussi de définir les caractéristiques granulométriques des sédiments, leur teneur en matière organique et leur porosité (Stocker & Williams, 1972 ; Walkotten, 1973 ; Lotspeich & Reid, 1980 ; Carling & Reader, 1982 ; Bretschko & Klemens, 1986 ; Petts *et al*, 1989 ; Lisle & Eads, 1991 ; Milan *et al.*, 2000). Cette méthode est destructrice, relativement lourde et chronophage. Elle semble donc impossible à utiliser sur le long terme et à grande échelle pour suivre le colmatage du lit des cours d'eau (Marmonier *et al.*, 2004). L'échantillonneur Mc Neil (Mc Neil & Ahnell, 1964) est aussi largement utilisé et permet de prélever le sédiment du lit des cours d'eau sans congélation. La profondeur de prélèvement est généralement limitée à 20 – 30 cm à cause des difficultés d'enfoncement. Cette technique ne permet pas le maintien de la stratification et peut sous-estimer le pourcentage de sédiments fins par perte lors du prélèvement. Elle n'est donc pas plus adaptée pour une étude liée à ce type de problématique.

Les méthodes indirectes pour évaluer le colmatage de la zone hyporhéique telles que les mesures de la concentration en oxygène ont aussi été développées. Très récemment, Marmonier *et al.*, (2004), ont proposé d'utiliser la profondeur de l'anoxie (due à une réduction de la perméabilité et de la porosité), détectée au moyen de piquets de bois insérés pendant plusieurs semaines dans le substrat. La limite oxiq/anoxiq est marquée par le dépôt d'une couche sombre de fer et de sels métalliques réduits sur les piquets en bois. Elle peut représenter une zone où la porosité est réduite et l'oxygène consommé par les processus biogéochimiques. Enfin, on retrouve dans certaines études l'utilisation de la méthode consistant à remettre en suspension les particules fines par perturbation du substrat (Owens *et al.*, 1999). Ces particules sont prélevées et analysées ultérieurement en laboratoire.

Parmi toutes ces techniques, aucune ne fait l'objet d'un consensus général au sein de la communauté scientifique. Toutes présentent soit un biais méthodologique, soit des contraintes importantes. Plus problématique encore, aucune ne permet de rendre compte de l'état du colmatage des cours d'eau à la fois pour la zone benthique et hyporhéique ce qui apparaît aujourd'hui comme important dans la compréhension du fonctionnement de l'hydrosystème.

4. L'INFLUENCE DU COLMATAGE SUR LES COMMUNAUTES D'INVERTEBRES AQUATIQUES

La dégradation des habitats aquatiques provoquée par des apports excessifs de sédiments fins conduit pour la zone benthique à une homogénéisation de l'habitat et à une diminution importante de la richesse taxonomique de ces milieux (Waters, 1995). Les effets pour la zone hyporhéique sont décrits dans peu d'études, mais l'hypothèse peut être faite qu'ils soient similaires à ceux observés dans la zone benthique. Le colmatage peut avoir des effets directs en bouchant les pores du substrat et donc en réduisant l'espace disponible pour les organismes. Les effets indirects vont jouer sur la circulation de l'eau et des organismes dans le milieu, sur la chimie de l'eau et sur toute la chaîne trophique (Figure I-8).

Les conséquences biologiques du colmatage sur le benthos ont été largement décrites notamment par Wood & Armitage (1997). L'impact est très marqué sur la production primaire (par réduction de la pénétration de la lumière, par augmentation de l'abrasion...) et sur les macroinvertébrés dont les assemblages peuvent être totalement modifiés (réduction de la diversité et de l'abondance). Lenat *et al.* (1979) ont montré que la densité des invertébrés benthiques était affectée par une petite quantité de sédiments fins, sans changement de la richesse totale mais que de grandes quantités de sédiments fins modifiaient la structure et la diversité des assemblages. A ce niveau, l'habitat semble totalement modifié ce qui induit un changement important dans les organismes présents. Ces préférences d'habitat sont basées sur des traits biologiques résultant d'une évolution adaptative des organismes (Hynes, 1970). Les cours d'eau ayant une faible disponibilité en habitat interstitiel ont ainsi une plus forte proportion d'invertébrés adaptés morphologiquement à pénétrer le substrat (taille réduite, forme allongée et corps flexible ; Gayraud & Philippe, 2001). Les taxons tels que les Ephémères, Trichoptères et Plécoptères sont particulièrement sensibles au colmatage minéral alors que d'autres, comme les Oligochètes ou Chironomidae, sont connus pour être résistants à ce type de perturbation (Cordone & Kelley, 1961, Hynes, 1973 ; Hogg & Norris, 1991 ; Wood & Armitage, 1997) mais relativement peu d'études décrivent la sensibilité propre à chaque espèce. Les causes de ces modifications faunistiques liées à l'augmentation du pourcentage de sédiments fins sont multiples : altération du substrat, augmentation de la dérive (Gammon, 1970, White & Gammon, 1977 ; O'Hop & Wallace, 1983 ; Culp *et al.*, 1986 et Doeg & Milledge, 1991), perturbation de la respiration, de la reproduction, du développement des œufs et des larvules et de leur alimentation (Hynes, 1970 ; Minshall, 1984), modification des ressources nutritives... De même, les

conséquences sont importantes sur les peuplements de poissons, avec une réduction des effectifs piscicoles (Bjornn *et al.*, 1977 et Alexander & Hansen, 1986) et la diminution des taux de survie des œufs des espèces lithophiles (Crouse *et al.*, 1981). Chiao & Wallace (2003) ont montré que les changements faunistiques en réponse à une augmentation de sédiments fins correspondaient à une diminution du pourcentage d'Ephémères, Plécoptères et Trichoptères (EPT). Bo *et al.*, (2007) confirment par une étude expérimentale de colonisation de substrats artificiels que l'augmentation de particules fines dans le substrat superficiel affecte négativement le nombre et l'abondance des taxons de macroinvertébrés benthiques. Néanmoins, certains travaux montrent des effets contradictoires sur des taxons appartenant aux Ephémères. Les genres *Rhithrogena*, *Baetis* et *Caenis* semblent, par exemple, moins sensibles à l'augmentation de sédiments fins (Gayraud *et al.*, 2002).

L'habitat hyporhéique est contraint par la distribution et la taille des particules et le degré de compactage du sédiment qui sont les facteurs influençant la porosité (Gayraud & Philippe, 2003). Le colmatage physique conduit également à une diminution de l'habitat interstitiel potentiel pour les invertébrés et à une diminution des possibilités de colonisation (Bjornn *et al.*, 1977 ; Bretschko, 1994 ; Richards & Bacon, 1994 ; Maridet *et al.*, 1996 ; Boulton *et al.*, 1997 ; Brunke & Gonser, 1999 ; Figure I-8). Secondairement intervient l'aspect chimique. Les principaux paramètres structurant la faune sont les taux d'oxygène dissous, la température, la disponibilité de la matière organique et des nutriments. La zone hyporhéique dépend des apports de surface pour ces paramètres et le colmatage par les sédiments fins diminue fortement ces échanges, altérant ainsi le fonctionnement de la zone hyporhéique (Wood & Armitage, 1997 ; Figure I-8). Le colmatage induit donc une modification des conditions mésologiques au sein du substrat (Beschta & Jackson, 1979 ; Schälchli, 1992) et la réduction des vitesses d'écoulement entraîne une diminution des taux d'oxygène dissous. En augmentant encore le temps de résidence et par conséquent les contacts avec le substrat et les biofilms microbiens, les gradients physico-chimiques dans la zone hyporhéique vont être accentués. Le passage vers des conditions anaérobies a pour conséquence, par exemple une réduction de la nitrification et une augmentation des teneurs en NH_4^+ (Dahm *et al.*, 1987). La qualité physico-chimique des zones benthiques et hyporhéiques est donc fortement altérée par le colmatage minéral détériorant ainsi la qualité de l'habitat pour les organismes aquatiques (Figure I-8).

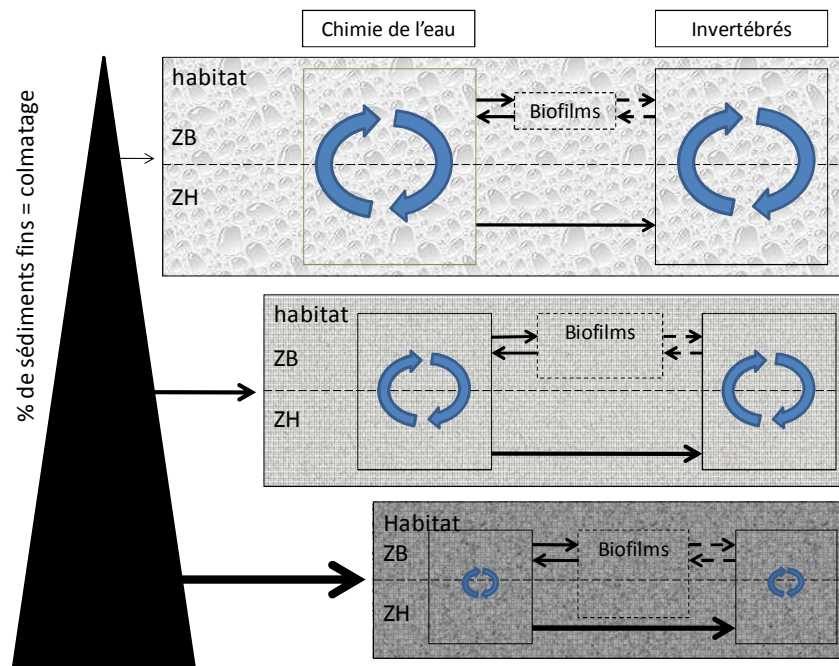


Figure I-8 : Prédiction des effets du colmatage sur la chimie de l'eau, les invertébrés et sur les échanges entre la zone benthique (ZB) et hyporhéique (ZH).

Les effets du colmatage sur la faune hyporhéique sont à l'heure actuelle encore peu connus. Comme les taxons de la zone hyporhéique semblent pour la plupart se satisfaire de concentrations en oxygène plus réduites (Hervant *et al.* 1995, 1996 ; Malard & Hervant 1999), ces effets pourraient être dus principalement à la réduction de l'habitat disponibles, à l'augmentation des composés toxiques et à une diminution des ressources trophiques. Plusieurs auteurs (Maridet *et al.*, 1992 ; Richards & Bacon, 1994 ; Maridet *et al.*, 1996 ; Gayraud & Philippe, 2003) ont constaté, à l'échelle du micro-habitat, la réduction de l'abondance et du nombre de taxons en relation avec la réduction de la porosité ou l'augmentation croissante de la proportion de sédiments fins. Maridet & Philippe (1995) ont montré que la porosité était directement et positivement corrélée au nombre d'organismes invertébrés et que 4 à 5% de porosité est une limite pour la colonisation du sédiment par les organismes benthiques et souterrains. Weigelhofer & Waringer (2003) ont mis en évidence que les densités de Gammaridae, Ephéméroptères, Plécoptères, Tricoptères, Chironomidae et Sialidae sont significativement et négativement corrélées avec la quantité de sédiments fins.

Ainsi l'apport de sédiments fins dans le substrat peut être un facteur négatif pour la colonisation des macroinvertébrés (Maridet *et al.*, 1992). Mais la relation entre la porosité et le pourcentage de sédiments fins n'est pas linéaire (Maridet *et al.*, 1992, 1995) : plus de 30% de particules fines induit une porosité quasi nulle, entre 20 et 30% de fine, la porosité ne

représente que quelques pourcents du volume total des sédiments. Les changements de peuplements ne sont sans doute pas graduels en fonction du degré de colmatage. Ils doivent aussi être influencés par l'étendue spatiale de ce colmatage, sa persistance dans le temps ainsi que par les caractéristiques hydrologiques du cours d'eau. Ces modifications brutales au-delà desquelles les assemblages faunistiques sont fortement modifiés (ou 'effets seuils') ont fait l'objet de quelques études (principalement pour la zone benthique) mais les résultats ne confirment pas cette hypothèse et montrent plutôt une relation linéaire (Relyea *et al.*, 2000 ; Zweig & Rabeni, 2001). Cet effet seuil pourrait pourtant être mis en évidence dans la zone hyporhéique où les conditions d'habitat et de chimie peuvent changer brusquement sous l'influence du colmatage.

La faune peut inversement avoir une action sur le colmatage. Les organismes fouisseurs provoquent des modifications des propriétés physiques du substrat en agissant sur la granulométrie et la perméabilité des sédiments (Davis, 1974 ; Mermillod-Blondin *et al.*, 2000). La digestion de la matière organique fine par les invertébrés et la production de pelotes fécales pourraient, par exemple, réduire le colmatage (Danielopol, 1984 ; Nogaro *et al.*, 2006).

5. PROBLEMATIQUE ET OBJECTIFS DE RECHERCHE

L'apport excessif de sédiments fins dans le lit des cours d'eau est un phénomène désormais largement répandu en France. Leur dépôt et infiltration peuvent remplir les interstices du substrat aussi bien en surface qu'en profondeur, ce qui conduit au colmatage du substratum et à une altération des processus biologiques qui s'y produisent (recyclage du carbone et de l'azote, alimentation et croissance des invertébrés, reproduction de poissons déposant leurs œufs dans le substrat...).

Par ailleurs, les objectifs écologiques de la Directive Cadre sur l'Eau (Directive 2000/60/CE) et les obligations de la nouvelle Loi sur l'eau, considèrent le libre transit des sédiments comme un facteur essentiel à un support biologique de qualité. Les objectifs sont clairement fixés pour retrouver un substrat de qualité pour les biocénoses aquatiques et ce transit vise à rétablir principalement le transport des particules du type gravier et galets. Toutefois, ces nouvelles politiques peuvent conduire à des modifications de gestion du transport solide notamment au droit des ouvrages transversaux et augmenter les flux de sédiments fins actuellement stockés. Satisfaire à ces demandes nécessite de disposer de techniques

d'estimation du colmatage fiables et de données sur l'influence de la gestion des sédiments fins sur les compartiments biologiques. Il n'existe toutefois pas d'indicateurs et/ou de descripteurs établis de la qualité et de l'intégrité de la zone hyporhéique comme il en existe pour le compartiment benthique. Le colmatage a, en effet, été principalement étudié au niveau des habitats benthiques et pour des niveaux taxonomiques peu précis (généralement à la Famille). La dimension verticale et l'importance des échanges entre ces deux compartiments ont été encore moins étudiés et il existe très peu de données (Bou, 1977 ; Richards & Bacon 1994 ; Boulton *et al.*, 1997) permettant de prédire les effets biologiques du colmatage de la zone hyporhéique.

De nombreuses questions se posent sur la manière d'évaluer les taux de colmatage, sur l'effet du colmatage sur les organismes aquatiques et sur les problèmes d'évolution du système et de réversibilité des effets lorsque les apports de sédiments fins sont accrus. D'un point de vue appliqué, intégrer la dimension verticale et les peuplements hyporhéiques serait une étape importante pour la compréhension du phénomène et pour sa prise en compte dans les futurs plans de gestion des hydrosystèmes.

De nombreuses fonctions biologiques (respiration, reproduction, alimentation...) des invertébrés sont dépendantes des caractéristiques du substrat et des eaux interstitielles, ce qui les rend particulièrement sensibles au colmatage. Il semble toutefois qu'aujourd'hui il soit très difficile d'établir une relation claire entre 'sédiments' et 'biologie'. L'objectif principal de cette thèse est de caractériser les liens entre les taux de colmatage minéral et les changements d'organisations structurelles et fonctionnelles des peuplements de macroinvertébrés benthiques et hyporhéiques à l'échelle stationnelle.

Dans le cadre de cette thèse, les questions suivantes ont été traitées :

- Existe t-il une méthode robuste et fiable pour estimer le colmatage de la zone hyporhéique et pouvant être appliquée dans les programmes de gestion ?
- Existe t-il des différences entre les méthodes de prélèvement des invertébrés aquatiques de la zone hyporhéique dans des situations contrastées de pourcentages de sédiments fins dans le substrat ?
- Quel effet a le colmatage par les sédiments fins sur la chimie de l'eau de la zone hyporhéique (1 – Figure I-9) ? L'influence sur les biofilms est traitée en annexe.
- Quel effet le colmatage par les sédiments fins a sur la structure et la composition des communautés d'invertébrés benthiques et hyporhéiques (2– Figure I-9) ?

- Quel effet le colmatage par les sédiments fins a sur les traits biologiques des communautés d'invertébrés benthiques et hyporhéiques (2– Figure I-9) ?

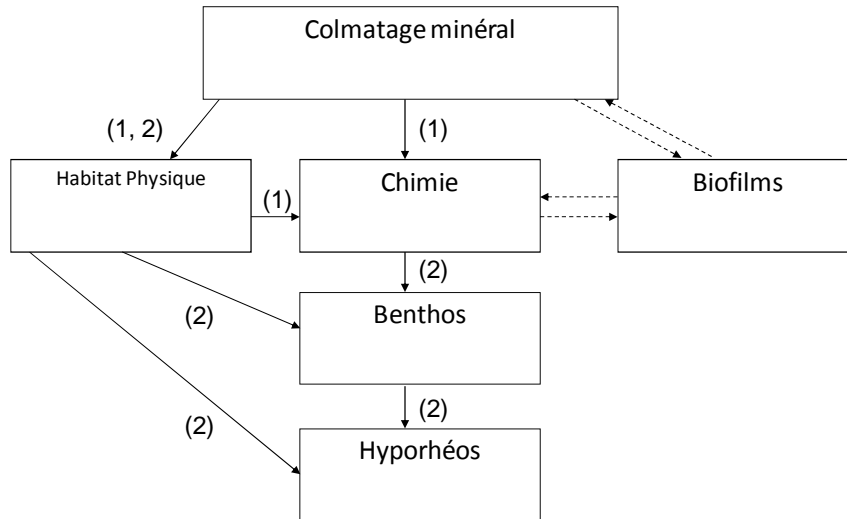


Figure I-9 : Visualisation des processus étudiés dans le cadre de cette thèse

La stratégie de recherche me permettant de répondre à ces objectifs repose sur deux approches. La première approche consiste à étudier les différents paramètres physiques et biologiques du substrat de la zone benthique et hyporhéique en fonction du pourcentage de sédiments fins (*i.e* en fonction du niveau de colmatage). Une analyse comparée de terrain a été retenue. Elle consiste à étudier sur des rivières présentant des niveaux contrastés de colmatage, les liens entre caractéristiques granulométriques et la composition et la structure des assemblages faunistiques.

Une deuxième approche a été utilisée. Elle consiste en la mise en place de substrats artificiels dans le lit de la rivière. Cette approche expérimentale permet un contrôle du pourcentage de sédiments fins dans le substrat tout en connaissant les capacités biologiques du milieu. Elle devrait permettre de répondre à une partie des objectifs de cette thèse, notamment sur la mise en évidence de l'effet non linéaire de la relation colmatage / invertébrés.

DEUXIEME PARTIE



MATERIELS ET METHODES

1. SITES D'ETUDES

1.1 SELECTION DES SITES

Plusieurs rivières ont fait l'objet de repérages de terrain afin de définir les stations les plus adaptées à la problématique de recherche. Seules les rivières présentant à priori trois classes de colmatage minéral (non colmaté, moyennement colmaté et très colmaté) sur un linéaire restreint ont été retenues. Le choix a été fait de travailler sur les têtes de radiers (zones d'infiltrations) supposant que ce faciès n'est naturellement pas soumis au colmatage. Au contraire, en cas de dysfonctionnement conduisant à des apports excessifs de sédiments fins, ce type de faciès doit être particulièrement sensible aux infiltrations de particules fines et se colmater. Il est, par ailleurs, assez facile à échantillonner (faible profondeur) et présente généralement une bonne diversité biologique.

Trois techniques ont été employées pour définir les classes de colmatage des stations : l'estimation visuelle du pourcentage de fines en surface (Platts *et al.*, 1983), la conductivité hydraulique à - 30 cm (Rouch, 1992) et la technique des bâtons (Marmonier *et al.*, 2004) permettant de visualiser, par un dépôt ferro-magnésien sur le bâton, la limite anoxique dans les sédiments (enfoncés à - 30 cm). Les classes de colmatage ont ensuite été confirmées sur les sites retenus par l'analyse granulométrique des carottes cryogéniques. Le choix a également reposé sur le fait que les rivières ne devaient pas présenter des charges en matière organique importantes ni de problèmes de pollution de l'eau. Les sites d'étude retenus sont localisés sur trois rivières : la Drôme, les Usses et l'Isère, toutes affluents rive gauche du Rhône (Figure II-1).

Il est important de noter que ces trois rivières sont localisées dans des zones de moyenne montagne à forte énergie et qu'elles ne sont donc pas représentatives du fonctionnement de l'ensemble des cours d'eau français.

1.2 DESCRIPTION DES SITES

1.2.1 GENERALITES

La Drôme prend sa source dans le Diois à environ 1030 m d'altitude. Son cours s'étend sur une centaine de kilomètres et elle conflue avec le Rhône à une altitude de 86 m. La surface de son bassin versant est de 1640 km². Son climat est sous l'influence de la zone montagnarde au Nord-Est et méditerranéenne au sud. La géologie du bassin est dominée par les formations marno-calcaires. Le secteur aval est dominé par des formations alluviales du type grès, molasse et sables. Les alluvions peuvent être localement colmatées par des sédiments fins. La Drôme présente des classes de colmatage décroissantes de l'amont vers l'aval liées à des affluents apportant de grandes quantités de sédiments fins en amont de son cours (Tableau II-1, Figure II-2). La station la plus colmatée se situe donc dans ce secteur amont.

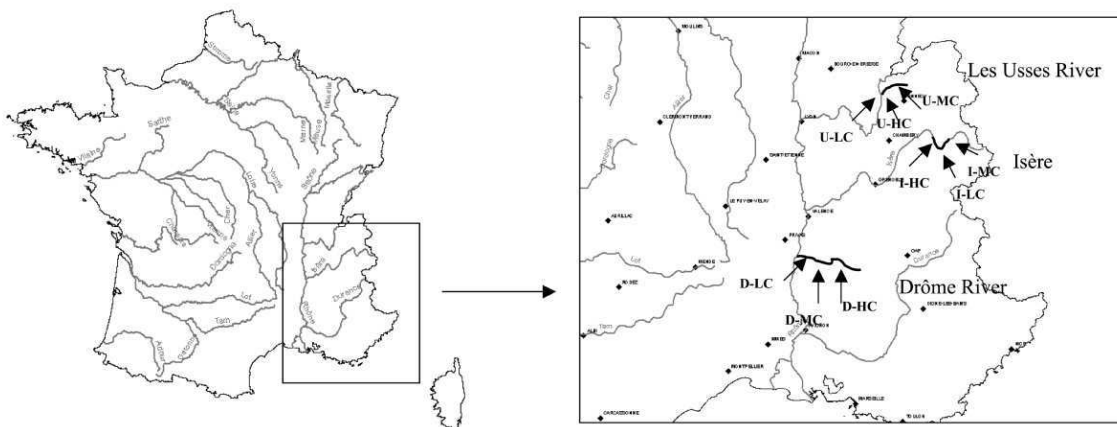


Figure II-1 : Localisation des sites d'étude. D = Drôme, U = Usses et I = Isère. LC = faiblement colmaté, MC = moyennement colmaté et HC = très colmaté.

La rivière 'les Usses' prend sa source en Haute Savoie à environ 950 m d'altitude. Son cours s'étend sur environ 46 kilomètres et elle conflue avec le Rhône à Seyssel à une altitude de 270 m. La surface de son bassin versant est de 310 km². Son climat est sous l'influence montagnarde. La géologie du bassin est dominée par des formations calcaires et par des

molasses et moraines argileuses. Ces terrains sont donc peu perméables. Les formations alluviales sont peu représentées et accompagnent essentiellement le cours des Usses dans sa partie aval. Elles sont peu profondes et reposent sur des terrains argileux molassiques. Ces alluvions peuvent être localement colmatées par des sédiments fins et des argiles. La station la plus colmatée se situe en aval de la station moyennement colmatée. Elle présente une morphologie différente notamment à cause du ralentissement de la vitesse de l'eau et une réduction de la pente facilitant le dépôt des sédiments fins.

Tableau II-1 : Principales caractéristiques des sites d'étude. D = Drôme, U = Usses et I = Isère. LC = faiblement colmaté, MC = moyennement colmaté et HC = très colmaté.

Rivières	stations	localisation		Altitude	Ordre	Bassin	Géologie
		Longitude / latitude		a.s.l (m)		versant total (km ²)	
Drôme	D-HC	4°52'7"E	44°45'34"N	444	4	1 640	Marnes et calcaire
Drôme	D-MC	5°16'3"E	44°42'20"N	299	4		Marnes et calcaire
Drôme	D-LC	5°24'7"E	44°42'14"N	123	4		Marnes et calcaire
Usses	U-MC	5°50'49"E	45°59'14"N	407	4	310	calcaire
Usses	U-HC	6°0'23"E	46°1'9"N	373	4		calcaire
Usses	U-LC	6°1'49"E	46°2'5"N	265	4		calcaire
Isère	I-MC	6°26'15"E	45°37'29"N	446	6	11 080	Marnes et granite
Isère	I-LC	6°29'18"E	45°30'41"N	438	6		Marnes et granite
Isère	I-HC	6°30'24"E	45°30'6"N	355	6		Marnes et granite

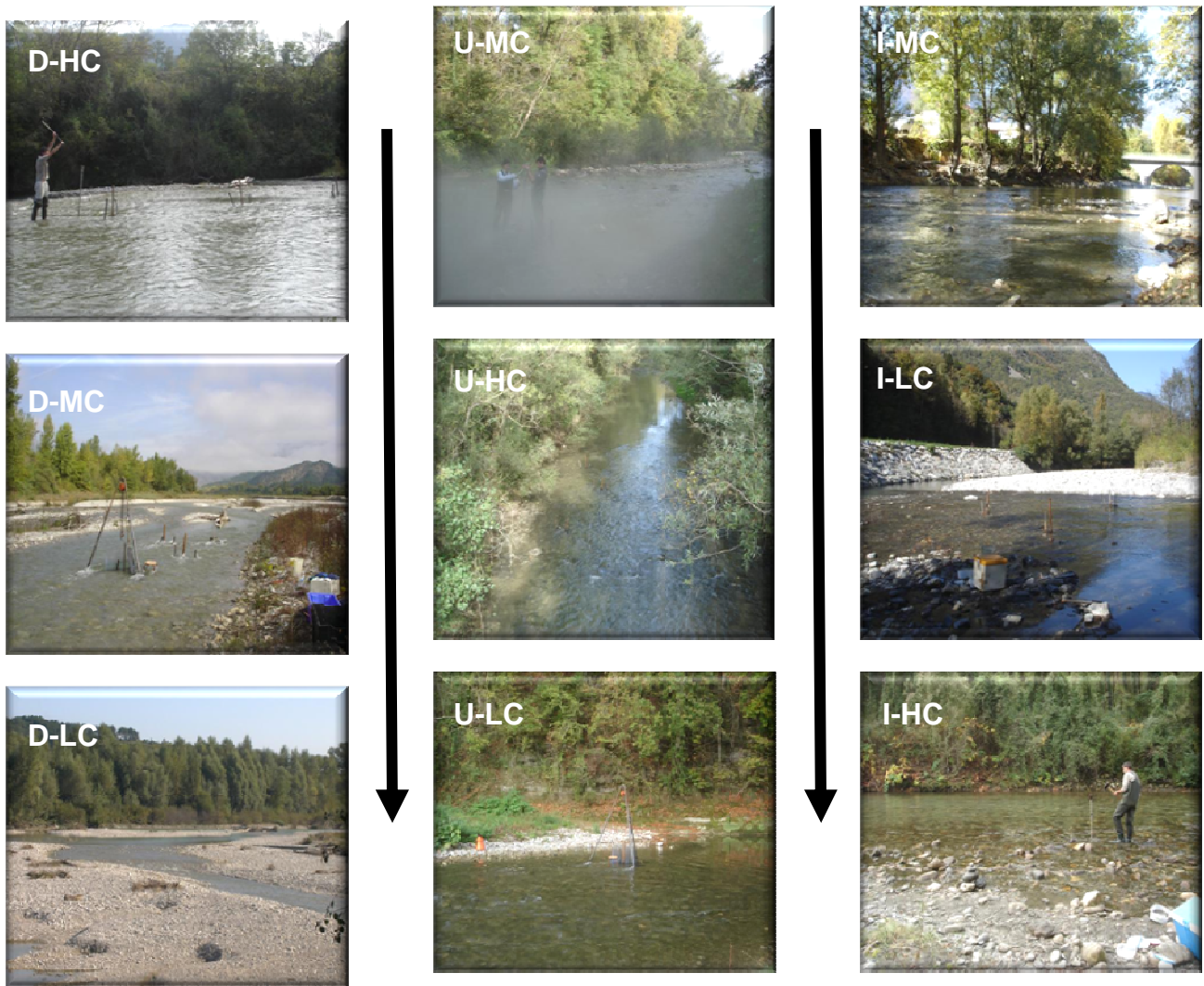


Figure II-2 : Sites d'étude de la Drôme (D), des Usses (U) et de l'Isère (I) classés de l'amont vers l'aval. HC = station très colmatée, MC = station moyennement colmatée et LC= station faiblement colmatée. Les flèches indiquent le sens amont – aval.

L'Isère, enfin, prend sa source au pied de la Grand Aiguille Rousse à 2900 m d'altitude. Son cours s'étend sur environ 286 kilomètres jusqu'à sa confluence avec le Rhône (à 110 m d'altitude). La surface de son bassin versant est de 11800 km². Le climat du sous-bassin intéressant le secteur d'étude est de type montagnard. La géologie du bassin est dominée par les formations granitiques. Quelques affluents drainent des terrains marneux et sont soumis au phénomène de laves torrentielles. Les formations alluviales sont peu représentées et accompagnent essentiellement le cours de l'Isère. Des chasses de dégravage ont lieu à partir de la retenue d'Aigueblanche contribuant à l'apport ponctuel de sédiments fins.

1.2.2 HYDROLOGIE

La Drôme a un régime hydrologique de type pluvio-nival sous influence méditerranéenne. Elle a un module interannuel de 17,7 m³.s⁻¹ à Saillant. Les étiages sont très marqués avec parfois des assec sur la période d'étiage de août à septembre. Le QMNA₅ est de 2,1 m³.s⁻¹ et le VCN₁₀₍₅₎ de 1,6 m³.s⁻¹. Les crues apparaissent en hiver et au printemps mais son régime très instable est caractérisé par des crues torrentielles de type Cévenoles. Elles sont connues pour être violentes, chargées en sédiments et elles expliquent la dynamique active du lit. Le débit de crue biennal est de 210 m³.s⁻¹, quinquennal de 310 m³.s⁻¹ et décennal de 370 m³.s⁻¹. La figure II-3 présente l'hydrologie de la Drôme en 2007 et 2008 et permet de visualiser la période des travaux de terrain.

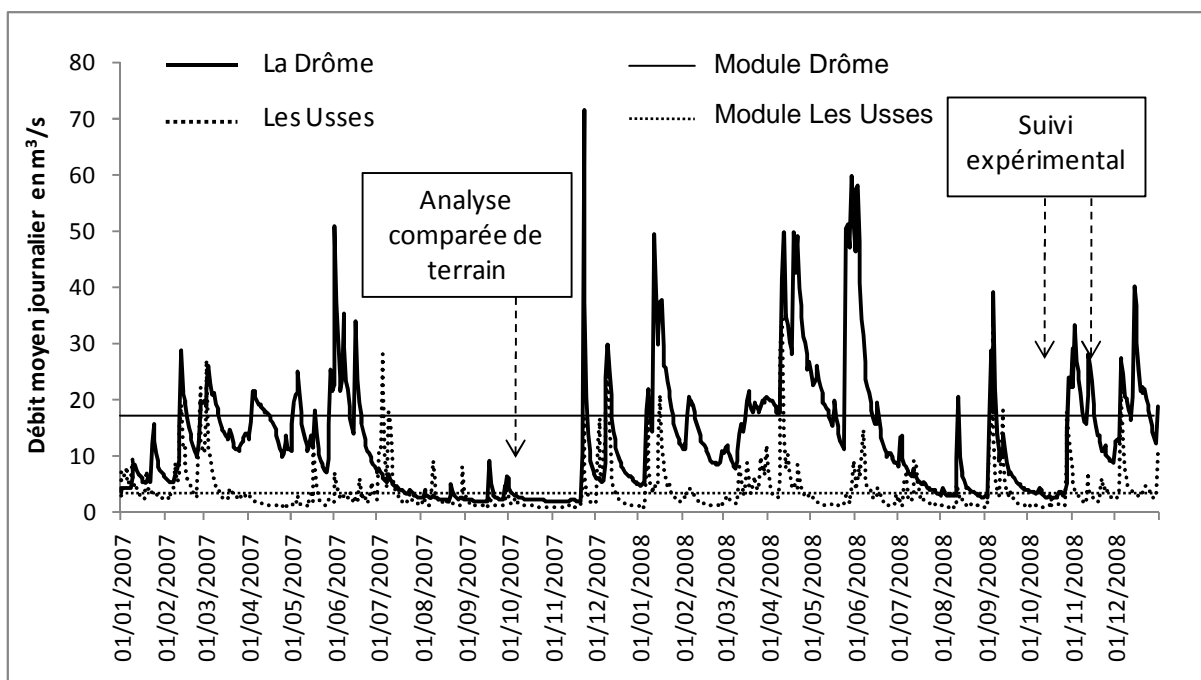


Figure II-3: Débits moyens journaliers de la Drôme et des Usses en 2007 et 2008 (Données DREAL Rhône Alpes)

La rivière 'Les Usses' a un module interannuel de $3,31 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ (à Musiège). Son régime hydrologique de type pluvial. La période d'étiage s'étend d'août à septembre. Le $QMNA_5$ est de $0,34 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ et le $VCN_{10(5)}$ de $0,25 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$. Les crues apparaissent en automne et en hiver. Le débit de crue biennal est de $85 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$, quinquennal de $140 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ et décennal de $180 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$.

L'Isère est une rivière régulée par la présence de barrages situés dans le secteur en amont des sites d'étude. Le barrage d'Aigueblanche est localisé à quelques centaines de mètres en amont de la première station d'étude de l'Isère. Ce barrage délivre un débit minimum de $1,35 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ (avec une moyenne de $3,5 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ sur l'année). Des lâchers, concentrés essentiellement sur le mois de juin (moyenne de $17 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$) et secondairement sur le mois de mai, augmentent ponctuellement le débit relâché.

1.2.3 GEOMORPHOLOGIE

La Drôme présente une forte pente dans son secteur en amont. Le cours d'eau présente un chenal unique à ce niveau (Station D-HC). La morphologie évolue ensuite vers l'aval vers le type 'rivière en tresses' dans des alluvions graveleuses. Dans ce secteur, de nombreux chenaux se dessinent et sont hautement instables à cause de remaniements lors des crues (stations D-MC et D-LC). Les vitesses moyennes enregistrées sur ces stations lors de l'analyse comparée de terrain étaient respectivement de $0,67$, $0,68$ et $0,65 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ pour les stations D-HC, D-MC et D-LC. La granulométrie était dominée par des pierres grossières/pierres fines pour D-HC, par des pierres grossières/pierres fines/galets grossiers pour D-MC et par des pierres fines/cailloux grossiers et fins pour D-LC.

La rivière 'Les Usses' présente dans sa partie en amont une forte pente et un écoulement de type torrentiel s'écoulant alternativement dans des zones de moyenne montagne et des gorges découpées dans les zones calcaires (Stations U-MC et U-HC). Dans sa partie en aval, une large plaine alluviale se dessine mais la rivière garde un écoulement torrentiel, une forte dynamique et un transport solide important. Son lit en tresse souligne cette forte dynamique (Station U-LC). Les vitesses moyennes enregistrées sur ces stations lors de l'analyse comparée de terrain étaient respectivement de $0,44$, $0,44$ et $0,64 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ pour les stations U-HC, U-MC et U-LC. La granulométrie était dominée par des cailloux grossiers et fins pour U-HC et par des pierres fines/cailloux grossiers et fins pour U-MC et U-LC.

L'Isère a été modifiée suite aux nombreux aménagements de la vallée. Le secteur d'étude est caractérisé par des écoulements homogènes au niveau d'un chenal unique (Stations I-HC, I-MC et

I-LC). Le substrat est dominé par les galets, graviers et blocs. Les vitesses moyennes enregistrées sur ces stations lors de l'analyse comparée de terrain étaient respectivement de 0,26, 0,52 et 0,32 m.s⁻¹ pour les stations I-HC, I-MC et I-LC. La granulométrie était dominée par des blocs/galets grossiers et fins pour I-HC, par des pierres fines/galets grossiers et fins pour I-MC et par des cailloux grossiers et fins pour I-LC.

1.2.4 QUALITE DE L'EAU ET DES BIOCENOSSES AQUATIQUES

Le bassin versant de la Drôme est essentiellement dominé par des pratiques agricoles extensives et ne comprend pas de grands aménagements. Au niveau des stations d'étude, la qualité physico-chimique des eaux est globalement bonne (qualité 1A à 1B) avec principalement un excès de matières azotées. La qualité hydrobiologique est très bonne dans le secteur amont à bonne dans le secteur aval.

La qualité de l'eau de surface des Usses est moyenne à bonne. Un déclassement est observé pour les matières azotées et phosphorées soulignant des pollutions liées aux pratiques agricoles et aux rejets de stations d'épuration (SAGE, 2003). Un phénomène d'eutrophisation est enregistré sur son linéaire. La qualité hydrobiologique est bonne (invertébrés et poissons) sur le secteur étudié en lien avec une relativement bonne qualité de l'eau et des habitats.

Les eaux superficielles de l'Isère sont de bonne qualité avec principalement une altération due aux matières azotées et aux matières en suspensions. Dans le secteur d'étude, la qualité hydrobiologique est moyenne et semble perturbée par les phénomènes de laves torrentielles (SAGE, 2005).

2. ANALYSES COMPAREES DE TERRAIN

L'analyse comparée de terrain a été réalisée à l'automne 2007 (Drôme du 01 au 05/10/2007 ; Usses du 08 au 12/10/2007 ; Isère du 15 au 19/10/2007). Dans chacun des 3 cours d'eau, les trois stations, très colmatées (HC), modérément colmatées (MC) et légèrement colmatées (LC) ont été choisies suite aux repérages de terrain comme décrit précédemment. Les points de prélèvement ont été systématiquement choisis en amont de radiers où l'eau de surface pénètre dans la zone hyporhéique. Sur cette base, cinq méthodes différentes ont été utilisées pour estimer le colmatage du lit des rivières dans la zone benthique et hyporhéique. En ce qui concerne la zone benthique, l'estimation du colmatage a été réalisée par une estimation visuelle et les prélèvements d'invertébrés à l'aide d'un benthomètre ('*Hess sampler*'). En ce qui concerne la zone hyporhéique, l'estimation du colmatage a été réalisée par analyse granulométrique de carottes cryogéniques, par des mesures de conductivité hydraulique, par mesures de résistance à l'enfoncement (pénétrométrie) et par la méthode indirecte des bâtons. Les prélèvements des invertébrés et de l'eau pour analyses chimiques ont été effectués respectivement à l'aide d'une pompe Bou Rouch (Bou & Rouch, 1967) et d'une pompe péristaltique (type Wab).

2.1 METHODES DE PRELEVEMENTS

2.1.1 L'ESTIMATION VISUELLE DU COLMATAGE DE SURFACE

Le pourcentage de la surface couverte par des sédiments fins a été estimé visuellement en utilisant des photographies prises dans un cylindre de 40 cm de diamètre avec un fond transparent en plexiglas et un appareil photographique reflex (dérivé de Whitman *et al.*, 2003.). Cinq photos ont été prises le long du radier pour chaque station (n = 45). Les emplacements ont été choisis au hasard. Pour chaque site, les radiers ont été divisés en 50 rectangles pour former une grille. Chaque rectangle a été numéroté et la sélection a été faite en utilisant un tableau de tirage de nombres aléatoires. Les photographies ont été analysées à l'aide du logiciel Quantum GIS (QGIS 0.11.0 - Métis). Différentes couches ont été créées

pour numériser les surfaces des sédiments fins (fraction <2 mm), les grosses particules (>2 mm), et la superficie totale. L'aire des polygones a été déterminée en utilisant la calculatrice ArcGis (ESRI). Le pourcentage de sédiments fins a été calculé en utilisant le rapport entre la superficie totale et la surface couverte par les sédiments fins. Les stations ont été classées suivant ce pourcentage de sédiments fins.

2.1.2 MESURES DE LA CONDUCTIVITE HYDRAULIQUE

La conductivité hydraulique des sédiments a été déterminée par la méthode dite de Schneestante (Rouch, 1992), qui consiste à mesurer la durée d'infiltration d'un volume connu de 1 L d'eau à l'intérieur d'un mini-piézomètre enfoncé à une profondeur de 30 cm dans les sédiments (Figure II-4 (1)). Les mini-piézomètres (1,7 cm de diamètre) sont perforés dans leur partie inférieure sur une longueur de 5 cm. L'eau s'infiltré et circule à travers le substrat. La zone d'influence de ce type de test est petite et satisfait à l'hypothèse que le substrat est homogène dans la zone testée. Cette méthode peut être utilisée à la fois pour des substrats présentant une granulométrie fine ou grossière. Trois mesures ont été réalisées sur chaque site (n = 27). Les emplacements ont été choisis au hasard suivant la méthode décrite précédemment. La conductivité hydraulique (k en $m \cdot s^{-1}$) est calculé comme suit :

$$k = m * Q / H$$

où Q est le débit d'infiltration ($m^3 s^{-1}$) ; H la hauteur de la colonne d'infiltration entre le haut du mini-piézomètre et le niveau piézométrique ; m est le coefficient de poche (m^{-1}). Ce coefficient est une correction liée à la conception du mini-piézomètre (dans notre cas $m = 0,0564$; pour plus de détails voir Rouch, 1992).

La conductivité hydraulique moyenne sur chaque radier a été utilisée pour évaluer le niveau de colmatage.



Figure II-4 : Illustration de quelques techniques utilisées pour l'étude comparée de terrain. Mesure de la conductivité hydraulique (1), pénétrométrie (2), lecture des limites anoxiques sur les bâtons (3 : photos P. Marmonier), carottage cryogénique (4), carotte cryogénique avant découpe en strates (5) et système Bou Rouch (6).

2.1.3 METHODE DITE DES BATONS

Des piquets de bois en pin de 40 cm de long et de 1 cm² de section ont été utilisés pour déterminer le niveau d'oxygénation dans les sédiments de chaque radier (Marmonier *et al.*, 2004). Une douzaine de bâtons ont été aléatoirement enfoncés dans les sédiments de chaque radier. Ils sont restés en place pendant 4 semaines. Les emplacements ont été choisis au hasard comme décrit précédemment. Typiquement, la zone de transition entre les environnements oxygénés et anoxiques est marquée par un brusque changement de couleur (du brun au gris pâle ou noir). La première marque se trouvant sur le bâton depuis la surface est mesurée (Marmonier *et al.*, 2004). Cette méthode est connue pour refléter indirectement le taux de colmatage de la zone hyporhéique par la détermination d'un état d'anoxie (Figure II-4 (2)). Plusieurs bâtons ont été perdus lors de l'expérimentation notamment à cause des augmentations de débit et d'une difficulté à les retrouver dans des eaux plus ou moins

turbides. Le nombre final de bâtons retrouvés s'élève à 54, conduisant à un taux de récupération total de 50% ; D-HC = 25%; D-MC = 50%; D-LC = 33%; U-HC = 25%; U-MC = 60%; U-LC = 100%; I-HC = 50%; I-MC = 50% et I-LC = 60%). La profondeur moyenne de l'anoxie sur chaque radier a été utilisée pour évaluer le niveau de colmatage.

2.1.4 LA PENETROMETRIE

Un pénétromètre dynamique à énergie variable enregistre la résistance mécanique liée à l'enfoncement d'une tige dans le substrat en utilisant un marteau normalisé. Les différences de résistance permettent l'identification de différentes couches minces plus ou moins dures. Chaque enregistrement produit en effet un profil de résistance vertical appelé pénétrogramme, qui permet de visualiser les épaisseurs de différentes couches (Maquaire *et al.*, 2002). Cette méthode indirecte permet une évaluation du niveau de compactage du substrat et de la granulométrie des sédiments. La couche d'armure n'a pas été retirée avant de prendre des mesures au pénétromètre pour limiter toute modification de la structure du lit de la rivière. Sur chaque station, 3 profils verticaux ont été enregistrés jusqu'à 60 cm de profondeur (Figure II-4 (3)). Les emplacements ont été choisis au hasard en suivant la même procédure que pour les autres méthodes. La moyenne des données de résistivité enregistrées a été calculée pour différentes strates (0-20 cm, 20-40 cm et 40-60 cm) afin de permettre la comparaison avec les strates des carottages cryogéniques (n = 27).

2.1.5 LE CAROTTAGE CRYOGENIQUE

Le carottage cryogénique a été utilisé dans cette étude pour qualifier la distribution granulométrique des sédiments et prélever les invertébrés en place. Cette technique consiste à congeler le substrat autour d'une aiguille enfoncée dans celui-ci (Figure II-4).

Sur chaque station, trois carottes de sédiments ont été prélevées dans la zone d'infiltration du radier. La technique utilisée est dite à simple tube (Stoker & Williams, 1972 ; Bretschko & Klemens, 1986 ; Petts *et al.*, 1989 ; Maridet *et al.*, 1996 ; Gayraud & Philippe, 2001 et 2003). Les emplacements ont été choisis au hasard comme décrit précédemment. Les trois aiguilles ont été enfoncées à 60 cm de profondeur. Autour de l'aiguille, 2 électrodes distantes de 30 à 50 cm sont enfoncées à la même profondeur. Ce dispositif est resté en place 1 semaine afin de permettre la recolonisation de la zone par les invertébrés perturbés par

l'enfoncement des aiguilles et des électrodes. Avant le prélèvement de la carotte, un champ électrique est créé entre les électrodes pendant 15 mn pour immobiliser les invertébrés. Le déflecteur de surface évite la dérive des organismes de surface. Puis 25 litres d'azote liquide sont versés à l'intérieur de l'aiguille afin de congeler le sédiment en contact avec celle-ci. La carotte est ensuite extraite à l'aide d'un treuil fixé sur un trépied.

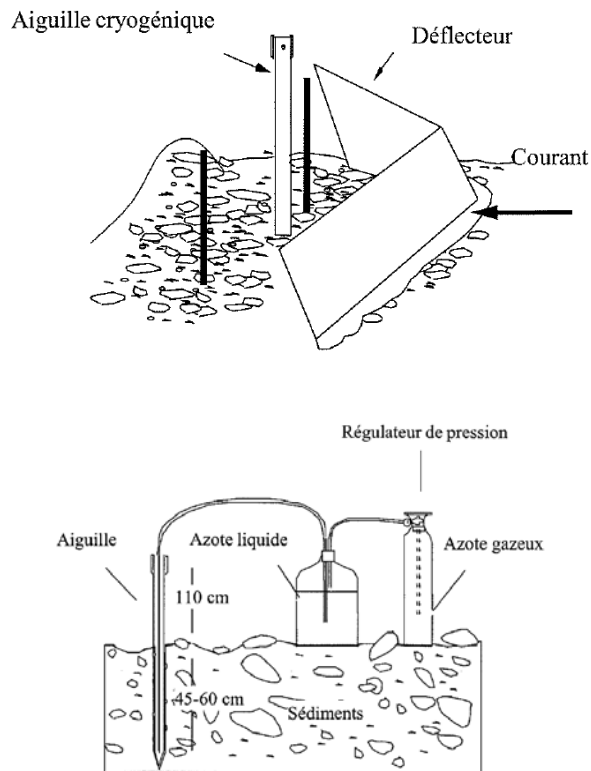


Figure II-5 : Dispositif utilisé pour le carottage cryogénique (d'après Gayraud, 2001)

Les 27 carottes congelées prélevées ont été séparées sur site en trois strates (strate de surface: 0-20 cm, strate intermédiaire: 20-40 cm et strate profonde: 40-60 cm ; Figure II-4 (4 et 5)). Au total, 74 strates ont été recueillies. Les difficultés dans la récupération des carottes (par exemple à cause de la fonte prématurée de la couche de surface) expliquent la perte de certaines strates (code = Rivière-station/répliquât/profondeur; D-HC12, HC13 D-, D-LC31, U-HC21, I-MC12, I- MC13, I-LC13). Chaque couche a été placée dans un sac en plastique et conservée congelée jusqu'à son traitement en laboratoire.

2.1.6 LE BENTHOMETRE

Les invertébrés benthiques ont été prélevés en trois points en utilisant un benthomètre ('Hess sampler') de diamètre 40 cm ($S = 0,125 \text{ m}^2$) et d'un vide de maille 250 μm . Le prélèvement a été réalisé à proximité et avant l'échantillonnage par carottage cryogénique (<2 m) afin de ne pas perturber les invertébrés de cette zone. Le benthomètre est un dispositif équivalent au filet 'Surber' mais n'autorisant pas de dérive accidentelle d'invertébrés dans le filet ; la zone échantillonnée étant protégée par un cylindre fermé. Les invertébrés ont ensuite été filtrés à travers un tamis présentant un vide de maille 63 μm . Les invertébrés retenus par le tamis ont été conservés dans l'alcool à 70%. Parallèlement, des échantillons d'eau de surface ont été collectés en trois exemplaires à chaque station pour l'analyse physico-chimique (500 ml).

2.1.7 LE POMPAGE

Après implantation de la sonde métallique de la pompe Bou-Rouch, une pompe péristaltique WAB est insérée dans ce piézomètre mobile, elle est utilisée pour prélever l'eau interstitielle de la zone hyporhéique en trois exemplaires dans chacune des 9 stations. Les prélèvements ont été réalisés au même endroit que ceux réalisés pour le benthos. Ils ont été faits à trois profondeurs différentes (*i.e.* -10, -30 et -50 cm) correspondantes aux strates du carottage cryogénique. L'oxygène dissous (WTW Oxi 330) et la température (WTW LF 330) ont été mesurés directement sur site. Des échantillons d'eau ont été prélevés dans des bouteilles en verre pour les analyses de nitrates (N-NO_3^-), phosphate (P-PO_4^{3-}) et carbone organique dissous (DOC) et filtrés à travers une membrane de 0,45 μm avant d'être analysés en laboratoire (voir méthodes au paragraphe suivant).

La technique du pompage Bou-Rouch (Bou & Rouch, 1967) a été utilisée dans le même piézomètre pour prélever les invertébrés (Figure II-4 (6)). 6 L d'eau ont été pompés à un débit constant de $4 \text{ L}\cdot\text{min}^{-1}$. L'eau a ensuite été filtrée à travers un tamis présentant un vide de maille 63 μm . Les invertébrés retenus par le tamis ont été conservés dans l'alcool à 70%. Un total de 104 échantillons a été recueilli. 4 échantillons n'ont pas pu être prélevés à cause d'une impossibilité de pomper l'eau (U-HC/-30/3, U-HC/-50/2, U-HC/-50/3 et I-MC/-10/3).

2.2 METHODES DE LABORATOIRE

2.2.1 LA DISTRIBUTION GRANULOMETRIQUE

Au laboratoire, la masse totale (Mt) et le volume total (Vt) de chaque strate issue du carottage cryogénique ont été mesurés. Le poids a été mesuré avec une balance électronique (Ohaus IP15KS; précision 0,1g). Le volume de l'échantillon a été estimé à partir du volume d'eau déversé par l'échantillon congelé dans un cylindre. Les plus grosses particules (>16 mm) ont été retirées de l'échantillon et triées manuellement dans différentes classes de taille (128, 90, 64, 45, 32, 23 et 16 mm), tandis que les sédiments fins ont été analysés pour déterminer leur distribution granulométrique en utilisant une colonne de tamis (12, 8, 5, 2, 1, 0,50, 0,25, 0,05 mm). La fraction la plus fine (<0,05 mm) a été traitée par centrifugation à flux continu. Les sédiments triés ont été séchés à 105 °C pendant 48 heures puis pesés (Md). Les sédiments triés ont été pesés à nouveau après re-humidification (Mw) afin de quantifier l'eau captée par adsorption (Figure II-6). La matière organique particulaire (POM) a été calculée à partir de la différence entre le poids sec et le poids sec sans cendres (550 °C pendant 4 heures).

Les invertébrés ont été prélevés par élutriation et tamisage (500 et 63 µm) après la phase d'extraction manuelle des grosses particules. Ils ont été conservés dans l'alcool à 70 %.

Afin d'éviter toute restriction dans l'analyse granulométrique des sédiments, les standards développés par Mosely & Tindale (1985) ont été appliqués aux échantillons. Ces standards permettent de prendre en compte une possible surestimation de la représentation des particules les plus grossières qui adhèrent à la carotte. Les critères indiquent que la masse de la plus grande particule doit être inférieure à 5% de la masse totale de l'échantillon. Dans cette étude, toutes les tailles de grains inférieures à 128 mm sont bien représentées dans nos échantillons. Une troncature dans les distributions des plus petites particules est couramment utilisée afin de minimiser les biais introduits par la sur-représentation des grosses particules (Beschta & Jackson, 1979; Adams & Beschta, 1980; Young *et al.*, 1991 ; Weigelhofer & Waringer, 2003; Dumas *et al.*, 2007). Une troncature à 64 mm a donc été réalisée pour le calcul du pourcentage de sédiments fins.

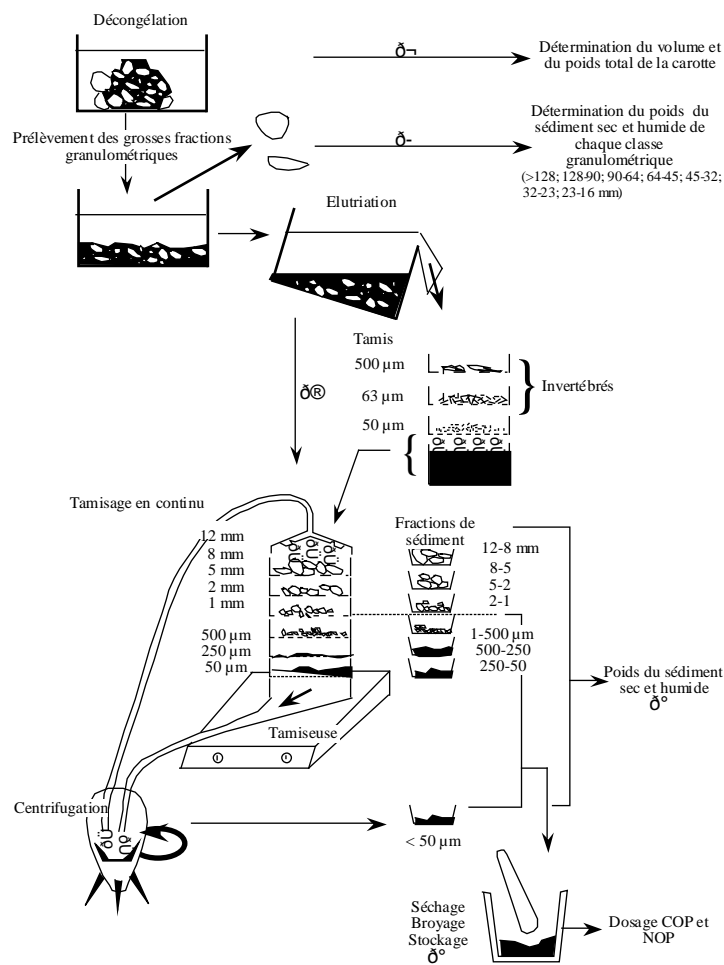


Figure II-6 : Traitement des échantillons de sédiments réalisé sur chaque strate (Gayraud, 2001)

Les indices suivants ont été calculés à partir de la distribution granulométrique ($\Phi = -\log_2(\text{taille})$) :

L'indice de tri (mesures de l'hétérogénéité) :

$$\Phi S_o = (\Phi_{84} - \Phi_{16}) / 2$$

L'index de symétrie (mesure le degré d'asymétrie de la courbe de distribution granulométrique) :

$$\Phi S_k = ((\Phi_{84} - \Phi_{50}) / (\Phi_{84} - \Phi_{16})) - ((\Phi_{50} - \Phi_{10}) / (\Phi_{90} - \Phi_{10}))$$

La porosité efficace a été calculée en utilisant :

$$\text{Porosité} = [(M_t - \sum M_w) \times \rho / V_t] \times 100$$

Avec ρ densité de l'eau = $1000 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$.

Enfin, le pourcentage de sédiments fins (<2 mm: Bain et Stevenson 1999) a été calculé en utilisant:

$$\% \text{ sédiments fins} = (\Sigma \text{MDry} < 2 \text{ mm} / \Sigma \text{MDry } 0-64 \text{ mm}) \times 100$$

2.2.2 LES ANALYSES D'EAU

Les eaux de surface et interstitielles ont été analysées par le laboratoire de chimie du CEMAGREF de Lyon en utilisant les Normes NF en vigueur. La chromatographie ionique (NF EN ISO 10304; précision 0,45 mg.L⁻¹) a notamment été utilisée pour les analyses des nitrates et la spectrophotométrie (NF EN ISO 6878, précision 0,02 mg.L⁻¹) pour les analyses de phosphate. Les analyses de DOC ont été faites par oxydation au persulfate (NF EN 1484, précision 0,05 mg.L⁻¹).

2.3 TRI ET DETERMINATION

Tous les macro et méio-invertébrés prélevés par pompage ou carottage cryogénique ont été triés à la main sous loupe binoculaire. Aucun sous-échantillonnage n'a été effectué pour assurer un dénombrement réel des individus. Chaque individu a ensuite été identifié au niveau taxonomique le plus élevé possible (généralement le genre).

3. SUIVI EXPERIMENTAL : SUBSTRATS ARTIFICIELS

3.1 DESIGN DES SUBSTRATS ARTIFICIELS

Les substrats artificiels ont été fabriqués à l'aide d'un tuyau en PVC de 20 cm de long et d'un diamètre de 10 cm. La partie supérieure reste libre et le fond a été fermé par un bouchon en PVC. Tous les tubes ont été perforés avec des trous de 3 mm de diamètre y compris sur la face inférieure (environ 2,5 trous.cm⁻²) pour permettre la colonisation des invertébrés dans toutes les directions (Figure II-7). Les substrats artificiels ont été remplis avec une matrice de gros graviers

calibrés lavés et mélangés à différents traitements de sédiments fins (<2 mm). Les sédiments fins forment 6 traitements correspondant à 10, 20, 30, 40, 50 et 60% de sédiments fins en volume. Chaque traitement a été répliqué 3 fois. La limite supérieure de 60% de sédiments fins a été définie sur la base des travaux de Maridet & Philippe (1995) montrant qu'au-delà de 30% de fines, la biodiversité était très réduite ainsi que sur des tests de tenue des sédiments fins dans les tubes.

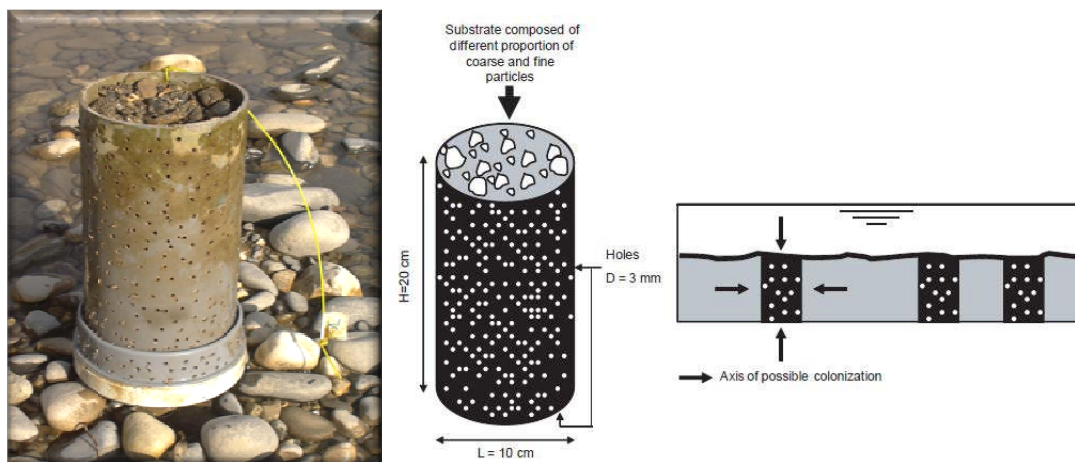


Figure II-7 : Illustration d'un Substrat artificiel

3.2 METHODE D'IMPLANTATION ET DE PRELEVEMENT

Les substrats artificiels ont été implantés dans les cours d'eau de la Drôme et des Usses sur les stations non colmatées de la première manipulation de terrain (*i.e.* en tête de radiers dans la zone d'infiltration). Ces sites ont été retenus car ils présentaient de bonnes densités et richesses taxonomiques.

Le 06 octobre 2008, 18 substrats artificiels ont été positionnés dans la Drôme et 18 autres dans les Usses. Les substrats ont été directement implantés dans le lit du cours en creusant à la main le substrat sur 20 cm de profondeur. Les substrats artificiels ont été prudemment insérés dans le substratum en évitant leur lessivage (Figure II-8). Ils ont été soigneusement récupérés après 40 jours d'incubation. Leur contenu a été décanté et élué pour séparer les invertébrés du substrat minéral et tamisé à travers un tamis de 63 μm . Les invertébrés ont été conservés dans de l'alcool (70%).

Les substrats de la Drôme ont été perdus à cause d'une crue survenue pendant l'expérimentation. Une deuxième série de substrat a été implantée à une centaine de mètres de la précédente car le lit de la Drôme avait été totalement modifié. Cette deuxième série a de nouveau été perdue à

cause d'une augmentation du débit ayant provoqué des apports de sédiments qui ont recouvert le radier ou se déroulait l'expérimentation. L'expérimentation sur la Drôme a ensuite été stoppée et seuls les substrats des Usses ont pu être traités.



Figure II-8 : Implantation des substrats artificiels dans le lit du cours d'eau

3.3 TRI ET DETERMINATION

Tous les macro et méio-invertébrés ont été triés à la main sous loupe binoculaire. Aucun sous-échantillonnage n'a été effectué pour assurer un dénombrement réel des individus. Chaque individu a ensuite été identifié au niveau taxonomique le plus élevé possible (généralement le genre).

TROISIEME PARTIE



RESULTATS

CHAPITRE UN : ASPECTS METHODOLOGIQUES DE LA CARACTERISATION DU COLMATAGE

Ce chapitre est composé de deux articles. Le premier article est consacré à l'analyse comparative d'une série de méthodes couramment utilisées pour estimer le colmatage de surface et de la zone hyporhéique. Le deuxième article s'intéresse à la comparaison de deux méthodes de prélèvements de la faune hyporhéique dans des sites colmatés et non colmatés.

1. COMPARAISON DES TECHNIQUES D'ESTIMATION DU COLMATAGE (ARTICLE 1)

L'estimation du colmatage des cours d'eau repose principalement sur des estimations visuelles ou des mesures de la taille des particules de surface. Toutefois, le rôle de la zone hyporhéique dans le fonctionnement de l'hydrosystème a été souligné à de nombreuses reprises dans la littérature et ce compartiment doit être étudié conjointement avec la zone benthique dans le cadre de l'analyse des effets d'une perturbation tel que le colmatage.

L'objectif principal de cette première étude consiste à identifier parmi les méthodes existantes, celle qui est la plus robuste et la plus fiable pour estimer le colmatage de la zone hyporhéique et qui pourrait être appliquée dans des programmes de gestion à grande échelle.

Les méthodes testées sont celles qui sont actuellement les plus utilisées à travers le monde pour estimer le colmatage des cours d'eau. Ce sont des méthodes directes comme l'estimation visuelle du pourcentage de sédiments fins ou l'analyse granulométrique de carottes de sédiments (carottage cryogénique), ou indirectes comme la mesure de la limite

anoxique dans les sédiments par la méthode des bâtons. Deux autres méthodes ont été testées au cours de ce travail : la mesure de la conductivité hydraulique et la pénétrométrie.

Afin de comparer ces méthodes, une étude comparative a été menée en octobre 2007 sur des sites très, moyennement et faiblement colmatés (voir chapitre matériels et méthodes).

Les résultats ont démontré que l'estimation visuelle du colmatage de surface différenciait difficilement les niveaux de colmatage des sites et qu'elle ne permettait pas non plus d'obtenir une bonne indication du niveau et du profil de colmatage de la zone hyporhéique. Cette technique ne peut donc pas être un bon indicateur de colmatage interne du lit des cours d'eau. Parmi les différentes techniques utilisées pour estimer colmatage de la zone hyporhéique, les piquets de bois et la pénétrométrie ont présenté des résultats trop variables dans l'évaluation de colmatage interne. En revanche, une forte corrélation entre le pourcentage de sédiments fins obtenu par analyses granulométrique du matériel obtenu par carottage cryogénique et la conductivité hydraulique ($R^2 = 0,98$) a été observée. La conductivité hydraulique a donc été identifiée comme étant la méthode la plus précise et la plus robuste d'estimation du colmatage des cours d'eau.

Cette étude nous a donc conduit à estimer que la mesure de la conductivité hydraulique dans les sédiments peut indirectement renseigner sur le niveau de colmatage de la zone hyporhéique. Cette méthode simple, peu chronophage et bon marché pourrait être proposée à grande échelle et à long terme pour des programmes de suivi du colmatage.

Comparison of Different Techniques to Assess Surface and Subsurface Streambed Colmation with Fine Sediments

Stéphane DESCLOUX^{*,1,2,3}, Thibault DATRY³, Michel PHILIPPE³ and Pierre MARMONIER¹

¹ UMR 5023, Freshwater and River Ecology Research Unit, Université de Lyon 1, 43 Bd du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex, France

² EDF, Hydro Engineering Centre - Savoie Technolac, 73373 Le Bourget du Lac, France; e-mail: stephane.descloux@edf.fr

³ CEMAGREF, 3 bis Quai Chauveau 69336 Lyon, France

Key words: river, colmation, sub-surface zone, fine sediments

Cet article a fait l'objet d'une publication dans la revue *International Review of Hydrobiology*, en 2010 : 95 : 520–540.

DOI: 10.1002/iroh.201011250

ABSTRACT

Methods commonly used to assess physical colmation are mainly based on observations of streambed surface. These methods have been widely used but remain relatively subjective because of the observer effect. Visual estimation, penetrometry, hydraulic conductivity and wooden stake methods were applied to assess colmation conditions on 9 reaches with the objective of comparing them with the direct measurement of fine sediment content in subsurface habitat using the freeze coring method. The results demonstrated that surface estimation efficiency in separating colmation level is relatively poor and cannot indicate the colmation pattern of the subsurface zone and thus could not be a good indicator of internal colmation. Among the different techniques used to estimate subsurface colmation, wooden stakes and penetrometry have presented inconstant results in assessing internal colmation. A high correlation between percentage of fine sediments from freeze coring and hydraulic conductivity ($R^2 = 0.98$) was found. Hydraulic conductivity was therefore identified as the most accurate and robust method. Thus, this method could be proposed for large scale and long term colmation monitoring programs.

INTRODUCTION

Massive input of fine mineral sediments (clay, silt, and sands) in streams is a common phenomenon worldwide and is recognized as a major disturbance for stream systems in the United States (WATERS, 1995) and Europe (EUROPEAN WATER FRAMEWORK DIRECTIVE, 2000; SARRIQUET *et al.*, 2006). Many human activities cause fine sediment inputs to streams to increase, including mining, agriculture, and urbanization (HANCOCK, 2002). In turn, fine sediment accumulation and infiltration into streambeds are exacerbated by alterations in flow regimes associated with dams and flood harvesting (WATERS, 1995). The increase of fine sediment inputs in streambeds reduces sediment porosity (GAYRAUD and PHILIPPE, 2001), permeability (BESCHTA and JACKSON, 1979; SCHÄLCHLI, 1992), and leads to the physical colmation of the heterogeneous interstices (SCHÄLCHLI, 1992). Streambed colmation can be defined as fine sediments deposition, accumulation and infiltration into streambed sediments (SCHÄLCHLI, 1992; BRUNKE and GONSER, 1997) although this definition underestimates the role of the biological colmation (surface algal mat and interstitial biofilm; SCHÄLCHLI, 1992; BRUNKE, 1999; MARMONIER *et al.*, 2004) and chemical colmation, that are two others processes of streambed clogging (SCHÄLCHLI, 1992; BOUWER, 2002). Colmation reduces surface and subsurface habitat availability for aquatic invertebrates and fish larvae, is known to alter surface-groundwater interaction and to modify biogeochemical conditions in the subsurface zone (BRUNKE and GONSER, 1997; WOOD and ARMITAGE, 1997; REGH *et al.*, 2005; LEFEBVRE *et al.*, 2005; BO *et al.*, 2007). Colmation is currently a crucial issue for stream managers, but its assessment and measurement are still complex, non-standardized and often inconsistent (SENNATT *et al.*, 2006).

Colmation has long been viewed as a surface deposit of fine sediments over streambeds but recently, many authors have shown that fine sediments penetrate deeper into the substrate and can partly or totally clog the subsurface zone (PETTS *et al.*, 1989; BRUNKE, 1999; GAYRAUD and PHILIPPE, 2001; HANCOCK, 2002). The mechanisms that induce fine sediments penetration are not totally understood, but the depth of penetration and the vertical distribution of fine sediments are controlled by several physical variables, including hydraulic gradient, suspended load, grain-size, shape, and homogeneity of the particles (BEYER and BRANSHER, 1975; BESCHTA and JACKSON, 1979; BRUNKE, 1999). Surprisingly, most of the assessment methods that have been developed to measure colmation with fine sediments focus directly on the surface layer of streambeds (WOLMAN, 1954; PLATTS *et al.*, 1983; FITZPATRICK *et al.*, 1998; PECK *et al.*, 2000) or indirectly on the rate of sedimentation measured with infiltration baskets (e.g. BLOESCH and BURNS, 1979; PALMER *et al.*, 2004). Nevertheless, some techniques have been proposed to assess colmation of subsurface

zones (BRETSCHKO and KLEMENS, 1986; MARMONIER *et al.*, 2004) but nobody has examined the relationships between methods developed to assess surface and subsurface colmation. The methods commonly used to assess surface or subsurface colmation (table 1) are mostly based on observations of streambed surface: direct measurement of sediment size (WOLMAN, 1954) or visual estimates of percentages of fine sediments (PLATTS *et al.*, 1983; PECK *et al.*, 2000). These methods have been widely used (SENNATT *et al.*, 2006) but remain relatively subjective because assessment depends on the sensitivity and/or on the training of the observer (BAIN *et al.*, 1999; SENNATT *et al.*, 2006). Freeze-coring was developed to quantify levels of subsurface fine sediments in salmon spawning grounds and to study the vertical distribution of invertebrates inside river sediment together with grain size characteristics, organic matter content and porosity of subsurface sediments by retrieving frozen streambed sediment cores and processing them back in the laboratory (STOCKER and WILLIAMS, 1972; WALKOTTEN, 1973; LOTSPEICH and REID, 1980; CARLING and READER, 1982; BRETSCHKO and KLEMENS, 1986; PETTS *et al.*, 1989; LISLE and EADS, 1991; MILAN *et al.*, 2000).

Table 1: Summary of different methods to assess embeddedness and colmation

<i>Methods</i>	<i>Mode</i>	<i>References</i>	<i>Protocols</i>	<i>Results</i>	<i>Limitations</i>
<i>Square grid</i>	<i>Measurement</i>	<i>Wolman, 1954</i>	<i>Measure 100 particle sizes over the grid</i>	<i>Particle size frequencies</i>	<i>Subjective: particles under 5 mm not taken into account</i>
<i>Visual estimate of embeddedness</i>	<i>Visual</i>	<i>Platts et al., 1983</i>	<i>embeddedness is visually estimated into 5 classes (0 to 100 %)</i>	<i>Embeddedness level (low to high)</i>	<i>Subjective: particle size not taken into account.</i>
<i>EPA EMAP visual method</i>	<i>Visual</i>	<i>Peck et al., 2000</i>	<i>Visual estimate made on 11 cross-sections, spaced at four times the channel width. Percentage of fine sediment is estimated on a 10 cm diameter circle surrounding the 5 samplings for the 5 sections</i>	<i>Embeddedness level (low to high)</i>	<i>Subjective and qualitative.</i>
<i>DTE method</i>	<i>Measurement</i>	<i>Osmundson and Sheer, 1998</i>	<i>Measures the depth of embeddedness. 20 measurements per site. Embeddedness level layer is identified when more than a moderate effort is necessary to push the middle finger into the substrate.</i>	<i>Percentage of embeddedness.</i>	<i>Subjective and qualitative: Measurements are all taken near-shore.</i>
<i>USGS method</i>	<i>visual</i>	<i>Fitzpatrick et al., 1998</i>	<i>Visual estimate of embeddedness as the average percentage of</i>	<i>Percentage of embeddedness</i>	<i>Subjective</i>

Effet du colmatage minéral du lit des cours d'eau sur les invertébrés benthiques et hyporhéiques.

<i>BSK method</i>	<i>Measurement</i>	<i>Burns and Edwards, 1985</i>	<i>Depth of embeddedness and total particle height are measured</i>	<i>Percentage of embeddedness</i>	<i>Subjective and quantitative</i>
<i>Freeze coring</i>	<i>Measurement</i>	<i>Stocker and Williams, 1972 Bretschko and Klemens, 1986</i>	<i>Grain size distribution using cores</i>	<i>Percentage of fine particles</i>	<i>Quantitative</i>
<i>Hydraulic conductivity</i>	<i>Measurement</i>	<i>Hvorslev, 1951 Dahm and Vallet, 1996</i>	<i>Infiltration of a given volume of water through interstices</i>	<i>K in m.s⁻¹</i>	<i>Quantitative</i>
<i>Wooden stakes</i>	<i>Measurement</i>	<i>Marmonier et al., 2004</i>	<i>Change in wood colour with hypoxia</i>	<i>Depth in cm</i>	<i>Quantitative</i>
<i>Penetrometer</i>	<i>Measurement</i>	<i>Maquaire et al., 2002</i>	<i>records the mechanical resistance when manually driving a rod into the sediment</i>	<i>Resistance in Mpa</i>	<i>Quantitative</i>

This method is destructive, relatively cumbersome and time consuming and does not provide a long-term solution for managing streambed colmatation monitoring (MARMONIER *et al.*, 2004). Indirect methods to assess subsurface colmatation such as measurements of hydraulic conductivity were proposed (HVORSLEV, 1951; FREEZE and CHERRY, 1979; DAHM and VALETT, 1996). The hydraulic conductivity of a streambed is a measure of the substrate ability to transmit water through pore spaces. Hydraulic conductivity can be estimated in small-scale field experiment by slug tests. Simple test as the falling head slug test consists in measuring the infiltration time of a known volume of water into the subsurface zone and estimates the local horizontal hydraulic conductivity of the sediments. This method can be used as a surrogate for colmatation measurement, because an increase in the proportion of subsurface fine sediments results in the reduction of hydraulic conductivity (BRUNKE and

GONSER, 1997; RYAN and PACKMAN, 2006). More recently, MARMONIER *et al.*, (2004), proposed to use depth of anoxia (due to a reduction of permeability and porosity), detected by means of wooden stakes inserted for several weeks into the streambed, as an indirect method of assessing colmatation. Oxidic to anoxic limit is marked by deposition of a dark layer (presumably of manganese, sulfur or iron salts) on wooden stakes and may represent a zone where porosity is reduced and oxygen used by biogeochemical processes. Lastly, penetrometry, which provides information on sediment compaction and grain size distribution of soils and sediments (MAQUAIRE *et al.*, 2002) by recording the mechanical resistance of a rod driven into the soil, could be also used to assess colmatation but it has never been tested in streambeds.

In this work, we compared these five methods on 9 reaches of 3 rivers presenting different colmatation level. We had two objectives: i) to compare the visual estimate of surface colmatation with the direct measurement of fine sediment content in subsurface habitat, using the freeze coring method and ii) to compare the accuracy of the different methods that have been tested to assess the streambed colmatation (in both the surface and subsurface). Beyond the technical problems, the final goal of this work is to estimate whether one of these methods could be more suitable than others for large-scale and long term evaluation of river colmatation with a management perspective.

METHODS

STUDY SITES

The three studied rivers were located in the Rhône River catchment area in France (Figure 1) with different geological substrata, but similar water quality (RNB, 2008). The main characteristics of the rivers are shown in table 2.

The Drôme and Les Usses rivers have a respective mean annual discharges of 17.7 and 3.31 m³ s⁻¹ at the study sites. They have a two year flood discharges of 150 and 36 m³ s⁻¹ respectively. The Isère is a regulated river and the upstream Aigueblanche dam releases a minimum flow of 1.35 m³ s⁻¹ (average of 3.5 m³ s⁻¹ over the year). Some releases, concentrated essentially in June (mean value: 17 m³ s⁻¹) and secondarily over May and July, significantly increase water flow.

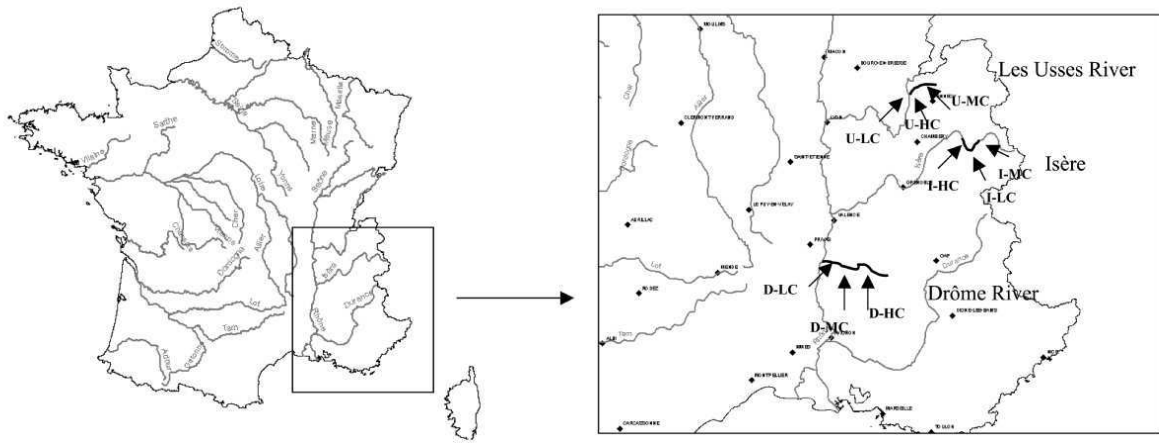


Figure 1: Location of the three sample sites

Table 2: Location and major characteristics of the studied rivers

Streams	Reaches	Location		Elevation a.s.l (m)	Stream order	Watershed area (km ²)	Geology
		Longitude	latitude				
Drôme	D-HC	4°52'7''E	44°45'34''N	444	4	1 640	limestone
Drôme	D-MC	5°16'3''E	44°42'20''N	299	4		limestone
Drôme	D-LC	5°24'7''E	44°42'14''N	123	4		limestone
Usses	U-MC	5°50'49''E	45°59'14''N	407	4	220	marly and limestone
Usses	U-HC	6°0'23''E	46°1'9''N	373	4		marly and limestone
Usses	U-LC	6°1'49''E	46°2'5''N	265	4		marly and limestone
Isère	I-MC	6°26'15''E	45°37'29''N	446	6	11 080	marly and granitic
Isère	I-LC	6°29'18''E	45°30'41''N	438	6		marly and granitic
Isère	I-HC	6°30'24''E	45°30'6''N	355	6		marly and granitic

Geomorphological characteristics are shown in table 3. The Drôme river is a braided river with a substrate dominated by gravels while the Isère and Usses rivers are straight rivers with larger particle size (cobble and boulder).

Table 3: Geomorphological characteristics of the reaches

	River types	Stream units	Bed material	Sediment source	Characteristics of the reach			Cross shape section
					Mean width	Mean length	Mean depth	
					(m)	(m)	(cm)	
D-HC	braided	pool-riffle	gravel	fluvial,	16.5	31	24	symmetrical
D-MC				15	42	23	symmetrical	
D-LC	straight	pool-riffle,	cobble-	hillslops	16	37	42	symmetrical
U-HC				fluvial	13	19	17	symmetrical
U-MC				10	15	25	symmetrical	
U-LC				cascade	boulder	9	28	28
I-HC	straight	pool-riffle,	cobble-	fluvial	19.4	37	23	symmetrical
I-MC					20	44	22	symmetrical
I-LC					plane bed	boulder	19.3	38

COLMATION ASSESSMENT

Colmation assessment was carried out in autumn 2007. In each river, three reaches were chosen after visual estimation of the surface covered by fine sediments and taking into account the opinion of local experts. On this basis, each reach was a priori assigned to three contrasted conditions: heavily (HC), moderately (MC) and lightly (LC) clogged. Five different methods were used to estimate streambed colmation. Sampling points were consistently chosen in the downwelling zone at the riffle head where surface water enters the subsurface zone.

Visual method:

We visually estimate the percentage of the surface covered by fine sediment using photographs taken through a 40 cm diameter cylinder with a waterlight Plexiglass bottom and a reflex camera (derived from WHITMAN *et al.*, 2003). Five photographs were taken randomly along the riffle head at each station (n = 45). Locations were randomized by mean of a random number table. For each site, riffle heads were divided up into 50 non-overlapping quadrat-sized rectangles. Each rectangle was numbered and the selection was done using random number table. Photographs were analysed using Quantum GIS software (QGIS 0.11.0 - Metis). Different layers were created for digitising fine sediment (fine sediment is considered as the fraction < 2 mm), large particles, and total area. Size of polygons was then determined using the ArcGis (ESRI) area calculator. The percentage of the surface area

covered by fine sediment was estimated using the ratio between the total area and the surface covered by fine sediment.

Freeze coring:

At each site, three sediment cores (averaged weight 9.17 kg) were taken on the downwelling zone of the riffle head by means of single rod freeze coring (STOKER and WILLIAMS, 1972; BRETSCHKO and KLEMENS, 1986; PETTS *et al.*, 1989; MARIDET *et al.*, 1996; GAYRAUD and PHILIPPE, 2001 and 2003). Locations were randomized as described above. A comparative study by NCASI (1986) found that tri-tube samples underestimate the percent fines smaller 4 mm to a lesser extent than single-tube freeze-cores that is why the latter was preferred. Three 60 cm long cores, using 25 litres of liquid nitrogen, were retrieved from each riffle of each reach. The 27 frozen cores collected were separated in the field into three sediment layers (surface layer: 0-20 cm, intermediate layer: 20-40 cm and deep layer: 40-60 cm). Finally, only 74 layers were collected. Difficulties in retrieving some cores (e.g., melting) explain the loss of some layers (e.g. code = River-Reach/replicate/depth; D-HC12, D-HC13, D-LC31, U-HC21, I-MC12, I-MC13, I-LC13). Each layer was placed in a plastic bag and kept frozen until processing. In the laboratory, we measured the total mass (Mt) and volume (Vt) of each sample. Weight was measured with an electronic balance (Ohaus IP15KS; precision 0.1g). the sample volume was estimated from the volume of water displaced by the frozen sample in a cylinder. The largest particles (> 23 mm) were removed from the sample and sorted manually into size classes (128, 90, 64, 45, 32, 23 and 16 mm), while fine sediments were analysed to determine grain size distribution using a sieve column (12, 8, 5, 2, 1, 0.50, 0.25, 0.05 mm). The finest fraction (< 0.05 mm) was obtained by continuous-flow centrifugation. The sorted sediments were dried at 105 °C for 48 hours, weighed (Md) and then the sorted sediments were weighed again after moistening and draining (Mw) in order to quantify the water captured by adsorption.

To avoid freeze coring sample restriction regarding to the characterisation of grain size (THOMS, 1992; MILAN *et al.*, 1999), the bulk sampling standards developed by MOSELY and TINDALE (1985) was applied. This is due to the concerns over the biasing effects of occasional large boulders adhering to the cores. With these criteria, the mass of the largest particle must be less than 5 % of the total sample mass. These indicates that, in this study, all grain sizes below 128 mm is fully represented in our sample (minimum total composite mass of 48.1 kg). Therefore, occasionally boulders larger than 128 mm were excluded from the grain size calculation because of the skewing effect on the coarse tail of the size distribution (HERITAGE and MILAN, 2004; HUGHES *et al.*, 1995). This concern only 9 of the 27 cores (30 %).

The fraction of the sub 2 mm is typically characterised as the fine sediments within streambeds (CARLING and READER, 1982). A truncation within the distributions at a smaller grain size (e.g. 64 µm) was done in order to minimize the biases introduced by the over representation of large grains (BESCHTA and JACKSON, 1979; ADAMS and BESCHTA, 1980; YOUNG *et al.*, 1991; WEIGELHOFER and WARINGER, 2003; DUMAS *et al.*, 2007).

Indexes were calculated from the Φ -size distribution ($\Phi = -\log_2 \text{Size}$). The sorting index measures the grain-size heterogeneity and was calculated using:

$$\Phi \text{ So} = (\Phi_{84} - \Phi_{16}) / 2 \quad (\text{Eq. 1})$$

The Skewness index measures the degree of asymmetry of the distribution curve and was calculated using :

$$\Phi \text{ Sk} = ((\Phi_{84} - \Phi_{50}) / (\Phi_{84} - \Phi_{16})) - ((\Phi_{50} - \Phi_{10}) / (\Phi_{90} - \Phi_{10})) \quad (\text{Eq. 2})$$

The efficient porosity was calculated using:

$$\text{Porosity} = [(M_t - \sum M_w) \times \rho / V_t] \times 100 \quad (\text{Eq. 3})$$

Where ρ is the water density = 1000 kg m⁻³.

Finally, the percentages of fine sediments (< 2 mm: Bain and Stevenson 1999) were calculated using:

$$\% \text{ of fine sediments} = (\sum M_{\text{Dry} < 2 \text{ mm}} / \sum M_{\text{Dry} 0-64 \text{ mm}}) \times 100 \quad (\text{Eq. 4})$$

Efficient porosity and percentage of subsurface fine sediments were used to assess subsurface colmatation.

Hydraulic conductivity:

The hydraulic conductivity of sediment was determined by the Schneestante method (ROUCH, 1992), which consists in measuring the infiltration duration of a slug of 1 L of water (falling-head) inside a mini-piezometer driven to a depth of 30 cm into the river sediment. Mini-piezometers were screened (1.7 cm in diameter) over a length of 5 cm. The soil sample is first saturated under a specific head condition. The water is then allowed to flow through the soil without maintaining a constant pressure head. The radius of influence of the slug

tests is small and meet the assumption that the substrate is homogeneous. This method can be used for both fine-grained and coarse-grained soils. Triplicate measurements were carried out at each site ($n = 27$). Locations were randomized as described previously. The hydraulic conductivity (k in $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$) is calculated as:

$$k = m Q / H \quad (\text{Eq. 5})$$

where Q is the infiltration discharge ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$), H is the height of the infiltration column between the top of the mini-piezometer and the piezometric level (m) and the coefficient m (m^{-1}) is a correcting constant linked to the design of the mini-piezometer (in our case $m = 0.0564$; for details see ROUCH, 1992).

Wooden stakes:

40 cm long pine-wood stakes of 1 cm^2 section, were used to determine oxygenation level integrated over a period of 4 weeks within the sediment of each riffle (MARMONIER *et al.*, 2004). A dozen stakes were randomly pushed into the riffle sediments of each reach, and left for 4 weeks. Locations were randomized as described previously. Typically, the transition zone between oxygenated and hypoxic subsurface environment is marked by an abrupt change in colour (from brown to pale grey or black) that could be measured from the stream bed surface (MARMONIER *et al.*, 2004). This method is known to indirectly reflect subsurface colmation rate through the anoxic state. Several stakes were lost during the experimentation as a consequence of floods (final number of stakes, 54 leading to a total percentage recovery of 50%; D-HC = 25%; D-MC = 50%; D-LC = 33%; U-HC = 25%; U-MC = 60%; U-LC = 100%; I-HC = 50%; I-MC = 50% and I-LC = 60%). Depth of anoxia was used to assess colmation.

Penetrometer:

A dynamic penetrometer with variable energy records the mechanical resistance when manually driving a rod into the soil using a standardised hammer. It allows the identification of thin, low resistance layers, by modulating the blows of the hammer. Each penetrometry recording produces a vertical resistance profile called a penetrogram, which allows the various layers to be identified and the thickness is estimated using two main criteria (MAQUAIRE *et al.*, 2002): well-defined resistance thresholds and the shape of the penetrogram (MOHAMMADI *et al.*, 2008). This indirect method permits assessment of compaction and grain size of the sediments. The armour layer was not removed prior to taking penetrometer measurements to prevent any modification of the stream bed structure.

At each reach, 3 vertical profiles were recorded. Locations were randomized following the visual method procedure. The average of the recorded resistivity data was calculated for the height of each stratum in order to allow comparison with freeze coring strata (n = 27).

DATA ANALYSIS

2-way analyses of variance (ANOVA) and Tukey post-hoc multiple comparisons tests were used to compare percentage of the surface covered by fine sediments, depth of anoxia and hydraulic conductivity among rivers and reaches. The design was a 3 (Drôme, Usses, Isère) by 3 (lightly, moderately and heavily clogged reach) ANOVA, with reaches nested within rivers.

3-ways ANOVA and Tukey post-hoc multiple comparison tests were used to compare percentage of subsurface fine sediments, efficient porosity, and average sediment penetration resistivity among rivers, reaches and depths. The design was a 3 (Drôme, Usses, Isère) by 3 (lightly, moderately and heavily clogged reach) by 3 (-10, -30 and -50 cm) ANOVA, with reaches nested within rivers and depths nested within reach.

Relationships between the tested methods were examined by Spearman correlations. Mean values per stratum were used for the correlation between percentage of subsurface fine sediments and sediment penetration resistivity and between percentage of subsurface fine sediments and hydraulic conductivity. Second order polynomial regression was then performed.

Percentage of the surface covered by fine sediments, percentage of subsurface fine sediments, and efficient porosity were arcsin-transformed prior to statistical analysis to minimize variance heterogeneity.

The significance level for all statistical analyses was 0.05. All statistical analysis were performed using R statistical software.

RESULTS

PERCENTAGE OF THE SURFACE COVERED BY FINE SEDIMENTS

Percentage of the surface covered by fine sediments of the Drôme, Usses and Isère rivers ranged respectively from 0.2 to 16 %, 0 to 19.4 % and 5 to 14.3 % (Figure 2). The Isère and Usses showed higher percentages of the surface covered by fine sediments than the Drôme (ANOVA, Tukey post hoc test, ** p value <0.01, table 4).

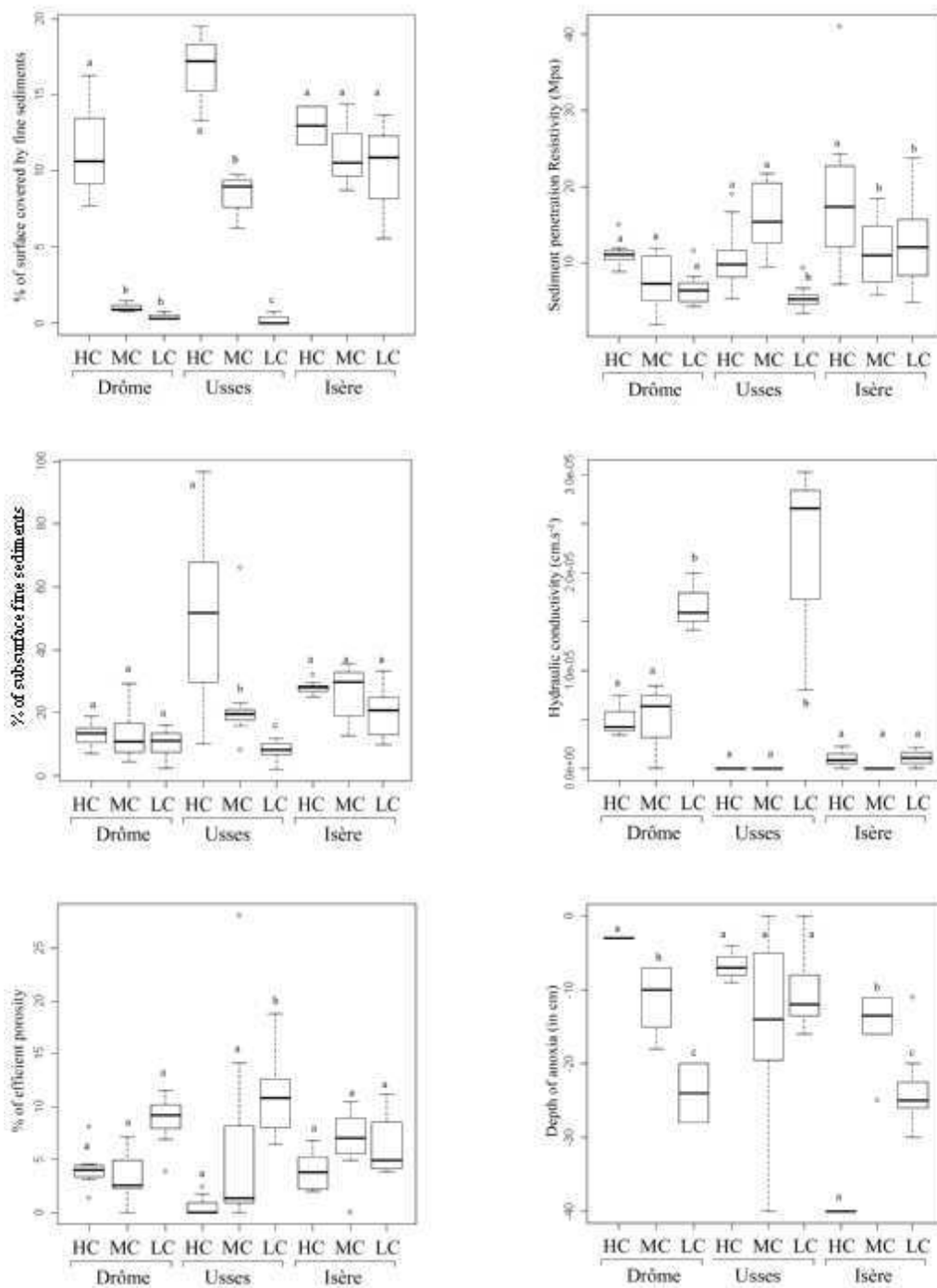


Figure 2: Assessment of colmatation effect using five different techniques. Different letters above boxes indicate significant differences within rivers; p<0.05 (HC=Heavily, MC=Moderately and LC=Lightly clogged reaches).

On the Drôme, the percentage of fine sediments was significantly higher in the heavily clogged reach (15.7 ± 14.0) than in the moderately (1.0 ± 0.6) and lightly clogged (0.3 ± 0.3) reaches (Tukey post hoc test, ** p value <0.01). On Les Ussets river, the percentage of the surface covered by fine sediments was also higher in the heavily clogged than in the moderately and lightly clogged reaches (Tukey post hoc test, * p value <0.1 and *** p value <0.001, respectively). The percentage of the surface covered by fine sediments was not significantly different between reaches of the Isère (p value>0.6).

Table 4: Results of nested ANOVA on several techniques assessing mineral colmation in the Drôme, Les Ussets and Isère at *<0.001, **<0.01, *<0.05 and p>0.05: not significant (n.s.). Df (Degree of freedom).**

Parameters	river		Reach / river		depth x river		depth x reach/river	
	Df	P	Df	P	Df	P	Df	P
Freezing core data								
% fines particles < 2mm	2	***	6	***	6	*	12	n.s.
efficient porosity	2	n.s.	6	***	6	n.s.	12	n.s.
Visual estimation								
% fines particles < 2mm	2	**	6	***		-		-
Hydraulic conductivity								
In cm/s	2	**	6	***		-		-
Penetrometry								
Resistivity in Mpa	2	***	6	***	6	*	12	*
Wooden stakes								
Depth of anoxia	2	***	5	***		-		-

GRAIN-SIZE CHARACTERISTICS FROM FREEZE CORING

Dry sediment mass for the freeze-core ranged from 9.0 to 44 kg (Table 5), 85 % of the samples had a mass larger than 15 kg and 96 % larger than 10 kg. The total dry mass for

each reach ranged from 48.1 to 113.3 kg. Mean volume and bulk densities ranged from 2462 to 5443 cm³ and from 2000 to 2525 kg m⁻³ respectively. The median particle size (D50, figure 3) showed that the Drôme river had the coarser bed sediment (median ranging from 32 to 54.6 mm). The smaller median was identified in the heavily clogged reach of the Usses river (D50 = 11 mm). Globally, the sorted index (So >1) underlines a very poorly-sorted substrate and a high grain size heterogeneity (Figure 3). The heavily clogged reach of the Usses river was the most heterogeneous substrate (So = 5.7), where a high percentage of fine particles were mixed with large particles. The heavily clogged reach of the Drôme and Isère rivers were also more poorly sorted compared to the lightly clogged reaches of these rivers.

The figure 3 highlights the grain-size distribution between reaches and within the sub 64 mm fraction. The three rivers were dominated by coarse particles with over 50 % (except 3 reaches: U-HC, I-HC and I-MC) of their total weight represented by the pebble fraction (16-64 mm). Percentages of fine sediments ranged from 8.3 to 55.2 % among the lightly and heavily clogged reaches. The coarser frameworks within rivers were found in the lightly clogged reaches. By contrast, the heavily clogged reaches had the smaller D25 percentile. Sorting index was very poor. The well-sorted substrata within rivers were found in the lightly clogged reaches. Lastly, all reaches had a negative skewness index indicating that the substratum is skewed towards fine particles.

Table 5: Site-based grain size characteristics of the study reaches. Values are based on 3 freeze-core sample and include all grain size classes.

	Total dry weight (kg) ^a	Weight dry range (kg)	Mean volume (cm ³)	Mean Bulk density (kg m ⁻³)	D50 (mm) ^a	So ^a
D-HC	60.7	9.0 – 26.2	3500.7 ± 915.2	2482.3 ± 94.2	54.6	1.92
D-MC	55.9	12.5 – 24.4	2462.2 ± 1219.9	2525.1 ± 47.3	46.9	1.82
D-LC	48.1	13.3 – 17.7	2555.1 ± 859.1	2370.6 ± 98.8	32.6	1.51
U-HC	87.4	15.8 – 35.2	5443.4 ± 3041.5	2000.6 ± 538.1	11.5	5.71
U-MC	113.3	30.3 – 48.1	5199.6 ± 2437.3	2349.5 ± 266.1	42.6	2.79
U-LC	55.8	16.6 – 21.9	2617.3 ± 1448.2	2374.4 ± 77.5	41.6	1.54
I-HC	111.1	31.9 – 44.0	5127.4 ± 1672.3	2432.9 ± 133.2	29.4	3.06
I-MC	70.3	14.0 – 33.5	4363.9 ± 1299.0	2304.3 ± 136.2	18.4	2.95
I-LC	75.9	16.0 – 30.4	3319.9 ± 1207.8	2469.1 ± 124.9	38.8	2.42

^a based on a composite of the 3 cores

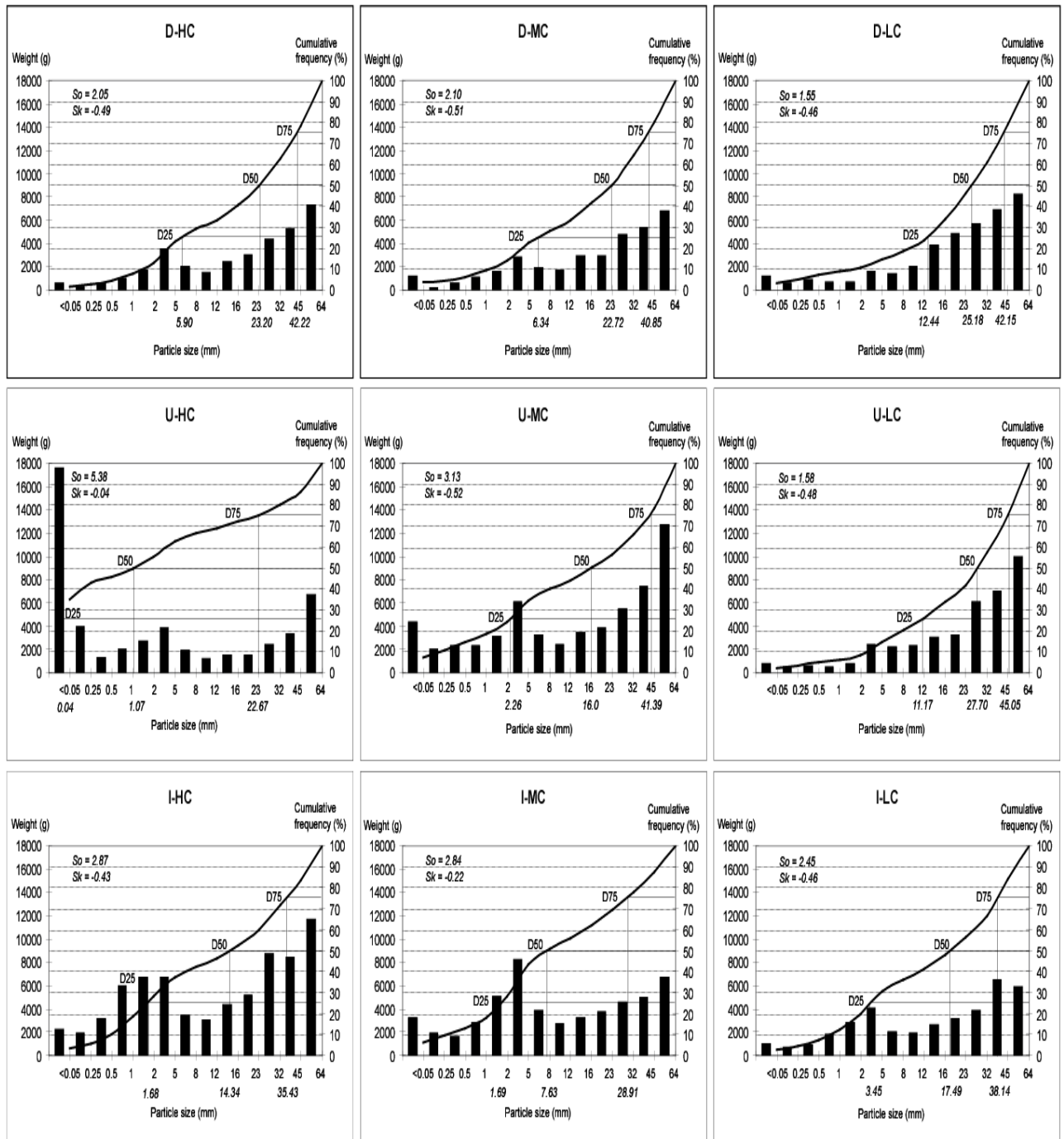


Figure 3: Grain size characteristics of the sediment of the 9 studied reaches. Values are based on a composite of 3 cores and particles < 64 mm. Histograms show the total weight of each granulometric class and the thick line indicates the cumulative frequency distribution. Percentiles values are indicated on the curve (in mm). Sorting index (So) and Skewness index (Sk) are dimensionless and indicated for each reach.

PERCENTAGES OF SUBSURFACE FINE SEDIMENTS

Percentages of subsurface fine sediments ranged from 2.3 % to 29.2 %, 2.2 % to 96.5 % and 9.9 % to 35.3 % on the Drôme, Les Ussets and Isère respectively (Figure 2). The Isère and Les Ussets presented higher percentages of subsurface fine sediments than the Drôme (ANOVA, Tukey post hoc test, ** p value <0.01, table 4). No significant differences were observed between reaches of the Drôme and Isère, while in Les Ussets, the percentage of subsurface fine sediments was significantly higher in the heavily clogged reach (50.6 ± 27.8) than in the moderately (23.3 ± 16.5) and in the lightly clogged (8.06 ± 2.8) reaches (Tukey post hoc test, ** p value <0.01).

EFFICIENT POROSITY

Efficient porosity was not different between the Drôme and Isère and ranged from 0 % to 11.5 %. By contrast, efficient porosity reached 28.8 % on Les Ussets. No significant differences were observed between rivers (Table 4, ANOVA, river effect $p=0.78$). Efficient porosity was significantly higher in the lightly clogged reach (10.9 ± 4.07) than in the moderately (6.32 ± 9.4) and in the heavily clogged (0.51 ± 0.9) reaches of Les Ussets (Figure 2, Tukey post hoc test, *** p value <0.001). No significant difference was observed between reaches of the Drôme and Isère. In addition, there was no difference in efficient porosity with depth on the 3 rivers (ANOVA, $p=0.61$, table 4).

HYDRAULIC CONDUCTIVITY

Hydraulic conductivity ranged from 0 to $1.9E^{-5}$, from 0 to $2.6E^{-5}$ and from 0 to $2.2E^{-6}$ $m.s^{-1}$ for the Drôme, Les Ussets and Isère respectively. Higher hydraulic conductivities were measured on the Drôme and Les Ussets ($8.87E^{-6} \pm 6.5E^{-6}$ and $7.2E^{-6} \pm 1.2E^{-5}$ respectively) than on the Isère ($6.9E^{-7} \pm 9.4E^{-7}$; ANOVA Tukey post hoc test, *** p value <0.001). On the Drôme, hydraulic conductivity was significantly higher in the lightly clogged reach ($1.7E^{-5} \pm 3.0E^{-6}$) than in the moderately ($4.9E^{-6} \pm 4.4E^{-6}$) and heavily clogged ($5.0E^{-6} \pm 2.1E^{-6}$) reaches (Figure 2, Tukey post hoc test, * p value <0.05). On Les Ussets, hydraulic conductivity was higher in the lightly clogged reach ($2.2E^{-5} \pm 1.2E^{-5}$) than in the moderately (k above the limit method) and heavily clogged (k above the limit method) reaches (Tukey post hoc test, *** p value <0.001). There was no difference in hydraulic conductivity among reaches of the Isère (p value=0.99).

WOODEN STAKES

Depth of anoxia was shallower on Les Ussets and the Drôme than on the Isère (ANOVA, Tukey post hoc test, *** p value <0.001). On the Drôme, depth of anoxia was significantly greater in the lightly clogged reach (24.0 ± 5.7) than in the moderately (11.2 ± 4.4) and heavily clogged (3.0 ± 0.0) reaches (Figure 2 and table 4, Tukey post hoc test, * p value <0.05). On the Isère, depth of anoxia was significantly higher in the heavily clogged reach (no anoxia) than in the moderately (15.0 ± 5.3) and in the lightly clogged (23.3 ± 6.2) reaches (Tukey post hoc test, *** p value <0.001).

PENETROMETRY

Sediment penetration resistivity ranged from 4.8 to 14.9 Mpa for the Drôme, from 3.3 to 20.4 Mpa for Les Ussets and from 4.8 to 40.9 Mpa for the Isère. Lower resistivity was measured on the Drôme and Les Ussets than on the Isère (ANOVA, Tukey post hoc test, *** p <0.001). No significant difference was observed between reaches of the Drôme (Figure 2, p values= 0.28, 0.35 and 0.71). Resistivity was significantly lower at the lightly clogged site (5.39 ± 1.74) than at the moderately (10.9 ± 4.65) and heavily (15.85 ± 4.55) clogged sites of Les Ussets (Tukey post hoc test, *** p value <0.001). Resistivity was significantly higher at the heavily clogged site (18.81 ± 9.98) of the Isère (Tukey post hoc test, ** p value <0.01). Resistivity significantly increased with depth on the moderately clogged reach of the Isère (* p <0.05).

RELATIONSHIPS BETWEEN SURFACE AND SUBSURFACE COLMATION

Percentages of the surface covered by fine sediments were moderately correlated with the percentages of subsurface fine sediments ($R^2 = 0.60, 0.49$ and 0.61 respectively for the 0-20 cm, 20-40 and 40-60 cm strata). Results showed that surface visual measurements imperfectly reflect concomitant subsurface colmation. In the Drôme, percentages of the surface covered by fine sediments were very different between reaches (*** p <0.001) but average percentages of subsurface fine sediments were not (p >0.99). In Les Ussets, percentages of the surface covered by fine sediments were significantly different between the heavily and lightly clogged reaches (* p <0.05), whereas percentages of subsurface fine sediments were significantly different between the moderately and heavily clogged reaches and the lightly and heavily clogged reaches (*** p <0.001).

For a similar percentage of the surface covered by fine sediments different subsurface colmation patterns were observed (Figure 4). For instance, the heavily clogged reaches of the Drôme, Les Ussets and Isère, had a relatively similar percentage of the surface covered by fine sediments (respectively 15.7, 12.6 and 13.1 % of fines). However, percentages of subsurface fine sediments in those reaches were very different. The Drôme had low

percentages of subsurface fine sediment (13.02 ± 4.05), Les Ussets had a very high percentage of subsurface fine sediment (50.6 ± 27.8) and the Isère an intermediate percentage of subsurface fine sediment (28.1 ± 2.02) (Figure 4, Drôme HC, Ussets HC, Isère HC). By contrast, the moderately clogged reaches of Les Ussets and the Isère and the lightly clogged reach of the Isère had a similar percentage of the surface covered by fine sediments and a relatively similar percentage of subsurface fine sediments.

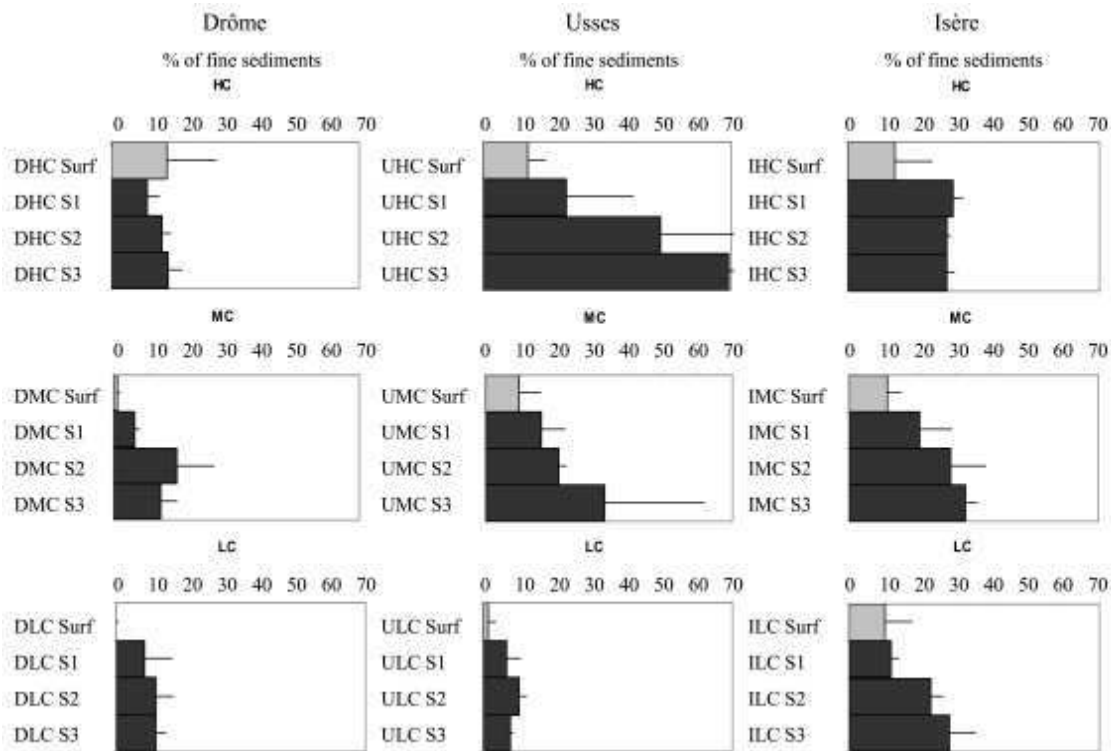


Figure 4: Comparison of percentages of the surface covered by fine sediments (in grey bar) and percentages of subsurface fine sediments (black bar) for the strata (0-20cm, 20-40cm, 40-60cm), mean + 1 SD, n=3. HC = heavily, MC = moderately and LC = lightly clogged reaches. Note that the % of fine sediment measured at the surface cannot be directly compared to the % measured in the subsurface because of different methods.

Moreover, the vertical distribution of percentage of subsurface fine sediment was dramatically different between reaches and rivers for similar percentages of surface covered with fine sediments. The percentage of subsurface fine sediment increased with depth on Les Ussets, in the heavily clogged reach (figure 4, Ussets HC, Tukey post hoc test ** $p < 0.01$), whereas it remained constant in the heavily clogged reaches of the Drôme and Isère (Figure 4, Drôme HC, Isère HC, depth effect p value = 1).

COMPARISON OF METHODS TO ASSESS SUBSURFACE COLMATION IN STREAMBEDS

There was generally weak or no correlation between the various tested methods. No correlation was found between percentage of subsurface fine sediments and the sediment penetration resistivity ($R^2 = 0.22$, $P > 0.05$), nor with depth of anoxia ($R^2 = 0.05$, $P > 0.05$). Efficient porosity was not correlated to any of the tested methods, with the exception of the percentages of subsurface fine sediments ($R^2 = 0.45$, $P < 0.001$).

By contrast, percentage of subsurface fine sediments was strongly correlated with hydraulic conductivity ($R^2 = 0.98$, $P < 0.001$; Figure 5). A curvilinear relationship was found between hydraulic conductivity and percentage of subsurface fine sediment. Hydraulic conductivity decreased rapidly when percentage of subsurface fine sediment increased and reached 0 when the percentage of subsurface sediment exceeded 20 %.

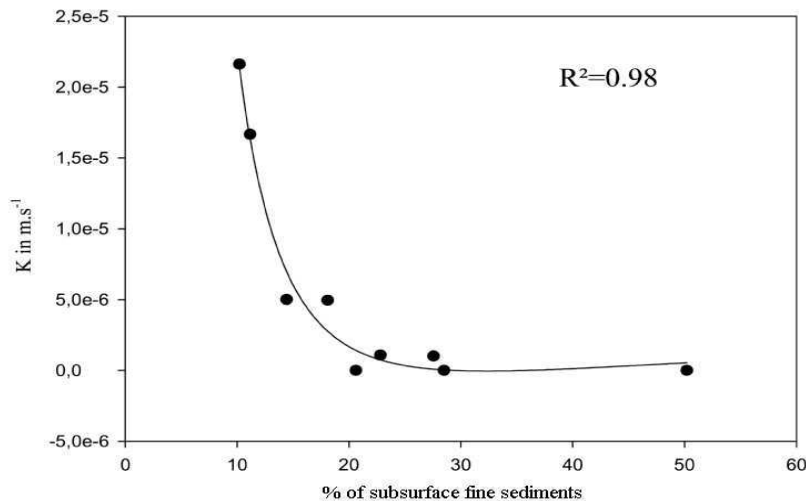


Figure 5: Regression between hydraulic conductivity (k , mean values $n=3$) and percentage of subsurface fine sediments (mean values from the 20-40cm strata, $n=3$).

DISCUSSION

SURFACE AND SUBSURFACE COLMATION ASSESSMENT METHODS

Visual estimations are the most common methods to evaluate surface colmation because they are simple methods to assess percentage of the surface covered by fine sediments (BAIN and STEVENSON, 1999; SYLTE, 2002). Surface colmation has been usually evaluated for benthic invertebrate habitat availability and fish spawning success (WOOD and ARMITAGE, 1997) but nowadays streambed colmation estimation is included in all habitat assessment in

France and Europe and is under debate in the United States. With this objective, these methods were relatively suitable and allowed comparison of the quality of the habitat with sufficient accuracy (SYLTE, 2002). However, this technique is not easy to apply in turbid water and during high water level conditions because the substrate has to be visible to be analysed (SYLTE and FISCHENICH, 2002). In addition, the subjectivity and observer effect inherent in the visual estimation methods, have often been pointed out (ROPER and SCARNECCHIA, 1995; WANG *et al.*, 1996; ROPER *et al.*, 2002; SYLTE, 2002; PLEWE, 2007) as well as the accuracy of the methods in measuring fine sediments. WANG *et al.*, (1996) have also shown that the difference between visual estimation and measurement method ranged from less than 5 to 12 % and that no significant differences were observed between the least and the most trained observer. Variations resulted from the level of observer training, the level of definition required and the stream channel characteristics (ROPER and SCARNECCHIA, 1995). ROPER *et al.*, (2002) have also compared variability and observer effect among streams attributes. They found that for most physical attributes, variability among streams is higher than the observer effect but also that for estimation of surface covered by fine sediments, the observer effect is higher (percentage of variation around 30 % for the observer effect). Nevertheless, recent studies have shown that only a few visual methods are able to separate range of colmation among natural or equipped rivers (SENNAT *et al.*, 2006). Our results showed that reaches could be separated into heavily clogged and unclogged reaches. Moderately clogged reaches could not be significantly separated from clogged or unclogged reaches, underlining the relatively poor level of accuracy of the method.

Previous comparisons between visual surface colmation estimation (e.g. embeddedness measurements with BAIN and STEVENSON, 1999 approach) and surface measurement-based techniques (WOLMAN, 1954 pebble count) have reported contradictory results. Mc HUGH and BUDY, (2005), found moderate to strong linear relationships between techniques whereas SYLTE, 2002 and SYLTE and FISCHENICH, 2002 found weak and inconsistent relationships. Quantitative techniques like the WOLMAN pebble count method (WOLMAN, 1954) were recognised as efficient methods for monitoring changes in particle size where the substrate is composed of a majority of large particles but this method has been strongly criticized for its bias against finer particles (WOLMAN, 1954; FRIPP and DIPLAS, 1993). We found a moderate relationship between surface covered by fine sediments and percentage of subsurface fine sediments in the surface layer (0-20cm), outlining the weak relationships between both techniques.

Including the vertical distribution of fine sediments, we showed that there was also a difference between surface and subsurface fine sediment percentage. PETTS *et al.* (1989) found similar results in their study, in two reaches of an urban stream, with higher percentage of fines in the deeper layers. They explained this result by the fact that their river was a regulated river with a reduced frequency and depth bed turnover and a reduced flushing of fines during flood events. But in our case, only one river is a regulated river and the different vertical patterns could not only be explain by flow reduction or modification. Vertically, streambed is an interface between subsurface and surface water flow. This interface is generally composed of coarse material that allows fine sediment to penetrate deeper (GAYRAUD *et al.*, 2002). The colmation process depends mainly on water flow, suspended sediment load and heterogeneity of the particles (BRUNKE, 1999). Our results have shown that subsurface colmation presents different patterns that could result in different hydro-sedimentary functioning of the river. Exogenous inputs of fine sediments can penetrate deep into sediment or be exported downstream depending on the local shear stress of the river, the propriety of the substrate (framework) and the streambed mobility (BRUNKE, 1999). In our study, the Drôme river is a braided river where floods can provoke bedload movement facilitating decolmation and increasing hydraulic conductivity and resuspension of deposited fine sediments. The Isère and Uses rivers had a fix streambed where colmation can occurred progressively in the subsurface zone with more or less surface colmation depending on the surface flush frequencies. Our results have shown that colmation of the subsurface zone presents different vertical patterns for each river and each reach (increase or constant clogged magnitude). In this way, surface fine sediment estimation cannot be used as a surrogate for subsurface colmation.

SUBSURFACE COLMATION : COMPARISONS OF 4 METHODS

The percentage of fine sediments and efficient porosity can be determined precisely by freeze coring (STOCKER and WILLIAMS, 1972). The percentage of fine sediments is directly measured whereas efficient porosity is calculated from sediment core weight and volume of water (STOKER and WILLAMS, 1972). MARIDET and PHILIPPE (1995) defined a clogged sediment when efficient porosity was below 5-6 %. This confirmed the initial classification of the 9 reaches sampled in this study. GAYRAUD and PHILIPPE (2003) and MARIDET and PHILIPPE (1995) reported that high percentages of subsurface fine sediments were strongly correlated to low porosity. For instance, MARIDET and PHILIPPE (1995) showed that 30 % of fine sediments (defined as < 1 mm) corresponded to zero efficient porosity in 6 French streams. In our study, we found very similar result, and in particular, 30 % of fine sediments (defined as < 2 mm) were associated with a null efficient porosity.

Sediment penetration resistivity could reflect streambed colmation as it can records zones of compaction within a profile (HERRICK and JONES, 2002). Indeed, penetrometer measures the compaction (hardness) of the streambed due to the prevalence of fine sediments. The lower is the percentage of fines, the lower is the resistance to penetration. Conversely, the higher is the percentage of fines, the higher is the compaction and hardness of the streambed. Results have shown that this technique, whereas it can differentiate the sediment layers and level of compaction of rivers and the level of compaction of reaches within river, was not significantly correlated with percentage of subsurface fine sediments. In streambed with large cobbles, the chance of the penetrometer being stopped by a cobble is high and may perturb the recording. Therefore, sediment penetration resistivity depends more on the heterogeneity of the substrate and of the presence of large particles in a matrix, than on the percentage of subsurface fine sediments (PELWE, 2007). The accuracy of the method may therefore be better in fine and well sorted substrate. For instance, this method is not accurate in a braided river like the Drôme river, where the D50 is high and where coarse particles are mixed with fine particles. In addition, high frequencies of floods led probably to a de-compaction of the subsurface layers of the streambed and to a bias in the estimation of fine particles.

Wooden stakes have been developed to provide river managers with a simple technique to detect the extend of subsurface colmation (MARMONIER *et al.*, 2004). To our knowledge, this was the first time wooden sticks were used in alpine rivers. The results have shown that depth in anoxia was only well correlated with percentage of subsurface fine sediments in the Drôme river, whereas no difference or inversed pattern were found in the 2 other rivers. As mentioned by MARMONIER *et al.*, (2004) the technique would be of limited value where oxygen contents are high in subsurface zones, as occurs in some mountain streams and in our study. The weak correlation between percentage of fine sediments and depth of anoxia found in our study confirmed this limit of application.

Among the 3 rivers, we detected a strong relationship between percentage of subsurface fine sediments from freeze coring measurements and horizontal hydraulic conductivity. Clogged sediments are characterized by reduced hydraulic conductivity (SCHÄLCHLI, 1992). Hydraulic conductivities in the subsurface zone range from mm h^{-1} to m s^{-1} (WILLIAMS and HYNES, 1974; ANGRADI and HOOD, 1998). BRUNKE (1999) found an hydraulic conductivity range between 1.5E^{-5} and $1.2\text{E}^{-1} \text{ m s}^{-1}$ for a proportion of fines comprised between 7.3 and 16 % in its researches on depth infiltration of the mobile matrix fines (silt and clay). Our results are lower, ranging between 5.0E^{-6} and $2.26\text{E}^{-5} \text{ m s}^{-1}$ for a proportion of fine sediments from 10 to

18 %. Higher percentages of fine sediments (>20 %) result in a very low or zero hydraulic conductivity. Hydraulic conductivity may be related to the grain-size distribution. RYAN and PACKMAN (2006), have shown in two streams that hydraulic conductivity was reduced by a factor of 2 when silt-clay content of the fine sediments increased from 6.3 to 25 %. Their results revealed a highly non-linear relationship between fine sediment content of the streambed and hydraulic conductivity. While they have estimated the hydraulic conductivity from the D10 of the fine sediment (< 2 mm) according to an empirical relationship (Hazen's empirical relationship), we confirmed these results in our field-experiment.

HYDRAULIC CONDUCTIVITY AS A SURROGATE FOR SEDIMENT COLMATION ASSESSMENT

Simple techniques to measure hydraulic conductivity in streams are needed by ecologists (BAXTER *et al.*, 2003). The use of falling-head test to measure hydraulic conductivity is starting to be developed in the monitoring of waste water basin treatment, civil work or geotechnical and groundwater-stream studies (MACE, 1999; BAXTER *et al.*, 2003; CASELLES-OSORIO *et al.*, 2007; PEDESCOLL *et al.*, 2009; SCORDO and MOORE, 2009; STIBINGER, 2009; KNOWLES *et al.*, 2010). Several methods are used to estimate hydraulic conductivity in sediment, including seepage pans or piezometer, temperature based methods and infiltrometers. All of them measure vertical infiltration rate into a substrate and give comparable results (CRAIG, 2005). Nevertheless seepage meter or piezometer and infiltrometers would be difficult to use in streambed with fast-flowing waters or under relatively high flow levels (SHINN *et al.*, 2002). Most of them must be let for hours for measurements and they did not provide data on how seepage changed during the test period (CRAIG, 2005). Temperature monitoring at several depths is an alternative method which may provide time-series data but infiltration rates must be confirmed with other methods (BECKER *et al.*, 2004; CONANT, 2004) and applying this technique at large scale seems questionable. By contrast, slug tests are relatively fast and simple, and have already been used to measure hydraulic conductivity in spawning site assessment (KONDOLF *et al.*, 2008). Although presenting some limitations and problems, we believe this technique could be used for assessing sediment colmation in large-scale monitoring programs. The two majors limitations are i. leakages occurring along the sides of the standpipe and ii. the small zone of influence for each test (KONDOLF *et al.*, 2008). However, leakages have been shown to be reduced in sediments with high percentage of fine sediments and when the test is ran deep in the substrate (KONDOLF *et al.*, 2008). Moreover, leakages could be prevented with a surface seal. In addition, we contend that increasing the number of tests per site may overcome the issue of small zone of influence. Since these tests are fast, an increased number of tests per site may not prevent this technique to be used in large-scale monitoring programs. However,

in the perspective of using hydraulic conductivity measures as a surrogate for sediment colmation in large-scale monitoring programs, testing its applicability on a broad range of streams and measuring its associated uncertainties and biases is now required.

CONCLUSION

Our study has shown that the accuracy of the visual method in separating colmation level and representing subsurface colmation is relatively weak. The comparison between 4 commonly used methods and penetrometry concluded that hydraulic conductivity was highly correlated with percentage of subsurface fine sediments and that penetrometry and wooden stakes were not. In parallel, a comparison of these methods has been made (table 6) in order to quantify time, cost and accuracy to predict colmation level. The assessment indicates that freeze coring, which is nowadays the most accurate method, is relatively time consuming and leads to high expenditures.

Table 6: Comparison of cost, precision and time consumed between methods for one site (including replicates)

Parameters	Cost* (in Euros)	Time (hours)	Treatment (hours)	Accuracy
Freeze coring data (3 replicates)	2500	16	24	+++
Visual estimation (5 replicates)	60	1	4	++
Hydraulic conductivity (3 replicates)	60	1	0.5	+++
Penetrometry (3 replicates)	180	3	1	+
Wooden stakes (12 replicates)	100	1	0.5	+

*Total cost of the equipment is not included in the estimation.

Other techniques are relatively cost and time saving, except for penetrometry, which needs a prior investment in equipment. Finally, hydraulic conductivity could represent a valuable surrogate for colmation level in large-scale and long-term colmation monitoring programs.

However, additional research is needed to test its suitability and determines their uncertainties and biases.

ACKNOWLEDGMENTS

We wanted to associate with this study P. ROGER, G. Le GOFF, M. BIESSY, C. DAUBORD and S. MOREL, who gave us technical assistance with fieldwork and laboratory analyses. This study was funded by EDF.

REFERENCES

- ADAMS, J.N. and R.L. BESCHTA, 1980: Gravel bed composition in Oregon coastal streams. - *Can. J. Fish. Aquat.Sci.* **37**: 1514-1521.
- ANGRADI, T.R. and R. HOOD, 1998: An application of the plaster dissolution method for quantifying water velocity in the shallow hyporheic zone of an Appalachian stream system. – *Freshw. Biol.* **39**: 301-315.
- BAIN, M.B., T.C. HUGHES and K.K. AREND, 1999: Trends in methods for assessing freshwater habitats. – *Fish.* **24**(4): 16-21.
- BAIN, M.B. and N.J. STEVENSON, 1999: Aquatic habitat assessment : common methods. - *Am. Fish. Soc.*, Bethesda, MD, pp. 1-224.
- BAXTER, C., F.R. HAUER and W.W. WOESSNER, 2003: Measuring groundwater-stream water exchange: new techniques for installing minipiezometers and estimating hydraulic conductivity. – *Transaction of the American Fisheries Society*, **132**: 493-502.
- BECKER, M.W., T. GEORGIAN, H. AMBROSE, J. SINISCALCHI and K. FREDERICK, 2004: Estimating flow and flux of ground water discharge using water temperature and velocity. – *J. of Hydrol.* **296**: 221-233.
- BESCHTA, R.L. and W. JACKSON, 1979: The intrusion of fine sediments into a stable gravel bed. - *J. Fish. Res. Board Can.* **36**: 204-210.
- BEYER, W. and E. BRANSHER, 1975: Zur kolmation der gewässerbetten bei der uferfiltratgewinnung. *Z. – Angew. Geol.* **12**: 565-570.
- BLOESCH, J. and N.M. BURNS, 1979: A critical review of sedimentation trap technique. – *Zool. Hydrol.* **42**: 15-55.
- BO T., FENOGLIO S., MALACARNE G., PESSINO M., SGARIBOLDI F., 2007: Effect of colmation on stream macroinvertebrates: an experimental approach. – *Limnologica* **37**: 186-192.
- BOUWER, H., 2002: Artificial recharge of groundwater - Hydrogeology and Engineering. *Hydrogeology Journal* **10**(1): 121-142.
- BRETSCHKO, G. and W. KLEMENS, 1986: Quantitative methods and aspects in the study of the interstitial fauna of running waters. – *Stygologia.* **2**: 279-316.
- BRUNKE, M., 1999: Colmation and depth filtratio within streambeds: retention of particles in hyporheic interstices. - *Int. Rev. Hydrobiol.* **84**: 99-117.
- BRUNKE, M. and T. GONSER, 1997: The ecological significance of exchange processes between rivers and groundwater. – *Freshw. Biol.* **37**: 1-33.
- BURNS, D.C. and R.E. EDWARDS, 1985: Embeddedness of salmonid habitat of selected streams on the Payette National Forest. - USDA Forest Service, Payette National Forest, McCall, ID.

- CARLING, P.A. and N.A. READER, 1982: Structure, composition and bulk properties of upland stream gravels. - *Earth Surf. Processes Landforms* **7**: 349-365.
- CASELLES-OSORIO, A., J. PUIGAGUT, E. SEGU, N. VAELLO, F. GRANES, D. GARCIA and J. GARCIA, 2007 : Solids accumulation in six full-scale subsurface flow constructed wetlands. *Water Research* **41**: 1388-1398.
- CONANT, B.J., 2004: Delineating and quantifying ground water discharge zones using streambed temperatures. – *Ground water* **42**: 243-257.
- CRAIG A.L., 2005: Evaluation of spatial and temporal variation of groundwater discharge to streams. Thesis, Clemson University: 121 pp.
- DAHM, C.N. and H.M. VALETT, 1996: Hyporheic zones. - In: HAUER F.R. AND LAMBERTI G.A. (eds): *Methods in stream ecology*. Academic Press, San Diego, California. pp. 53-74.
- DUMAS, J., M. OLAIZOLA and L. BARRIERE, 2007: Survie embryonnaire du saumon atlantique (*Salmo salar* L.) dans un cours d'eau du Sud de son aire de répartition, la Nivelle. - *Bull. Fra. Pêche Piscic.* **384**: 39-60.
- EUROPEAN WATER FRAMEWORK DIRECTIVE, 2000: Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the Council of 23 October 2000 establishing a framework for Community action in the field of water policy. - *Official Journal OJ L* **327**.
- FITZPATRICK, F.A., I.R. WAITE, P.J. D'ARCONTE, M.R. MEADOR, M.A. MAUPIN and M.E. GURTZ, 1998: Revised methods for characterizing stream habitat in the national water quality assessment program. - *Water resources investigations report*, U.S. Geological Survey, pp. 98-4052.
- FREEZE, R.A. and J.A. CHERRY, 1979: *Groundwater*. - Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, pp. 1-604.
- FRIPP, J.B. and P. DIPLAS, 1993: Surface sampling in gravel streams. – *J. Hydraul. Eng.* **119**: 473–490.
- GAYRAUD, S. and M. PHILIPPE, 2003: Influence of bed-sediment features on the interstitial habitat available for macroinvertebrates in 15 French streams. - *Int. Rev. Hydrobiol.* **88**: 77-93.
- GAYRAUD, S., E. HEROUIN and M. PHILIPPE, 2002: Colmatage minéral du lit des cours d'eau: revue bibliographique des mécanismes et des conséquences sur les habitats et les peuplements de macroinvertébrés. - *Bull. Fr. Pêche Piscic.* **365/366**: 339-355.
- GAYRAUD, S. and M. PHILIPPE, 2001: Does subsurface interstitial space influence general features and morphological traits of the benthic macroinvertebrate community in streams ? - *Arch. Hydrobiol.* **151**: 667-686.
- HANCOCK, P., 2002: Human impacts on the stream-groundwater exchange zone. - *Environmental management.* **29**: 761-781.

- HERITAGE, G.L. and D.J. MILAN, 2004: a conceptual model of the role of excess energy in the maintenance of a riffle-pool sequence. - *Catena*. **58**: 235-257.
- HERRICK, J.E. and T.L. JONES, 2002: A dynamic cone penetrometer for measuring soil penetration resistance. - *Soil Sci. Soc. Am. J.* **66**: 1320-1324.
- HUGHES, N., J.S. COATS and G.E. PETTS, 1995: Local variability of gold in active stream sediments. - *J. Geochem. Explor.* **54**: 137-148.
- HVORSLEV, M.J., 1951: Time lag and soil permeability in groundwater observations. - U.S. Corps of Engineers. Waterways Experiment Station, Vicksburg Mississippi. **36**, pp. 1-50.
- KNOWLES, P.R., P. GRIFFIN and P.A. DAVIES, 2010: Complementary methods to investigate the development of clogging within a horizontal sub-surface flow tertiary treatment wetland. *Water Research* **44**: 320-330.
- KONDOLF, M.G., J.G. WILLIAMS, T.C. HORNER and D. MILAN, 2008: Assessing physical quality of spawning habitat. In D. Sear, P. De Vries and S. Greig (eds). *Salmonid spawning habitat in rivers: physical controls, biological responses and approach to remediation*. Bethesda. M.D. 376 pp.
- LEFEBVRE, S., P. MARMONIER, G. PINAY, O. BOUR, L. AQUILINA and J. BAUDRY, 2005: Nutrient dynamics in interstitial habitats of low-order rural streams with different bedrock geology (granite versus schist). - *Arch. Hydrobiol.*, **164**: 169-191.
- LISLE, T.E. and R.E. EADS, 1991: Methods to measure sedimentation of spawning gravels. - USDA Forest Service Research Note PSW, pp. 1-411.
- LOTSPEICH, F.B. and B.H. REID, 1980: Tri-tube freeze-core procedure for sampling stream gravels. - *The progressive fish culturist*. **42**: 96-99.
- MACE, R.E., 1999: Estimation of hydraulic conductivity in large-diameter, hand-dug wells using slug-test methods. - *Journal of hydrology* **219**: 34-45.
- MAC HUGH, P. and P. BUDY, 2005: A comparison of visual and measurement-based techniques for quantifying cobble embeddedness and fine sediment levels in salmonid-bearing streams. - *North American Journal of Fisheries Management*. **25**: 1208-1214.
- MAQUAIRE, O., A. RITZENTHALER, D. FABRE, B. AMBROISE, Y. THIERY, E; TRUCHET, J.P. MALET and J. MONNET, 2002: Caractérisation des profils de formations superficielles par pénétrométrie dynamique à énergie variable : application aux marnes noires de Draix. - *Geosci.* **334**: 835-841.
- MARIDET, L. and M. PHILIPPE, 1995: Influence of substrate characteristics on the vertical distribution of stream macroinvertebrates in the hyporheic zone. - *Folia Fac. Sci. Nat. Univ. Masarykianae Brunensis, Biologia*. **91**: 101-105.

- MARIDET, L., M. PHILIPPE, J.G. WASSON and J. MATHIEU, 1996: Spatial and temporal distribution of macroinvertebrates and trophic variables within the bed sediment of three streams differing by their morphology and riparian vegetation. - Arch. Hydrobiol. **136**: 41-64.
- MARMONIER, P., Y. DELETTRE, S. LEFEBVRE, J. GUYON and A.J. BOULTON, 2004: A simple technique using wooden stakes to estimate vertical patterns of interstitial oxygenation in the bed of rivers. - Archiv. Für Hydrobiol. **160**: 133-143.
- MILAN, D.J., G.L. HERITAGE, A.R.G. LARGE and C.F. BRUNSDON, 1999: Influence of particle shape and sorting upon sample size estimates of a coarse-grained upland stream. - Sediment. geol. **129**: 85-100.
- MILAN, D.J., G.E. PETTS and H. SAMBROOK, 2000: Regional variations in sediment structure of trout streams in southern England. - Aquatic Conservation **10**: 407-420.
- MOHAMMADI, S.D., M.R. NIKOUEDEL, H. RAHIMI and M. KHAMEHCHIYAN, 2008: Application of the dynamic cone penetrometer (CDP) for determination of the engineering parameters of sandy soils. - Eng. Geol. **101**: 195-203.
- MOSELY M.P. and R.S. TINDALE, 1985: Sediment variability and bed material sampling in gravel-bed rivers. - Earth Surf. Processes Landforms **10**: 465-482.
- NCASI, 1986: A comparison of four procedures for determining streambed substrate composition. National Council of the Paper Industry for Air and Stream Improvement. Technical bulletin **481**: 18 pp.
- OSMUNDSON, D.B. and B.K. SHEER, 1998: Monitoring cobble-gravel embeddedness in the streambed of the Upper Colorado river, 1996-1997. - U.S. Fish and Wildlife Service, Grand Junction, Colorado **46**.
- PALMER M.R., NEPF H.M. and T.J.R. PETERSON, 2004: Observations of particle capture on a cylindrical collector: Implications for particle accumulation and removal in aquatic systems. - Limnol. Oceanogr. **49**: 76-85.
- PECK, D.V., J.M. LAZORCHAK and D.J. KLEMM, 2000: Environmental monitoring and assessment program-surface water : Western pilot study field operations manual for wadeable streams. - US Environmental protection Agency, Washington D.C.
- PEDESCOLL, A., E. UGGETTI, E. LLORENS, F. GRANES, D. GARCIA and J. GARCIA, 2009: Practical method based on saturated hydraulic conductivity used to assess clogging in subsurface flow constructed wetlands. - Ecological Engineering **35**: 1216-1224.
- PETTS, G.E., M.C. THOMS, K. BRITTAN and B. ATKIN, 1989: A freeze-coring technique applied to pollution by fine-grained sediments in gravel-bed rivers. - Sci. Total Environ. **84**: 259-272.
- PLATTS, W.S., W.F. MEGAHAN, and G.M. MINSHALL, 1983: Methods for evaluating stream, riparian and biotic conditions. - Rapport INT-138, U.S. Department of Agriculture - forest Service, pp. 1-70.

- PLEWE, B.L., 2007: Comparison of qualitative and quantitative measurement of cobble embeddedness in Puget sound stream. - Master science thesis, University of Washington, pp. 1-110 p.
- REHG, K.J., A.I. PACKMAN and J. REN, 2005: Effects of suspended sediment characteristics and bed sediment transport on streambed clogging. – *Hydrol. processes* **19**: 413-427.
- R.N.B., 2008: <http://www.rhone-mediterranee.eaufrance.fr/>
- ROPER, B.B. and D.L. SCARNECCHIA, 1995: Observer variability in classifying habitat types in stream surveys. - *North American Journal of Fisheries Management*. **15**: 49-53.
- ROPER, B.B., J.L. KERSHNER, E. ARCHER, R. HENDERSON and N. BOUWES, 2002: An evaluation of physical stream habitat attributes used to monitor streams. – *J. Am. Water Resour. Assoc.* **38**: 1637-1646.
- ROUCH, R., 1992: Caractéristiques et conditions hydrodynamiques des écoulements dans les sédiments d'un ruisseau des Pyrénées. Implications écologiques. – *Stygologia*. **7**: 13–25.
- RYAN, R.J. and A.I. PACKMAN, 2006: Changes in streambed sediment characteristics and solute transport in the headwaters of Valley Creek, an urbanizing watershed. – *J. hydrol.* **323**: 74-91.
- SARRIQUET, P.E., Y.R. DELETTRE and P. MARMONIER, 2006: Effects of catchment disturbance on stream invertebrates : comparison of different habitats (vegetation, benthic and interstitial) using bio-ecological groups. - *Ann. Limnol. – Int. J. Lim.* **42**(4): 205-219.
- SCHÄLCHLI, U., 1992: The clogging of coarse gravel river beds by fine sediment. – *Hydrobiologia*. **235/236**: 189-197.
- SCORDO, E.B. and R.D. MOORE, 2009: Transient storage processes in a steep headwater stream. - *Hydrol. Process.* **23**: 2671-2685.
- SENNATT, K.M., N.L. SALANT, C.E. RENSHAW and F.J. MAGILLIGAN, 2006: Assessment of methods for measuring embeddedness : application to sedimentation in flow regulated streams. - *J. Am. Water Resour. Assoc.*
- SHINN, E.A., C.D. REICH and T.D. HICKEY, 2002: Seepage meters and Bernoulli's revenge. - *Estuaries* **25**: 126-132.
- STIBINGER, J., 2009: Terrain experimental measurement of saturated hydraulic conductivity on paddy fields in Taoyuan (Taiwan) during the cycle of flooded period. – *Agricultura Tropica et Subtropica* **42**: 82-89.
- STOKER, Z.S.J. and D.D. WILLIAMS, 1972: A freezing core method for describing the vertical distribution of sediments in a streambed. – *Limnol. Oceanogr.* **17**: 136-138.
- SYLTE, T. and C. FISCHENICH, 2002: Techniques for measuring substrate embeddedness. - US Army Engineer Research and Development Center. Technical Report TN-EMRRP-SR-36.

- SYLTE, T., 2002: A comparison and evaluation of stream substrate embeddedness techniques. - Master's thesis. Colorado State University, Fort Collins.
- THOMS M.C., 1992: A comparison of grab- and freeze-sampling techniques in the collection of gravel-bed river sediments. – *Sediment. Geol.* **78**: 191-200.
- WALKOTTEN W.J., 1973: A Freezing Technique for Sampling Streambed Gravels. - US Forest Service Pacific Northwest Forest and Range Experiment Station Research Note, No. PNW-**281**.
- WANG, L., T.D. SIMONSON and J. LYONS, 1996: Accuracy and precision of selected stream habitat estimates. - *North American Journal of Fisheries Management.* **16**: 340-347.
- WATERS, T.F., 1995: Sediment in streams : sources, biological effects and control. - *Am. Fish. Soc.*, Bethesda pp. 1-251.
- WEIGELHOFER, G. and J. WARINGER, 2003: Vertical distribution of benthic macroinvertebrates in riffles versus deep runs with differing contents of fine sediments. - *Int. Rev. Hydrobiol.* **88**: 304-313.
- WILLIAMS, D.D. and H.B.N. HYNES, 1974: The occurrence of benthos deep in the substratum of a stream. – *Freshw. biol.* **4**: 233-256.
- WHITMAN, M.S., E.H. MORAN and R.T. OURSO, 2003: Photographic techniques for characterizing streambed particles sizes. – *Am. Fish Soc.* **132**: 605-610.
- WOLMAN, M.G., 1954: A method of sampling coarse riverbed material. - *Transactions of the American Geophysical Union.* **35**: 951-956.
- WOOD, P.J. and P.D. ARMITAGE, 1997: Biological effects of fine sediment in the lotic environment. - *Environmental management.* **21**: 203-217.
- YOUNG M.K., W.A. HUBERT and T.A. WESCHE, 1991: Selection of measures of substrate composition to estimate survival to emergence of salmonids and to detect changes in stream substrate. - *North American Journal of Fisheries Management.* **11**: 339-346.

2. COMPARAISON DE DEUX TECHNIQUES D'ÉCHANTILLONNAGE DE LA FAUNE HYPORHEIQUE EN FONCTION DU NIVEAU DE COLMATAGE (ARTICLE 2)

La reconnaissance de la zone hyporhéique comme une interface entre les eaux superficielles et les eaux souterraines où d'importants processus biogéochimiques et biologiques s'opèrent a conduit les biologistes et écologues à étudier régulièrement la faune hyporhéique. L'efficacité des techniques d'échantillonnage permettant d'obtenir des données quantitatives et qualitatives est un souci majeur qui doit être pris en compte dans ces études. Ce problème méthodologique est central dans l'étude de la faune hyporhéique, car cette zone n'est pas directement accessible et que le prélèvement implique une plus ou moins grande perturbation du fond du cours d'eau. Par ailleurs, la nature très hétérogène du substrat doit affecter les résultats obtenus avec différentes méthodes de prélèvement. Ainsi, mon hypothèse est que le pourcentage de sédiments fins peut, pour certaines techniques comme le pompage Bou-Rouch, altérer l'efficacité de prélèvement de la faune hyporhéique.

Lors de l'étude de terrain du colmatage de trois cours d'eau alpins, le plan d'échantillonnage nous a autorisé une comparaison des assemblages faunistiques obtenus à l'aide de deux méthodes différentes de prélèvements couramment utilisées : le carottage cryogénique et le pompage Bou Rouch. L'objectif était donc de préciser en quoi chaque technique de prélèvement permettait de différencier les compositions et les structures des assemblages d'invertébrés de la zone hyporhéique selon le niveau de colmatage. Les richesses taxonomiques obtenues avec ces deux techniques peuvent également être directement comparées à la différence des densités. L'effet profondeur en interaction avec le niveau de colmatage a également été testé.

Les résultats de cette étude comparative ont des implications fortes en termes de stratégie d'échantillonnage de la faune hyporhéique. Ils confirment que l'utilisation de ces deux techniques dans des milieux 'colmatés' et 'non colmatés' amène à des différences de composition et de structure des assemblages faunistiques hyporhéiques. Les richesses taxonomiques sont, par contre, équivalentes et permettent de mettre en évidence une décroissance de cette richesse avec la profondeur. La possible déformation de la composition des assemblages par le pompage Bou-Rouch du fait de la taille des individus ou de leur fixation au substrat n'a pas été mise en évidence dans notre étude. Bien

qu'imparfaite, la technique du pompage Bou-Rouch peut donc être proposée pour comparer des structures et compositions d'assemblages faunistiques. C'est une méthode simple et peu coûteuse pouvant servir à des suivis long terme.

Hyporheic invertebrate sampling and sediment colmation. Comparison of the Freeze coring and Bou-Rouch techniques

S. DESCLOUX^{abc*}, T. DATRY^b and P. MARMONIER^c

^a EDF, Hydro Engineering Centre – Savoie Technolac, 73373 Le Bourget du Lac, France

^b Cemagref, UR MALY, F-69336 Lyon, France

^c Université Lyon 1, UMR-CNRS 5023 Ecology of Natural and Anthropized Hydrosystem Laboratory, 43 Bd du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex, France

Key words: Clogging, fine sediment, invertebrates, sampling, hyporheic zone

Cet article est fourni sous la forme :

En préparation

ABSTRACT

Hyporheic invertebrate sampling remains difficult mainly because of the non accessibility of this habitat. If sampling methods exist and their efficiency and accuracy described in several studies, there is no available comparative test in relation with grain size compositions. We collected hyporheic invertebrates at three different depths in three rivers in two granulometric contexts (heavily and lightly clogged reaches) using the Bou-Rouch (BR) and freeze coring (FC) techniques. Both techniques were accurate enough to highlight differences in invertebrate assemblages from heavily and lightly clogged reaches, but the Bou-Rouch technique have a slightly higher number of metrics that significantly differ with colmation level and depth. We conclude that the Bou-Rouch technique can be used to study the effect of changes in river bed colmation. This technique has the advantage to allow simultaneous sampling of invertebrates, water and microbial communities. It is simple, not destructive, fast and allows a high number of replicate samples to cover the high spatial heterogeneity of the hyporheic habitat.

INTRODUCTION

The hyporheic zone (the transitional zone between stream and groundwater in near-stream alluvium; Orghidan, 1959) is of importance for the functioning of rivers, because important biogeochemical and biological processes occur there (Gibert *et al.*, 1990; Brunke & Gonser, 1997; Boulton *et al.*, 1998). The main properties of this transition zone allow to define it as an ecotone between surface and groundwaters (Gibert *et al.*, 1990; Williams *et al.*, 2010) where taxonomic richness is intermediate between benthic and phreatic communities and the fauna composed of a mix of epigeal and subterranean taxa (Gibert *et al.*, 1994; Robertson & Wood, 2010). The hyporheic zone plays a strategic role in the development and stability of benthic communities, such as a refuge when surface conditions are unfavorable (drought or floods, Williams & Hynes, 1974; Palmer *et al.*, 1992; Marchant, 1995; Dole-Olivier *et al.*, 1997; Stubbington *et al.*, 2009; Robertson & Wood 2010.) or a nursery for young benthic larvae (Orghidan, 1959; Puig *et al.*, 1990).

Unfortunately, this zone remains difficult to sample for both sediment characteristics and faunal composition, mostly because it is not directly accessible and strongly heterogeneous for both sediment and fauna (Townsend, 1989). Some sampling techniques allow qualitative approaches (various pumping techniques and colonization cores), but few give a strict quantitative assessment (mostly core samples; Danielopol, 1976; Palmer, 1993; Fraser & Williams, 1997). Comparisons of different sampling techniques (Fraser & Williams 1997; Mauclaire *et al.*, 1998 ; Scarsbrook & Halliday, 2002) or different sampling efforts (Hunt & Stanley, 2000) have been performed, but despite the growing interest in the hyporheic zone, an efficient, robust and stratified sampling technique to sample invertebrates from the hyporheic zone is still missing (Fraser & Williams, 1997).

Among the available methods, two are commonly used in hyporheic studies. Firstly, the freeze coring method is used to sample the hyporheic zone without disturbing the sediment grain size and distribution (Bretschko & Klemens, 1986; Maridet *et al.*, 1992; Olsen *et al.*, 2002). The cores are often 1m long and may be divided in different strata. This sampling method has been shown to be one of the best performing quantitative hyporheic invertebrate sampling techniques (Williams & Hynes 1974; Fraser & Williams, 1997). However, this method is time consuming and relatively expensive and cannot be used in monitoring programmes because of the destructive effect of river bed coring (Hunt & Stanley, 2000; Descloux *et al.*, 2010).

Secondly, the pumping method developed by Bou & Rouch (1967) is widely used to sample hyporheic water and invertebrates together (Gibert *et al.*, 1977; Marmonier & Creuzé des Châtelliers, 1991; Pospisil, 1992; Hunt & Stanley, 2000). The efficiency of this method has

been discussed: pumping rate and sample volume are known to influence taxonomic richness and density (Danielopol, 1976; Hunt & Stanley, 2000; Boulton *et al.*, 2003; 2004). For instance, the volume to pump to obtain the maximum invertebrate richness and density ranged between 3 - 5 L (Boulton *et al.*, 2003) and 10 L (Danielopol, 1976). The Bou-Rouch technique is simple, fast, low cost and may be used in long term monitoring study because it does not modify for a long time the hyporheic zone characteristics.

No study has examined the efficiency and accuracy of these two methods in combination with changes in the grain size characteristics of the rivers. The impact of grain size characteristics on sampling efficiency is essential to consider, because rivers are widely disturbed by excessive anthropogenic inputs of fine sediments leading to substrate colmation. This percentage of fine sediment has direct effects on the size and availability of the interstitial habitat (Brunke & Gonser, 1997; Gayraud & Philippe, 2003). It also affects invertebrate density, richness, and dominant biological traits (Descloux *et al.*, submitted a,b). The interaction between substrate composition and sampling efficiency is thus crucial for the evaluation of river functioning.

The objective of this study was to determine how the percentage of fine sediment change the composition and structure of invertebrate assemblages obtained with two sampling techniques, i.e. the freeze coring (noted FC) and the Bou-Rouch pumping (noted BR). To reach this objective, we sampled two reaches (one heavily and one lightly clogged) in three rivers at three depths. We hypothesized that increasing percentage of fine sediment should change the invertebrate densities, taxonomic richness, and assemblage metrics in a different way according to the sampling methods (hypothesis H1) with a more acute differences between techniques with depth in heavily clogged reaches than in the lightly clogged reaches (hypothesis H2) because of a decreasing efficiency of pumping due to the filtering effect of fine particles on invertebrates (Scarsbrook & Halliday, 2002).

MATERIAL AND METHODS

Study sites

Two reaches differing in their fine sediment content were sampled within three rivers: the Drôme River (fourth-order stream, braided river, mean altitude of 288 m), the Usses River (fourth-order stream, straight river, 348 m) and the Isère River (sixth-order stream, straight river, 416 m). The Drôme River catchment mainly consists of limestone whereas the Usses River catchment is mainly composed of limestone and marl. The Isère River catchment is composed of granite and marl. The land-uses of the three catchments is similar, mostly natural with sparse agriculture areas. Streambeds are dominated by coarse mineral

substrate (pebbles and cobbles) mixed with various amounts of sand, silt and clay. The Drôme River had the coarser bed sediment (D50 ranging from 32 to 54.6 mm) compared to the 2 other rivers (D50 ranging from 11.5 to 42.6 mm for the Usse River and from 18.4 to 38.8 mm for the Isère River). The sorted index highlighted a very poorly-sorted substrate and high grain size heterogeneity (Descloux *et al.*, 2010). The Isère River reaches were located in a mountainous catchment and the surface water was colder (mean temperature of 9.0°C) than in the Drôme (13.6°C) and Usse (15.3°C) River reaches located in a more lowland context.

The reaches were selected according to their percentage of fine sediment using the freeze-coring technique (Stocker & Williams, 1972). In each reaches, we sample 3 replicate cores to determine the grain size distribution and the porosity at 3 different depths (first layer (noted S1): strata 0-20 cm, intermediate layer (noted S2): strata 20-40 cm and deep layer (noted S3): strata 40-60 cm). Reaches were then classified into heavily clogged (noted HC) and lightly clogged (noted LC) reaches according to the PFS and porosity (Table 1 and Descloux *et al.*, 2010 for complete details). Reaches were 100 m long and sampling points were positioned in a downwelling zone at the upstream end of a riffle.

Table 1: Percentages of interstitial fine sediment (< 2 mm) and porosity for each stratum of the cores (n=3, means \pm 1 SD) in the heavily clogged (HC) and lightly clogged (LC) reaches (adapted from Descloux *et al.*, 2010 and Nogaro *et al.*, 2010).

Rivers	DROME		USSES		ISERE	
	HC	LC	HC	LC	HC	LC
% of Fine sediment < 2mm						
S1	10.0 (3.7)	7.9 (7.9)	23.5 (18.7)	6.5 (4.0)	29.3 (2.7)	11.9 (1.9)
S2	14.4 (2.4)	11.2 (4.7)	50.2 (24.2)	10.2 (1.9)	27.6 (1.1)	22.8 (3.7)
S3	16.2 (3.8)	11.2 (2.8)	69.3 (26.6)	7.5 (0.8)	27.5 (2.3)	28.0 (7.4)
Effective porosity (%)						
S1	4.2 (0.3)	6.4 (3.5)	1.2 (1.6)	12.6 (6.1)	2.6 (0.9)	9.3 (1.7)
S2	4.7 (4.7)	8.7 (1.7)	0.2 (1.0)	8.6 (1.9)	3.4 (1.6)	4.3 (0.4)
S3	3.3 (0.3)	10.3 (1.1)	0 (0)	11.7 (3.3)	5.2 (1.5)	3.8 (0)

The interstitial waters of the three rivers were well oxygenated (ranging from 9.0 to 12.5 mg.L⁻¹) except for one HC reach of the Usse River where a vertical gradient was recorded

(ranging from 1.4 to 9.5 mg.L⁻¹). The interstitial waters were warm (from 9.2 to 17.4°C) and had low to moderate nutrient contents.

Invertebrate sampling

Hyporheic invertebrates were collected with the FC and BR techniques at the head of a single riffle spaced by a maximum of 2m to reduce the effects of small-scale habitat variability.

The Bou Rouch pump was first used at three depths (i.e., S1 = -10, S2 = -30 and S3 = -50 cm deep). Six liters of water were pumped at a constant rate of 4 L.min⁻¹ (Boulton *et al.*, 1997). Samples were filtered through a 63 µm mesh sieve. Invertebrates retained on the sieve were preserved in 70 % isopropyl alcohol and then identified to the lowest taxonomic level possible and enumerated. A total of 51 samples were collected, however 3 samples were missing in the HC reach of the Usses River where it was not possible to pump water (U/HC/S2/3, U/HC/S3/2, and U/HC/S3/3, code as River/reach/depth/replicate).

The standpipe used for the freeze coring technique was driven into the substrate and set on site for one week to allow invertebrates to recover after the insertion (Marchand, 1995). 25 L of liquid nitrogen were inserted in the standpipe, the frozen core was extracted from the sediment using a tripod and a winch. Each core was then divided in 3 strata (S1 = 0-20, S2 = 20-40 and S3 = 40-60 cm deep) and stored in plastic bags. They were left frozen until their analysis in the laboratory. The same strata were used for PFS analysis and invertebrate sampling. Invertebrates were elutriated before grain size analysis and filtered through a 63 µm mesh sieve. Invertebrates retained on the sieve were preserved in 70 % isopropyl alcohol and then identified to the lowest taxonomic level possible and enumerated. A total of 47 samples were collected. Seven samples were missing due to freeze problems (D/HC/S2/1, D/HC/S3/1, D/LC/S1/3, U/H/S1/2, U/LC/S1/3, I/LC/S3/1 and I/LC/S3/2).

Data treatment

Invertebrate abundances from freeze coring technique were standardised for each strata to a sediment volume of 1 dm³ for the FC samples and 1 L for the BR samples. We assumed that densities could not be compared because the BR technique collected interstitial waters from an unknown area depending on several factors such as hydraulic conductivity or sediment heterogeneity. Therefore the densities obtained with BR technique cannot be transformed in a volume of sediment.

Densities, taxonomic richness and invertebrate metrics obtained with the two techniques were tested with the view to identify their ability to detect significant differences in rivers, colmation classes and depths using a 3-ways Nested Anova. Tukey post-hoc multiple comparison tests were used to detect the pairwise differences. The design was a 3 (Drôme, Usses and Isère Rivers) by 2 (HC and LC reaches) by 3 (S1, S2 and S3) ANOVA, with reaches nested within rivers, depths nested within reaches. Differences in taxonomic richness obtained by the two techniques were test using a 4-ways Nested Anova. Tukey post-hoc multiple comparison tests were used to detect the pairwise differences. The design was the same as for the 3-way ANOVA plus the technique (BR and FC) nested within depths/reaches/rivers. Data were $\log(x+1)$ transformed for densities and taxonomic richness and arcsin transformed for percentages.

The similarities between invertebrate assemblages (obtained with the 2 techniques between the HC and LC classes) were calculated using the Bray-Curtis coefficient (Bray & Curtis, 1957). The similarity matrix was then plotted using a MDS ordination. A two-way cross ANOSIM (Analysis of similarities – Warwick, Clarke & Gee, 1990) was used to test the null hypotheses h_0 (no technique effect on invertebrate assemblages) and h_1 (no clogging effect on invertebrate assemblages). The similarity percentage “SIMPER” (Clarke, 1993) was used for the identification of the taxa that contributed the most to the differentiation between techniques (clogging effect was nested within techniques).

RESULTS

Taxonomic richness

Similar results were obtained for both techniques for the total taxonomic richness with 69 taxa for the Bou-Rouch technique (taxonomic richness ranging from 0 to 20 taxa in both the HC and LC reaches) and 70 with the freeze coring technique (from 0 to 26 taxa in HC reaches and 8 to 25 taxa in the LC reaches).

The mean taxonomic richness measured at each depth with the two sampling methods were not different except for the strata S3 of the HC reach of the Usses River where BR method gave a significantly higher taxonomic richness (Figure 1; Tukey HSD post hoc test, $p < 0.05$). No significant change of taxonomic richness with depth was measured with the BR method, while a significant decrease was observed with the FC method ($Df = 35$, $F = 7.7$ $p < 0.001$; Figure 2 and Table 2). The TukeyHSD post hoc test has shown a significant decrease in

taxonomic richness between S1 and S3 for the Isère River ($p < 0.05$), S2 and S3 ($p < 0.001$) and S1 and S3 ($p < 0.001$) of the Usses River.

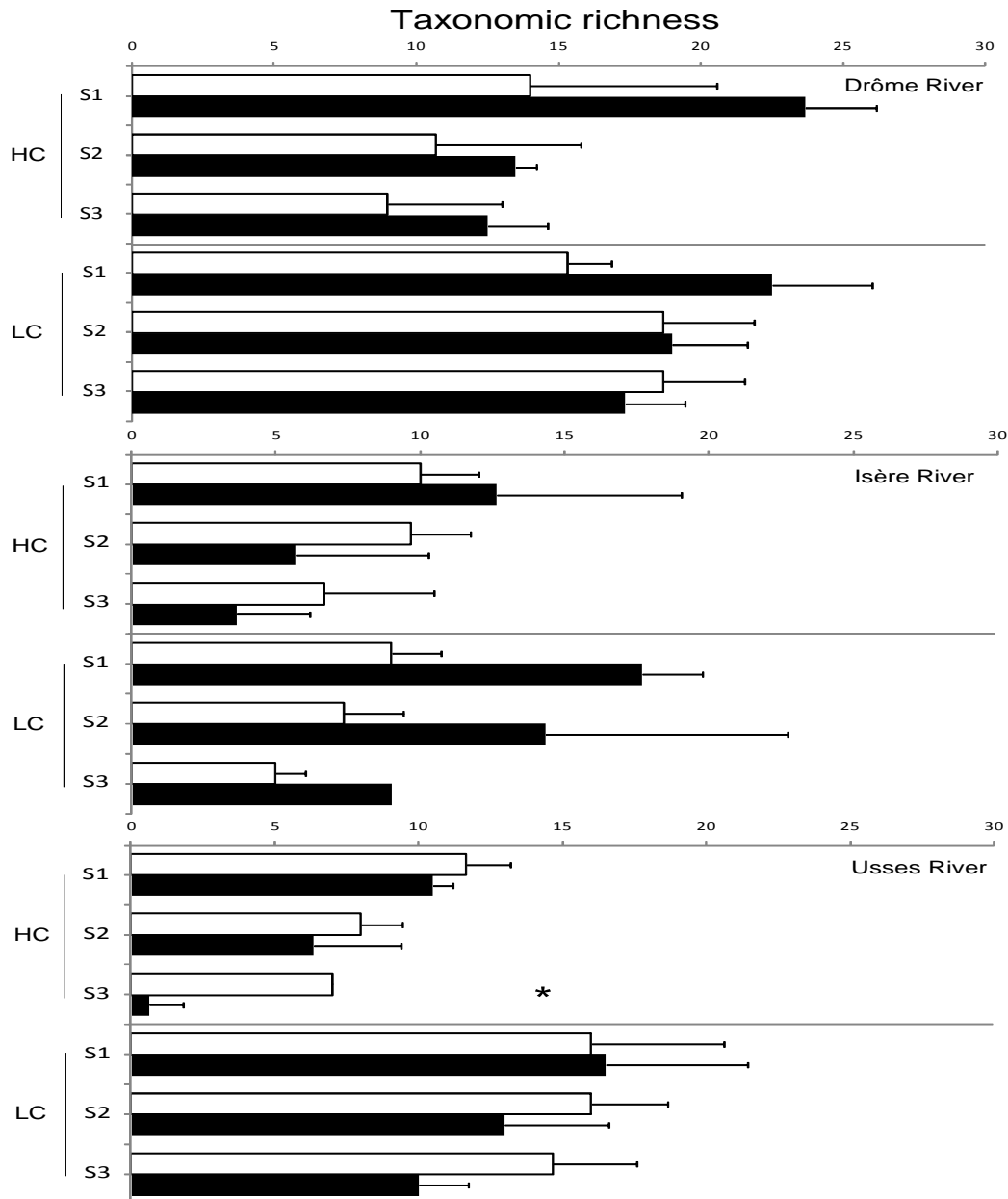


Figure 1: Differences (4-way nested ANOVA) in taxonomic richness between the two techniques (Bou-Rouch = white bars and Freeze coring = black bars), the class of clogging (HC and LC) for each strata (S1 = Strata1, S2 = Strata 2 and S3 = strata 3) and Drôme, Usses and Isère Rivers. (*) significant difference at $p < 0.05$.

When the list of identified taxa is considered, one Plecoptera (*Perla sp.*), two Trichoptera (*Diplectrona felix* and *Sericostoma sp.*), one Coleoptera (*Limnius sp.*), one Crustaceans (Niphargidae) and five Mollusca (Sphaeriidae, Bithynidae, Physidae, Planorbidae and Valvatidae) were collected in the LC reaches but were absent from the HC reaches when we consider the BR technique. In contrast, three Trichoptera (Rhyacophilidae, Hydroptilidae and Philopotamidae), two Coleoptera (Dryopidae and Dysticidae), one Crustaceans (Niphargidae), one Mollusca (Hydrobiidae) and the Copepoda Harpacticoida were collected in the LC reaches but absent from the HC reaches when we used the FC technique.

In both LC and HC reaches, the BR technique was not able to collect some EPT taxa (Perlidae, Perlodidae, Nemouridae, Rhyacophilidae, Hydroptilidae, Leptoceridae, Heptageniidae) and the FC technique did not collect some Diptera (Tipulidae, Tabanidae), Mollusca (Bithynidae, Bithinelliidae, Physidae) and Cladocera.

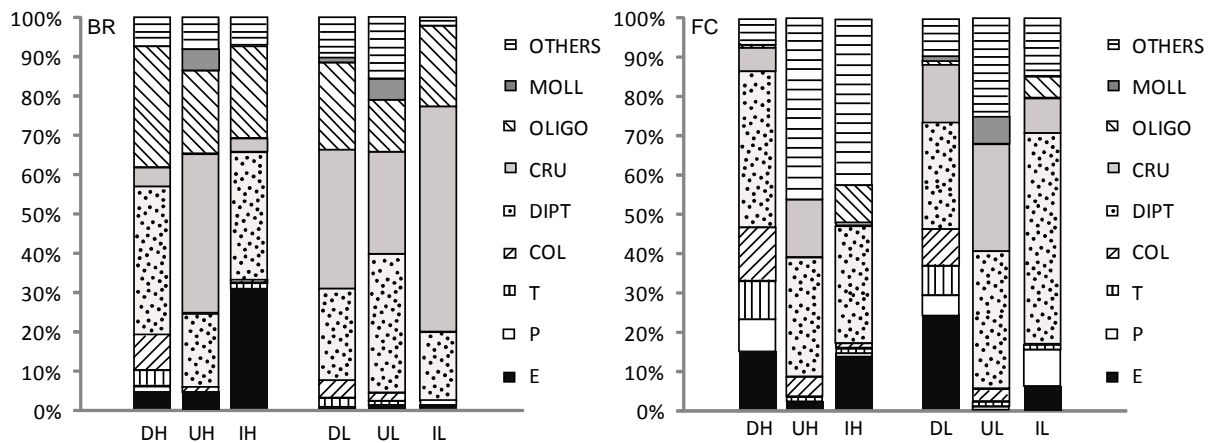


Figure 2: Relative abundance of invertebrate assemblages in BR (Bou-Rouch) and FC (Freeze coring) samples (n=3). D= Drôme River, U = Usses River and Isère River. HC = heavily clogged and LC = lightly clogged). E = Ephemeroptera, P = Plecoptera, T = Trichoptera, Col = Coleoptera, Dipt = Diptera, Cru = Crustacea, Oligo = Oligochaeta, Moll = Mollusca.

Table 2: Results of the 3-way nested Anova on the density, taxonomic richness and different metrics obtained with the Freeze coring and Bou-Rouch techniques. Significance level $P < 0.001$, $P < 0.01$, $P < 0.05$, n.s = non significant.

Parameters	Bou-Rouch									Freeze coring										
	Rivers			Colmation/rivers			Observed trend	Depth x PFS/rivers			Rivers			Colmation/rivers			Observed trend	Depth x PFS/rivers		
	DF	F	P	DF	F	P		DF	F	P	DF	F	P	DF	F	P		DF	F	P
Density	2	5.3	<0.001	3	51.7	<0.001	-	12	1.6	n.s	2	11.6	<0.001	3	21.5	<0.001	-	12	4.3	<0.001
Taxo. richness	2	12.4	<0.001	3	9.1	<0.001	-	12	1.5	n.s	2	19.9	<0.001	3	9.6	<0.001	-	12	2.9	<0.01
H'	2	18.6	<0.001	3	6.2	<0.01	-	12	2.6	<0.05	2	0.2	n.s	3	1.2	n.s	-	12	0.5	n.s
% Insects	2	4.1	<0.05	3	19.3	<0.001	+	12	2.0	<0.05	2	32.5	<0.001	3	8.0	<0.001	-	12	4.7	<0.001
% EPT	2	13.7	<0.001	3	23.5	<0.001	+	12	1.2	n.s	2	29.5	<0.001	3	0.8	n.s	-	12	1.3	n.s
% E	2	11.1	<0.001	3	21.4	<0.001	+	12	1.7	n.s	2	17.4	<0.001	3	1.2	n.s	-	12	0.3	n.s
% P	2	1.1	n.s	3	0.6	n.s	-	12	0.7	n.s	2	7.1	<0.01	3	5.6	<0.01	-	12	0.8	n.s
% T	2	9.2	<0.001	3	1.7	n.s	-	12	2.4	<0.05	2	41.0	<0.001	3	1.0	n.s	-	12	8.3	<0.001
% Crustaceans	2	9.6	<0.001	3	46.7	<0.001	-	12	4.9	<0.001	2	12.0	<0.001	3	3.5	<0.05	-	12	2.2	n.s
% Diptera	2	0.5	n.s	3	7.0	<0.001	-	12	2.2	<0.05	2	0.1	n.s	3	2.4	<0.05	-	12	1.0	n.s
% Coleoptera	2	11.0	<0.001	3	2.8	<0.05	-	12	0.7	n.s	2	56.6	<0.001	3	1.3	n.s	-	12	1.9	n.s
% Oligochaeta	2	3.1	<0.05	3	2.5	n.s	-	12	2.9	<0.01	2	12.8	<0.001	3	0.7	n.s	-	12	0.5	n.s
% Chironomidae	2	0.5	n.s	3	6.2	<0.001	-	12	2.2	<0.05	2	0.2	n.s	3	2.7	<0.05	-	12	0.9	n.s
% Meiofauna	2	10.6	<0.001	3	39.9	<0.001	-	12	4.9	<0.001	2	10.4	<0.001	3	6.0	<0.01	-	12	5.5	<0.001
% Copepoda	2	24.9	<0.001	3	69.3	<0.001	-	12	6.2	<0.001	2	0.8	n.s	3	9.3	<0.001	-	12	1.4	n.s
% Ostracoda	2	3.9	<0.05	3	0.3	n.s	-	12	0.4	n.s	2	14.4	<0.001	3	2.0	n.s	-	12	1.7	n.s

Invertebrate assemblage metrics

Invertebrate densities measured with the BR technique ranged from 0 to 41.8 ind.L⁻¹ in the HC reaches (S1 = 15.6 ± 11.9; S2 = 14.4 ± 11.0 and S3 = 6.5 ± 4.2) and from 5.3 to 148.8 ind.L⁻¹ in the LC reaches (S1 = 18.4 ± 11.3; S2 = 58.5 ± 38.5 and S3 = 39.5 ± 15.4). With the FC technique, densities ranged from 0 to 53.0 ind.dm³ in the HC reaches (S1 = 29.3 ± 13.6; S2 = 7.4 ± 6.4 and S3 = 3.6 ± 4.0) and from 14.6 to 229.5 ind.dm³ in the LC reaches (S1 = 113.1 ± 66.1; S2 = 53.2 ± 62.1 and S3 = 31.2 ± 22.0). Densities cannot be directly compared between the two methods.

In the five dominant taxa sampled in LC reaches, three were similar with the BR and the FC techniques (Orthocladinae, Hydracarina and *Caenis* sp.), but the two others were different: the Cyclopoida and the Oligochaeta with the BR method, and the Tanypodinae and the *Gammarus* sp. with the FC method. In the HC reaches, two taxa were similar with the two techniques (i.e. Orthocladinae and Nematoda), while three others differed: the Cyclopoida, the Oligochaeta, and the Hydracarina with the BR method and the *Caenis* sp., the Chironominae and the *Esolus* sp. with the FC method. The mean relative abundances of the major invertebrate groups (Figure 2) showed differences between HC and LC reaches for both techniques. LC reaches had higher percentages of Crustaceans compared to the HC reaches for BR and FC techniques (Df = 1, F = 17.7, P < 0.001 for BR and Df = 1, F = 8.3, P < 0.01 for FC) and higher percentages of Mollusca (Df = 1, F = 9.5, P < 0.01) for the FC technique only. By contrast LC reaches presented lower percentages of Ephemeroptera (*Baetis* sp. Df = 1, F = 7.3, P < 0.01) and Oligochaeta. (Df = 1, F = 4.9, P < 0.05) than the HC reaches with the BR technique while only the group 'Other' (mostly Nematoda Df = 1, F = 3.9, P < 0.05) followed this pattern with the FC technique.

Density, taxonomic richness and 14 other metrics obtained with the BR and FC techniques were analyzed to detect the effects of colmation (nested in rivers) and depth (nested in rivers and colmation) (Table 2). The number of tested metrics that significantly differed among colmation and depth were higher with the BR technique than with the FC technique. 12 of the 16 tested metrics have detected a colmation effect with the BR technique while only 9 were significant with the FC technique. Seven metrics significantly varied with colmation in samples from both techniques (i.e. density, taxonomic richness, % Crustaceans, % Diptera, % Chironomidae, % Meiofauna and % Copepoda significantly decreased with colmation). Four other metrics varied with colmation using the BR method (H', % EPT, and % Ephemeroptera, % Coleoptera) while only one metric (the % Plecoptera) significantly

decreased with colmation with the FC method. The value of % Insects showed contrasted trends: it increased with colmation with the BR method while it decreased when the FC method was used.

9 of the 16 tested metrics have detected a depth effect with the BR technique while only 5 were significant with the FC technique. Three metrics significantly decreased with depth for both techniques (i.e. % Insects, % Trichoptera, and % Meiofauna), 6 metrics significantly decreased with depth when using the BR technique (i.e. H', % Crustaceans, % Diptera, % Oligochaeta, % Chironomidae and % Copepoda), while only 2 when using the FC method (i.e. density and taxonomic richness).

Structure of invertebrate assemblages

The results of the two-dimensional MDS ordinations based on the similarities of the HC and LC invertebrate assemblages (Figure 3) shows clear differences between the two techniques according to the depth considered.

The MDS ordination of the invertebrate assemblages collected with the BR technique (Figure 3 left panels; 2D stress value of = 0.1, 0.07 and 0.07 for each depth respectively) highlighted differences between HC and LC reaches of the three rivers and for the three depths (S1, S2, and S3). The invertebrate assemblages can be clearly separated along the first dimension (ANOSIM; colmation effect S1 R=0.36, P=0.001, S2 R=0.77, P=0.001, and S3 R=0.88, P=0.001). In contrast, the MDS ordination obtained with the samples from the FC technique (Figure 3 right panels; 2D stress value of = 0.12, 0.12 and 0.05 for each depth respectively) only significantly separate HC and LC reaches on the first dimension for S2 and S3 depth (ANOSIM; colmation effect S2 R=0.36, P=0.006, and S3 R=0.46, P=0.009), while the samples from the S1 depth did not significantly differ. Finally, the ANOSIM between sampling techniques revealed a significant difference in invertebrate assemblages collected with the 2 sampling techniques for S1 (R = 0.64 P = 0.001), S2 (R = 0.26 P = 0.002) and S3 (R = 0.19 P = 0.006).

Species that contribute to the differentiation between HC and LC reaches were identified with a SIMPER analysis. For the BR technique, only three taxa contributed for more than 50% of the dissimilarities between the HC and LC reaches (i.e. the Oligochaeta, the Orthocladinae and the Cyclopoida) with dissimilarities of 50.3%, 63.2% and 64.4% for S1, S2 and S3 respectively, while for the FC technique, dissimilarities between HC and LC reaches due to the three first taxa were low: 21.7% for the S1 strata (explained by the Orthocladinae, the

Gammarus sp. and the Hydracarina), 23.4% for S2 (explained by the Orthocladiinae, the Cyclopoida and Nematoda), and 29.6% for S3 (explained by the Orthocladiinae, the Cyclopoida and the Hydracarina).

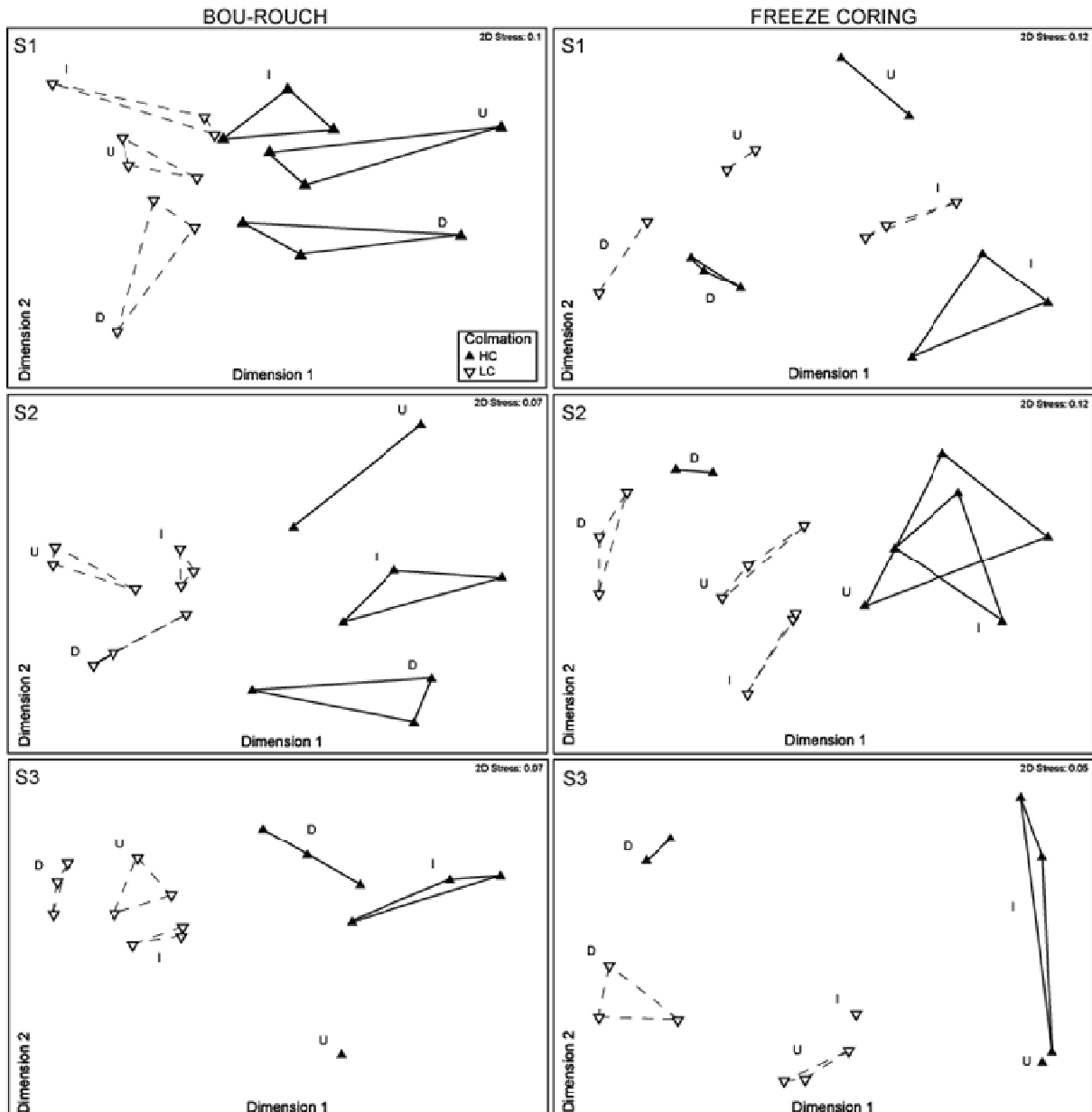


Figure 3: NMDS of the invertebrate assemblages between heavily clogged (HC) and lightly clogged (LC) reaches and techniques (BR: Bou-Rouch and FC: Freeze coring) for each strata S1, S2 and S3.

Invertebrate assemblage similarities between techniques

The percentages of similarities between assemblages sampled with the two techniques were always very low (< 10%) for the first strata (Figure 4) but without significant differences between HC and LC reaches. It increased at the S2 and S3: the percentages of similarities of S2 ranged between 3% and 10% in HC reaches and between 18% and 36% in the LC reaches. They were significantly higher ($p < 0.01$) in the LC than in the HC reaches of the Usses River. The percentages of similarities of S3 ranged between 1% and 12% in HC reaches and between 22% and 34% in the LC reaches. They were significantly higher ($p < 0.05$) for the LC compared to HC reaches of the Drôme and Usses Rivers.

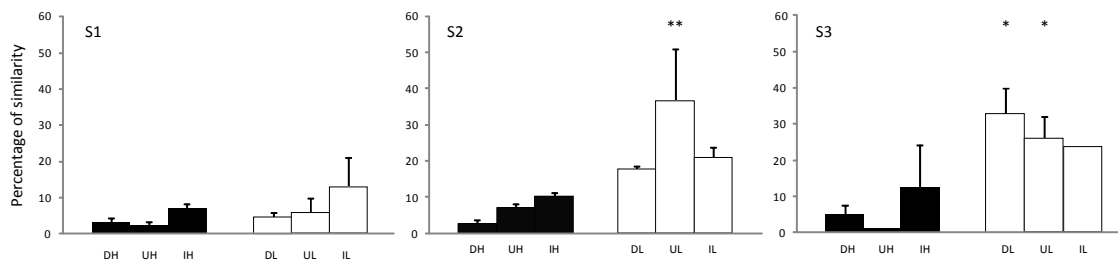


Figure 4: Mean percentages of similarities between the invertebrate assemblages from the 2 sample techniques (Freeze coring and Bou-Rouch) for each strata (S1 = Strata 1, S2 = strata 2 and S3 = Strata 3) and clogging (HC: black bars and LC = white bars). D = Drôme river, U = Usses river and I = Isère river, $n=3$ (± 1 sd). (*) $p < 0.05$ and (**) $p < 0.01$.

DISCUSSION

The accuracy and the efficiency of hyporheic invertebrate sampling methods have been an important topic of several studies, but most of them have focused on defining the optimal sample size (Boulton *et al.*, 2003, 2004; Hunt & Stanley, 2000). Very few studies compared the results obtained with different methods (Fraser & Williams, 1997; Mauclair *et al.*, 1998; Scarsbrook & Halliday, 2002) and even fewer among various substratums with different grain size compositions. However, it is one of the criteria suggested by Bretschko & Klemens (1986) to identify an effective sampling technique. Our study allows the comparison of hyporheic invertebrate assemblages between highly and lowly clogged reaches using two very common sampling techniques; the Bou-Rouch pumping sampler (BR; Bou & Rouch, 1967) and the Freeze Coring sampler (FC; Stoker and Williams, 1972; Bretschko and Klemens, 1986) and highlights the importance of defining a sampling strategy in accordance with grain size characteristics of the rivers.

Influence of colmation on the composition and structure of the hyporheic invertebrates collected with the two techniques

Our results have shown that both the BR and the FC techniques were able to detect a significant decrease in taxonomic richness with colmation contrary to our first hypothesis. Both techniques were able to collect the same taxonomic richness whatever the colmation class while some taxa have been collected only in BR or FC samples. We confirmed that some taxa belonging to the insects (some Plecoptera, Ephemeroptera and Trichoptera) were thus not or poorly collected with the BR technique as indicated in previous studies (Frazer & Williams, 1997) probably because of their large size or substrate attachment ability. On the other hand, the FC technique under-estimated the taxonomic richness of the Diptera, Mollusca and Crustaceans. The differences between techniques may be due to specific bias in collecting some taxa more than to their capacity to collect invertebrates in contrasted grain size substrates. Our results poorly support the filtering effect on taxonomic richness highlighted by Frazer & Williams (1997). This effect was low in both HC and LC reaches. It seems that the pumping rate was strong enough to collect most of the invertebrate families and genus even the organisms that have the ability to resist to the suction. We confirmed the assumption of Hunt & Stanley (2000) of the importance to reach the highest pumping rate possible with the available equipment and the streambed characteristics. Nevertheless, our study is limited to the downwelling zones of riffle heads where the invertebrate assemblages were dominated by benthic invertebrates. These results must be compared with upwelling zones or other habitats where the BR technique is more variable in efficiency (Boulton *et al.*, 2004) and where invertebrate assemblages are less dominated by Insects and permanent hyporheos and where subterranean species are more abundant.

Direct comparison of densities obtained with the two techniques is not possible because pump sample is known to collect water and invertebrates from a large and unknown area (Danielopol & Niederreiter, 1987; Palmer & Strayer, 1996; Frazer & Williams, 1997; Scarsbrook & Halliday, 2002). The area that is drained depends on the porosity, the heterogeneity of the substrate (Gibert, 1994; Mauclaire *et al.*, 1998) and certainly on the percentage of fine sediment. Moreover, it has been thought that porosity and hydraulic conductivity changes may modify the substrate sample volume (Boulton *et al.*, 2004) and hinder the comparison of pumping samples (Scarsbrook & Halliday, 2002) in affecting invertebrate density. In addition to large volume sampled, it is reasonable to think that only a fraction of invertebrates were collected with the BR technique. This could explain the under-estimation of the total invertebrate density observed with the BR technique.

Another difference between the two techniques lies in the fact that the percentage of insects significantly increased with colmation with the BR technique while it decreased with the FC technique. The increase obtained with the BR technique is mainly due to the increase of the percentage of EPT, a difference that was not significant with the FC technique. The number of EPT first stage larvae was high in BR samples and especially in highly clogged sites because these tiny animals (e.g. Plecoptera) were certainly less affected by the reduction of space in the substrate. In contrast, the first stage larvae were less abundant in FC sample and seemed more affected by the freezing. The larvae sizes are therefore of importance in sampling efficiency and seasonal variability in sampling efficiency must be investigated along the seasonal cycle.

The percentage of similarities between the two techniques was very low in HC reaches and slightly higher in LC reaches. This indicates that the two sample techniques give a relatively different picture of the invertebrate assemblages when the colmation level differs (confirming our first hypothesis), maybe linked to the bias explained above. Nevertheless, the changes in the similarities between invertebrate assemblages collected with the two techniques with colmation level confirmed our second prediction. The Oligochaeta is one of the three taxa that vary between HC and LC with the BR technique and poorly changed with the FC technique. The very low abundances of Oligochaeta in FC samples could be due to the destruction of these organisms during the freezing. Similar freezing effect may be detected in other soft body organisms (e.g. some Plecoptera, and Ephemeroptera) and some Crustaceans (e.g. the Cladocera that were never found in FC samples). These organisms may be partly destroyed by the freezing or during the melting and were then difficult to count and identify. This could be a problem for the assessment of the effect of substrate and habitat modification in streams and must be considered for the definition of the sampling strategy.

Influence of depth / colmation class interaction on the composition and structure of the hyporheic invertebrates collected with the two techniques

Total density and taxonomic richness of hyporheic invertebrates generally decreases with depth (Richards & Bacon 1994; Brunke & Gonser, 1997; Weigelhofer & Waringer 2003) but this trend was significant only for the FC technique. Nevertheless, the BR technique has detected a higher number of metrics with significant decrease with depth compared to the FC technique. Our second hypothesis cannot then be fully supported by our results. The lack of effect on the total density and the total taxonomic richness in the samples obtained with the BR suggest that the S2 and S3 strata were not affected by the pumping of the S1 strata. The

BR technique seems to collect interstitial water on an horizontal layer and to be poorly affected by a mixing of the different strata.

The BR technique presented significant differences in the invertebrate assemblages with colmation for each depth while the FC technique did it only for the 2 deeper strata. We observed during the experimentation some problems with the freezing of this first S1 stratum that can explain this result. The volumes of the samples of S1 were systematically lower than the volume of the other strata due to freezing efficiency (higher temperature of the surface water, loss of large particles when the core was retrieved). Even if electro-positioning and the definition of a settling period improved invertebrate sampling, Marchant (1988) highlighted other perturbation types caused by the deflector device in the reduction of the current velocity before freezing and resulting in the flight of some surface mobile taxa. These disturbances will affect the invertebrates of the uppermost strata and perturb the comparison between HC and LC reaches.

Conclusion; advantages and disadvantages of using these two techniques in clogged substrates

BR and FC methods have respective advantages that can be essential according to the objective of the study. For instance, the FC method allows quantitative and qualitative invertebrate samples (at least for the S2 and S3 strata) that can be correlated with the environmental characteristics of the river. FC cores can also be divided in different strata to study the vertical distribution of the fauna. One limitation consists in the poor state of the organism collected, especially soft body organisms (such as the Oligochaeta) that hinders a precise taxonomic determination and counting. The observed problem with the first strata could also impede some studies that include both benthic and hyporheic zones. This technique is labor intensive and allows a small number of replicate samples. Finally, it is a rather destructive technique that cannot be applied for a temporal study at a site.

The BR technique must be limited to qualitative or semi-quantitative studies, but our study demonstrates that it is an efficient method whatever the grain size characteristics of the river. Its use authorizes repeated pumping at different depths for a comprehensive study of the vertical stratification of the hyporheic fauna. The degradation of invertebrate body is limited even for soft body animals. This technique is simple, fast, and economically reasonable. It allows a high number of replication and could be thus used for temporal studies.

In conclusion, the BR technique can be proposed for studies of the effects of substrate change on faunal assemblages. It has the advantage to allow simultaneous sampling of invertebrates, water and microbes, but this technique should be used for qualitative assessment as there remains some uncertainties regarding the correct evaluation of invertebrate density.

ACKNOWLEDGMENT

We are grateful to Michel Philippe for its help with the fieldwork and laboratory and to the Zone Atelier Bassin du Rhône (ZABR) for information and contacts. The lead author (SD) was funded by a grant from Electricité De France, the second author (TD) by the CEMAGREF, and the senior author (PM) by an Agence Nationale de la Recherche (ANR) program 'InBioProcess' (ANR-06-BDIV-007).

REFERENCES

- Bou C. & Rouch R.** (1967). Un nouveau champ de recherches sur la faune aquatique souterraine. *Compte Rendu Hebdomadaire des Séances Académiques Paris*, **265**: 369–370.
- Boulton A.J., Dole-Olivier M-J. & Marmonier P.** (2003). Optimizing a sampling strategy for assessing hyporheic invertebrate biodiversity using the Bou Rouch method: Within-site replication and sample volume. *Archiv für Hydrobiologie*, **156**: 431-456.
- Boulton A.J., Dole-Olivier M-J. & Marmonier P.** (2004). Effects of sample volume and taxonomic resolution on assessment of hyporheic assemblage composition sampled using a Bou-Rouch pump. *Archiv für Hydrobiologie*, **159**: 327-355.
- Boulton A.J., Scarsbrook M.R., Quinn J.M. & Burrell G.P.** (1997). Land-use effects on the hyporheic ecology of five streams near Hamilton, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **31**: 609-622.
- 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
- Bray J.R. & Curtis J.T.** (1957). An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, **27**, 325-349.
- Bretschko G. & Klemens W.** (1986). Quantitative methods and aspects in the study of the interstitial fauna of running waters. *Stygologia*, **2**: 279-316.
- Brunke M. & Gonser T.** (1997). The ecological significance of exchange processes between rivers and groundwater. *Freshwater Biology*, **37**, 1-33.
- Clarke K.R.** (1993) Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, **18**: 117-143.
- 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.
- Danielopol D. & Niederreiter R.** (1987). A sampling device for groundwater organisms and oxygen measurement in multi-level monitoring wells. *Stygologia*, **3**: 252-263.
- Descoux S., Datry T., Philippe M. & Marmonier P.** (2010). Comparison of Different Techniques to Assess Surface and Subsurface Streambed Colmation with Fine Sediments. *International Review of Hydrobiology*, **95**: 520-540.

- Descloux S., Datry T. & Usseglio-Polatera P.** (2011). Trait based structure of invertebrates along a gradient of sediment colmation: benthos versus hyporheos responses. *Submitted in Hydrobiologia*.
- Descloux S., Datry T. & Marmonier P.** (in prep). Benthic and hyporheic invertebrate assemblages along a gradient of increasing streambed colmation by fine sediment. *in prep*.
- Dole-Olivier M.-J., Marmonier P. & Befy J.-L.** (1997). Response of invertebrates to lotic disturbance: is the hyporheic zone a patchy refugium? *Freshwater Biology*, **37**: 257-276.
- Fraser B.G. & Williams D.D.** (1997). Accuracy and precision in sampling hyporheic fauna. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **54**: 1135-1141.
- Gayraud S. & Phillippe 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.
- Gibert J., Dole-Olivier M.-J., Marmonier R. & Vervier P.** (1990). Surface water-groundwater ecotone. – In: Naiman, R. J. & Décamps, H. (eds): *The Ecology and Management of Aquatic-Terrestrial Ecotones*. – UNESCO, Paris, pp. 199 – 225
- Gibert J., Stanford J.A., Dole-Olivier M.J. & Ward J.V.** (1994). Basic attributes of groundwater ecosystems and prospects for research. In: *Groundwater Ecology*, J. Gibert, D.L. Danielopol et Stanford. J.A. (Eds), Academic Press, San Diego, 7-40.
- Gibert J., Ginet R., Mathieu J., Reygrobellet J.L. & Seyed-Reihani S.** (1977). Structure et fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône français. IV- Le peuplement des eaux phréatiques, premiers résultats. *Annales de Limnologie*, **13**: 83-97.
- Hunt G.W. & Stanley E.H.** (2000). An evaluation of alternative procedures using the Bou-Rouch method for sampling hyporheic invertebrates. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **57**: 1545-1550.
- Maridet L., Wasson J. & Philippe M.** (1992). Vertical distribution of faune in the bed sediment of three running water sites: influence of physical and trophic factors. *Regulated Rivers*, **7**: 45-55.
- Marchant R.** (1988). Vertical distribution of benthic invertebrates in the bed of the Thomson River, Victoria. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, **39**: 775–784.
- Marchant R.** (1995). Seasonal variation in the vertical distribution of hyporheic invertebrates in an Australian upland river. *Archiv Für hydrobiologie*, **134**: 441–457.

- Marmonier P. & Creuzé des Châtelliers M.** (1991). Effects of spates on interstitial assemblages of the Rhône River. Importance of spatial heterogeneity. *Hydrobiologia*, **210**: 243-251.
- Mauclaire L., Marmonier P. & Gibert J.** (1998). Sampling water and sediment in interstitial habitats: a comparison of coring and pumping techniques. *Archiv Für hydrobiology*, **142**: 111-123.
- Nogaro G., Datry T., Mermillod-Blondin F., Descloux S. & Montuelle B.** (2010). Influence of streambed sediment clogging on microbial processes in the hyporheic zone. *Freshwater Biology*, **55**: 1288-1302.
- Olsen D.A., Matthaei C.D. & Townsend C.R.** (2001). Influence of reach geomorphology on hyporheic communities in a gravel-bed stream. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **35**: 181-190.
- Olsen D.A., Matthaei C.D. & Townsend C.R.** (2002). Freeze core sampling of the hyporheos: implications of use of electropositioning and different settling periods. *Archiv Für Hydrobiology*, **154**: 261-274.
- Orghidan T.** (1959). Ein neuer Lebensraum des unterirdischen Wassers, der hyporheische Biotop. *Archiv Für Hydrobiology*, **55**: 392-414.
- Palmer M.A. & Strayer D.S.** (1996). Chapter 15. Meiofauna. *In Methods in stream ecology*. Edited by F.R. Hauer and G.A. Lamberti. Academic Press, New York. pp. 315-337.
- Palmer M. A., Bely A. E. & Berg K. E.** (1992). Response of invertebrates to lotic disturbance. A test of the hyporheic refuge hypothesis. *Oecologia*, **89**: 182-194.
- Pospisil P.** (1992). Sampling methods for groundwater animals of unconsolidated sediments. *In The natural history of biospeleology*. Edited by A.I. Camacho. Monografias del Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, Spain. pp. 108-134.
- Puig M.A., Sabater F. & Malo J.** (1990). Benthic and hyporheic fauna of mayflies and stoneflies in the Ter River basin (NE-Spain). In: I.C. Campbell (Editor), *Mayflies and stoneflies*. Kluwer Academic Publishers, pp. 255-258.
- Richards C. & Bacon K.L.** (1994). Influence of fine sediment on macroinvertebrate colonization of surface and hyporheic stream substrates. *Great Basin Naturalist*, **54**: 106-113.
- Robertson A.L. & Wood P.J.** (2010). Ecology of the hyporheic zone: origins, current knowledge and future directions. *Fundamental and Applied Limnology*, **176**: 349-364.
- Scarsbrook M.R. & Halliday J.** (2002). Detecting patterns in hyporheic community structure:

does sampling method alter the story? *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **36**: 443-453.

Stocker Z.S.J. & Williams D.D. (1972). A freezing core method for describing the vertical distribution of sediments in a streambed. *Limnology and Oceanography*, **17**: 136-138.

Stubbington R., Greenwood A. M., Wood P. J., Armitage P. D., Gunn J. & Robertson A. L. (2009). The response of perennial and temporary headwater stream invertebrate communities to hydrological extremes. *Hydrobiologia*, **630**: 299-312.

Townsend C. R. (1989). The patch dynamics concept of stream community ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, **8**: 36–50.

Warwick R.M., Clarke K.R. & Gee J.M. (1990). The effect of disturbance by soldier crabs *Mictyris platycheles* H. Mile Edwards on meiobenthic community structure. *Journal of experimental Marine Ecology*, **135**: 19-33.

Weigelhofer G. & Waringer J. (2003). Vertical distribution of benthic macroinvertebrates in riffles versus deep runs with differing contents of fine sediments. *International Review of Hydrobiology*, **88**: 304-313.

Williams D.D. & Hynes H.B.N. (1974). The occurrence of benthos deep in the substratum of a stream. *Freshwater biology*, **4**: 233-256.

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.

CHAPITRE DEUX : REPONSE DES COMMUNAUTES FAUNISTIQUES AU COLMATAGE MINERAL DU SUBSTRAT

Suite aux réflexions méthodologiques, qui ont fait l'objet de mon premier chapitre, mes résultats concernant les conséquences biologiques du colmatage sont présentés dans ce chapitre composé de deux articles. Le premier article est consacré à l'analyse des effets du colmatage sur la composition et la structure des assemblages faunistiques des zones benthiques et hyporhéiques. Le deuxième article s'attache à décrire les changements des traits biologiques des invertébrés benthiques et hyporhéiques avec le colmatage.

1. LES EFFETS DU COLMATAGE SUR LES ASSEMBLAGES FAUNISTIQUES DES ZONES BENTHIQUES ET HYPORHEIQUES (ARTICLE 3)

Les effets du colmatage minéral sur la faune benthique ont été largement documentés depuis plusieurs décennies. Inversement, si une série d'études existe sur la distribution de la faune hyporhéique et sur leur relation au substrat, peu d'études ont été conduites sur les effets spécifiques du colmatage sur la macro et méio-faune invertébrée de cette zone. Par ailleurs, aucune étude n'a été réalisée simultanément sur les effets de ce type de perturbation sur les invertébrés des deux habitats. Ces deux compartiments étant fortement liés, il apparaît pourtant essentiel de les intégrer ensemble dans ce type d'étude.

L'objectif de ce travail était donc d'étudier le long d'un continuum croissant de sédiments fins, l'évolution des assemblages d'invertébrés dans les deux zones benthiques et hyporhéiques. Le colmatage a également comme conséquence de limiter les mouvements des invertébrés entre les deux zones. L'étude devait alors permettre de répondre à la

question de l'évolution de la similarité des assemblages faunistiques benthiques et hyporhéiques avec le colmatage. Enfin, le dernier objectif était de mettre en évidence un effet 'seuil' sur les densités et richesses taxonomiques pour un certain niveau de colmatage.

Pour tester ces hypothèses, nous avons utilisé les résultats de comparaisons entre stations et de la manipulation expérimentale de terrain utilisant des substrats artificiels. Nous avons tout d'abord comparé les assemblages faunistiques des différentes stations classées en sites très colmatés, moyennement colmatés et faiblement colmatés. Ensuite, dans la deuxième expérience, nous avons comparé les assemblages faunistiques colonisant des substrats artificiels où le pourcentage de sédiment fins avait été manipulé.

Les résultats ont montré que le colmatage avait des effets significatifs sur les assemblages faunistiques des deux zones. La richesse taxonomique des invertébrés hyporhéiques a été divisée par un facteur 2 et les densités des invertébrés benthiques et hyporhéiques par un facteur 3. Certains taxons ont préférentiellement été observés dans les sites fortement colmatés (Baetidae) et d'autres, dans les sites faiblement colmatés (Orthocladinae, Cyclopoida et Harpacticoida). La similarité entre les faunes benthiques et hyporhéiques a été significativement plus faible dans les sites fortement colmatés comparés aux sites moyennement et faiblement colmatés suggérant ainsi des échanges verticaux limités. Aucun effet seuil lié au colmatage n'a été observé dans l'expérimentation de terrain. La densité, la richesse taxonomique, le pourcentage de taxons EPT, et les densités de la plupart des organismes diminuent de façon linéaire avec l'augmentation du pourcentage de sédiments fins ajouté dans les substrats artificiels. Seuls les Ephéméroptères *Caenis sp.* et Heptageniidae disparaissent respectivement au-dessus de 30% et 50% de sédiments fins.

Cette étude a permis de mettre en évidence la vulnérabilité de la zone hyporhéique en soulignant des effets du colmatage plus importants que pour la zone benthique. De plus, le colmatage réduit les échanges faunistiques entre les deux zones et pourrait diminuer d'une part, le rôle de refuge de la zone hyporhéique et d'autre part, le rôle dans la re-colonisation de l'habitat benthique à partir de la zone hyporhéique. Les effets du colmatage semblent aussi fortement taxon-spécifiques comme en témoigne l'effet significatif du colmatage décrit pour uniquement deux taxa.

Benthic and hyporheic invertebrate assemblages along a gradient of increasing streambed colmation by fine sediment

STEPHANE DESCLOUX^{abc*}, THIBAUT DATRY^b and PIERRE MARMONIER^c

^a EDF, Hydro Engineering Centre – Savoie Technolac, 73373 Le Bourget du Lac, France

^b Cemagref, UR MALY, F-69336 Lyon, France

^c Université Lyon, Université Lyon 1, UMR-CNRS 5023 Ecology of Natural and Anthropized Hydrosystem Laboratory, 43 Bd du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex, France

Key words: clogging; invertebrates; biodiversity; threshold effect; vertical migration

Cet article est fourni sous la forme d'un **manuscrit** pour une prochaine soumission à
Fundamental and Applied Limnology.

SUMMARY

Streambed colmation by fine sediment is a major environmental concern throughout the world. Nevertheless, the ecological effects of streambed colmation on both benthic and hyporeheic invertebrate assemblages have rarely been considered simultaneously. We studied a continuum of naturally increasing percentage of fine sediment in 3 rivers and hypothesized that (i) invertebrate assemblages in both benthic and hyporheic zones would change with the increasing percentage of fine sediment, (ii) the similarities in benthic and hyporheic assemblages would decrease with the increasing percentage of fine sediment, and (iii) a threshold would be detected in the effect of the increasing percentage of fine sediment. To test these hypotheses, we coupled comparisons between contrasted reaches and field experiments. First, we compared reaches with different sediment characteristics (*i.e.* heavily, moderately and lightly clogged reaches, identified through freeze-coring measures), where we sampled invertebrate assemblages in the benthic zone and at 3 different depths (- 10 cm, - 30 cm and - 50 cm) in the hyporheic zone. Then, we modified the sediment grain size experimentally, using artificial substrates (filled with substratum containing from 10 to 60 % of fine sediment). Colmation divided by 2 times the hyporheic taxonomic richness and by 3 times surface and subsurface densities. Some taxa were mostly found in high colmation (*e.g.* Baetidae) and others in low colmation contexts (*e.g.* Orthoclaadiinae, Cyclopoida and Harpacticoida). The dissimilarity between benthic and hyporheic fauna (only at -50 cm) was significantly higher in heavily clogged than in moderately and lightly clogged reaches, suggesting a reduced vertical migration of invertebrates. No threshold in the effect of colmation was observed. The total density, taxonomic richness, percentage of EPT taxa, and the densities of most organisms decreased linearly with the increasing percentage of fine sediment in our second experiment. Only the Ephemeroptera *Caenis sp.* and Heptageniidae disappeared above 30 % and 50 % of fine sediment respectively, suggesting that the thresholds are strongly taxon-specific.

INTRODUCTION

Streambed colmation by fine sediment is a major environmental issue worldwide (Waters, 1995). Several human activities (*e.g.*, agriculture, logging, see Hancock *et al.* 2002 for a comprehensive review) increase the inputs of fine sediment into streams and rivers. In addition, human alterations of natural flow regimes favour in-stream fine sediment deposits which accumulate above or infiltrate inside streambeds (Petts *et al.*, 1989; Waters, 1995; Matthaei *et al.*, 2006). In turn, streambed colmation reduces the available pore-space for the biota, the benthic-hyporheic exchanges of water, invertebrates and solutes, and modifies the hyporheic conditions from aerobic to anaerobic biogeochemical processes (Lemly, 1982; Wood & Armitage, 1997; Ryan & Packman, 2006).

Many studies have reported the effect of streambed colmation on aquatic invertebrates, with decreasing benthic diversity and density as well as changes in assemblage composition (Bjornn *et al.*, 1977; Lenat, Penrose & Eagleson, 1979; Waters, 1995). Angradi (1999) has shown, in Appalachian streams, that benthic invertebrate densities were reduced by a factor of 2 when the percentage of fine sediment increased from 0 to 30 %. The percentage of Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera (EPT) is usually negatively correlated with the increase in fine sediment (Bjornn *et al.*, 1977; Lenat *et al.*, 1979), while other taxa, such as Oligochaeta and Baetidae, may increase with the percentage of fine sediment (Lenat *et al.*, 1979; Angradi, 1999; Zweig & Rabeni, 2001; Gayraud, Herouin & Philippe, 2002). These changes are due to the homogenisation of the benthic habitat and the decrease in available space between large sediments. The increase in fine sediment disadvantages organisms that need a high level of oxygen and feeding groups is shift from filter-feeders and scrapers to deposit feeders (Hynes, 1970; Lemly 1982; Waters, 1995; Relyea, Minshall & Danehy, 2000).

In contrast, the effects of colmation on hyporheic assemblages have been little studied. The density and diversity of hyporheic invertebrates are known to decrease with depth (Williams & Hynes, 1974), but some authors have also demonstrated a decrease with the increasing percentage of fine sediment (Maridet *et al.*, 1995; Boulton *et al.*, 1997; Olsen *et al.*, 2010). For example, the densities of hyporheic Gammaridae, Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Chironomidae and Sialidae are negatively correlated with fine sediment (Weigelhofer & Waringer, 2003). Using artificial substrates experiments, Richards & Bacon

(1994) and Bo *et al.* (2007) observed that the percentage of fine sediment affects the colonisation of the substrate by macroinvertebrates negatively, dividing by 1.25 the diversity and by 2 the total abundance of the hyporheic invertebrate assemblages. These decreases could be due to the decrease in available hyporheic space, which limits the penetration capabilities of most insects and reduces the abundance of sensitive taxa, because of an increase in the occurrence of toxic substances and local anoxic conditions in the sediment (Minshall, 1984; Gayraud & Philippe, 2003). The decrease in available space limits the density of macro-invertebrates living in coarse substrates (Dole-Olivier, Marmonier & Beffy, 1997; Hakenkamp & Morin, 2000), but has little effect on meiofauna (Boulton, 2007).

However, most of the hyporheic studies have disregarded benthic assemblages, which has severely limited the comprehension of mechanisms and processes involved. We contend that the understanding of the effects of colmation on streambed invertebrates requires the simultaneous study of benthic and hyporheic environments. Benthic invertebrates often represent the majority of the organisms encountered in the first 30 cm of the hyporheic zone (Coleman & Hynes, 1970; Williams & Hynes, 1974; Richards & Bacon, 1994; Weigelhofer & Waringer 2003), therefore the understanding of the effects of streambed colmation on hyporheic invertebrates may gain from including benthic assemblages, in particular in order to document the potential functions of refugium and nursery performed by the hyporheic zone (Marmonier *et al.*, 1993; Brunke & Gonser, 1997; Ward *et al.*, 1998; Roberston & Wood, 2010; Wood *et al.*, 2010).

Another unsolved question is the linearity of the relationships between the percentage of fine sediment and faunal assemblages. For benthic assemblages, Lenat *et al.*, (1979) suggested that invertebrate densities were affected by small increases in fine sediment, but without changes in the total richness and the assemblage structure, while substantial increases in fine sediment deeply altered the assemblages' structure and diversity (Lenat *et al.*, 1979; Wood & Armitage, 1997). Other authors observed changes in the abundance and composition of benthic assemblages above 30 % (Relyea *et al.*, 2000; Bo *et al.*, 2007), 20 % (Zweig & Rabeni, 2001), or even 10 % (Harrison, 2010) of fine sediment within the streambed. These studies suggest that a threshold may exist in the response of invertebrate assemblages to the percentage of fine sediment. Moreover, in the hyporheic zone the increase in fine sediment contents favours anaerobic processes, such as denitrification or methanogenesis, below a threshold of oxygen concentration (Brunke & Gonser, 1997; Boulton *et al.*, 1998; Hancock, 2002). Therefore, based on the preceding observations, we

expect a non linear decrease of the hyporheic taxa densities in the response to the increasing percentage of fine sediment.

In 3 rivers, we first examined the effects of colmatation simultaneously on benthic and hyporheic assemblage composition across 3 reaches presenting contrasted percentage of fine sediment. We predict that (i). benthic and hyporheic densities and diversities will decrease with the increasing percentage of fine sediment (hypothesis H1), and (ii). The dissimilarity between benthic and hyporheic assemblages will increase with the increasing percentage of fine sediment, since the fine sediment will reduce the vertical migration of benthic organisms toward the hyporheic zone (hypothesis H2). Second, we modified the percentage of fine sediment in the streambed sediment experimentally, using artificial substrate to examine closely the quantitative relations between the percentage of fine sediment and faunal assemblages. We predict that the response of invertebrates to increasing fine sediment will not be linear and that thresholds will be detected (hypothesis H3).

METHODS

Study sites

The 3 rivers studied, the Drôme River (symbolized D), the Usses River (symbolized U) and the Isère River (symbolized I) are all located in the Rhône River catchment (Eastern France). They have different geological substrata (Table 1), but similar low solute concentrations. Their hydrologic regimes are influenced by autumn rainfall and spring snowmelt. The Drôme and the Usses Rivers are not regulated and have a mean annual discharge of 17.7 and 3.31 $\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$, respectively, while the Isère River is regulated with a 3.5 $\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ mean annual discharge.

In each river, 3 reaches 100 m long were selected according to their percentage of fine sediment (Descloux *et al.* 2010), using combined measures made through visual colmatation estimation (derived from Whitman, Moran & Ourso, 2003), hydraulic conductivity (Hvorslev, 1951; Dahm & Valett, 1996), wooden stakes technique (Marmonier *et al.*, 2004) and freeze-coring technique (Stocker & Williams, 1972). In each of the 9 reaches we sampled 3 replicate cores to determine the grain size distribution at 3 different depths (surface layer: strata 0-20 cm, intermediate layer: strata 20-40 cm and deep layer: strata 40-60 cm) and classified the reaches into heavily clogged (noted HC), moderately clogged (noted MC) and lightly clogged (noted LC, Table 1 and Descloux *et al.*, 2010). Particulate organic matter (POM) was

calculated from the difference between the dry and the ash-free dry weights (550 °C for 4 hours) of the sorted sediments.

Table 1: Sites characteristics, percentages of surface covered by fine sediment (n=5), percentages of interstitial fine sediment (< 2mm for the particles < 64mm) and POM content for each stratum of the cores (n=3, means \pm 1 SD) in the heavily clogged (HC), moderately clogged (MC) and lightly clogged (LC) reaches. Adapted from Descloux *et al.* (2010).

Rivers	DROME			USSES			ISERE		
	D-HC	D-MC	D-LC	U-HC	U-MC	U-LC	I-HC	I-MC	I-LC
Stream order		4			4			6	
Altitude range	444	299	123	373	407	265	438	446	365
Geology	limestone			marly and limestone			marly and granitic		
% of Fine sediment < 2mm									
Surface	15.7 (14.0)	1.0 (0.6)	0.3 (0.3)	12.6 (5.0)	9.6 (5.7)	1.2 (2.3)	13.1 (10.4)	11.0 (3.6)	10.1 (7.5)
0-20 cm	10.0 (3.7)	5.9 (1.5)	7.9 (7.9)	23.5 (18.7)	15.7 (6.7)	6.5 (4.0)	29.3 (2.7)	19.8 (8.9)	11.9 (1.9)
20-40 cm	14.4 (2.4)	18.1 (10.6)	11.2 (4.7)	50.2 (24.2)	20.6 (2.3)	10.2 (1.9)	27.6 (1.1)	28.5 (9.7)	22.8 (3.7)
40-60 cm	16.2 (3.8)	13.6 (4.5)	11.2 (2.8)	69.3 (26.6)	33.8 (28.0)	7.5 (0.8)	27.5 (2.3)	32.8 (3.1)	28.0 (7.4)
POM content (mg.g⁻¹)									
0-20 cm	0.6 (0.2)	0.6 (0.0)	0.7 (0.8)	2.5 (2.8)	1.0 (0.3)	0.6 (0.2)	1.5 (0.7)	1.9 (1.3)	0.7 (0.3)
20-40 cm	0.8 (0.2)	1.1 (0.3)	1.4 (1.0)	4.8 (4.2)	1.1 (0.3)	0.5 (0.2)	1.2 (0.5)	4.8 (4.2)	1.3 (0.5)
40-60 cm	0.8 (0.0)	1.5 (0.3)	1.8 (0.7)	15.7 (10.6)	4.9 (7.1)	0.8 (0.3)	2.0 (0.0)	4.7 (3.7)	1.5 (1.0)

Water and invertebrate samples were collected in triplicates in each of the 9 reaches. The samples were collected at the surface (benthic) and within sediments (hyporheic) in riffle heads to reduce the differences between reaches in surface water-groundwater exchange. 3 randomly-positioned measures of VHG (vertical hydraulic gradient, Dahm & Valett, 1996) were made in each riffle head and the VHG ranged from - 1.32 to 0.05 cm.cm⁻¹ with a mean of -0.29 cm.cm⁻¹ (standard deviation of 0.33; n=27).

Physico-chemical measures

Water samples for physico-chemical analysis (500 ml) were collected in triplicate at each site, directly in the surface water and using a peristaltic pump (WAB type) in a mobile piezometer (Bou & Rouch 1967) at 3 different depths in the hyporheic zone (10, 30 and 50 cm deep). The triplicate samples were spaced at most 2 m apart. Dissolved oxygen (WTW OXI 330) and temperature (WTW LF 330) were measured directly in the field. Water samples were collected in glass bottles for Nitrate (N-NO₃⁻), phosphate (P-PO₄³⁻) and dissolved organic carbon (DOC) and filtered through a 0.45 µm membrane filter before being analysed in the laboratory. Ion chromatography (NF EN ISO 10304; precision 0.45 mg.L⁻¹) was used for Nitrate analyses, spectrophotometry with molybdate (NF EN ISO 6878, precision 0.02 mg.L⁻¹) for phosphate analyses and persulphate oxidation (NF EN 1484, precision 0.05 mg.L⁻¹) for DOC analyses.

Invertebrate sampling

Benthic invertebrates were collected in triplicates using a 40 cm diameter Hess sampler (S=0.125 m²) at the head of a single riffle to reduce the effects of small-scale habitat variability. Hyporheic invertebrates were collected at the same location, using the Bou Rouch system (Bou & Rouch, 1967) at three different depths (i.e., -10, -30 and -50 cm). The triplicate samples were spaced at most 2 m apart, consisted of 6 L of water pumped at a constant rate of 4 L.min⁻¹, and were filtered through a 63 µm-mesh sieve. The invertebrates retained by the sieve were preserved in 70 % isopropyl alcohol and then counted and identified at the lowest taxonomic level possible. A total of only 104 samples were collected, because of 4 missing hyporheic samples in stations where it was not possible to pump water (U/HC/-30/3, U/HC/-50/2, U/HC/-50/3 and I/MC/-10/3, code as River/reach/depth/replicate).

Artificial substrates for field experiments

The artificial substrates consisted of a 20 cm long PVC pipe with a 10 cm diameter, an opened top and a bottom closed with a PVC cap. Each trap was perforated (including the bottom) with 3 mm holes (around 2.5 holes.cm⁻²) to allow invertebrate colonisation (Fig. 1). The artificial substrates were filled with a matrix of coarse calibrated and washed gravels. Fine sediment (< 2 mm) was added to the gravel matrix following 6 treatments: 10, 20, 30, 40, 50 and 60 % in volume and 3 replicates per treatment. The maximum percentage of fine sediment adjunction (60 %) was defined based on Maridet & Philippe (1995).

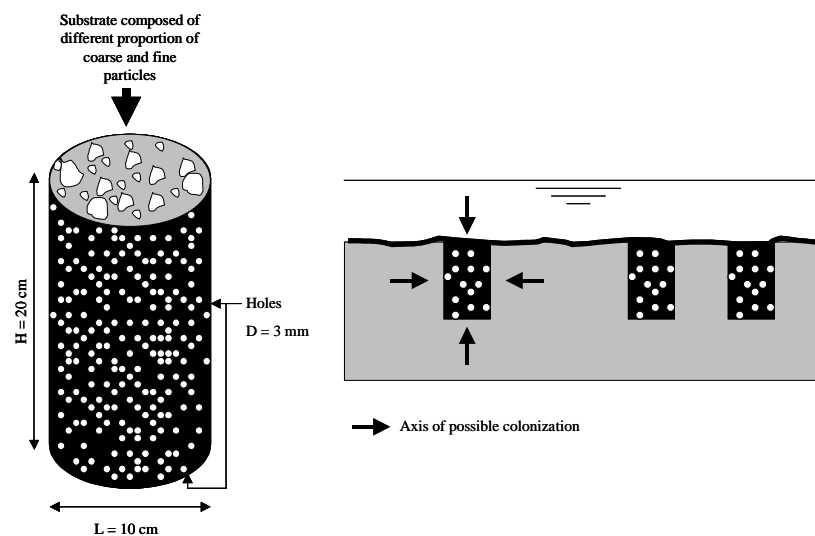


Fig. 1: The artificial substrate used for the field experiment.

In October 2008, 18 artificial substrates were buried inside the streambed at the riffle heads of the lightly clogged reaches of the Usse River (ULC station of the previous study). Holes were dug 20 cm deep by hand and the artificial substrates were cautiously inserted into the substrate. They were carefully retrieved with a bucket to avoid the organisms to be washed out after 40 days of incubation. Their content was elutriated to separate the invertebrates from the mineral substrate and sifted through a 63 µm sieve. The invertebrates were preserved in 70 % isopropyl alcohol, counted and identified at the lowest taxonomic level possible.

Data analysis

The density, taxonomic richness, percentages of large taxonomic groups (Diptera, Oligochaeta...) and percentages of Ephemeroptera-Plecoptera-Trichoptera (% of EPT) were calculated for each sample. Multivariate analyses were performed using Non Metric

Dimensional Scaling (MDS) with the PRIMER software (Plymouth Routines In Multivariate Ecological Research). A multivariate display of the samples by MDS ordination based on the Bray-Curtis coefficient has the advantage of allowing us to analyse the whole samples without eliminating any taxon and to take into account taxa that were absent from some samples but present in others. We applied a $\log(x+1)$ function to the data before calculating the similarities in order to moderate the effect of extremely rare or abundant species (Clarke & Green, 1988). The similarities between invertebrate assemblages (in the different rivers and for the different colmation contexts) were calculated using the Bray-Curtis coefficient (Bray & Curtis, 1957). The similarity matrix was then plotted using MDS ordination. A two-way cross ANOSIM (Analysis of similarities – Warwick, Clarke & Gee, 1990) was used to test the null hypotheses h_0 (no river effect on invertebrate assemblages) and h_1 (no colmation effect on invertebrate assemblages). The similarity percentage "SIMPER" (Clarke, 1993) was used for the identification of the taxa that contribute the most to the differentiation between reaches (reaches were nested within rivers). One-way analyses of variance (ANOVA) and Tukey post-hoc multiple comparisons tests were applied to these taxa to compare their total density along the gradient of colmation. We applied a $\log(x+1)$ function to the data before treatment.

Two-way analyses of variance (ANOVA) and Tukey post-hoc multiple comparison tests were used to compare the heavily, moderately and lightly clogged reaches and benthic richness, density and assemblage compositions. The design was a 3 (Drôme, Usses, Isère Rivers) by 3 (lightly, moderately and heavily clogged reach) ANOVA, with reaches nested within rivers. 3-ways ANOVA and Tukey post-hoc multiple comparison tests were used to compare the water quality, the heavily, moderately and lightly clogged reaches and the hyporheic taxonomic richness, density and assemblage compositions between rivers, reaches and depths. The design was a 3 (Drôme, Usses, Isère Rivers) by 3 (lightly, moderately and heavily clogged reach) by 3 (-10, -30 and -50 cm) ANOVA, with reaches nested within rivers and depths nested within reaches. We applied a $\log(x+1)$ function to the data before treatment in order to moderate the effect of extremely rare or abundant species.

In order to compare benthic and hyporheic assemblages, we calculated the similarities for each replicate between the 2 zones (*i.e.*, benthic and hyporheic) using the Bray-Curtis coefficient. Data were transformed into Presence/Absence before being processed for the comparison between benthic and hyporheic invertebrate assemblages (since densities were not comparable); benthic versus -10 cm (strata 1); benthic versus -30 cm (strata 2) and

benthic versus -50 cm (strata 3). We applied a log (x+1) function to densities before treatment for the comparison between hyporheic depths (-10 cm versus -30 cm; -30 cm versus -50 cm and -10 cm versus -50 cm).

Regressions were calculated to analyse the invertebrate assemblages collected in the artificial substrates. We used the previously identified taxa to test their representativeness along a gradient of percentage of fine sediment and to determine whether the relations are linear or not.

The significance level for all statistical analyses was 0.05. Analyses of variance and regressions were performed using R statistical software.

RESULTS

IN SITU REACH COMPARISON

Chemical characteristics

A significant difference was measured between rivers for all the surface parameters (one-way ANOVA, $P < 0.001$) but no colmatation effect was detected (one-way ANOVA, $P > 0.05$). Surface temperature ranged from 8.2 to 15.3°C (Table 2) and the Isère River was colder than the Usses and the Drôme Rivers. The three rivers were well oxygenated (from 9.2 to 11.3 mg.L⁻¹) but the Usses River had the lower DO concentrations. Nutrient concentrations were medium to low (nitrates ranging from 1.8 to 4.3 mg.L⁻¹ and phosphates from 0.0 to 0.15 mg.L⁻¹).

In the hyporheic zone (Table 2), significant differences were observed for all chemical characteristics between rivers (three-way nested ANOVAs, river effect, $P < 0.001$) and the heavily, moderately and lightly clogged reaches except for temperature (three-way nested ANOVAs, colmatation effect nested in river, $P < 0.01$). A vertical gradient was detected for dissolved oxygen and DOC concentrations (three-way nested ANOVAs, depth effect, $P < 0.001$ and $P < 0.01$ for dissolved oxygen and DOC, respectively). In the Usses River, the concentrations in dissolved oxygen and DOC decreased significantly with depth in the heavily clogged reach, whereas no such vertical gradient was detected in the moderately and lightly clogged reaches (Tukey post hoc tests, $P < 0.05$; (see Nogaro *et al.*, 2010 for details).

The POM content ranged from 0.5 to 15.7 mg.g⁻¹ in all 3 rivers (Table 1). No differences were found between rivers, along the gradient of colmatation nor according to depth (3-way nested ANOVA, $P > 0.05$).

Table 2: Physico-chemical characteristics of the surface and hyporheic waters of the Drôme (D), Usses (U), and Isère (I) Rivers in the heavily clogged (HC), moderately clogged (MC) and lightly clogged (LC) reaches. Mean value (\pm SD, n=3) (adapted from Nogaro *et al.*, 2010).

	DROME			USSES			ISERE		
	D-HC	D-MC	D-LC	U-HC	U-MC	U-LC	I-HC	I-MC	I-LC
Temperature (°C)									
Surface	13.7 (-)	13.5 (-)	15.3 (-)	11.0 (-)	13.6 (-)	14.3 (-)	9.0 (-)	10.9 (-)	8.2 (-)
10 cm	16.9 (3.1)	14.0 (0.4)	16.2 (0.3)	12.4 (2.5)	12.1 (0.9)	14.7 (0.3)	10.9 (2.5)	9.2 (0.2)	10.0 (1.2)
30 cm	18.8 (3.5)	14.6 (1.0)	16.6 (0.8)	12.3 (1.9)	12.2 (1.1)	14.3 (0.4)	11.0 (2.6)	9.1 (0.1)	9.7 (0.9)
50 cm	17.7 (0)	15.2 (1.5)	16.6 (0.7)	13.6 (0)	12.8 (1.3)	14.2 (0.1)	12.9 (3.8)	9.4 (0.1)	10.8 (0)
DO (mg L⁻¹)									
Surface	9.5 (-)	9.5 (-)	9.2 (-)	10.3 (-)	10.3 (-)	10.9 (-)	11.3 (-)	12.2 (-)	10.6 (-)
10 cm	9.3 (0.6)	9.9 (0.1)	9.9 (0.7)	9.8 (1.0)	10.2 (0.1)	10.4 (0.3)	11.8 (0.8)	11.2 (0.4)	11.6 (2.2)
30 cm	8.9 (0.7)	9.9 (0.2)	10.6 (0.9)	6.4 (3.1)	9.8 (0.9)	10.0 (0.9)	12.5 (0.2)	10.5 (0.5)	10.3 (1.0)
50 cm	9.3 (0.2)	10.0 (0.1)	10.5 (0.8)	1.4 (0)	7.3 (2.5)	9.0 (0.9)	10.6 (1.7)	8.4 (0.4)	10.9 (0)
N-NO3- (mg L⁻¹)									
Surface	2.6 (0.2)	2.3 (0.7)	2.5 (0)	4.0 (0.6)	3.9 (0.1)	4.3 (0)	1.3 (0)	1.4 (0.1)	1.8 (0)
10 cm	1.3 (0.1)	1.9 (0.1)	2.4 (0.1)	3.8 (0.4)	3.8 (0.2)	4.3 (0.1)	1.8 (0.1)	1.5 (0.2)	1.5 (0.1)
30 cm	1.3 (0.1)	1.9 (0)	2.3 (0.4)	3.6 (0.8)	3.9 (0.1)	4.5 (0.3)	1.8 (0.1)	1.7 (0.1)	1.6 (0.2)
50 cm	1.2 (0)	2.0 (0.1)	2.4 (0.3)	2.9 (0)	3.8 (0.2)	4.5 (0.1)	1.9 (0.1)	1.6 (0.1)	1.6 (0)
DOC (mg L⁻¹)									
Surface	2.1 (0.05)	2.1 (0.1)	2.3 (0.06)	4.1 (0.4)	4.0 (0.1)	3.4 (0.08)	1.3 (0.08)	1.6 (0.03)	1.4 (0.08)
10 cm	2.2 (0.1)	2.7 (0.5)	2.7 (0.1)	4.2 (0.3)	4.4 (0.4)	3.8 (0.1)	1.7 (0.3)	1.6 (0.5)	2.0 (0.5)
30 cm	15.3 (18.7)	2.3 (0.3)	2.3 (0.2)	3.7 (0)	4.1 (0.3)	3.4 (0.4)	1.9 (0.3)	2.1 (1.0)	1.5 (0.1)
50 cm	2.2 (0.2)	2.6 (0.5)	2.4 (0)	3.1(0)	4.0 (0.7)	3.3 (0.2)	1.9 (0.3)	2.3 (0.5)	1.6 (0)
P-PO43- (mg L⁻¹)									
Surface	0.0 (0)	0.1 (0.07)	0.0 (0)	0.2 (0.02)	0.1 (0.1)	0.2 (0)	0.1 (0)	0.0 (0.03)	0.0 (0)
10 cm	0.00 (0)	0.06 (0.05)	0.04 (0.01)	0.16 (0.03)	0.15 (0.02)	0.16 (0)	0.02 (0.03)	0.04 (0.01)	0.00 (0)
30 cm	0.11 (0.15)	0.03 (0.03)	0.11 (0.03)	0.15 (0.03)	0.15 (0.02)	0.19 (0.05)	0.00 (0)	0.02 (0.02)	0.00 (0)
50 cm	0.00 (0)	0.03 (0)	0.09 (0.01)	0.14 (0)	0.13 (0.03)	0.18 (0.02)	0.00 (0)	0.00 (0)	0.00 (0)

Benthic invertebrate assemblages

A total of 45,134 individuals were collected, belonging to 121 taxa (61 Families). Invertebrate densities ranged from 1,672 to 50,016 ind.m⁻² (Fig. 2). The benthic taxa that presented the higher densities were the Oligochaeta, the Chironomidae, the Ephemeroptera Caenidae and Baetidae, the Crustacea Gammaridae, the Hydracarina, and the Coleoptera Elmidae. The Plecoptera Leuctridae were present in most of the samples but with low densities, while *Gammarus sp.* was present in high densities in only a few samples. The taxonomic richness ranged from 6 to 49 taxa per sample (Fig. 2). Trichoptera (19 taxa), Ostracoda (18 species), Coleoptera (17 taxa) and Diptera (14 taxa) were the most diverse groups in the benthic assemblages.

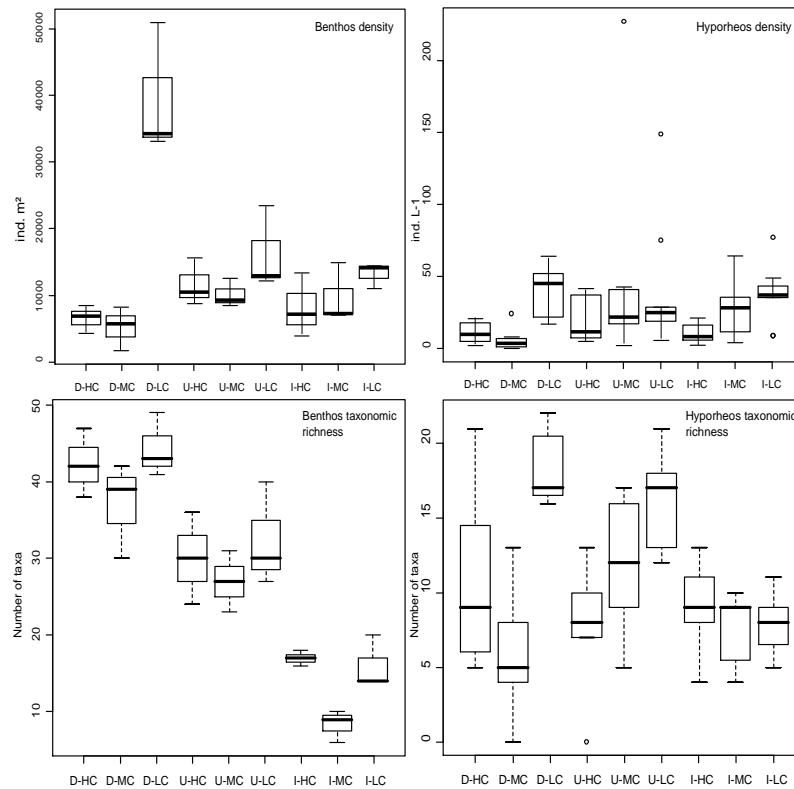


Fig. 2: Mean densities and taxonomic richness for the benthic invertebrate assemblages (left) and the hyporheic invertebrate assemblages (right) in the heavily clogged (HC), moderately clogged (MC) and lightly clogged (LC) reaches of the three rivers (D=Drôme, U=Usses and I=Isère). Black horizontal bars: median (n=3), upper and lower hinge of the box indicates the 75th and 25th percentiles and whiskers indicate the maximum and minimum values.

The MDS ordination for benthic assemblages (Fig. 3a, 2D stress value is = 0.09, 3D stress value of 0.07) highlighted differences between rivers: Drôme, Usses and Isères invertebrate assemblages can be clearly separated along the first dimension (ANOSIM; river effect $R=0.901$, $P=0.001$).

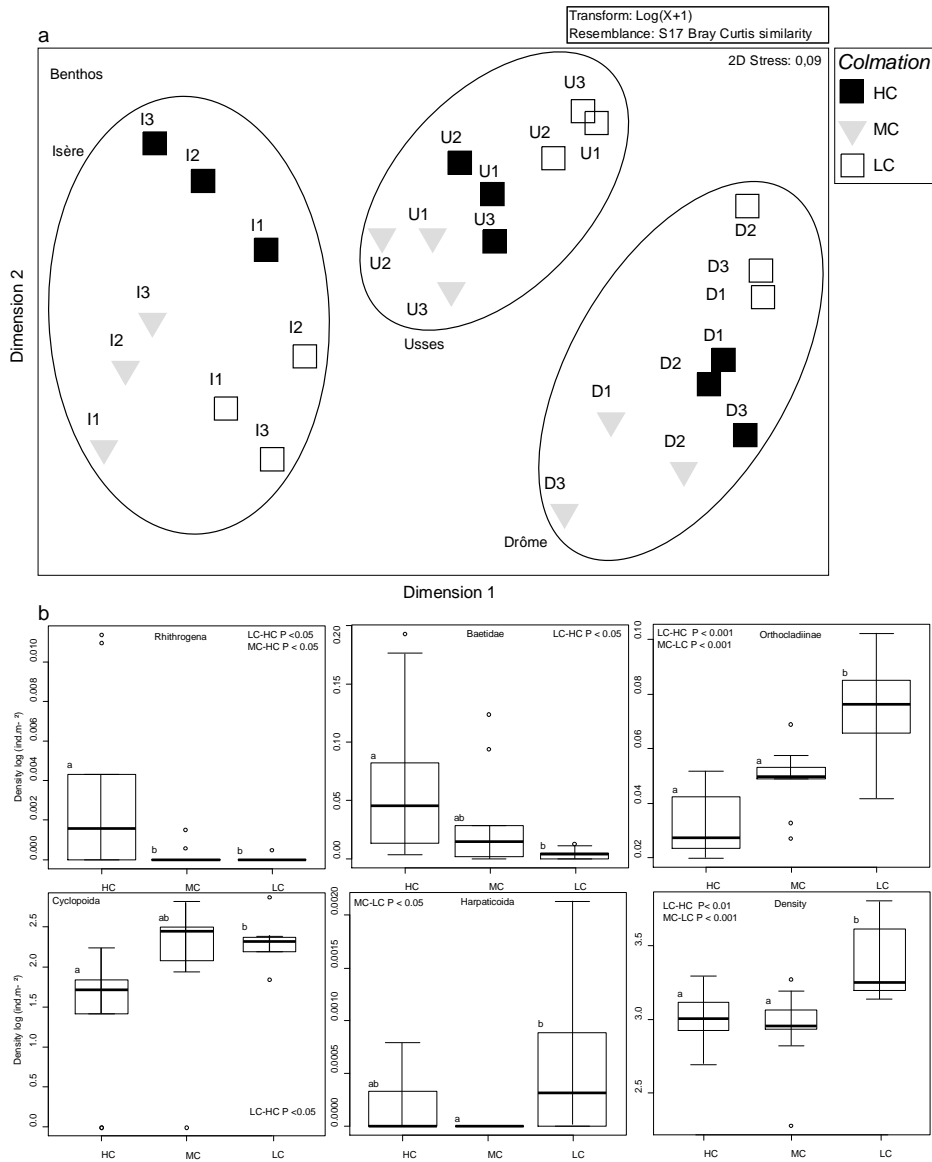


Fig. 3: a) MDS ordinations on benthic invertebrate densities (log(x+1) transformed) using the Bray-Curtis similarities coefficient. D=Drôme River, U=Usses River and I=Isère River, first number= number of the replicate reaches (Black squares: HC=heavily clogged, grey triangles: MC=moderately clogged and white squares: LC=lightly clogged). b) Mean densities (log(x+1) transformed) of the benthic taxa which changed significantly with the % of fine sediment (all replicate samples and rivers cumulated, n=9). The means represented by different letters were significantly different (P values from ANOVA post hoc Tukey test).

There was no difference in density between the rivers but the total richness varied significantly (Table 3). The total richness was higher in the Drôme River than in the Usses River and the Isère River had the lowest richness. The percentages of insects, EPT, Crustaceans and Diptera followed the same pattern as total richness, while the percentage of Oligochaeta was significantly higher in the Isère River (Table 3).

Table 3: Results of nested ANOVA on ten metrics calculated for the benthic invertebrate assemblages of the Usses, Drôme, and Isère Rivers at $p < 0.001$, $p < 0.01$, $p < 0.05$, (n.s. non significant). The signs + and – give the observed trends (increasing and decreasing with the increasing % of fine sediment).

Parameters	benthic invertebrate assemblages						Observed trend
	Rivers			Colmation/rivers			
	DF	F	P	DF	F	P	
Density	2	0.7	n.s	6	6.9	<0.001	-
Taxonomic richness	2	104.6	<0.001	6	5.6	0.0018	-
Shannon-weaver	2	271.2	<0.001	6	18.8	<0.001	-
% insects	2	86.6	<0.001	6	35.1	<0.001	+
% EPT	2	61.3	<0.001	6	35.3	<0.001	+
% Crustaceans	2	12.2	<0.001	6	3.2	0.025	-
% Diptera	2	10.0	0.0011	6	5.5	0.0020	-
% Oligochaeta	2	54.8	<0.001	6	8.7	<0.001	+
% Harpacticoida	2	2.7	n.s	6	2.3	n.s	-
% Cyclopoida	2	0.5	n.s	6	3.9	0.010	-

These differences between rivers resulted in negative correlations between benthic taxonomic richness and temperature ($R^2 = 0.85$; $P < 0.01$) and dissolved oxygen ($R^2 = -0.80$; $P < 0.01$). These negative correlations were linked to the higher taxonomic richness and lower dissolved oxygen concentrations in the Drôme River (9.2 mg.L^{-1}) compared to the Isère and Usses Rivers (10 to 12 mg.L^{-1}).

Within each river, the 3 replicate samples collected in the different reaches were grouped according to the gradient of colmation (Fig. 3a). The ANOSIM indicated a significant effect of colmation ($R = 0.813$, $P = 0.004$) but no general trend among the heavily, moderately and lightly clogged reaches across the 3 rivers could be drawn on the second MDS dimension (Fig. 3a). The density, taxonomic richness and Shannon diversity of the benthic assemblages were significantly lower in the heavily clogged than in the lightly clogged reaches (Table 3, Tukey post hoc test, $P < 0.001$ and $P < 0.01$ respectively and Fig. 2). The density was divided by 3 between the heavily and the lightly clogged reaches (Fig. 2). The percentages of insects, EPT and Oligochaeta were significantly higher in the heavily clogged than in the

lightly clogged reaches, while the percentages of Diptera, Crustaceans, Harpacticoida and Cyclopoida were higher in the lightly clogged than in the heavily clogged reaches (Table 3).

The densities of the taxa that explained most of the differences between reaches (first identified with SIMPER) were plotted and tested along the gradient of colmatation (Fig. 3b). The densities of *Rhithrogena sp.* and Baetidae were significantly higher in heavily clogged than in lightly clogged reaches (Post hoc Tukey test, $P < 0.05$), whereas the densities of Orthoclaadiinae, Cyclopoida and Harpacticoida were significantly higher in the lightly than in the heavily clogged reaches (Post hoc Tukey test, $P < 0.001$ and $P < 0.05$).

Hyporheic invertebrate assemblages

A total of 12,006 individuals were collected from the hyporheic zone, belonging to 87 taxa (of which 9 were restricted to sediment interstices). Invertebrate densities ranged from 0 to 227 ind.L⁻¹ (Fig. 2). The hyporheic taxa that presented the highest densities were the Chironomidae (Orthoclaadiinae), the Cyclopoida, the Oligochaeta, the Hydracarians, the Nematoda and the Harpacticoida. The Baetidae were present in most of the samples but with low densities, while the Cladocera presented high densities in only a few samples. The taxonomic richness ranged from 0 to 22 taxa per sample (Fig. 2). The Diptera (14 taxa), Ostracoda (14 taxa), Ephemeroptera (13 taxa) and Trichoptera (11 taxa) were the most diverse groups of the hyporheic invertebrate assemblages.

No significant correlations could be found between hyporheic fauna characteristics and physico-chemical characteristics.

The hyporheic assemblage composition (MDS ordination 2D stress value of 0.13 and 3D stress value of 0.08, Fig. 4a.) did not differ significantly between the Drôme, Usses and Isère Rivers.

The densities were not different between rivers, but the taxonomic richness varied significantly (Fig. 2 and table 4) decreasing from the Usses River to the Drôme River and to the Isère River. 2-way nested ANOSIM indicated differences in hyporheic assemblages between the heavily, moderately and lightly clogged reaches ($R = 0.77$, $P = 0.001$). The samples collected in the different reaches were grouped according to the gradient of colmatation but no general pattern for all 3 rivers was detectable (Fig. 4a).

The density, taxonomic richness, and Shannon diversity were lower in the heavily clogged reaches than in the moderately and lightly clogged reaches (Table 4). The density was reduced by a factor of 3 between heavily and lightly clogged reaches and the taxonomic richness by a factor of 2 (Tukey post hoc test, $P < 0.05$ and $P < 0.001$ respectively, Fig. 2). A significant difference was found in all metrics among the gradient of % of fine sediment for

the hyporheic invertebrate assemblages (except for Oligochaeta): the percentages of insects and EPT were significantly higher in heavily clogged reaches, while the percentages of Diptera, Crustaceans, Harpacticoida and Cyclopoida were higher in the lightly clogged reaches (Table 4). Moreover, the Shannon diversity, the percentages of Diptera, Crustaceans, Harpacticoida and of Cyclopoida showed a significant decrease with depth in the clogged reaches.

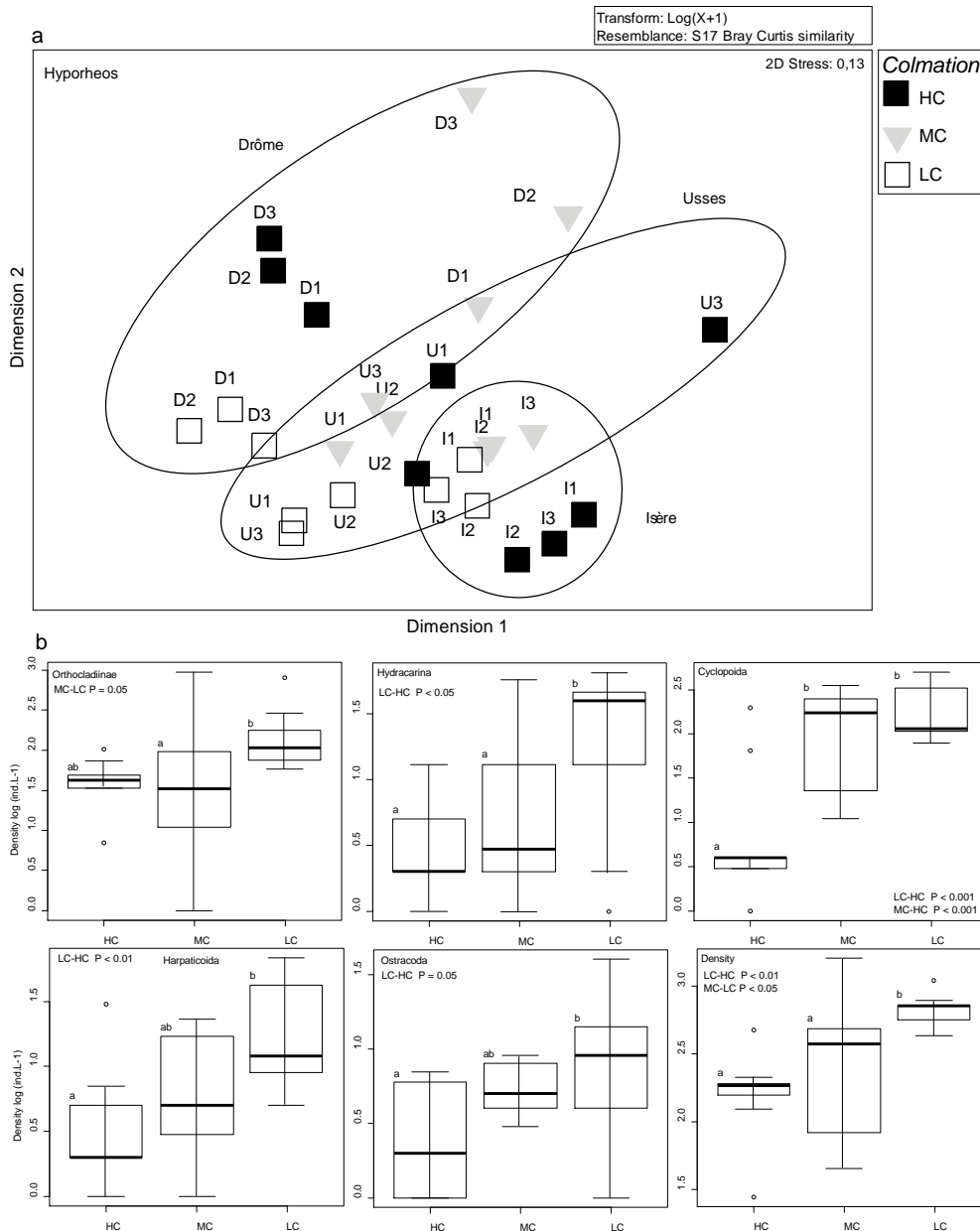


Fig. 4: a) MDS ordinations on hyporheic invertebrate densities (log(x+1) transformed) using the Bray-Curtis similarities coefficient. D=Drôme River, U=Usses River and I=Isère River, First number= number of the replicate reaches (Black squares: HC=heavily clogged, grey triangles: MC=moderately clogged and white squares: LC=lightly clogged). b) Mean densities (log(x+1)

transformed) of the hyporheic taxa which changed significantly with the % of fine sediment (all replicate samples and rivers cumulated, n=9). The means represented by different letters were significantly different (P values from ANOVA post hoc Tukey test).

Table 4: Results of nested ANOVA on ten metrics calculated for the hyporheic invertebrate assemblages of the Usses, Drôme, and Isère Rivers at $p < 0.001$, $p < 0.01$, $p < 0.05$, and $p > 0.05$ (n.s. non significant). The signs + and – give the observed trends (increasing and decreasing with the increasing % of fine sediment).

Parameters	Hyporheic invertebrate assemblages									
	Rivers			Colmation/rivers			Observed trend	Depth x Colmation/rivers		
	DF	F	P	DF	F	P		DF	F	P
Density	2	2.9	n.s	6	2.5	0.031	-	12	1.0	n.s
Taxonomic richness	2	15.7	<u><0.001</u>	6	12.8	<u><0.001</u>	-	12	1.2	n.s
Shannon-weaver	2	13.7	<u><0.001</u>	6	8.1	<u><0.001</u>	-	12	2.5	0.010
% insects	2	1.5	n.s	6	20.0	<u><0.001</u>	+	12	1.7	n.s
% EPT	2	5.9	0.0047	6	15.1	<u><0.001</u>	+	12	0.7	n.s
% Crustaceans	2	17.5	<u><0.001</u>	6	21.7	<u><0.001</u>	-	12	2.5	0.010
% Diptera	2	6.23	0.0038	6	10.5	<u><0.001</u>	-	12	2.4	0.013
% Oligochaeta	2	6.0	0.0044	6	1.9	n.s	+	12	0.9	n.s
% Harpacticoida	2	1.8	<u><0.001</u>	6	7.3	<u><0.001</u>	-	12	4.5	<u><0.001</u>
% Cyclopoida	2	43.3	<u><0.001</u>	6	31.6	<u><0.001</u>	-	12	4.1	<u><0.001</u>

The taxa that explain the most the differences along the gradient of colmation are the Orthocladinae, Hydracarina, Cyclopoida, Harpacticoida and Ostracoda. Their densities were significantly higher in the hyporheic zone of lightly than heavily clogged reaches (Post hoc Tukey test, $P < 0.05$, $P < 0.05$, $P < 0.001$, $P < 0.01$, $P < 0.05$ respectively, Fig. 4b).

Similarities between benthic and hyporheic assemblages

The similarities between benthic and hyporheic invertebrate assemblages were not different in the heavily, moderately and lightly clogged reaches when the benthic assemblages were compared to the fauna sampled in the shallow hyporheic zone (*i.e.* at -10 cm and -30 cm, Fig. 5).

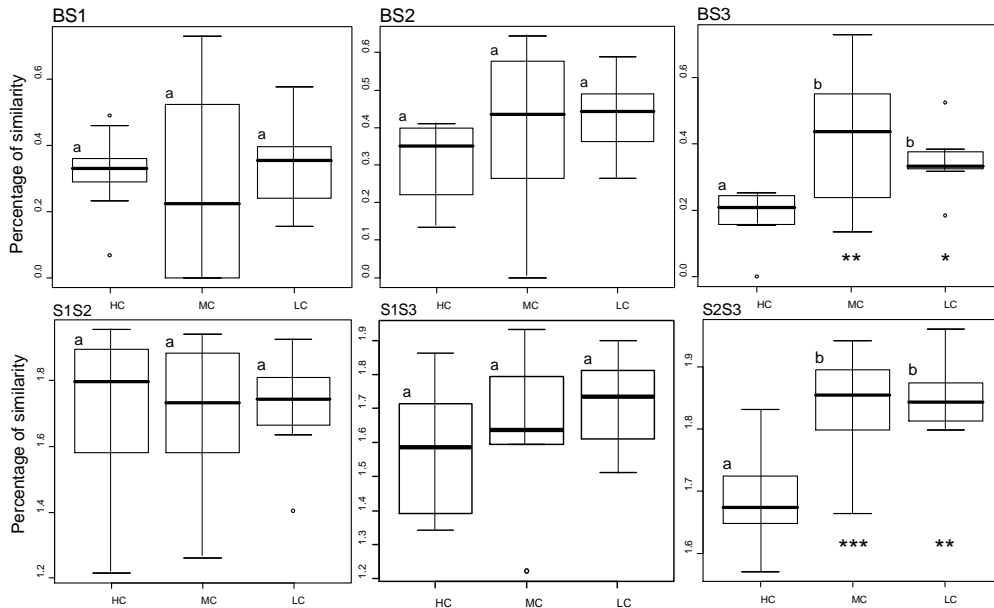


Fig. 5: Boxplot of the mean percentages of similarities (n=9) between benthic invertebrate assemblages and hyporheic invertebrate assemblages (BS1= benthic invertebrate assemblages vs hyporheic invertebrate assemblages 10 cm deep, BS2= benthic invertebrate assemblages vs hyporheic invertebrate assemblages 30 cm deep, BS3= benthic invertebrate assemblages vs hyporheic invertebrate assemblages 50 cm deep; calculated on presence/absence transformed data) and between hyporheic invertebrate assemblages of the three sampling depths (S1S2= -10 cm vs - 30 cm ; S2S3=- 30 cm vs - 50 cm ; S1S3= - 10 cm vs - 50 cm ; calculated on log(x+1)-transformed data). HC=heavily clogged, MC=moderately clogged and LC=lightly clogged. The means represented by different letters were significantly different (*) P < 0.001, ** P < 0.01, * P < 0.05).**

In contrast, a lower similarity was found in the heavily clogged reaches between the benthic invertebrate assemblages and the hyporheic invertebrate assemblages sampled 50 cm deep (Post hoc Tukey HSD test, MC/HC $P < 0.01$ and LC/HC $P < 0.05$, Fig. 5). In the same way, there was a difference in similarity between the hyporheic invertebrate assemblages sampled 30 and 50 cm deep for the most heavily clogged reaches (Post hoc Tukey HSD test, MC/HC $P < 0.001$ and LC/HC $P < 0.01$). This was due to a lower density at -50 cm in the heavily clogged reaches (6.6 ± 4.2 ind.L⁻¹ and 18 % of the total abundances) than in the lightly clogged reaches (39.5 ± 15.4 ind.L⁻¹ and 34 % of the total abundances, table 5).

Table 5: Mean density (ind.L⁻¹) and mean relative abundances (%) of the hyporheic invertebrates in the 3 groups of reaches (HC: heavily clogged, MC: moderately clogged, and LC: lightly clogged) at each sampling depth (all rivers and replicated samples cumulated, means \pm SD, n=9).

Depth (cm)	HC		MC		LC	
	Mean \pm SD	%	Mean \pm SD	%	Mean \pm SD	%
- 10	15.7 \pm 11.9	42	18.4 \pm 22.7	25	18.4 \pm 11.3	16
- 30	14.6 \pm 11	40	40.6 \pm 71.3	55	58.5 \pm 38.5	50
- 50	6.6 \pm 4.2	18	14.7 \pm 12.4	20	39.5 \pm 15.4	34

ARTIFICIAL SUBSTRATES EXPERIMENT

A total of 20,417 individuals belonging to 73 taxa were collected in the artificial substrates. Their density ranged from 536.3 to 1157.3 ind.dm⁻³ and the mean taxonomic richness from 22 to 30 taxa per artificial substrate (Table 6). The more abundant taxa were the Orthocladinae, the Cyclopoida, the Oligochaeta and *Gammarus sp.* Seven taxa were not very abundant in most artificial substrates (*Baetis sp.*, *Esolus sp.*, *Tanytarsinii*, Hydracarians, Empididae, Harpacticoida and Nematoda).

Table 6: Mean density and taxonomic richness sampled in the artificial substrates for the 6 different classes of fine sediment (mean \pm SD, n=3).

% fine sediment in the substrate	Mean density (ind.dm ³)	SD	Mean total number of taxa	SD
10 %	1019.1	209	30	1
20 %	744.3	112	30	6
30 %	832.4	291	26	2
40 %	726.5	216	27	5
50 %	536.3	145	22	1
60 %	714.0	118	24	1

Negative relations were found between diversity, taxonomic richness, and % of EPT and increasing percentage of fine sediment ($R^2 = 0.68, 0.80$ and 0.71 respectively, Fig. 6a, b and c). The diversity and taxonomic richness were reduced by 30 % and 20 %, respectively, between 10 and 60 % of fine sediment. Only 8 (*i.e.*, Plecoptera, Ephemeroptera, Baetidae, Orthocladiinae, *Gammarus sp.*, Harpacticoida, *Caenis sp.* and Heptageneidae) out of the 73 taxa collected showed decreasing densities with the increasing % of fine sediment (Fig. 6d, e, f, g, h, i, j and k). The relations between taxa densities and increasing % of fine sediment were mostly linear, except for *Caenis sp.* and Heptageneidae, which showed a negative exponential regression ($R^2 = 0.95$ and 0.87 respectively) with the increasing % of fine sediment. These taxa disappeared above 30 % and 50 % of fine sediment, respectively (Fig. 6j and k).

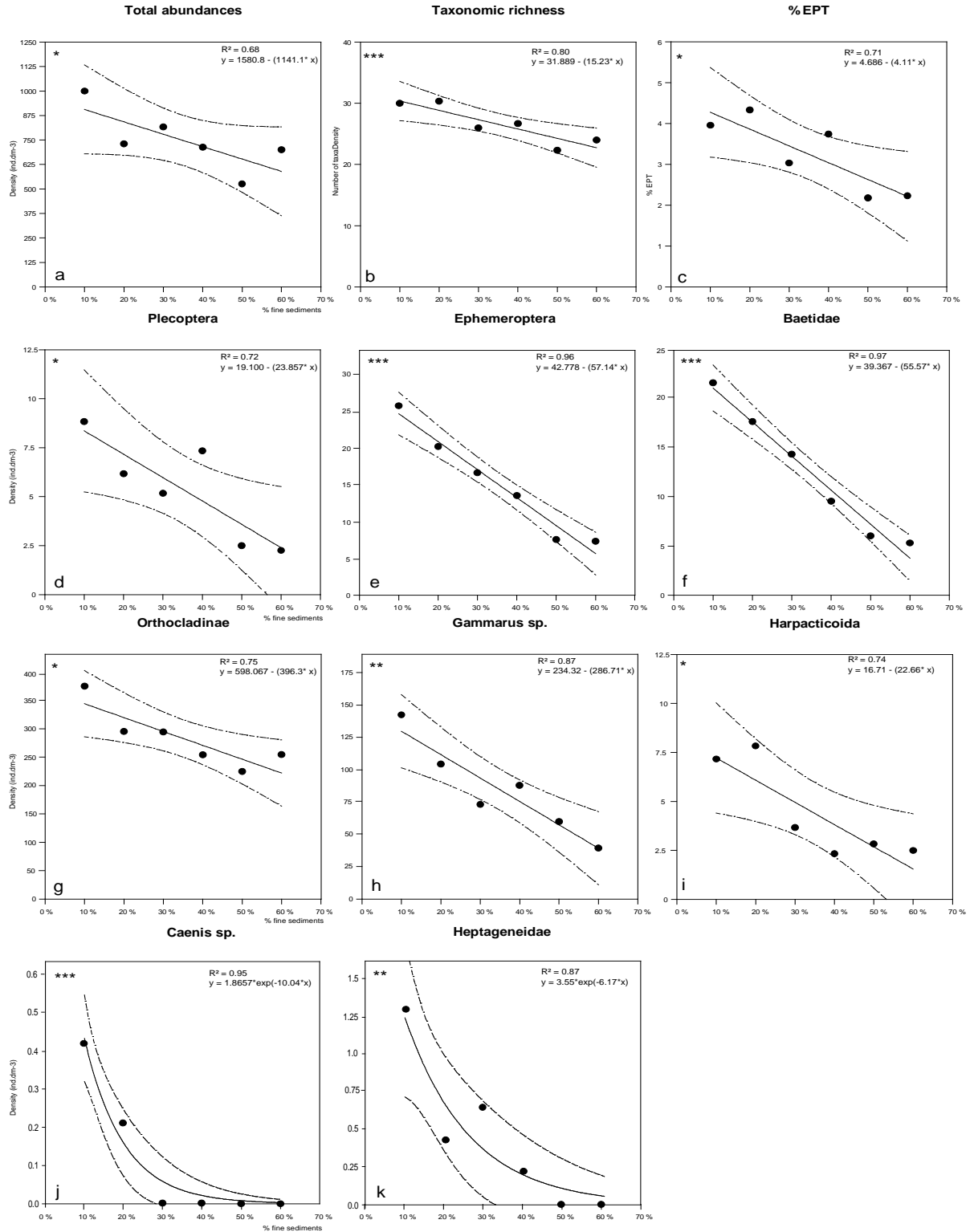


Fig. 6: Linear regressions between density of invertebrates present in the artificial substrates with the increasing % of fine sediment (dots; mean density for each % of fine sediment, n=3, dash line; 95 % confident band). R² and regression equation is given for each taxon (* P < 0.001, ** P < 0.01, * P < 0.05, n.s = non significant).**

DISCUSSION

Changes in benthic and hyporheic assemblages with colmation

Our first hypothesis, that both benthic and hyporheic densities and taxonomic richness would decrease with the increasing percentage of fine sediment, was largely supported by the results. Benthic and hyporheic densities were reduced by a factor of 3, suggesting that colmation affected similarly the number of individuals colonising both biological compartments. By contrast, the taxonomic richness was much more reduced in the hyporheic zone than at the surface, respectively by a factor of 2 and 1.2. This could be the result of the narrow range of percentage of fine sediment considered for the benthic zone. The percentage of fine sediment at the surface ranged from 0 to 15 %, whereas hyporheic fine sediment ranged from 6 to 70 %. This difference may explain, in accordance with Lenat *et al.*, (1979), the strong decrease in density but weak decrease in diversity for the benthic assemblages.

In the 3 rivers we studied, the hyporheic assemblages consisted mainly in benthic organisms that colonised streambed sediments. The hyporheic assemblages were dominated by animals that present intermediate body size, streamlined shape and intermediate body flexibility (Gayraud & Philippe, 2001). Nevertheless, colmation significantly affected the number of taxa colonising the sediments. This could be attributed to (i) a decrease in the size of the interstice (Gayraud & Philippe, 2003) (ii) a decrease in the heterogeneity of the substrate and of the resulting heterogeneity of habitats (Minshall, 1984) or (iii) a decrease in vertical migrations (Wood & Armitage, 1997). Whatever the reason, the disappearance from the hyporheic zone of taxa sensitive to colmation was not compensated by interstice colonisation by other taxa, more adapted or resistant to fine sediment, which led to the observed decrease in richness. We contend from the preceding observations that hyporheic invertebrates better reflect fine sediment accumulation within the riverbed than benthic invertebrates. Streambed surfaces are more often disturbed than the hyporheic zone by short duration flow pulses, which can flush away fine sediment (Lenat *et al.*, 1979). Therefore, in benthic habitats, a discrepancy may exist between benthic invertebrates and fine sediment dynamics, and the assemblages collected at any given period may not reflect fine sediment dynamics accurately. This may explain the weak and inconsistent relationship reported between taxa and fine sediment in benthic zones (Angradi, 1999, Zweig & Rabeni, 2001). By contrast, fine sediment that penetrates into the hyporheic zone may accumulate progressively with time and hence durably influence hyporheic assemblages. Our results suggest that in the perspective of using biological indicators to monitor colmation, the use of hyporheic invertebrates may be more relevant than that of benthic invertebrates.

Surprisingly, very few actual stygobite taxa (sensus Gibert *et al.* 1994) were found in the hyporheic zone. Only the Amphipoda *Niphargus sp.* was found in the lightly clogged reaches of the Drôme River. The study reaches were all located in downwelling zones and had probably limited the presence of such stygobites.

The local physico-chemical characteristics of surface and hyporheic waters could not explain changes in benthic and hyporheic assemblages between reaches. Still, the temperature and dissolved oxygen concentrations were correlated with benthic taxonomic richness, but these correlations were due to differences between rivers (the Drome River *versus* the Isère and Usses Rivers) rather than between percentages of fine sediment. Moreover, in the 3 rivers we studied, the percentage of fine sediment did not control strongly the water physico-chemistry, as has been observed elsewhere (Wood & Armitage, 1997). For instance, the decrease in dissolved oxygen with depth, which can be expected from colmation (Brunke & Gonser, 1997; Boulton *et al.*, 1998), was only slightly detected in one river. This outcome could be due to the quality of the fine sediment, since they were mostly mineral and presented low amounts of organic matter (Nogaro *et al.*, 2010). Moreover, the heterogeneity of colmation at the reach scale may allow macro infiltrations of surface water in the hyporheic zone and the prevalence of oxic conditions even in the heavily clogged reaches. In any case, the reaches we studied were very close to each other and no other factor than colmation could reliably explain the differences between reaches in the fauna found in the 3 rivers.

Specific response of taxa to colmation

Many studies have highlighted that rivers with coarse sediments harbour invertebrate assemblages dominated by EPT taxa, whereas assemblages in rivers with fine sediment were dominated by Oligochaeta and Chironomids (Bjornn *et al.*, 1977; Lenat *et al.*, 1979; Lenat, Penrose & Eagleson, 1981; Richards, Host & Arthur, 1993; Angradi, 1999) or Oligochaeta and Elmidae (Ryder, 1989). In this study, we found few individual relationships between the taxa and the percentage of fine sediment. For instance, Oligochaeta (known to be more abundant in fine substratum, Ryder, 1989), did not increase in density with colmation in the hyporheic zone, but did in the benthic zone. The coarse taxonomic resolution used for Oligochaeta in this study, although this group is known for its high species diversity (Lafont & Juget, 1976), also certainly concealed some species-specific responses to the increasing percentage of fine sediment.

Ephemeroptera *Rhithrogena* sp. and Baetidae were found to be more abundant in the benthic zone of heavily clogged reaches. Although surprising, this result was consistent with reported ecological preferences of the Baetidae Family. This Family was reported to tolerate up to 70 % of fine sediment (Lemly, 1982) and the genus *Baetis* sp. seems even more tolerant to colmation (Nutall, 1972; Weber, 1981; Culp & Davis, 1983; Mahoney, 1984; Wallace & Gutz, 1986; Relyea *et al.*, 2000). For example, Angradi (1999) and Relyea *et al.* (2000) observed that *Baetis* sp. significantly increased in abundance after an increase in the percentage of fine sediment. In the 3 rivers we studied here, the Baetidae Family was dominated by the Genus *Baetis*. This probably explains the increase in Ephemeroptera and EPT percentage observed in the most clogged reaches, in contradiction with the literature. This is more surprising in the benthic zone than in the hyporheic zone. Nelson & Roline (2003) have already highlighted that the EPT index was inapplicable in the hyporheic zone because of changes in the physical constraints compared to the benthic zone.

The increase of *Rhithrogena* sp. with the increasing percentage of fine sediment was also unexpected, because this genus is thought to prefer areas with high water velocities and it feeds on diatoms growing at the surface of large particles (Cummins, 1973). In our study, *Rhithrogena* sp. was abundant in the benthic zone of heavily clogged reaches in the Usses and Isère Rivers, probably because of an important algal production. However, since we did not measure the algal production, we cannot confirm this theory. By contrast, *Rhithrogena* sp. did not change with the increasing percentage of fine sediment in the hyporheic zone. Contrasted results have been previously reported about the relations between *Rhithrogena* sp. and the percentage of fine sediment. It was described as intolerant to moderately tolerant to sediments (between 30 to 50 % of fine sediment in Lemly, 1982) or more abundant in clogged reaches (for *Rhithrogena semicolorata* (Curtis 1834) in Nutall, 1972). We therefore suggest excluding the Genus *Rithrogena* of any potential biological indicators of colmation.

We also observed a decrease in the percentages of Diptera and in the densities of the Orthocladiinae with increasing colmation. The Orthocladiinae were significantly more abundant in the lightly clogged reaches in both benthic and hyporheic zones. This Sub-Family, which lives in gravel and cobbles (Lenat *et al.*, 1979) and feeds on microalgae, was already known to decrease with benthic colmation (Zweig & Rabeni, 2001), a fact verified by our observations. The decrease in the percentage of Diptera is rarely reported in colmation studies, because Chironominae are generally the dominant Sub-Family of Diptera. The Chironominae need high amounts of organic matter (Pinder, 1986) and their density may increase with colmation. In our study rivers, the fine sediment was essentially mineral, very poor in organic matter (Nogaro *et al.*, 2010) and did not induce an increase in Chironominae in the clogged reaches.

Finally, 4 taxa, the Cyclopoida, the Harpacticoida, the Hydracarina and the Ostracoda, were significantly more abundant in the lightly clogged reaches in both benthic and hyporheic zones (for the first two taxa) or in the hyporheic zone only (for the last two). No data were found in literature for these organisms except for the Ostracoda *Ilyocypris* whose population was known to increase with the percentage of fine sediment (Omesova & Helesic, 2006). This trend was observed in the benthic zone of the Drôme River, but not in the hyporheic zone where *Ilyocypris* was more abundant in the lightly clogged reach. These 4 organisms pertain to the river meiofauna and a decrease in the number of these tiny animals was not expected. The density of meiofauna is therefore also highly affected by the increasing percentage of fine sediment, but the reason for this decrease is still unclear and requires further investigation.

Limited migrations between benthic and hyporheic zones with colmation

Invertebrate abundance generally decreases rapidly with depth in a wide range of aquatic ecosystems, such as rivers (Coleman & Hynes, 1970; Williams & Hynes, 1974) or wetlands (Danielopol, 1976; Dole, 1985). This consistent pattern is generally explained by an “homogenization” of the interstitial habitat and a decrease in habitat availability. Colmation may enhance these patterns and limit invertebrate migrations between the two zones. In the rivers studied here, hyporheic invertebrates at -50 cm represented 34 % of the total number of invertebrates sampled in the lightly clogged reaches, while they were reduced to respectively 20 and 18 % in the moderately and heavily clogged reaches. A similar proportion of hyporheic invertebrates (*i.e.* 20 % of the benthic density) was found by Strommer & Smock (1989) at -30 cm in streams with high proportions of fine sediment, highlighting a potential limitation of migrations between the two zones.

In addition, we observed changes in assemblage composition with depth restricted to only a few tested metrics (the Shannon diversity index, the percentage of Diptera and the percentage of Crustaceans) and for only two taxa: the percentage of Harpacticoida and Cyclopoida decreased with depth. Our study was restricted to a single season, but these vertical patterns are highly dynamic and may change both at the seasonal (with the growth of larvae, see *e.g.* Puig, Sabater & Malo, 1990) and the hydrological scales (with floods or droughts, see *e.g.* Dole-Olivier *et al.*, 1997). Most insects are mobile and flexible and can migrate from the benthic to the hyporheic zone, but need a minimum of space for this vertical migration. Our second hypothesis, that unclogged reaches would exhibit higher invertebrate assemblage similarities between benthic and hyporheic zones than heavily clogged reaches, was supported by our results. Colmation may thus limit vertical migrations between the

benthic zone and the deep hyporheic zone, most probably through an alteration of habitat characteristics (interstices size, water flow velocity, and inputs of resources from the surface). Under these conditions, colmation may prevent the hyporheic zone from acting as a refuge zone during surface disturbance periods (Palmer, Bely & Berg, 1992; Marmonier *et al.*, 1993; Brunke & Gonser, 1997; Dole-Olivier *et al.*, 1997). In conséquences, colmation may reduce the resilience capacity of the entire ecosystem.

Thresholds in responses to colmation

In accordance with *in situ* reach comparison, we measured a significant decrease in taxonomic richness and density of the Diptera Orthocladinae, of *Gammarus sp.* and the Harpacticoida with the increasing percentage of fine sediment. However, some contrasted patterns were detected: the percentage of EPT, the Baetidae and the Heptageniidae decreased with the increasing percentage of fine sediment, whereas these organisms were more abundant in heavily clogged reaches in the field experiment. Some organisms that did not vary significantly between lightly and heavily clogged reaches exhibited relationships with the percentage of fine sediment in the experimental study: the density of Plecoptera, Ephemeroptera, and the Genus *Caenis* decreased with the increasing % of fine sediment. These results were generally more consistent with previously published data and suggest that the artificial conditions of the experiments increased the effects of colmation compared to field studies/measurements. The manual filling of the artificial substrates and the use of calibrated fine sediment for the simulation of colmation may produce a very homogeneous hyporheic habitat, which increases and exacerbates the differences caused by colmation.

Our third hypothesis, that thresholds may exist in the responses of benthic and hyporheic invertebrates to the increasing percentage of fine sediment, was not supported by our data. The quantitative relations between faunal characteristics and the increasing percentage of fine sediment were mostly linear. In particular, the taxa previously identified as potential indicators of colmation did not show any threshold in their response to the increased percentage of fine sediment. Only two Ephemeroptera, the *Caenis sp.* and the Heptageniidae (out of the 73 taxa sampled in this study) disappeared at 30 and 50 % of fine sediment respectively. Therefore, thresholds may be highly taxon-specific.

Some studies have identified a threshold effect of colmation on invertebrate assemblages, such as the disappearance of EPT taxa above a threshold between 10 and 30 % of fine sediment (Relyea *et al.* 2000; Bo *et al.*, 2007; Harrison, 2010). On the contrary, Kaller & Hartman (2004) studied the effect of colmation in seven Appalachian streams and did not find any relationship between invertebrate densities and the percentage of fine sediment (<

2mm), but these authors suggested that a threshold effect on the percentage of EPT could exist if one considered the finer fraction of the sediments (< 0.25mm). This implies that the coarse size of the fine sediment chosen for our experiment (between 1 and 2mm) may have limited the impact of colmation on invertebrate assemblages and hidden the potential thresholds. The increase in colmation induces a regular decrease in the hyporheic water quality, but some resources (e.g. the dissolved oxygen available) may represent a strict limitation for invertebrates at a given value, while other resources (e.g. the quantity and quality of organic matter) may have a more progressive effect on invertebrates. In our study, such an alteration in the oxygen availability was not observed, most probably because of the very low organic matter content of the sediment and its low respiration activity (Nogaro *et al.*, 2010). There was thus no reason for the occurrence of a strict threshold at the community level.

ACKNOWLEDGMENT

We are grateful to Michel Philippe, Vincent Chanudet, Jean Marie Loaec and Caroline Pache for their help with the fieldwork and to the Zone Atelier Bassin du Rhône (ZABR) for information and contacts. The lead author (SD) was funded by a grant from Electricité De France, the second author (TD) by the CEMAGREF, and the senior author (PM) by an Agence Nationale de la Recherche (ANR) program 'InBioProcess' (ANR-06-BDIV-007).

REFERENCES

- Angradi T.R. (1999) Fine sediment and macroinvertebrate assemblages in Appalachian streams: a field experiment with biomonitoring applications. *Journal of the North American Benthological Society*, **18**, 49-66.
- Bjornn T.C., Brusven M.A., Molnau M.P., Milligan J.H., Chacho E. & Schaye C. (1977) Transport of granitic sediment in streams and its effects on insects and fish. *Rapport B-036-IDA, College of forestry, wildlife and range sciences*, 43 p.
- Bo T., Fenoglio S., Malacarne G., Pessino M. & Sgariboldi F. (2007) Effects of clogging on stream macroinvertebrates: An experimental approach. *Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters*, **37**, 186-192.
- Bou C. & Rouch R. (1967) Un nouveau champ de recherches sur la faune aquatique souterraine. *Compte Rendu Académie des Sciences Paris*, **265**, 369-370.
- Boulton A.J. (2007). Hyporheic rehabilitation in rivers: restoring vertical connectivity. *Freshwater Biology*, **52**, 632-650.
- Boulton A.J., Scarsbrook M.R., Quinn J.M. & Burrell G.P. (1997) Land-use effects on the hyporheic ecology of five streams near Hamilton, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **31**, 609-622.
- 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.
- Bray J.R. & Curtis J.T. (1957) An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, **27**, 325-349.
- Brunke M. & Gonser T. (1997) The ecological significance of exchange processes between rivers and groundwater. *Freshwater Biology*, **37**, 1-33.
- Clarke K.R. (1993) Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, **18**, 117-143.
- Clarke K.R. & Green R.H. (1988) Statistical design and analysis for a "biological effects" study. *Marine Ecology Progress Series*, **46**, 213-226.
- Coleman M. J. & Hynes H.B.N. (1970) The vertical distribution of the invertebrate fauna in the bed of a stream. *Limnology and Oceanography*, **15**, 31-40.

- Culp J.M. & Davies R.W. (1983) An assessment of the effects of streambank clear-cutting on macroinvertebrate communities in managed watershed. *Canadian Technical Report for Fisheries and Aquatic Sciences, Ottawa, ON, Canada*, pp. 1208.
- Cummins, K. W. (1973) Trophic relations of aquatic insects. *Annu. Rev. Entomol.* 18:183-206.
- Dahm, C.N. & Valett H.M. (1996) Hyporheic zones. - In: Hauer F.R. & Lamberti G.A. (eds): *Methods in stream ecology*. Academic Press, San Diego, California. pp. 53-74.
- 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.
- Descloux S., Datry T., Philippe M. & Marmonier P. (2010) Comparison of Different Techniques to Assess Surface and Subsurface Streambed Colmation with Fine Sediments. *International Review of Hydrobiology*, **95**, 520-540.
- 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. & Befy J.-L. (1997) Response of invertebrates to lotic disturbance: is the hyporheic zone a patchy refugium? *Freshwater Biology*, **37**, 257-276.
- Gayraud S. & Philippe M. (2001) Does subsurface interstitial space influence general features and morphological traits of the benthic macroinvertebrate community in streams? *Archiv Für Hydrobiologie*, **151**, 667-686.
- 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.
- Gayraud S., Herouin E. & Philippe M. (2002) Colmatage minéral du lit des cours d'eau: revue bibliographique des mécanismes et des conséquences sur les habitats et les peuplements de macroinvertébrés. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **365/366**, 339-355.
- Gibert J., Stanford J.A., Dole-Olivier M.J. & Ward J.V. (1994). Basic attributes of groundwater ecosystems and prospects for research. In: *Groundwater Ecology*, J. Gibert, D.L. Danielopol et Stanford. J.A. (Eds), Academic Press, San Diego, 7-40.
- Hakenkamp C. & Morin A. (2000) The importance of meiofauna to lotic ecosystem functioning. *Freshwater Biology*, **44**, 165-175.

- Hancock P. (2002) Human impacts on the stream-groundwater exchange zone. *Environmental management*, **29**, 761-781.
- Harrison E. (2010) Fine sediment in rivers: scale of ecological outcomes. Ph.D. thesis in applied Science. Institute for Applied Ecology, University of Canberra.
- Hvorslev M.J. (1951) Time lag and soil permeability in groundwater observations. U.S. Corps of Engineers. Waterways Experiment Station, Vicksburg Mississippi. **36**, pp. 1-50.
- Hynes H.B.N. (1970) The ecology of running waters. Liverpool University Press, Liverpool. 555 p.
- Kaller M.D. & Hartman K.J. (2004) Evidence of a threshold level of fine sediment accumulation for altering benthic macroinvertebrate communities. *Hydrobiologia*, **518**, 95-104.
- Lafont M. & Juget J. (1976) Les Oligochètes du Rhône. I. Relevés faunistiques généraux. *Annls Limnol.*, 12 (3) :253-268.
- Lemly A.D. (1982) Modification of benthic insect communities in streams: combined effects of sedimentation and nutrient enrichment. *Hydrobiologia*, **87**, 229-245.
- Lenat D.R., Penrose D.L. & Eagleson K.W. (1979) Biological evaluation of non-point source pollutants in North Carolina streams and rivers. *Biological series n° 102*. North Carolina Department of Natural Resources and Community Development, Division of Environmental Management, Raleigh, North Carolina.
- Lenat D.R., Penrose D.L. & Eagleson K.W. (1981) Variable effects of fine sediment addition on stream benthos. *Hydrobiologia*, **79**, 187-194.
- Mahonet D.L. (1984) Recovery of streams in northern California after logging with and without buffers. PhD thesis, University of California Berkeley. Berkeley CA.
- Maridet L. & Philippe M. (1995) Influence of substrate characteristics on the vertical distribution of stream macroinvertebrates in the hyporheic zone. *Folia Faculty of Science Natural University of Masarykiana Brunensis*, **91**, 101-105.
- Maridet L., Wasson J.G., Philippe M. & Amoros C. (1995) Benthic organic matter dynamics in three streams: riparian vegetation or bed morphology control ? *Archiv FürHydrobiologie*, **132**, 415-425.
- Marmonier P., Vervier P., Gibert J. & Dole-Olivier M.-J. (1993) Biodiversity in ground waters. *Trends in Ecology and Evolution*, **8**, 392-395.

- Marmonier P., Delettre Y., Lefebvre S., Guyon J. & Boulton A.J. (2004) A simple technique using wooden stakes to estimate vertical patterns of interstitial oxygenation in the bed of rivers. *Archiv FürHydrobiologie*, **160**, 133-143.
- Matthaei C.D., Weller F., Kelly D.W. & Townsend C.R. (2006) Impacts of fine sediment addition to tussock, pasture, dairy and deer farming streams in New Zealand. *Freshwater biology*, **51**, 2154-2172.
- Minshall G.W. (1984) Aquatic insect-substratum relationships. *Ecology of aquatic insects. Resh V.M. et Rosenberg D.M. (eds)*, 358-400.
- Nelson S.M. & Roline R.A. (2003) Effects of multiple stressors on hyporheic invertebrates in lotic system. *Ecological Indicators*, **3**, 65-79.
- Nogaro G., Datry T., Mermillod-Blondin F., Descloux S. & Montuelle B. (2010) Influence of streambed sediment clogging on microbial processes in the hyporheic zone. *Freshwater Biology*, **55**, 1288-1302.
- Nuttall P.M. (1972) The effect of sand deposition upon the macroinvertebrate fauna of the river Camel, Cornwall. *Freshwater Biology*, **2**, 181-186.
- Olsen D.A., Matthaei C.D. & Townsend C.R. (2010) Effect of a depositional flood event on the hyporheos of a New Zealand stream. *Fundamental and Applied Limnology*, **176**, 337-348.
- Omesova M. & Helesic J. (2006) How to evaluate the influence of sediment size structure on the lotic invertebrate community composition ? *Verhandlungen der Internationalen Verienigung für theoretische und angewandte Limnologie*, Stuttgart, E. Schweizerbartsche Vlg., Germany. ISSN 0368-0770, **29**, 2131-2133.
- Palmer M., Bely A.E. & Berg K.E. (1992). Response of invertebrates to lotic disturbance: a test of the hyporheic refuge hypothesis. *Oecologia*, 89:182-194.
- Petts G.E., Thoms M.C., Brittan K. & Atkin B. (1989) A freeze-coring technique applied to pollution by fine-grained sediments in gravel-bed rivers. *Science of the Total Environment*, **84**, 259-272.
- Pinder L.C.V. (1986) Biology of freshwater Chironomidae. *Annual Review of Entomology*, **31**, 1-23.
- Puig M.A., Sabater F. & Malo J. (1990) Benthic and hyporheic fauna of mayflies and stoneflies in the Ter River basin (NE-Spain). In: I.C. Campbell (Editor), *Mayflies and stoneflies*. Kluwer Academic Publishers, pp. 255-258.

- Relyea C. D., Minshall G. W. & Danehy R. J. (2000) Stream Insects as bioindicators of fine sediment. In: *Proceedings of the Water Environment Federation, Watershed 2000*, **24**, 663-686.
- Richards C. & Bacon K.L. (1994) Influence of fine sediment on macroinvertebrate colonization of surface and hyporheic stream substrates. *Great Basin Naturalist*, **54**, 106-113.
- Richards C., Host G.E. & Arthur J.W. (1993) Identification of predominant environmental factors structuring stream macroinvertebrate communities within a large agricultural catchment. *Freshwater Biology*, **29**, 285-294.
- Robertson A.L. & Wood P.J. (2010) Ecology of the hyporheic zone: origins, current knowledge and future directions. *Fundamental and Applied Limnology*, **176**, 349–364.
- Ryan R.J. & Packman A.I. (2006) Changes in streambed sediment characteristics and solute transport in the headwaters of Valley Creek, an urbanizing watershed. *Journal of hydrology*, **323**, 74-91.
- Ryder G.I. (1989) Experimental studies on the effects of fine sediments on lotic invertebrates. PhD thesis. University of Otago. Dunedin.
- Stoker Z.S.J. & Williams D.D. (1972) A freezing core method for describing the vertical distribution of sediments in a streambed. *Limnology and Oceanography*, **17**, 136-138.
- Strommer J. L. & Smock L.A. (1989) Vertical distribution and abundance of invertebrates within the sandy substrate of a low-gradient headwater stream. *Freshwater biology*, **22**, 263-274.
- Wallace J.B. & Gurtz M.E. (1986) Response of *Baetis* mayflies (Ephemeroptera) to catchment logging. *American Midland Naturalist*, **115**, 25-41.
- Ward J.V., Bretschko G., Brunke M., Danielopol D., Gibert J., Gonser T. & Hildrew A.G. (1998) The boundaries of river systems: the metazoan perspective. *Freshwater Biology*, **40**, 531-5699.
- Waters T.F. (1995) Sediment in streams : sources, biological effects and control. *American Fisheries Society*, Bethesda pp. 1-251.
- Warwick R.M., Clarke K.R. & Gee J.M. (1990) The effect of disturbance by soldier crabs *Mictyris platycheles* H. Mile Edwards on meiobenthic community structure. *Journal of experimental Marine Ecology*, **135**, 19-33.

- Weber P.K. (1981) Comparisons of the lower trophic levels of small stream communities in forest and clearcut sites, southeast Alaska. PhD dissertation, University of Washington. Seattle, WA.
- Weigelhofer, G. & Waringer J. (2003) Vertical distribution of benthic macroinvertebrates in riffles versus deep runs with differing contents of fine sediments. *International Review of Hydrobiology*, **88**, 304-313.
- Whitman M.S., Moran E.H. & Ourso R.T. (2003) Photographic techniques for characterizing streambed particles sizes. *American Fisheries Society*, **132**, 605-610.
- Williams D.D. & Hynes H.B.N. (1974) The occurrence of benthos deep in the substratum of a stream. *Freshwater biology*, **4**, 233-256.
- Wood P. & Armitage P.D. (1997) Biological effects of fine sediment in the lotic environment. *Environmental Management*, **21**, 203-217.
- Wood P.J., Boulton A.J., Little S. & Stubbington R. (2010) Is the hyporheic zone a refugium for aquatic macroinvertebrates during severe low flow condition? *Fundamental and Applied Limnology*, **176**, 377-390.
- Zweig L. D. & Rabeni C.F. (2001) Biomonitoring for deposited sediment using benthic invertebrates: a test on 4 Missouri streams. *Journal of the North American Benthological Society*, **20**, 643-657.

2. EVOLUTION DES TRAITS BIOLOGIQUES DES INVERTEBRES LE LONG D'UN GRADIENT DE COLMATAGE : REPONSE DU BENTHOS ET DE L'HYPORHEOS (ARTICLE 4)

Le colmatage des cours d'eau par les sédiments fins est connu pour avoir des effets importants sur les assemblages d'invertébrés de la zone benthique ce qui a été confirmé dans mes résultats présentés dans l'article 3. J'ai également mis en évidence que les invertébrés hyporhéiques étaient plus fortement affectés sur mes sites d'études que les invertébrés benthiques et que le niveau de détermination taxonomique des invertébrés était important dans l'étude sur les réponses de la faune face au colmatage. L'utilisation des traits biologiques des invertébrés benthiques et hyporhéiques permet de s'affranchir de ce problème taxonomique ainsi que de la variabilité naturelle de la richesse taxonomique des cours d'eau. Les traits ont aussi l'avantage de produire des réponses en rapport direct avec la perturbation étudiée (Baird & Van den Brink, 2007; Archaimbault *et al.*, 2010). Les modifications des catégories de traits biologiques et des profils de traits n'ont, par ailleurs, jamais été étudiées et considérées simultanément au niveau des zones benthiques et hyporhéiques et suivant un gradient de colmatage.

Mon objectif dans ce quatrième article était donc de comparer les effets d'un gradient de colmatage sur les traits des assemblages d'invertébrés benthiques et hyporhéiques. Mes hypothèses étaient basées sur le fait que les modifications de l'habitat (telle que sa disponibilité) et que la fréquence des perturbations sont des moteurs importants de la sélection des traits (Resh *et al.*, 1988 ; Townsend *et al.*, 1997 ; Charvet *et al.*, 1998 ; Usseglio-Polatera *et al.*, 2000b).

La méthodologie repose sur l'étude des effets du colmatage sur 10 traits (48 catégories) des assemblages d'invertébrés des 3 rivières. Ces traits biologiques décrivent la taille potentielle maximum des invertébrés, le nombre de génération par an, la fécondité, la forme, la technique de reproduction, les formes de résistance, la respiration, la locomotion (ou relation au substrat), la nourriture et le mode alimentaire (Tachet *et al.*, 2002). Ces traits ont dus être codés pour certains taxons dont les références étaient peu nombreuses comme pour les Ostracodes et Copépodes. Nous avons fait l'hypothèse que le colmatage devait modifier significativement un plus grand nombre de traits dans les communautés d'invertébrés de la

zone hyporhéique que de la zone benthique. Par ailleurs, nous avons prédit des différences plus aigües entre les profils de traits biologiques des assemblages d'invertébrés benthiques et hyporhéiques dans les zones à fort colmatage.

Les résultats de cette étude soulignent l'intérêt de l'utilisation des traits biologiques pour évaluer les altérations de la faune en cas de colmatage minéral. Les résultats ont mis en évidence l'effet important de colmatage du substrat sur les traits fonctionnels d'invertébrés des zones benthiques et hyporhéiques. La technique de reproduction, la forme du corps, la forme de résistance, la taille potentielle maximum et le mode de locomotion sont les traits qui présentent le plus de modifications avec le colmatage. Les catégories de traits étaient, quant à elles, plus modifiées avec le colmatage dans la zone hyporhéique que dans la zone benthique. Seuls six catégories de traits présentaient un schéma de réponse similaire pour les deux zones avec le niveau de colmatage. La 'taille intermédiaire' et les 'pontes fixées' ou 'cimentées' étaient plus sélectionnées dans les sites très colmatés alors qu'un nombre élevé de 'générations' et la 'forme sphérique' sont plus sélectionnés dans les sites non colmatés. Les organismes 'interstitiels' et 'mangeurs de sédiments' étaient plus sélectionnés dans les sites moyennement colmatés.

Trait based structure of invertebrates along a gradient of sediment colmation: benthos versus hyporheos responses

S. DESCLOUX^{ab*}, T. DATRY^b, and P. USSEGLIO-POLATERA^c

^a *Université Lyon 1, UMR-CNRS 5023 Ecology of Natural and Anthropized Hydrosystem Laboratory, 43 Bd du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex, France*

^b *Cemagref, UR MALY, F-69336 Lyon, France*

^c *Université Paul Verlaine - Metz, UMR-CNRS 7146, Ecotoxicity, Biodiversity, Ecosystem Interactions Laboratory, Avenue du Général Delestraint, 57040 Metz, France*

Key words: Biological traits, fine sediment, invertebrates, functional groups, hyporheic zone

Cet article a été soumis dans *Hydrobiologia*.

ABSTRACT

Streambed colmation by fine sediment is known to have severe effects on invertebrate assemblages for both the benthic and hyporheic zones but changes in biological trait categories and profiles have never been studied and considered simultaneously for these two zones. We studied the effect of colmation on 10 traits (48 categories) of the invertebrate assemblages of 3 rivers hypothesizing that colmation should significantly modify a higher number of traits in invertebrate communities of the hyporheic zone than of the benthic zone. Moreover, we predicted more acute differences in biological trait profiles of invertebrate assemblages of the benthic versus hyporheic zones along the increasing colmation gradient.

The results of this study underline the successful application and interest in using biological traits to assess the functional alterations of the hydrosystem. The results have highlighted the important effect of substrate colmation on invertebrate functional traits of the benthic zone and hyporheic zones. Trait categories were more modified with colmation in the hyporheic zone than in the benthic zone. Only six trait categories exhibited a similar response pattern in the two zones with colmation. The intermediate size and fixed or cemented clutches were more selected in the heavily clogged reaches while a high number of cycles/year and spherical shape were more selected in the lightly clogged reaches. The interstitial locomotion/relation substrate and fine sediment/micro-organisms feeder were more selected in the intermediate class of colmation. Reproduction technique, body form, resistance forms, maximal size and locomotion/substrate relation were the most modified trait categories along the colmation gradient.

INTRODUCTION

Changes in human activities such as agricultural or forestry practices accelerate land erosion and increase fine sediment inputs into aquatic ecosystems (Waters, 1995; Hancock, 2002; Brooks et al., 2003). This phenomenon is widespread worldwide and in addition to flow perturbations (e.g. damming, withdrawal...) often leads to the clogging of substrate interstitial spaces with fine sediments (i.e. colmation), impairing hydrological exchanges between surface and ground water, then reducing dissolved oxygen, nutrients and organic matter availability within the streambed (Petts et al., 1989; Waters, 1995; Olsen & Townsend, 2003; Matthaei et al., 2006; Boulton, 2007). As a result, colmation could have severe negative consequences regarding aquatic communities which were impaired in terms of both taxonomic and functional trait structure (Gayraud & Philippe, 2001).

The functional trait structure refers to organism's adaptations (= traits) selected in a given environment (Usseglio-Polatera et al., 2000a; 2001). Certain traits (= functional traits), by influencing organismal performance, can affect ecosystem functioning (McGill et al., 2006). Southwood (1977; 1988) and Townsend & Hildrew (1994) posited that the habitat characteristics, in particular those related to disturbance regime and habitat diversity, provide the evolutionary conditions from which life history traits and community properties are derived (i.e. the habitat-filtering hypothesis). Numerous workers have confirmed predictions from habitat templet theory (see Menezes et al. 2010; Statzner & Bêche, 2010 for a recent review), giving evidence that the functional trait approach can provide a direct link between organisms and ecosystems (Petchey & Gaston, 2006). Therefore, using species traits as response variables should facilitate the successful explanation of the mechanisms structuring communities, including human-induced disturbances such as toxic contamination (Baird & Van den Brink, 2007; Archaimbault et al., 2010), salinity (Piscart et al., 2006), waste water discharge (Charvet et al., 2000; Fabrizi et al., 2010); agricultural pressure and/or hydrological disturbance (Lecerf et al., 2006; Mellado Diaz et al., 2008; Townsend et al., 2008; Gallardo et al., 2009); land use in the watershed (Dolédec et al., 2006; Larrañaga et al., 2009), hydrological connectivity alteration (Paillex et al., 2009) or multiple stressors (Usseglio-Polatera & Beisel, 2002; Gayraud et al., 2003; Dolédec & Statzner, 2008).

Colmation damages vertical connectivity and could have severe effects on river ecosystem function (Stanford & Ward, 2001; Boulton, 2007). The main direct physical effect is a reduction in habitat availability (Lenat et al. 1979; Maridet & Philippe, 1995). Colmation changes also the biogeochemical conditions of habitats, shifting oxic to anoxic conditions and increasing toxicant concentrations (Minshall, 1984; Gayraud & Philippe, 2003). Because reducing heterogeneity, interstitial pore size and quality of habitats and decreasing habitat fluctuation by diminishing hydrological disturbance effect (Petts et al. 1989; Ryan & Boufadel, 2007), colmation has the potential to modify the community structure and suites of functional traits within both benthic and hyporheic invertebrate assemblages. These modifications have been mainly studied for the benthic zone. A decrease in benthic invertebrate density and taxonomic diversity has been already demonstrated by Lenat et al. (1979), Richards & Bacon (1994), Bo et al. (2007) and Descloux et al., (submitted). The percentage of the benthic Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera (EPT) assemblage was usually negatively correlated to an increase in fine sediment deposition (Bjornn et al., 1977; Lenat et al., 1979; Matthaei et al., 2006; Larsen et al., 2009; Larsen & Ormerod, 2010), while the abundance of other taxa, such as Oligochaeta, may increase with colmation (Lenat et al., 1979; Angradi, 1999; Zweig & Rabeni, 2001; Gayraud et al., 2002;). The increase in fine sediment disadvantages organisms that need large interstitial spaces and a high oxygen amount (James et al., 2008), potentially resulting in the selection of specific co-adapted traits within faunal assemblages. Gayraud & Philippe (2001) showed that the proportion of small-sized organisms (< 5 mm) or with cylindrical or spherical shape in the benthic invertebrate assemblages was negatively correlated to interstitial space availability. The balance between the major feeding groups can also be modified, with a shift from filter-feeders and scrapers to deposit feeders (Hynes, 1970; Lemly, 1982; Waters, 1995; Relyea et al., 2000).

Very few studies on the impact of sediment colmation on hyporheic invertebrate communities exist, even if the functional role of the hyporheic zone and the importance of faunal exchanges between the epibenthic and the hyporheic areas have been already highlighted. In particular, the hyporheic zone acts as a refugium and nursery for most of the benthic invertebrates (Marmonier et al., 1993; Brunke & Gonser, 1997; Ward et al., 1998). The densities of hyporheic invertebrate assemblages have been known to decrease with fine sediment deposition (Richards & Bacon, 1994; Weigelhofer & Waringer, 2003; Descloux et al., submitted), which reduces invertebrate movements into the substrate. However, the effects of colmation on the biological trait selection within hyporheic communities are poorly

known, even if colmation may have strong effects on the main drivers of hyporheic assemblage establishment, i.e the availability of habitats, their abiotic characteristics and biotic interactions within community.

The objective of this study was to compare the effects of a gradient of fine sediment proportion in mineral substrate on both benthic and hyporheic invertebrate assemblage traits at the reach scale. We aimed at studying the efficiency of trait combinations in evaluating colmation pressure impact, based on changes in habitat characteristics (such as mesohabitat availability) and on the assumption that disturbance frequency was also a major driver of the composition of invertebrate assemblages (Resh et al., 1988; Townsend et al., 1997; Charvet et al., 1998; Usseglio-Polatera et al., 2000b).

First, we predicted that colmation should significantly modify a higher number of traits in invertebrate communities of the hyporheic zone than of the benthic zone, because of poorer dissemination capacities of the hyporheic fauna and the higher temporal stability of the hyporheic zone leading to more stable colmation (hypothesis H1). Second, for ten biological traits, we predicted differences in selected adaptations by invertebrate assemblages of the two zones along an increasing colmation gradient (Table 1). We hypothesized, in particular, an increasing proportion of (i) small-sized organisms, (ii) burrowers, (iii) monovoltine species with (iv) asexual reproduction, (v) medium to high fecundity, (vi) no or few resistance stages, (vii) mainly tegumental respiration, (viii) cylindrical body and (ix) deposit feeders (x) fine organic detritus and microorganisms consumers along the colmation gradient, as a result of a decreasing habitat quality - but an increasing habitat stability (especially in the hyporheic zone; Table 1, hypothesis H2a). We also hypothesized differences in trait selection with colmation between the invertebrate assemblages of the two zones, especially in 'body form', 'locomotion', 'respiration' and 'feeding habits' (Table 1, hypothesis H2b). Third, we predicted more acute differences in biological trait profiles of invertebrate assemblages of the benthic versus hyporheic zones along the increasing colmation gradient (hypothesis H3).

Table 1: Trait-based predictions in site assemblages of the benthic and hyporheic zones along a colmation gradient described by 3 colmation classes.

No	Trait	Biological compartment	Colmation class		
			Lightly clogged (LC)	Moderately clogged (MC)	Heavily clogged (HC)
1	Maximal potential size	both	large/small	large/small to small	small
2	Number of reproductive cycles per year	both	low to high	medium	medium
3	Fecundity	both	low to high	medium to high	medium to high
4	Body form	benthos	varied	varied / mainly cylindrical	mainly cylindrical
		hyporheos	cylindrical/spherical	cylindrical	cylindrical
5	Reproduction Technique	both	varied	intermediate	asexual; free eggs & clutches
6	Resistance forms	both	present/absent	present/absent	absent
7	Respiration	benthos	varied	intermediate	mainly tegumental
		hyporheos		intermediate	mainly tegumental (no aerial)
8	Locomotion & substrate relation	benthos	varied	intermediate	crawler; burrower attached
		hyporheos	varied	intermediate	mainly burrower
9	Food	both	varied	intermediate	mainly microorganisms in fine sediment; fine detritus
10	Feeding habits	benthos	varied	intermediate	mainly deposit-feeder and filterers
		hyporheos	varied	intermediate	reduced proportion of scrapers mainly deposit-feeder

MATERIAL AND METHODS

Study sites

The study was conducted in October 2007 on three reaches within three rivers belonging to the Rhône River catchment; the Drôme River (fourth-order stream), the Usse River (fourth-order stream) and the Isère River (sixth-order stream; Table 2). Reaches were located on the downwelling zone of riffles and were approximately 100 m long. The geologic substrate of the Drôme catchment was constituted of limestone. The Usse River is mainly composed of limestone and marl and the Isère River of granite and marl. Streambeds were dominated by coarse mineral substrate (pebbles and cobbles) mixed with various amounts of sand, silt and clay. The Isère River reaches were located in a mountainous catchment at a mean altitude of 416 m that explains why the water was colder (mean temperature of 9.0°C) than in the Drôme (288 m; 13.6°C) and Usse (348 m; 15.3°C) River reaches located in a more lowland context. The water of the three rivers was well oxygenated (ranging from 9.2 to 11.3 mg.L⁻¹) and had low to moderate nutrient contents. The three rivers had a pH between 8.1 and 8.6 (Table 2).

Gradient of colmatation and invertebrate sampling

In each river, three reaches were selected according to their percentage of fine sediment (PFS) and classified into three clogging classes (See Descloux et al. 2010 for further details) to obtain a gradient of colmatation. PFS were evaluated using the freeze-coring technique (Stocker & Williams, 1972). Three replicate cores were sampled in each of the 9 reaches to determine the grain size distribution down to a depth of 60 cm. Then, the 9 reaches were classified as heavily clogged (noted HC), moderately clogged (noted MC) and lightly clogged (noted LC, Table 3 and Descloux et al., 2010)

A 'Hess sampler' was used to collect benthic invertebrates (sampling area: 0.125 m²). Triplicate samples were performed after randomly selecting sampling points spaced by a maximum of 2 m from sediment sampling point for PFS evaluation, to reduce effects of small-scale habitat variability. Hyporheic invertebrates were collected at the same location, using the Bou Rouch system (Bou & Rouch, 1967) at three depths (i.e., -10, -30 and -50 cm deep) to collect the whole hyporheic fauna. Six litres of water were pumped at a constant rate of 4 L.min⁻¹. The three depth sample units were gathered in a single 'sample' to eliminate the depth effect and then reduce the number of variables. All invertebrate samples from the benthic and hyporheic zones were preserved in 70 % isopropyl alcohol and then identified to the lowest taxonomic level possible (generally at the species or genus level) and enumerated.

Table 2: Main mean characteristics (\pm s.d. into brackets) of the 3 studied rivers. HC = heavily clogged, MC = moderately clogged and LC = lightly clogged reaches

Reaches	Drôme (D)			Les Usses (U)			Isère (I)		
	D-HC	D-MC	D-LC	U-HC	U-MC	U-LC	I-HC	I-MC	I-LC
Elevation a.s.l. (m)	444	299	123	373	407	265	365	446	438
Stream order		4			4			6	
Watershed area (km ²)		1 640			220			11 080	
Geology		limestone			marl and limestone			marl and granite	
Substrate		gravel			cobble-boulder			cobble-boulder	
Mean width (m)	16.5	15.0	16.0	13.0	10.0	9.0	19.2	20.0	19.3
Mean depth (cm)	24	23	42	17	25	28	23	22	14
Temperature (°C)	13.7 (1.0)	13.5 (0.9)	15.3 (1.1)	13.6 (1.8)	11.0 (1.5)	14.3 (1.9)	8.2 (1.2)	9.0 (1.3)	10.9 (1.6)
Conductivity (μ S.cm ⁻¹)	332 (18)	349 (19)	371 (21)	526 (12)	548 (12)	545 (16)	621 (31)	910 (177)	862 (167)
pH	8.33 (0.14)	8.34 (0.14)	8.10 (0.13)	8.62 (0.10)	8.54 (0.10)	8.43 (0.09)	8.41 (0.12)	8.52 (0.12)	8.29 (0.11)
Dissolved oxygen (mg.L ⁻¹)	9.5 (0.2)	9.5 (0.2)	9.2 (0.2)	10.3 (0.4)	10.2 (0.4)	10.9 (0.4)	10.6 (0.7)	11.2 (0.8)	10.6 (0.7)
Dissolved organic carbon (mg.L ⁻¹)	2.1 (0.2)	2.1 (0.1)	2.3 (0.2)	4.0 (0.4)	4.1 (0.4)	3.4 (0.3)	1.4 (0.2)	1.3 (0.2)	1.6 (0.2)
Nitrate (mg.L ⁻¹)	2.6 (0.1)	2.3 (0.1)	2.5 (0.1)	3.9 (0.2)	4.0 (0.2)	4.3 (0.2)	1.8 (0.3)	1.3 (0.2)	1.4 (0.2)
Phosphate (mg.L ⁻¹)	0.00 (0.06)	0.12 (0.14)	0.04 (0.05)	0.13 (0.04)	0.24 (0.08)	0.15 (0.05)	0.00 (0.00)	0.07 (0.13)	0.00 (0.00)

Table 3: Percentage of interstitial fine sediments (i.e. particle size < 2 mm) in the heavily clogged (HC), moderately clogged (MC) and lightly clogged (LC) reaches of the 3 rivers. After Descloux *et al.* (2010).

Rivers	DROME			USSES			ISERE		
	D-HC	D-MC	D-LC	U-HC	U-MC	U-LC	I-HC	I-MC	I-LC
% of Fine sediments < 2mm									
0-20 cm	10.0 (3.7)	5.9 (1.5)	7.9 (7.9)	23.5 (18.7)	15.7 (6.7)	6.5 (4.0)	29.3 (2.7)	19.8 (8.9)	11.9 (1.9)
20-40 cm	14.4 (2.4)	18.1 (10.6)	11.2 (4.7)	50.2 (24.2)	20.6 (2.3)	10.2 (1.9)	27.6 (1.1)	28.5 (9.7)	22.8 (3.7)
40-60 cm	16.2 (3.8)	13.6 (4.5)	11.2 (2.8)	69.3 (26.6)	33.8 (28.0)	7.5 (0.8)	27.5 (2.3)	32.8 (3.1)	28.0 (7.4)

Species traits

Ten biological traits were considered to examine the effects of colmation on the invertebrate assemblages (Table 4). Each trait was described by several categories (= modalities). Autecological information gathered from literature was translated into relative frequency distributions, each describing the affinity of a given taxon for the different categories of a given trait. This procedure is similar to the fuzzy coding procedure (Usseglio-Polatera, 1991; Chevenet *et al.*, 1994).

Trait profiles of 124 taxa from the meio- and macro-fauna of the benthic and hyporheic zones were described mainly at species or genus levels, except for some Diptera (described at family or sub-family level), Oligochaeta and Nematoda (described as such).

Traits reflected the life history of taxa (e.g. 'maximal potential size', 'number of cycles per year', 'fecundity'), their mobility ('locomotion and substrate relation'), general morphological ('body form') or physiological ('respiration', 'reproduction technique', 'feeding habits', 'food', 'resistance forms') features of organisms. Trait category description, traditionally used for benthic invertebrates (e.g. Statzner *et al.*, 1994; Usseglio-Polatera *et al.*, 2000a), was modified to take into account the specificities of the invertebrates from the hyporheic zone.

Table 4: Biological traits and modalities (= categories) of aquatic macroinvertebrates used in this study. Trait codes into brackets were used as labels in Table 5.

N°	Traits	N°	Modalities	N°	Traits	N°	Modalities
1	Maximal potential size (Size)	1	≤ .25 cm	7	Respiration (Resp)	1	tégument
		2	> .25-.5 cm			2	gill
		3	> .5-1 cm			3	aerial (plastron + spiracle)
		4	> 1-2 cm				
		5	> 2 cm				
2	Number of cycles/year (Cycl)	1	< 1	8	Locomotion & substrate relation (Loco)	1	swimmer
		2	1			2	crawler
		3	> 1			3	burrower (epibenthic)
3	Fecundity (Fec)	1	≤ 100			4	interstitial (endobenthic)
		2	> 100-1000			5	attached (temporarily or permanently)
		3	> 1000	9	Food (Food)	1	fine sediment + microorganisms
4	Body form (For)	1	streamlined	2		fine detritus (< 1mm)	
		2	flattened	3		dead plant (> 1mm)	
		3	cylindrical (+ geometric)	4		living microphytes	
		4	spherical	5		living macrophytes	
5	Reproduction Technique (Repr)	1	ovoviviparity	6		dead animal (> 1mm)	
		2	isolated eggs, free	7		living microinvertebrates	
		3	isolated eggs, cemented	8		living macroinvertebrates (+ vertebrates)	
		4	clutches, cemented or fixed	10	Feeding habits (Fhab)	1	deposit feeder (+ absorber)
		5	clutches, free			2	shredder
		6	clutches, terrestrial (+ in vegetation)			3	scraper
		7	parthenogenesis (+ asexual reproduction)			4	filter-feeder
6	Resistance forms (Resi)	1	eggs, statoblasts	5	piercer (plants or animals)		
		2	cocoons (+ housings against desiccation)	6	predator (carver/engulfer/swallower) + parasite		
		3	diapause or dormancy				
		4	None				

The mean trait profile of a reach sample assemblage was obtained by weighting individual trait profiles of taxa by their log-transformed abundances. The sums of weighted scores (one per trait category) were expressed as relative abundance distribution (within a trait).

Data analysis

The breakdown of the total variability among data (= total inertia) provided information on the evidence for, and relative importance of 'river', 'compartment' (benthos vs. hyporheos) and 'colmation' differences. This decomposition revealed that the effect of 'colmation' accounted for only 8.5% of the total variability, whereas 'river' and 'compartment' effects corresponded to 33.9 and 15.9% of the total variability, respectively (Fig. 1) considering the biological trait profile array. The effect of 'colmation' was slightly lower for the taxonomic abundance array, accounting for 8% of the total variability. To eliminate the major 'river' effect in the assemblage analysis, the data were centered by river before analysis (Dolédec & Chessel, 1989).

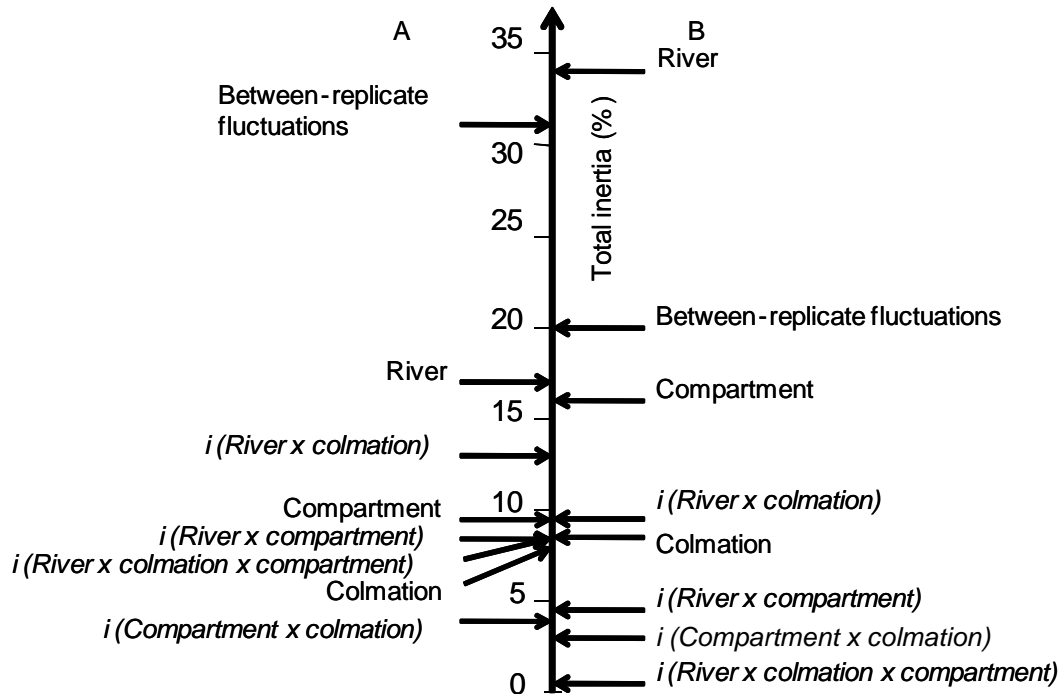


Figure 1: Breakdown of the total inertia (% of variation) in the data into 'river', 'colmation class' and 'compartment' variations, i = interaction. A: taxonomic abundance array and B: biological trait profile array.

A 'Within-river' Fuzzy Correspondence Analysis (FCA) was performed to assess how substrate colmation can modify combinations of traits within reach invertebrate assemblages of both the benthic (B) and hyporheic (H) zones (Chevenet et al., 1994).

Trait-based data were analysed using nested two-way ANOVAs with 'river-type' and 'reach type' (nested within river type) as the two factors. If the factor 'reach type' had a significant effect, pair-wise comparisons with Tukey's HSD post hoc tests were used to compare the heavily (HC), moderately (MC) and lightly (LC) clogged reaches in terms of relative abundances of trait categories exhibited by benthic or hyporheic assemblages. The initial design was a 3 (Drôme, Usses, Isère Rivers) by 3 (LC, MC and HC reaches) ANOVA, with reaches nested within rivers.

The analysis of trait category differences in benthic and hyporheic assemblages of HC, MC and LC reaches was based on the mean value of their relative frequency utilization (+/- 95% confidence interval) in the different combinations of 'river x colmation classes'.

The ADE-4 software was used for multivariate analyses and R software for statistical tests.

RESULTS

Mean biological trait profiles of each assemblage among the three colmation classes

The plane defined by both the first (F1; 42.9% of explained variance) and third (F3; 10.4%) factorial axes in 'within river' FCA best represented the colmation effect (Fig. 2); the second axis (11.4%) focusing more on between-replicate variability within 'reach type'. Considering their mean trait profiles, most of benthic assemblages ($F1 > 0$) were clearly opposed to hyporheic assemblages ($F1 < 0$) along F1 axis. River reach assemblages were mainly located along F3 axis according to the colmation intensity of the corresponding habitats from lightly ($F3 < 0$; opened circles in Fig. 2) to moderately/heavily ($F3 > 0$; solid circles) clogged reaches, 'I3-B' excepted.

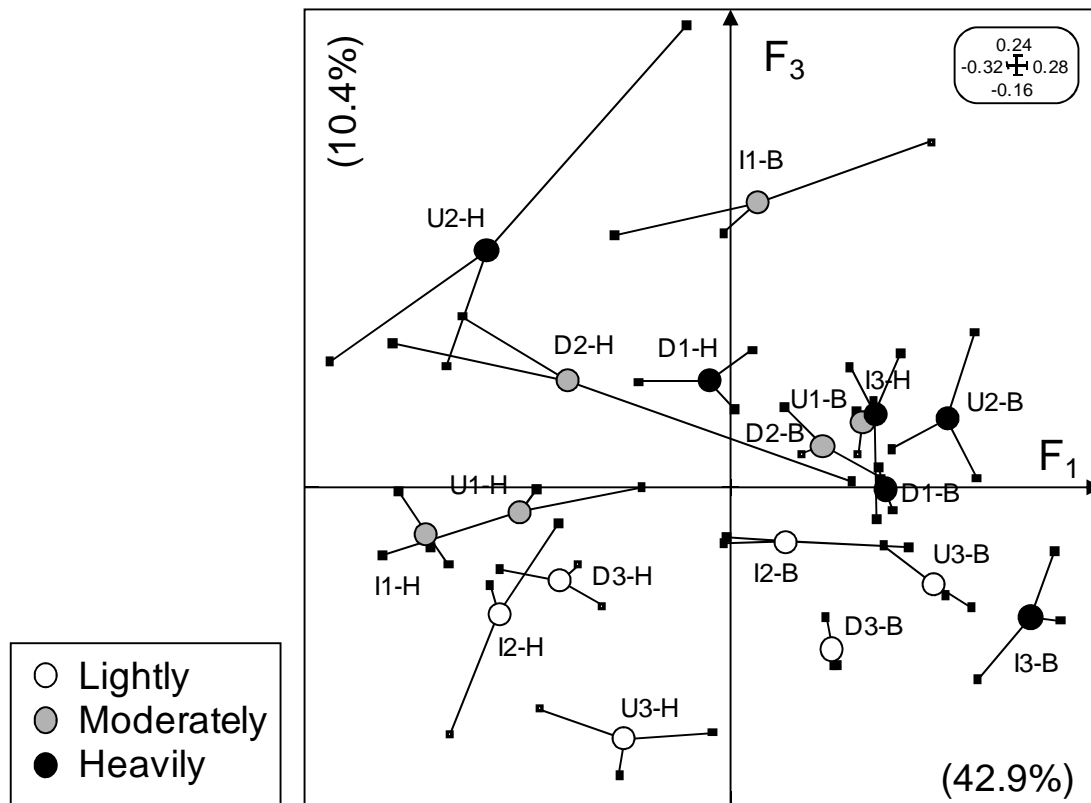


Figure 2: Ordination of 54 site samples (small black squares) according to the mean biological trait profiles of their macroinvertebrate assemblages by “within-river” Fuzzy Correspondence Analysis. Ten traits including 48 categories (cf. table 2) were simultaneously taken into account. Solid circles correspond to the mean location of the different [River x Compartment x Colmation class] combinations. They were positioned at the weighted average of the corresponding faunal replicate locations (small squares). Lines link replicates to their mean location. The percentages of explained variance were indicated on each axis. H = hyporheos samples; B = benthos samples, I = Isère River, D = Drôme River; U = Ussès River; Reaches from a given river are labelled from “1” (upstream) to “3” (downstream) along the longitudinal gradient.

Trends in bio/ecological traits can be quantified by correlation ratios (Chevenet et al., 1994), allowing the identification of traits that best separated river reaches along factorial axes (cf. Appendix 1). Along the F1 axis, the traits ‘respiration’ [tegument (F1 < 0) vs. gill or aerial (F1 > 0); $r = 0.064$], ‘reproduction technique’ [free eggs or clutches and parthenogenesis (F1 < 0) vs. fixed eggs and/or clutches or ovoviviparity (F1 > 0); $r = 0.047$], ‘body form’ [cylindrical or spherical (F1 < 0) vs. flattened and/or streamlined (F1 > 0); $r = 0.042$], ‘feeding habits’

[predator or deposit-feeder ($F1 < 0$) vs. scraper, shredder and piercer ($F1 > 0$); $r = 0.038$] and 'maximal size' [very small ($F1 < 0$) vs. other sizes ($F1 > 0$); $r = 0.038$] best discriminated invertebrate assemblages of the different river reaches. These traits exhibited the clearest differences in terms of trait category selection when comparing benthic ($F1 > 0$) to hyporheic ($F1 < 0$) assemblages.

The categories of the traits 'fecundity' [intermediate ($F3 < 0$) vs. high ($F3 > 0$); $r = 0.018$], 'reproduction technique' [ovoviviparity ($F3 < 0$) vs. parthenogenesis ($F3 > 0$); $r = 0.017$] and 'food' [macrophytes and invertebrates ($F3 < 0$) vs. microorganisms and fine detritus ($F3 > 0$); $r = 0.011$] were rather well separated along the $F3$ axis. Such trait differences could be mainly related to differences in colmation classes.

Number of traits modified with colmation for each zone

Colmation significantly modifies the selection level of a higher number of trait categories in invertebrate assemblages of the hyporheic zone than of the benthic zone. The total number of trait categories selected in significant different proportions among colmation classes was 22 for the benthic zone and 25 for the hyporheic zone (Table 5). Globally, differences were rather clearer (i.e. p values were lower) in the hyporheic zone than in the benthic zone. All the traits exhibited at least one category selected in significantly different proportions along the colmation gradient, except 'feeding habits' for hyporheic invertebrate assemblages. The utilization of 5 trait categories significantly declined with colmation in both the benthic and hyporheic zones; i.e. 'high number of cycles per year' ('Cycl3' in Table 5), 'spherical form' (For4), 'free, isolated eggs' (Repr2), 'diapause' (Resi3) and 'aerial respiration' (Resp3) in both compartments; while respectively 5 and 9 trait categories were significantly more selected with colmation for the benthic and hyporheic zones [but only 'intermediate size' (Size3) and 'fixed clutches' (Repr4) in both compartments]. 4 trait categories were significantly more selected in the medium class of colmation, in the benthic zone and two in the hyporheic zones [only 'interstitial' (Loco4) and 'fine sediment' feeder (Food1) in both compartments]. 4 and 5 trait categories were less selected respectively in the benthos ['Medium fecundity' (Fec2), 'attached' (Loco5), 'dead plant' as food (Food3), and 'filter-feeder' (Fhab4)] and in the hyporheos [large-sized (Size5), flattened (For2), crawlers (Loco2), using cocoons or housings against dessication (Resi2), or with terrestrial clutches (Repr6)] subjected to medium colmation. .

Table 5: Results of the nested ANOVA on relative abundances of trait categories within benthic and hyporheic assemblages: comparison of three colmation classes. Riv = River effect (Df = 2); Riv/col = Colmation effect nested in river (df = 4), *** = p-value < 0.001; ** = 0.001 ≤ p-value < 0.01; * = 0.01 ≤ p-value < 0.05; n.s = non significant. Trend in trait category selection: '+' = significantly more selected in the corresponding colmation class; '-' = significantly less selected in the corresponding colmation class. L = Lightly clogged, M = Moderately clogged and H = Heavily clogged.

	Benthos			Hyporheos		
	Riv	Riv/col	trend L.M.H	Riv	Riv/col	trend L.M.H
Size1	*	n.s		*	*	++
Size2	***	n.s		***	n.s	
Size3	***	**	--+	**	*	--+
Size4	*	n.s		n.s	***	--+
Size5	**	**	++-	***	***	++
Cycl1	***	n.s		***	n.s	
Cycl2	***	n.s		**	**	--+
Cycl3	***	*	++-	**	*	++
Fec1	***	***	++-	*	n.s	
Fec2	***	***	++	**	n.s	
Fec3	***	n.s		***	**	--+
For1	***	n.s		n.s	*	--+
For2	***	n.s		***	***	++
For3	***	n.s		***	***	++
For4	***	*	+-	***	***	+-
Repr1	***	n.s		***	*	+-
Repr2	***	*	+-	n.s	***	++
Repr3	***	*	--+	*	n.s	
Repr4	***	***	--+	n.s	***	--+
Repr5	n.s	n.s		***	***	++
Repr6	***	n.s		**	*	++
Repr7	***	***	-+	n.s	*	++
Resi1	***	n.s		***	n.s	
Resi2	***	***	++-	n.s	*	++
Resi3	n.s	*	+-	n.s	*	++
Resi4	***	n.s		**	**	--
Resp1	***	n.s		***	n.s	
Resp2	***	n.s		***	n.s	
Resp3	**	*	+-	***	*	++
Loco1	***	n.s		***	n.s	
Loco2	***	**	--+	***	**	++
Loco3	***	*	++	n.s	n.s	
Loco4	***	**	-+	***	***	-+
Loco5	**	*	++	n.s	n.s	
Food1	***	***	-+	*	*	-+
Food2	***	n.s		***	n.s	
Food3	***	*	++	*	n.s	
Food4	***	n.s		n.s	n.s	
Food5	***	*	--+	*	n.s	
Food6	n.s	n.s		*	n.s	
Food7	*	n.s		***	**	++
Food8	n.s	n.s		n.s	n.s	
Fhab1	***	***	-+	**	n.s	
Fhab2	***	n.s		***	n.s	
Fhab3	***	n.s		n.s	n.s	
Fhab4	*	*	++	n.s	n.s	
Fhab5	*	n.s		n.s	n.s	
Fhab6	**	n.s		*	n.s	

Selection of traits with colmation for each zone

The proportion of large-sized (> 2 cm) organisms in reach assemblages significantly decreased with increasing colmation within the benthic zone whereas it decreased only in MC reaches of the hyporheic zone (Table 5 and Fig. 3). Medium-sized individuals (> 1.0 – 2.0 cm) were more abundant in HC reaches. Small-sized organisms were less abundant with high colmation class only for the hyporheic zone. The relative abundance of plurivoltine species was significantly reduced in HC habitats. They were replaced by monovoltine species in the hyporheic zone. Fecundity was significantly higher in species from HC reaches of the hyporheic zone while benthic species from LC reaches more often exhibited low to intermediate fecundity. Species with a spherical body significantly avoided HC habitats of both zones. In contrast, cylindrical, flattened and/or streamlined organisms were more selected only in the HC habitats of the hyporheic zone. Ovoviviparity was less used and parthenogenesis was more selected in the clogged reaches of the hyporheic zone. In addition, eggs (in benthos) and clutches (in both zones) were more frequently cemented when the colmation class was high. The more selected resistance forms changed also with colmation. The capacity of invertebrates to initiate a diapause or dormancy period during their post-embryonic stages decreased significantly with colmation in both zones. If the production of cocoons was a resistance strategy less frequently selected in the HC habitats of the benthic zone, it was more often adopted by invertebrates of the hyporheic zone in similar colmation conditions. The proportion of organisms without potential resistance forms significantly increased with colmation in the hyporheic zone. Direct uptake of atmospheric oxygen decreased with increasing colmation in both benthic and hyporheic zones. Crawlers were more abundant in HC habitats of both zones while interstitial organisms appeared to be more abundant in MC habitats. Benthic burrowers decreased with colmation whereas attached forms were more abundant. 'Microorganisms in fine sediment' were more consumed by benthic and hyporheic invertebrates in the intermediate class of colmation. In HC habitats, coarse plant detritus and macrophytes were more utilized in the benthic zone and microinvertebrates were less used in the hyporheic zone. Regarding the feeding habits, benthic deposit feeders and filter feeders were respectively more and less abundant in MC habitats compared to LC and HC habitats. No significant differences in feeding habits were observed along the colmation gradient in the hyporheos.

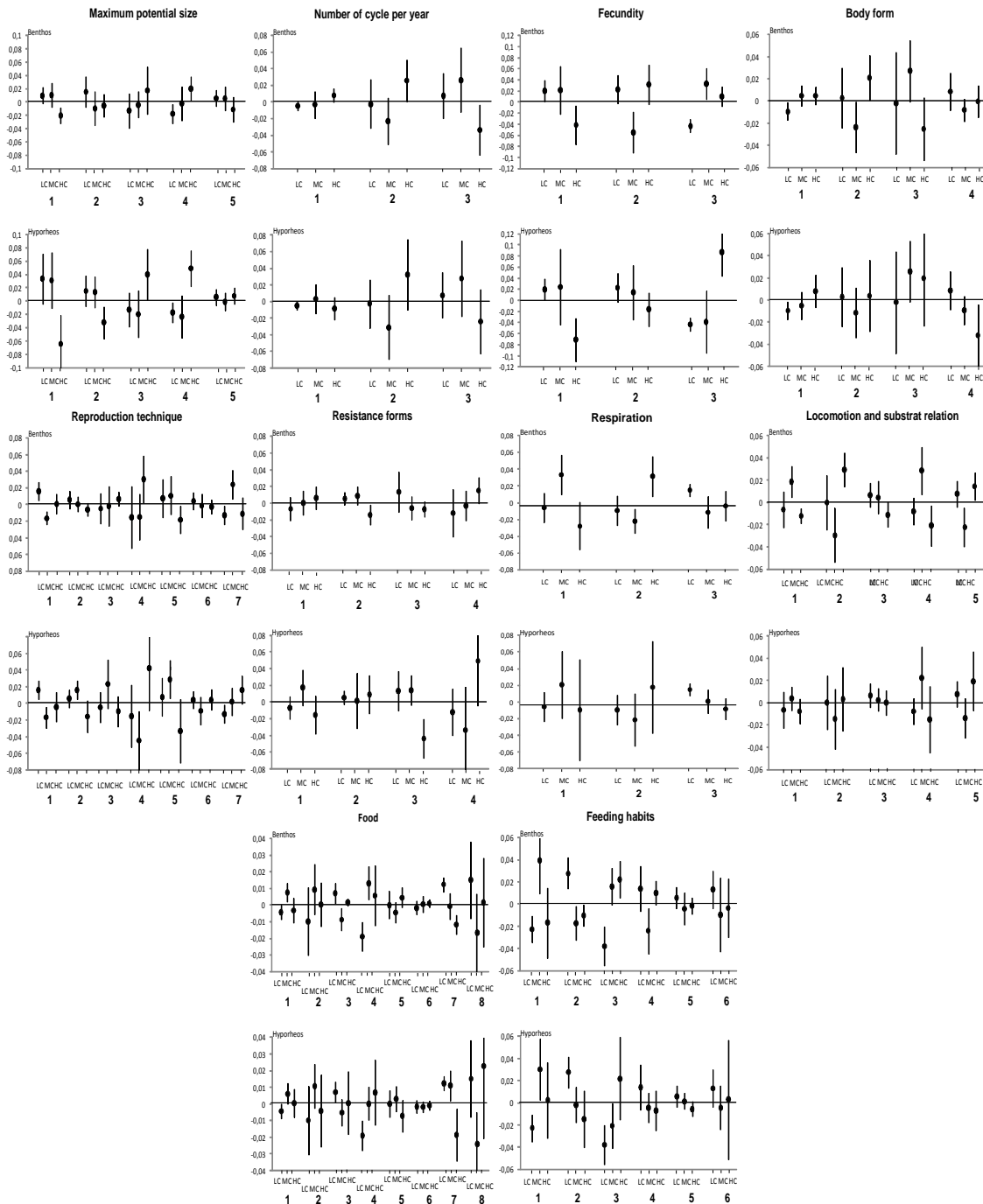


Figure 3: Mean (\pm 95% confidence interval) utilization frequencies of 48 trait categories from 10 biological traits in benthic and hyporheic assemblages of the heavily clogged (HC), moderately clogged (MC) and lightly clogged (LC) reaches. Data were centered by "river".

Biological traits profile differences with colmatation: the benthic vs. hyporheic zone

When comparing relative abundances of 48 trait categories within assemblages of the benthic vs. hyporheic zones along the colmatation gradient, 50.0% (i.e. 24/48) of the observed differences were maximal in HC habitats; 35.4% (i.e. 17/48) in MC habitats and only 14.6% (i.e. 7/48) in LC habitats (Fig. 3 and Appendix 2). The highest mean differences between 'maximal potential size' profiles of the benthic vs. hyporheic assemblages were observed in the HC reaches (Appendix 2). Between-zone differences in voltinism mainly involved LC habitats where semivoltin species were more selected in hyporheic assemblages and polyvoltin species in benthic assemblages. Mean fecundity also exhibited similar patterns with clogging pressure in both areas except in MC habitats where organisms with intermediate fecundity were less abundant in the benthos, in contrast with species exhibiting high fecundity. The main between-zones differences in 'body form' involved cylindrical vs. spherical organisms in LC vs. HC habitats.

Reproduction strategies in both LC and HC reaches were rather similar in the assemblages of the two zones. More differences were observed in MC habitats, especially in hyporheic assemblages. Mean differences in resistance tactics along the colmatation gradient were also more important in the hyporheic compartment.

'Between-compartments' mean differences in the relative utilization frequency of 'locomotion and substrate relation' or 'food' categories were very low (< 1.5%) for all colmatation classes, except for crawlers more frequent in benthic communities and living macroinvertebrates more consumed in hyporheic assemblages, both in HC clogged habitats. Major differences in feeding habits of benthic vs. hyporheic assemblages involved scrapers in LC, MC and HC habitats.

For several traits (e.g. 'maximal potential size' or 'respiration'), the utilization of categories varied in the same sense in both compartments. Along the colmatation gradient, we observed a more important shift in trait category utilization in the hyporheic assemblages for 'maximal potential size', 'reproduction techniques', 'resistance forms', 'number of cycles per year' and 'fecundity' and in the benthic assemblages for 'respiration', 'substrate relation' and 'feeding habits' (Fig. 3, Appendix 2).

DISCUSSION

Were traits of invertebrates more affected by colmation in the hyporheic zone than in the benthic zone? (Hypothesis H1)

In a clogged environment, the substrate interstices are filled with fine sediments inducing change in habitat conditions and in local fauna. First evidence of community impairment is (i) a drastic decrease in total abundance and taxonomic richness for both the benthic and hyporheic zones (Bjornn et al., 1977; Lenat et al., 1979) and a shift from EPT to Oligochaeta and Diptera dominance (Lenat et al., 1979; Waters 1995). One of the main results of this study is that the colmation gradient also clearly selected combinations of traits in invertebrate assemblages. The utilization of 22 and 25 (from 48) trait categories was significantly modified in the benthic and hyporheic zones respectively, with rather higher levels of significance for statistical differences in the hyporheic zone, then supporting our first hypothesis (H1). In our case study, the hyporheos was mainly composed of epigeal species that need effective vertical migration between the two zones throughout the sediment interstices. Therefore, in clogged reaches, taxonomic richness was limited to epigeal taxa that exhibited combinations of traits potentially adapting them to colmation (Robertson & Wood, 2010). Moreover, if compared to the benthic zone, clogged environments in the hyporheic zone are more stable because moving for higher flow conditions and are more difficult to be rapidly colonized by invertebrates after disturbance events.

What are the traits preferentially selected with colmation in both zones? (Hypotheses H2)

Predicting combinations of traits (Hypotheses H2a,b, Table 1) that may be appropriate to a wide-range of invertebrates in clogged habitats of the benthic and hyporheic zones was difficult, because colmation reduces spatial heterogeneity [referring to the availability and diversity of refugia; Townsend & Hildrew (1994)], but simultaneously enhances temporal stability (a function of disturbance frequency, magnitude and predictability) of habitats, especially in the hyporheic zone. Furthermore, spatial and temporal heterogeneity can act as habitat filters with different weights according to traits and taxa. In other words, it is not yet clear if clogged habitats could act as a template in a uniform way for all traits of all its species, because observed combinations of traits are the specific result of antagonist drivers, taking into account the different adaptation capacities of the different taxonomic lineages.

In this study, the colmation gradient seemed to select more drastically morphological features (e.g. size, body shape), voltinism or physiological traits linked to respiration or reproduction strategy (e.g. reproduction technique, resistance forms) in the hyporheic zone. Some of the selected trait categories in assemblages impaired by substrate clogging were in accordance with our predictions (Table 1). For instance, the decreasing proportion of short-lived species (Cycl3 in Tabl. 5), without resistance stages (Resi4) in HC habitats of the hyporheic zone could be related to the increasing stability of habitats. Richards et al. (1997) already observed a decline in multivoltine species with increasing sedimentation.

The gradual shift from spherical organisms (For4) to cylindrical (For3) or streamlined (For1) organisms, especially in the hyporheos, might be linked to the reduction of interstitial pore size with colmation. Gayraud & Philippe (2001) have shown that invertebrates with cylindrical shape were selected in habitats with interstitial spaces clogged by fine sediments. They have also suggested that body shape adaptation was more related to bed sediment characteristics rather than to hydraulic conditions (this adaptation do not significantly minimize the force of the flow on invertebrates; Statzner & Holm, 1982).

The increasing fecundity in MC (Fec2, benthos) or HC (Fec3, hyporheos) habitats may be considered as the result of an increase of species investment in reproduction in adverse conditions (e.g. Stearns, 1976; Verberk et al., 2008a). Reproduction can be also facilitated by asexual strategy (Repr7) in hyporheic habitats when colmation impairs lateral or vertical movements of invertebrates (see, for example, strategy T2, in Verberk et al., 2008b; p. 1744).

The reduction of aerial respiration (Resp3) in both zones can be also related to colmation (i) impairing rapid return to surface and (ii) reducing dissolved oxygen in interstitial water, then increasing oxygen diffusion from the 'gas store' (i.e. a thin film of large surface area) to the surrounding water for species with plastron respiration (e.g. Elmidae adults). No significant difference was observed in the proportion of organisms using tegumental or branchial respiration along the colmation gradient, probably because severe hypoxic conditions were not reached in HC reaches. Similarly, Dolédec et al. (2006) did not observe a significant decrease in external gill respiration in invertebrate assemblages along an increasingly fine sediment cover gradient. In contrast, a decline of gill respiration in benthic communities was already observed with increasing streambed fine sediment cover in New Zealand grassland streams (Townsend et al., 2008) and in artificial substrates filled with different amounts of sand in Welsh streams, (Larsen et al., 2011).

Several trends related to 'substrate relation' supported our predictions. Less endobenthic organisms in both zones, more firmly attached organisms in the epibenthic area were

observed in HC habitats. In contrast with our predictions and results previously obtained in other systems (Richards et al., 1997; Townsend et al., 2008), a significant decline in benthic burrowers was observed in HC habitats, indicating that the causal mechanisms underlying the dynamics of burrowers are not only linked to the amount of soft mineral (and organic) particles in the substrate. In addition, even if fine sedimentation is known to constrain invertebrate dispersal into the substrate, e.g. by altering the vertical connectivity (Boulton, 2007), adaptations related to locomotion seemed to be less constrained by colmation in the hyporheos than in the benthos (Table 5)

The observed trends in maximal potential size did not match the predictions. If large-sized organisms (Size5) significantly decreased in HC benthic habitats, they increased in HC hyporheic habitats together with a significant reduction of small-sized (Size1) individuals. Mean invertebrate size is usually predicted to decrease in temporally unstable habitats (Townsend & Hildrew, 1994) or in a harsh environment needing high investment in specific physiological and morphological adaptations (Verberk et al., 2008b). We can hypothesize a major influence of colmation-related increasing stability (and decreasing heterogeneity) of hyporheic habitats in the selection of large-sized organisms.

Lenat et al. (1981), Broekhuizen et al. (2001) and Bo et al. (2007) have demonstrated a decline in feeding efficiency of filter-feeders and grazers with fine sediment deposition. However, substrate clogging seemed to have little effect on the trophic resource utilization (i.e. 'food') and on the functional feeding group (FFG) organization (i.e. 'feeding habits') of invertebrate assemblages of the 3 rivers, especially in the hyporheic zone (Table 5; Fig. 3). If an increase in deposit-feeders (Fhab1) in MC habitats and filter-feeders (Fhab4) in HC habitats was observed in the benthos, matching our hypotheses and previous observations (Townsend et al., 2008); no major response pattern in FFG was obtained in the hyporheos. The proportion of microorganisms (Food1) and microinvertebrates (Food7) was significantly lower in the trophic resource utilization by hyporheic invertebrates in HC habitats, but colmation did not lead to a decline in scrapers and shredders as already described (Nuttall, 1972; Richards et al., 1997; Wantzen, 2006). We can hypothesize a more flexible strategy of food harvesting in hyporheic species leading to more stable FFG composition despite potential modification in trophic resource in clogged habitats. Even if fine mineral sediment deposition decreases the transfer of epibenthic organic matter in hyporheic habitats, the impact of colmation on the composition of potential food resources is probably lower in hyporheic than in epibenthic environments.

Are benthic and hyporheic trait profile responses divergent along the colmation gradient? (Hypothesis 3)

Only six trait categories (i.e. Size3, Cycl3, For4, Repr4, Loco4 and Food1 in Table 5) exhibited similar response patterns in both benthos and hyporheos. Three additional trait categories (i.e. Repr2, Resis3 and Resp3) demonstrated a similar decreasing trend with colmation, but this trend appeared at different levels of colmation (i.e. 'intermediate' vs. 'high') in the two compartments. As expected, the number of trait categories exhibiting maximal hyporheos vs. benthos deviation was higher for HC reaches than for MC or LC reaches, supporting the H3 hypothesis. Even if community trait profiles related to trophic resource utilization were only slightly impaired by colmation, variation in habitat conditions (including dissolved oxygen and nutrient flux alteration, interstitial space size reduction) and reduced hyporheos/benthos faunal exchanges exert an increasing constraint on most of other life history traits along the colmation gradient, leading in the two zones to different sets of selected adaptations, especially involving maximal size and body shape of taxa, their fecundity, annual number of generations and potential resistance stages.

Perspectives

Numerous invertebrate-based procedures have been developed to assess the status of freshwater ecosystems especially within the implementation of the European WFD (e.g. Weigel et al., 2003; Böhmer et al., 2004; Buffagni et al., 2004; Dahl et al., 2004; Lorenz et al., 2004; Vlek et al., 2004). If traditional bio-assessment, including detection of colmation, has been mainly based on structural attributes (Hering et al., 2006), a growing number of studies use species traits as a proxy for function (Usseglio-Polatera et al., 2000b; Archaimbault et al. 2010) to target anthropogenic stress. However, none of them have considered the hyporheic community. In such bioassessment approach development, it is important not only to assess the overall ecological quality of rivers, but also to have information on both the environmental and/or human-induced drivers of river degradation and the intensity of the impairment.

Substrate colmation has a mechanistic action on invertebrate trait selection (Statzner & Bêche, 2010), increasing with colmation intensity and more selective on hyporheic than benthic assemblages. As a result, a potential operational indicator of colmation impact on river health may be based on functional traits of hyporheic macroinvertebrates as such traits (i) satisfy the WFD recommendations (Furse et al., 2006), (ii) respond consistently along colmation gradient and (iii) are comparable among hyporheic communities even across ecoregions that differ in their taxonomic composition (Statzner et al., 2001; Horrigan & Baird, 2008).

Because our study was limited to gravel bed streams, we have also to test the consistency of observed response patterns on a set of streams more diverse in terms of (hydro)morphological and geological characteristics.

CONCLUSION

Defining tools able to evaluate the hyporheic zone health is of high interest for river biomonitoring because this zone is playing an important role for the life cycle of many epibenthic invertebrates (Orghidan, 1959; Puig et al., 1990), and then for potential trophic users (e.g. fish) of such invertebrates. As a result, the restoration of clogged hyporheic habitats should be a priority of decision makers to enhance global river health and resilience. Our study not only confirmed the significant effect of substrate colmation on benthic invertebrate traits, but highlighted also a (more) severe impact of colmation on the traits of the hyporheic community of rivers; many significant changes in the selection of trait categories being obviously observed in hyporheic assemblages. Our results underlined the potentially fruitful utilization of traits describing some biological aspects of invertebrate life history in the assessment of functional alterations in river health linked to substrate colmation and can be viewed as the first step towards an in situ functional tool of river bottom colmation assessment at the community level.

ACKNOWLEDGMENT

We are grateful to the Zone Atelier Bassin du Rhône (ZABR) for information and contacts. The lead author (SD) was funded by a grant from Electricité De France, the second author (TD) by the CEMAGREF. We are grateful to Professor Pierre Marmonier for its help in coding Ostracoda and Cladocera trait categories.

REFERENCES

- Angradi, T.R., 1999. Fine sediment and macroinvertebrate assemblages in Appalachian streams: a field experiment with biomonitoring applications. *Journal of the North American Benthological Society* 18: 49-66.
- Archambault, V., P. Usseglio-Polatera, J. Garric, J.-G. Wasson & M. Babut, 2010. Assessing pollution of toxic sediment in streams using bio-ecological traits of benthic macroinvertebrates. *Freshwater Biology* 55: 1430-1446.
- Baird, D.J. & P.J. Van den Brink, 2007. Using biological traits to predict species sensitivity to toxic substances. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 67: 296-301.
- Bjornn, T.C., M.A. Brusven, M.P. Molnau, J.H. Milligan, E. Chacho & C. Schaye, 1977. Transport of granitic sediment in streams and its effects on insects and fish. Rapport B-036-IDA, College of forestry, wildlife and range sciences, 43 p.
- Bo, T., S. Fenoglio, G. Malacarne, M. Pessino & F. Sgariboldi, 2007. Effects of clogging on stream macroinvertebrates: an experimental approach. *Limnologia* 37: 186-192.
- Böhmer, J., C. Rawer-Jost & A. Zenker, 2004. Multimetric assessment of data provided by water managers from Germany: assessment of several different types of stressors with macrozoobenthos communities. *Hydrobiologia* 516: 215-228.
- Bou, C. & R. Rouch, 1967. Un nouveau champ de recherches sur la faune aquatique souterraine. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences Paris* 265: 369-370.
- Boulton, A.J., 2007. Hyporheic rehabilitation in rivers: restoring vertical connectivity. *Freshwater Biology* 52: 632-650.
- Broekhuizen, N., S. Parkyn & D. Miller, 2001. Fine sediment effects on feeding and growth in the invertebrate grazers *Potamopyrgus antipodarum* (Gastropoda, Hydrobiidae) and *Deleatidium* sp. (Ephemeroptera, Leptophlebiidae). *Hydrobiologia* 457: 125-132.
- Brooks, A.P., G.J. Brierley & R.G. Millar, 2003. The long-term control of vegetation and woody debris on channel and floodplain evolution: insights from a paired catchment study between a pristine and a disturbed lowland alluvial river in southeastern Australia. *Geomorphology* 51: 7-29.
- Brunke, M. & T. Gonser, 1997. The ecological significance of exchange processes between rivers and groundwater. *Freshwater Biology* 37: 1-33.

- Buffagni, A., S. Erba, M. Cazzola & J.L. Kemp, 2004. The AQEM multimetric system for the southern Italian Apennines: assessing the impact of water quality and habitat degradation on pool macroinvertebrates in Mediterranean rivers. *Hydrobiologia* 516: 313-329.
- Charvet, S., A. Kosmala & B. Statzner, 1998. Biomonitoring through biological traits of benthic invertebrates: perspectives for a general tool in stream management. *Archiv. für Hydrobiologie* 142: 415-432.
- Charvet, S., B. Statzner, P. Usseglio-Polatera & B. Dumont, 2000. Traits of benthic macroinvertebrates in semi-natural French streams: an initial application to biomonitoring in Europe. *Freshwater Biology* 43: 277-296.
- Chevenet, F., S. Dolédec & D. Chessel, 1994. A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshwater Biology* 31: 277-294.
- Dahl, J., R.K. Johnson & L. Sandin, 2004. Detection of organic pollution of streams in southern Sweden using benthic macroinvertebrates. *Hydrobiologia* 516: 161-172.
- Descloux, S., T. Datry & P. Marmonier, submitted. Benthic and hyporheic invertebrate assemblages along a gradient of increasing streambed colmatation by fine sediment. Submitted in *Freshwater Biology*.
- Descloux, S., T. Datry, M. Philippe & P. Marmonier, 2010. Comparison of different techniques to assess surface and subsurface streambed colmatation with fine sediments. *International Review of Hydrobiology* 95: 520-540.
- Dolédec, S. & D. Chessel, 1989. Seasonal successions and spatial variables in freshwater environments .II: Distinction between seasonal and environmental effects within floral and faunistical data. *Acta oecologica, Oecologia generalis* 10: 207-232.
- Dolédec, S. & B. Statzner, 2008. Invertebrate traits for the biomonitoring of large European rivers: an assessment of specific types of human impact. *Freshwater Biology* 53: 617-634.
- Dolédec, S., N. Phillips, M. Scarsbrook, R.H. Riley & C.R. Townsend, 2006. Comparison of structural and functional approaches to determining landuse effects on grassland stream invertebrate communities. *Journal of the North American Benthological Society* 25: 44-60.
- Fabrizi, A., E. Goretti, A. Compin and R. Céréghino, 2010. Influence of fish farming on the spatial patterns and biological traits of river invertebrates in an Apennine stream system (Italy). *International Review of Hydrobiology* 95: 410-427.
- Furse, M.T., D. Hering, O. Moog, P.F.M. Verdonschot, L. Sandin, K. Brabec, K. Gritzalis, A. Buffagni, P. Pinto, N. Friberg, J. Murray-Bligh, J. Kokes, R. Alber, P. Usseglio-Polatera, P.

Haase, R. Sweeting, B. Bis, K. Szoszkiewicz, F. Soszka, & I. Krno, 2006. The STAR project: context, objectives and approaches. *Hydrobiologia* 566: 3-29.

Gallardo, B., S. Gascón, Á. Cabezas, M. Gonzalez, M. García & F.A. Comín, 2009. Relationship between invertebrate traits and lateral environmental gradients in a Mediterranean river-floodplain. *Fundamental and Applied Limnology* 173: 281-292.

Gayraud, S. & M. Philippe, 2001. Does subsurface interstitial space influence general features and morphological traits of the benthic macroinvertebrate community in streams? *Archiv für Hydrobiologie* 151: 667–686.

Gayraud, S. & M. Philippe, 2003. Influence of bed-sediment features on the interstitial habitat available for macroinvertebrates in 15 French streams. *International Review of Hydrobiology* 88: 77-93.

Gayraud, S., E. Herouin & M. Philippe, 2002. Colmatage minéral du lit des cours d'eau : revue bibliographique des mécanismes et des conséquences sur les habitats et les peuplements de macroinvertébrés. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 365/366: 339-355.

Gayraud, S., B. Statzner, P. Bady, A. Haybach, F. Schöll, P. Usseglio-Polatera & M. Bacchi, 2003. Invertebrate traits for the biomonitoring of European large rivers: an initial assessment of alternative metrics. *Freshwater Biology* 48: 2045-2064.

Hancock, P., 2002. Human impacts on the stream-groundwater exchange zone. *Environmental management* 29: 761-781.

Hering, D., R.K. Johnson, S. Kramm, S. Schmutz, K. Szoszkiewicz, P.F.M. Verdonshot, 2006. Assessment of European streams with diatoms, macrophytes, macroinvertebrates and fish: a comparative metric-based analysis of organism response to stress. *Freshwater Biology* 51: 1757-1785.

Horrigan, N., & D. J. Baird, 2008. Trait patterns of aquatic insects across gradients of flow-related factors: a multivariate analysis of Canadian national data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65: 670–680.

Hynes, H.B.N., 1970. *The ecology of running waters*. Liverpool University Press, Liverpool. 555 p.

James, A.B.W., Z.S. Dewson & R.G. Death, 2008. Do stream macroinvertebrates use instream refugia in response to severe short-term flow reduction in New Zealand streams? *Freshwater Biology* 53: 1316–1334.

- Larrañaga, A., A. Basaguren, A. Elozegi & J. Pozo, 2009. Impacts of Eucalyptus globulus plantations on Atlantic streams: changes in invertebrate density and shredder traits. *Fundamental and Applied Limnology* 175: 151-160.
- Larsen, S. & S.J. Ormerod, 2010. Low-level effects of inert sediments on temperate stream Invertebrates. *Freshwater Biology* 55: 476–486.
- Larsen, S., I.P. Vaughan & S.J. Ormerod, 2009. Scale-dependent effects of fine sediments on temperate headwater invertebrates. *Freshwater Biology* 54: 203–219.
- Larsen, S., G. Pace & S.J. Ormerod, 2011. Experimental effects of sediment deposition on the structure and function of macroinvertebrate assemblages in temperate streams. *River Research and Applications* 27: 257–267.
- Lecerf, A., P. Usseglio-Polatera, J.-Y. Charcosset, D. Lambrigot, B. Bracht & E. Chauvet, 2006. Assessing functional integrity of eutrophicated streams using direct and indirect approaches: litter breakdown versus macrobenthic assemblage taxonomic and trait structure. *Archiv für Hydrobiologie* 165: 105-126.
- Lemly, A.D., 1982. Modification of benthic insect communities in streams: combined effects of sedimentation and nutrient enrichment. *Hydrobiologia* 87: 229-245.
- Lenat, D.R., D.L. Penrose & K.W. Eagleson, 1979. Biological evaluation of non-point source pollutants in North Carolina streams and rivers. Biological series n° 102. North Carolina Department of Natural Resources and Community Development, Division of Environmental Management, Raleigh, North Carolina.
- Lenat, D.R., D.L. Penrose & K.W. Eagleson, 1981. Variable effects of sediment addition on stream benthos. *Hydrobiologia* 79: 187–194.
- Lorenz, A., D. Hering, C.K. Feld & P. Rolaufts, 2004. A new method for assessing the impact of hydromorphological degradation on the macroinvertebrate fauna of five German stream types. *Hydrobiologia* 516: 107-127.
- Maridet, L. & M. Philippe, 1995. Influence of substrate characteristics on the vertical distribution of stream macroinvertebrates in the hyporheic zone. *Folia Faculty of Science Natural University of Masarykiana Brunensis* 91: 101-105.
- Marmonier, P., P. Vervier, J. Gibert & M.-J. Dole-Olivier, 1993. Biodiversity in ground waters. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 392-395.
- Matthaei, C.D., F. Weller, D.W. Kelly & C.R. Townsend, 2006. Impacts of fine sediment addition to tussock, pasture, dairy and deer farming streams in New Zealand. *Freshwater biology* 51: 2154-2172.

- McGill, B.J., B.J. Enquist, E. Weiher & M. Westoby, 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 178-185.
- Mellado, Diaz A., M.L. Suárez Alonso & M.R. Vidal-Abarca Gutiérrez, 2008. Biological traits of stream macroinvertebrates from a semi-arid catchment: patterns along complex environmental gradients. *Freshwater Biology* 53: 1-21.
- Menezes, S., D.J. Baird & A. Soares, 2010. Beyond taxonomy: a review of macroinvertebrate trait-based community descriptors as tools for freshwater biomonitoring. *Journal of Applied Ecology* 47: 711-719.
- Minshall, G.W., 1984. Aquatic insect-substratum relationships. *Ecology of aquatic insects*. Resh V.M. et Rosenberg D.M. (eds), 358-400.
- Nuttall, P.M., 1972. The effect of sand deposition upon the macroinvertebrate faune of the river Camel, Cornwall. *Freshwater Biology* 2: 181-186.
- Olsen, D.A. & C.R. Townsend, 2003. Hyporheic community composition in a gravel-bed stream: influence of vertical hydrological exchange, sediment structure and physicochemistry. *Freshwater Biology* 48: 1363–1378.
- Orghidan, T., 1959. Ein neuer Lebensraum des unterirdischen Wassers, der hyporheische Biotop. *Archiv Für Hydrobiology* 55: 392–414.
- Paillex, A., S. Dolédec, E. Castella & S. Méricoux, 2009. Large river floodplain restoration: predicting species richness and trait responses to the restoration of hydrological connectivity. *Journal of Applied Ecology* 46: 250-258.
- Petchey, O.L. & K.J. Gaston, 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741-758.
- Petts, G.E., M.C. Thoms, K. Brittan & B. Atkin, 1989. A freeze-coring technique applied to pollution by fine-grained sediments in gravel-bed rivers. *Science of the Total Environment* 84: 259-272.
- Piscart, C., P. Usseglio-Polatera, J.-C. Moreteau & J.-N. Beisel, 2006. The role of salinity in the selection of biological traits of freshwater invertebrates. *Archiv für Hydrobiologie* 166: 185-198.
- Puig, M.A., F. Sabater & J.Malo, 1990. Benthic and hyporheic fauna of mayflies and stoneflies in the Ter River basin (NE-Spain). In: I.C. Campbell (Editor), *Mayflies and stoneflies*. Kluwer Academic Publishers pp. 255-258.

- Relyea, C.D., G.W. Minshall & R.J. Danahy, 2000. Stream insects as bioindicators of fine sediment. In: Proceedings of the Water Environment Federation, Watershed 2000 24: 663-686.
- Resh, V.H., A.V. Brown, A.P. Covich, M.E. Gurtz, H.W. Li, G.W. Minshall, S.R. Reice, A.L. Sheldon, J.B. Wallace & R. Wissmar, 1988. The role of disturbance in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society* 7: 433-455.
- Richards, C. & K.L. Bacon, 1994. Influence of fine sediment on macroinvertebrate colonization of surface and hyporheic stream substrates. *Great Basin Naturalist* 54: 106-113.
- Richards, C., R.J. Haro, L.B. Johnson & G.E. Host, 1997. Catchment and reach-scale properties as indicators of macroinvertebrate species traits. *Freshwater Biology* 37: 219-230.
- Robertson, A.L. & P.J. Wood, 2010. Ecology of the hyporheic zone: origins, current knowledge and future directions. *Fundamental and Applied Limnology* 176: 279-289.
- Ryan, R.J. & M.C. Boufadel, 2007. Evaluation of streambed hydraulic conductivity heterogeneity in an urban watershed. *Stoch. Environ. Res. Risk Assess.* 21: 309-316.
- Southwood, T.R.E., 1977. Habitat, the templet for ecological strategies. *Journal of Animal Ecology* 46: 337-365.
- Southwood, T.R.E., 1988. Tactics, strategies and templets. *Oikos* 52: 3-18.
- Stanford, J.A. & J.V. Ward, 2001. Revisiting the serial discontinuity concept. *Regulated Rivers: Research and Management* 17: 303-310.
- Statzner, B. & T.S. Holm, 1982. Morphological adaptations of benthic invertebrates to stream flow: an old question studied by means of a new technique (Laser Doppler Anemometry). *Oecologia* 53: 290-292.
- Statzner, B. & L.A. Bêche, 2010. Can biological invertebrate traits resolve effects of multiple stressors on running water ecosystems? *Freshwater Biology* 55: 80-119.
- Statzner, B., V.H. Resh & A.L. Roux, 1994. The synthesis of long-term ecological research in the context of concurrently developed ecological theory: design of a research strategy for the Upper Rhône River and its floodplain. *Freshwater Biology* 31: 253-263.
- Statzner, B., B. Bis, S. Dolédec, & P. Usseglio-Polatera, 2001. Perspectives for biomonitoring at large spatial scales: a unified measure for the functional composition of invertebrate communities in European running waters. *Basic and Applied Ecology* 2: 73-85.
- Stearns, S.C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. *The Quarterly Review of Biology* 51: 3-47.

- Stocker, Z.S.J. & D.D. Williams, 1972. A freezing core method for describing the vertical distribution of sediments in a streambed. *Limnology and Oceanography* 17: 136-138.
- Townsend, C.R. & A.G. Hildrew, 1994. Species traits in relation to a habitat template for river systems. *Freshwater Biology* 31: 265-275.
- Townsend, C.R., M.R. Scarsbrook & S. Dolédec, 1997. The intermediate disturbance hypothesis, refugia and biodiversity in streams. *Limnology and Oceanography* 42: 938-949.
- Townsend, C.R., S.S. Uhlmann & C.D. Matthaei, 2008. Individual and combined responses of stream ecosystems to multiple stressors. *Journal of Applied Ecology* 45: 1810-1819.
- Usseglio-Polatera, P., 1991. Représentation graphique synthétique de la signification écologique d'un peuplement. Application aux macroinvertébrés du Rhône à Lyon. *Bulletin d'Ecologie* 22: 195-202.
- Usseglio-Polatera, P. & J.-N. Beisel, 2002. Longitudinal changes in macroinvertebrate assemblages in the Meuse River: anthropogenic effects vs. natural change. *River Research & Applications* 18: 197-211.
- Usseglio-Polatera, P., M. Bournaud, P. Richoux & H. Tachet, 2000a. Biological and ecological traits of benthic freshwater macroinvertebrates: relationships and definition of groups with similar traits. *Freshwater Biology* 43: 175-205.
- Usseglio-Polatera, P., M. Bournaud, P. Richoux & H. Tachet, 2000b. Biomonitoring through biological traits of benthic macroinvertebrates: how to use species traits database? *Hydrobiologia* 442/423: 153-162.
- Usseglio-Polatera, P., P. Richoux, M. Bournaud & H. Tachet, 2001. A functional classification of benthic macroinvertebrates based on biological and ecological traits: application to river condition assessment and stream management. *Archiv für Hydrobiologie Suppl.* 139/1, Monogr. Stud.: 53-83.
- Verberk, W.C.E.P., H. Sipel & H. Esselink, 2008a. Life-history strategies in freshwater macroinvertebrates. *Freshwater Biology* 53: 1722-1738.
- Verberk, W.C.E.P., H. Sipel & H. Esselink, 2008b. Applying life-history strategies for freshwater macroinvertebrates to lentic waters. *Freshwater Biology*. 53: 1739-1753.
- Vlek, H., P.F.M. Verdonschot & R.C. Nijboer, 2004. Towards a multimetric index for the assessment of Dutch streams using benthic macroinvertebrates. *Hydrobiologia* 516: 173-189.

Wantzen, K.M., 2006. Physical pollution: effects of gully erosion on benthic invertebrates in a tropical clear-water stream. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 16: 733-749.

Ward, J.V., G. Bretschko, M. Brunke, D. Danielopol, J. Gibert, T. Gonser & A.G. Hildrew, 1998. The boundaries of river systems: the metazoan perspective. *Freshwater Biology* 40: 531-569.

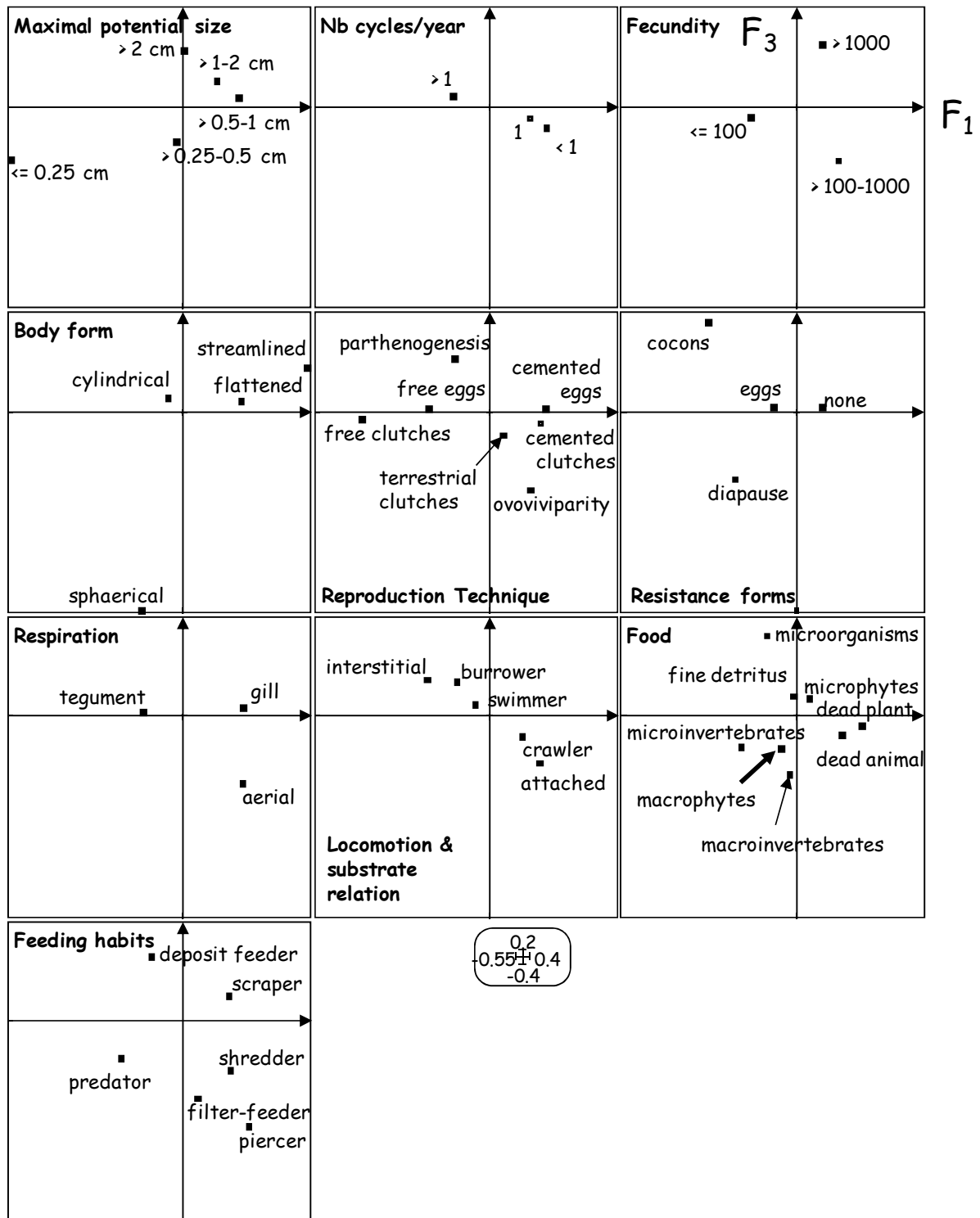
Waters, T.F., 1995. *Sediment in streams: sources, biological effects and control*. American Fisheries Society, Bethesda pp. 1-251.

Weigel B.M., L.J. Henne & L.M. Martinez-Rivera, 2003 Macroinvertebrate-based index of biotic integrity for protection of streams in west-central Mexico. *Journal of the North American Benthological Society* 21: 686-700.

Weigelhofer, G. & J. Waringer, 2003. Vertical distribution of benthic macroinvertebrates in riffles versus deep runs with differing contents of fine sediments. *International Review of Hydrobiology* 88: 304-313.

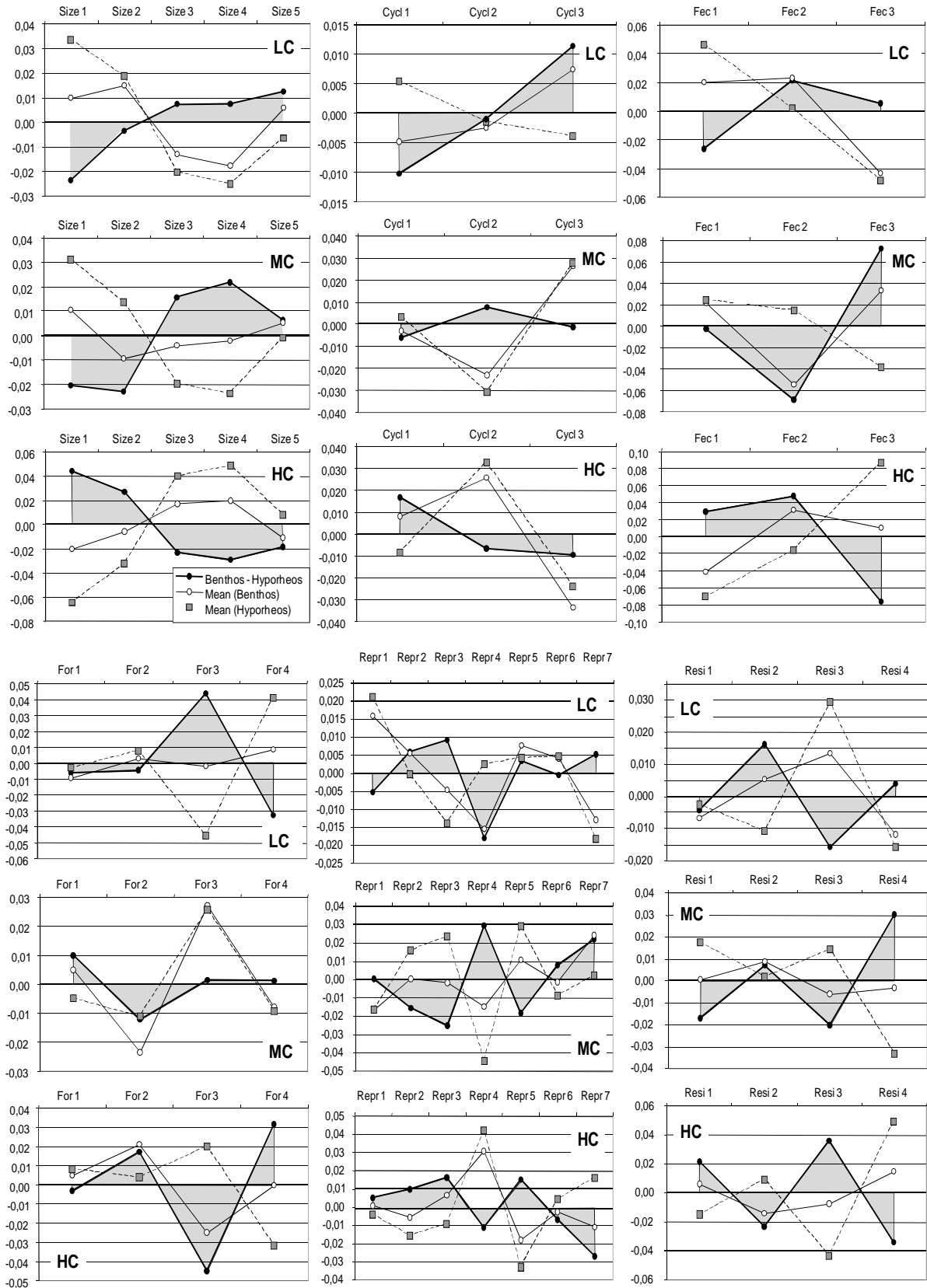
Zweig, L.D. & C.F. Rabeni, 2001. Biomonitoring for deposited sediment using benthic invertebrates: a test on 4 Missouri streams. *Journal of the North American Benthological Society* 20: 643-657.

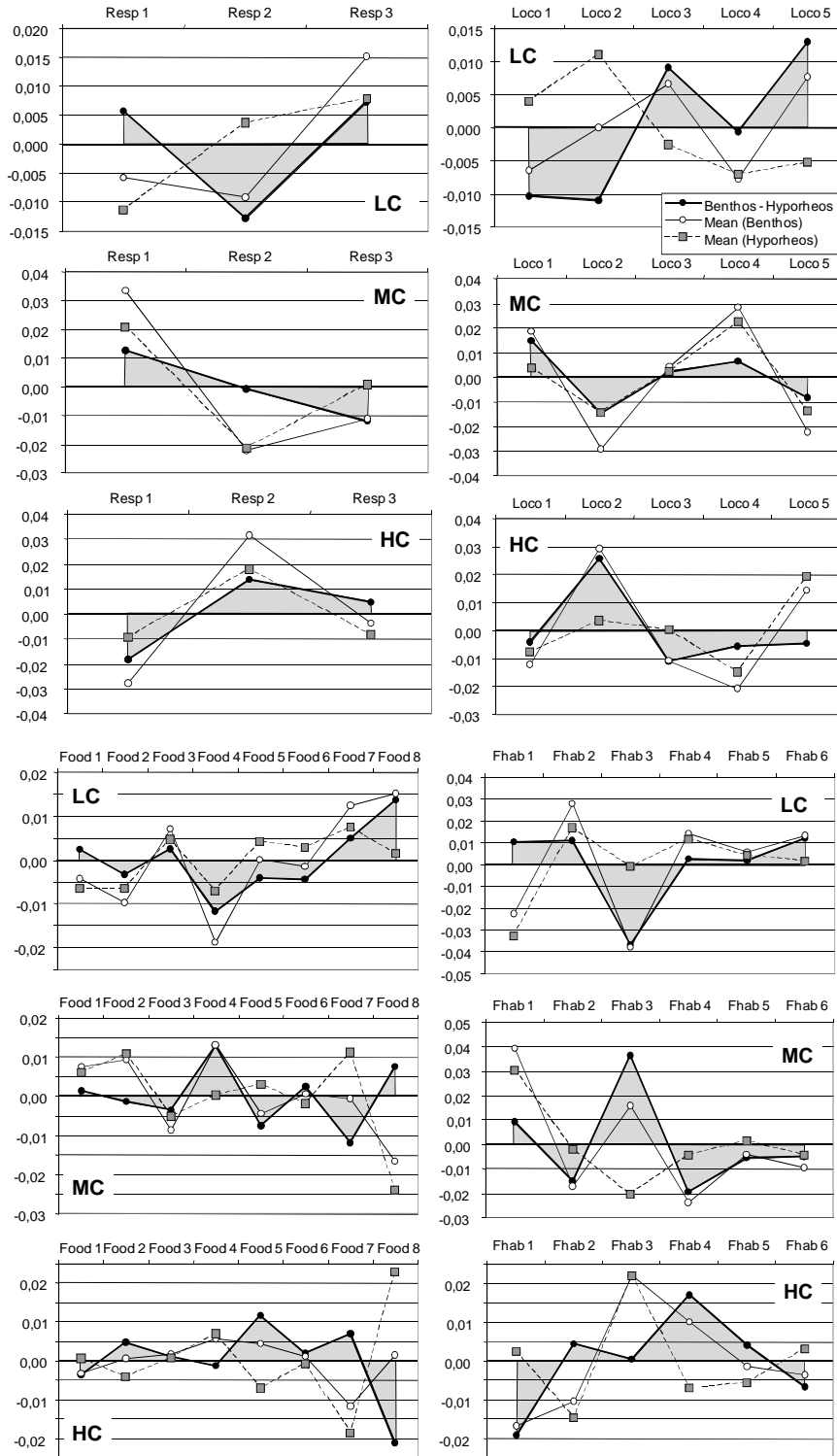
Appendix 1



Appendix 1: Ordination of 48 categories (small black squares) from 10 biological traits by “within-river” Fuzzy Correspondence Analysis according to their selection within 54 benthic and hyporheic assemblages. Locations of trait categories in the F1-F3 factorial plane [cf. Figure 2 for the corresponding locations of reach samples].

Appendix 2





Appendix 2: Mean relative utilization frequencies of biological trait categories in the benthic (opened circles) and hyporheic (gray squares) assemblages from the heavily clogged (HC), moderately clogged (MC) and lightly clogged (LC) reaches. Data were centered by river to be comparable. Lines linking solid circles illustrate the mean differences in trait category utilization between benthic and hyporheic compartments. See table 2 for full labels of trait categories.

QUATRIEME PARTIE



SYNTHESE, DISCUSSION ET PERSPECTIVES

1. SYNTHÈSE DES RESULTATS ET DISCUSSION

Cette synthèse sera structurée autour des deux problématiques issues des objectifs initiaux de cette thèse :

1. une approche méthodologique portant sur l'estimation du colmatage du substrat par une technique simple et sur la comparaison de deux techniques de prélèvements de la faune hyporhéique,
2. une analyse des effets du colmatage du substrat sur la faune aquatique.

Il a été précédemment exposé que les apports excessifs de sédiments fins par les activités anthropiques pouvaient conduire à un colmatage de plus en plus fréquent des cours d'eau ou de certains faciès des cours d'eau naturellement non colmatés. Il est par conséquent de première importance de mieux évaluer ses effets sur le milieu et sur les biocénoses. Les principaux résultats issus de ce travail fournissent une vision nouvelle et une meilleure compréhension des effets du colmatage sur les assemblages d'invertébrés et ce, simultanément dans les zones benthiques et hyporhéiques. Mes résultats ont également des implications méthodologiques concrètes. C'est particulièrement vrai en ce qui concerne (1) l'estimation du colmatage minéral, où mes recherches ont permis de proposer une méthode simple et fiable de mesure du degré de colmatage de la zone hyporhéique mais également (2) de préciser la représentativité de deux techniques d'échantillonnage (pompage Bou-Rouch et carottage cryogénique) de la faune hyporhéique, qui varie selon le niveau de colmatage.

J'articulerai ce chapitre de synthèse, après avoir replacé les niveaux de colmatage des rivières étudiées dans un contexte plus général, autour des principaux résultats obtenus au cours de ma thèse et qui sont présentés dans l'encadré ci-dessous :

1. Apports méthodologiques :

1a - La conductivité hydraulique constitue un estimateur pour rendre compte du niveau de colmatage de la zone hyporhéique,

1b - L'utilisation du pompage Bou-Rouch pour échantillonner les invertébrés hyporhéiques semble satisfaisant quel que soit le niveau de colmatage du cours d'eau.

2. Conséquences écologiques du colmatage minéral :

2a - Le colmatage induit des modifications importantes des assemblages faunistiques dans les zones benthiques et hyporhéiques, mais la zone hyporhéique subit les effets les plus marqués,

2b - Les traits biologiques des peuplements d'invertébrés sont modifiés par le colmatage, et ce de manière plus importante dans la zone hyporhéique que dans la zone benthique.

Enfin, une dernière partie s'intéressera aux perspectives appliquées et aux perspectives de recherche issues de mes travaux.

1.1 LES NIVEAUX DE COLMATAGE DES RIVIERES ETUDIEES

Le colmatage minéral est lié aux apports de particules fines, érodées dans le bassin versant ou les rives, transportées par les eaux de surface puis interstitielles, déposées et piégées dans les interstices du substrat. L'obstruction des espaces par ces particules induit une perte de porosité et de perméabilité des sédiments du lit du cours d'eau (Beschta & Jackson, 1979 ; Schälchli, 1992, 1993b ; Brunke, 1999) et perturbe les processus d'échange entre la surface et le milieu interstitiel (ou zone hyporhéique). Ce type de colmatage minéral n'est pas seul à modifier ces échanges. Les caractéristiques chimiques des eaux (en particulier leur teneurs en matières organiques) et leurs conséquences sur la dynamique du compartiment biologique (croissance des bactéries, des algues et plus généralement des biofilms) peuvent aussi induire des réductions des échanges verticaux (Brunke 1999 ; Hancock, 2002). Par exemple, le type et la quantité de matière organique contrôlent les processus d'adsorption (Brunke & Gonser, 1997) et la présence de micro-organismes développe les capacités adhésives du substrat (Beyer & Banscher, 1975).

Dans ce travail, nous nous sommes focalisé particulièrement sur le colmatage minéral car ce type de colmatage est le plus répandu à travers le monde. Néanmoins, nous avons limité au maximum les effets induits par d'autres variables (comme par exemple une quantité de matière organique importante dans les sédiments qui peut, par minéralisation, consommer l'oxygène dissous) de manière à mieux discriminer ses effets. Les cours d'eau étudiés ont donc été choisis pour la très faible teneur en matière organique de leurs sédiments et le faible développement de leurs biofilms.

Dans le cadre de ce travail de thèse, nous devons échantillonner le substrat de chacune de nos stations à l'aide d'une méthode fiable, quel que soit son coût, de manière à constituer une référence pour les autres méthodes testées et pour l'analyse des effets sur la faune. Nous avons fait l'hypothèse que seul le carottage cryogénique, si on tient compte des risques liés aux hétérogénéités locales, permet d'obtenir une bonne représentation de la quantité de sédiments fins colmatant la zone hyporhéique et ce sur des profondeurs pouvant aller jusqu'à plusieurs dizaines de centimètres. Les valeurs de colmatage obtenues par cette méthode ont donc été considérées comme des valeurs de référence auxquelles nous avons comparé les résultats des autres méthodes, plus simples d'emploi et analysé les effets sur la faune.

Il convient donc, dans un premier temps, de comparer les teneurs en particules fines dans les rivières choisies pour mon étude et celles rencontrées dans la bibliographie. Les données disponibles dans la littérature sur le pourcentage de sédiments fins et/ou le colmatage de la zone hyporhéique sont peu nombreuses. Les effets liés à l'augmentation du pourcentage de sédiments fins étant dans la majorité des cas étudiés expérimentalement à l'aide de substrats artificiels à granulométrie modifiée (dans ces travaux, les sédiments fins pouvant être considérés comme ceux <1 mm ou <4 mm selon les auteurs [Richards & Bacon, 1994 ; Suren & Jowett, 2001]). Gayraud & Philippe (2001) et Maridet & Philippe (1995) ont travaillé sur des rivières d'ordre 3 à 5 du bassin rhodanien et sur quelques rivières du bassin de la Loire et de la Dordogne. Les résultats obtenus (par carottage cryogénique) révèlent des pourcentages de sédiments fins compris entre 2 et 25% pour une strate de 0-15 cm de profondeur. Ces données ont été utilisées pour étudier les relations entre un gradient de pourcentages de sédiments fins, la porosité et la colonisation des invertébrés benthiques. Ces rivières sont considérées par ces auteurs, comme des sites à très faibles ou à forts pourcentages de particules fines. Ces résultats soulignent également que la porosité est nulle à partir de 30% de sédiments fins et qu'une porosité de 2% (correspondant à environ 25% de sédiments fins) marque la limite de colonisation du milieu interstitiel par la plupart des invertébrés benthiques. Weigelhofer & Waringer dans leur étude d'une rivière autrichienne (2003) ont classé leur site colmaté pour des pourcentages de sédiments fins allant de 35 à 45% pour un faciès de radier. Petts *et al.*, (1989), ont étudié les sédiments de deux rivières anglaises à galets, dont l'une présente une moyenne de 10,4% (rivière 'Portrail Water') et l'autre 17,2% de sédiments fins (rivière 'Dear'), alors qu'à 500 m en aval de leur confluence le pourcentage de particules fines atteignait 21%. Ils concluent que les rivières à granulométrie 'naturelles' dans ce secteur devaient généralement avoir moins de 20% de sédiments fins dans leur substrat de surface, ce pourcentage pouvant atteindre 25% plus en profondeur (Tableau IV-1).

Tableau IV-1 : Pourcentage moyen de sédiments fins (< 2 mm) obtenu par carottage cryogénique (Petts *et al.*, 1989). T = Portrail Water River, A = Dear River, B1 à C = stations aval confluence des 2 rivières réparties sur environ 5 km.

Depth below armour layer (cm)	T	A	B1	B2	B3	B4	B5	C
0-15	10.0	6.8	5.2	37.0	8.0	1.0	1.0	2.0
15-30	14.6	31.0	21.7	46.0	24.8	13.9	22.0	15.4
n	10	12	9	6	9	9	6	10

Enfin, Lemly (1982) a également mesuré dans une étude sur les effets des sédiments fins sur les invertébrés aquatiques, des pourcentages allant de 7 à 28% de particules fines dans des carottes de 10 cm réalisées dans une rivière des Appalaches (USA).

Face à cet ensemble d'études, les stations retenues dans mon travail avaient donc des teneurs en particules fines comparables aux données disponibles dans la littérature, particulièrement pour la Drôme et l'Isère. Le site très colmaté de la rivière 'Les Usses' présente toutefois un pourcentage de sédiments fins très important (jusqu'à 70% de particules fines pour la strate la plus profonde) et constitue donc un extrême dans les données disponibles.

1.2 ASPECTS METHODOLOGIQUES

1.2.1 METHODE D'ESTIMATION DU COLMATAGE DE LA ZONE HYPORHEIQUE

Dans le cadre de ce travail, j'ai essayé d'identifier une méthode robuste et fiable pour estimer le colmatage de la zone hyporhéique. Cette méthode devait pouvoir être appliquée dans des programmes d'évaluation à grande échelle de la qualité et de l'intégrité des milieux aquatiques. Comme indiqué précédemment, les résultats obtenus à l'aide du carottage cryogénique ont été considérés comme des valeurs de références.

L'estimation du colmatage superficiel

Un des problèmes méthodologiques actuels est qu'aucune méthode ne permet de rendre compte de l'état du colmatage des cours d'eau à la fois pour la zone benthique et pour la zone hyporhéique. De plus, les méthodes principalement utilisées sont actuellement des estimations visuelles du colmatage de la zone benthique. Elles se focalisent donc essentiellement sur la surface du lit du cours d'eau. Leur succès tient au fait que ces méthodes sont relativement simples à mettre en œuvre, le milieu benthique étant facilement accessible dans la plupart des cas (lorsque la profondeur d'eau et la turbidité autorisent l'observation). Ces méthodes visuelles sont principalement destinées à l'évaluation de la qualité des sédiments du lit soit pour la reproduction des poissons, soit comme habitat pour les macroinvertébrés benthiques. Toutefois, elles ont été largement critiquées à cause de l'effet observateur (Roper & Scarnecchia, 1995) et de leur imprécision qui n'autorise que rarement l'identification du niveau réel de colmatage (Sennat *et al.*, 2006). C'est le cas de la méthode visuelle testée dans notre première étude de terrain. Cette méthode permet de différencier les stations peu ou très colmatées, mais ne différencie pas le niveau intermédiaire de colmatage.

L'estimation du colmatage de surface par une méthode visuelle n'est pas non plus un bon indicateur du colmatage de la zone hyporhéique (Article 1). Si les coefficients de corrélation entre le pourcentage de sédiments fins en surface et le pourcentage de sédiments fins dans les différentes strates de la zone hyporhéique sont significatifs, ils restent assez faibles (entre $R^2 = 0,49$ et $R^2 = 0,61$) indiquant une forte dispersion des points. L'évolution verticale du pourcentage de sédiments fins avec la profondeur est donc trop irrégulière pour être estimée à partir d'un pourcentage relevé en surface. Cette distribution des sédiments fins en surface et leur évolution avec la profondeur reflète le fonctionnement hydro-sédimentaire du cours d'eau. Le colmatage de surface change fortement dans le temps en fonction du débit du cours d'eau et de ses variations, de la charge sédimentaire et de l'hétérogénéité des particules (Petts *et al.*, 1989 ; Wood & Armitage, 1997; Brunke, 1999). Au contraire, les caractéristiques granulométriques de la zone hyporhéique semblent moins sensibles aux variations de débits, du moins tant que celles-ci ne dépassent pas le seuil de remaniement des particules constituant le fond du cours d'eau. La zone hyporhéique peut alors constituer un lieu d'accumulation des sédiments fins, phénomène mal traduit par les observations de surface. Inversement, il est aussi possible que les sédiments fins ne pénètrent pas dans la

zone hyporhéique et constituent alors un 'nappage' à la surface du lit du cours d'eau. Les méthodes visuelles surestiment alors le colmatage du lit. Ainsi, les différences entre le colmatage de surface et celui de la zone hyporhéique seront plus faibles dans les rivières où le lit est très mobile, autorisant ainsi la reprise des matériaux et la remise en suspension des sédiments fins lors des crues. Dans le cas contraire, les différences entre habitats benthiques et hyporhéiques seront plus importantes et dépendront de la fréquence des reprises des particules. La première conséquence de mes travaux de recherche est donc la proposition d'inclure la zone hyporhéique dans les études portant sur les effets du colmatage des substrats et souligne l'intérêt de disposer d'une technique d'estimation du colmatage de la zone hyporhéique afin d'estimer l'étendue, le degré et l'importance du colmatage du cours d'eau dans sa dimension verticale.

L'estimation du colmatage de la zone hyporhéique

En ce qui concerne l'intérieur des sédiments, il existe plusieurs méthodes, directes ou indirectes, pour estimer le colmatage de la zone hyporhéique, mais aucune ne fait l'objet d'un consensus d'utilisation au sein de la communauté scientifique. Toutes présentent soit de possibles biais méthodologiques (effet observateur par exemple), soit des contraintes d'utilisation importantes. Le carottage cryogénique nécessite la mise en place de moyens logistiques importants comme l'acheminement d'un lourd matériel sur le site d'échantillonnage pour un nombre possible de réplicats faible et à un coût élevé (2 500 euros/carotte). Cette méthode pose également des problèmes de sécurité au niveau de l'utilisation de l'azote liquide. Enfin, le retrait de la carotte modifie les caractéristiques locales du lit et limite les suivis à long terme sur une même station.

Les résultats des mesures de pénétrométrie comme moyen indirect de mesure du colmatage hyporhéique (Maquaire *et al.*, 2002) se sont révélés très décevants. Cette méthode adaptée à la différenciation des couches de sols a été utilisée pour estimer un niveau de colmatage du substrat, en supposant qu'un substrat plus colmaté était plus compact qu'un substrat non colmaté (possiblement plus souple). Aucune corrélation n'a été trouvée avec le pourcentage de sédiments fins dans les trois rivières échantillonnées. Dans un milieu hétérogène comme le lit des cours d'eau, le signal est semble-t-il trop perturbé par les chocs successifs avec les grosses particules pour correctement mettre en lumière des différences de compaction. Le pénétrogramme est donc plus influencé par la répartition des particules grossières au sein

de la matrice de sédiments fins que par les différences de résistance à l'enfoncement dans les différentes couches du substrat.

Les résultats concernant l'utilisation de la méthode des substrats artificiels (méthode dite des 'bâtons', Marmonier *et al.*, 2004) ont également été décevants en montrant une grande variabilité inter site de la mesure et des réponses contrastées vis-à-vis du colmatage. Si les profondeurs d'oxygénation sont fortement corrélées avec le colmatage minéral dans la rivière Drôme, elles sont totalement incohérentes dans les deux autres rivières étudiées. Ces incohérences semblent être liées à l'absence de zones d'anoxie dans les cours d'eau choisis, la présence de sédiments fins ne limitant pas l'apport d'oxygène à la zone hyporhéique. L'application de la méthode dite des 'bâtons' est relativement simple mais la tige de bois doit être enfoncée dans le substrat sans créer d'espace entre celui-ci et le sédiment, afin de ne pas provoquer d'écoulements privilégiés. Un autre facteur limite l'utilisation de cette méthode à grande échelle. Elle implique l'emploi d'un nombre important de répliques, à la fois pour obtenir une bonne fiabilité de la mesure (forte variabilité locale) et pour pallier la perte importante de substrats durant l'expérimentation. Elle implique de retirer les bâtons pour lecture après deux mois d'incubation et nécessite donc deux passages sur site pour une information.

Cette méthode semble donc bien fonctionner dans des rivières sableuses à forte charge organique, mais doit être écartée de l'étude des rivières de moyenne altitude où le colmatage est essentiellement minéral, la dynamique sédimentaire importante et les phénomènes d'anoxie souvent réduits.

Parmi toutes les méthodes testées seule la mesure de la conductivité hydraulique a montré une bonne corrélation avec le pourcentage de sédiments fins dans les interstices des sédiments mesurés par carottage cryogénique à l'échelle de la station (Article 1). Ce résultat est original par le nombre de méthodes comparées, mais il n'est pas *a posteriori* surprenant. On sait que la structure des sédiments, leur granulométrie et leur perméabilité contrôlent la conductivité hydraulique (Ryan & Packman, 2006). Ward *et al.*, (1998) a montré que les substrats composés de sédiments fins avaient une porosité faible mais une teneur en eau importante (Figure IV-1). Les sédiments grossiers, bien triés et arrondis comme c'est couramment le cas dans les substrats des cours d'eau, ont une porosité forte mais une teneur en eau faible (Bretschko & Klemens, 1986). L'eau est libre et la perméabilité ainsi que la conductivité hydraulique sont fortes (Bouwer & Rice, 1976 ; Krause *et al.*, 2010). Mes travaux ont pour la première fois montré qu'en milieu naturel, l'utilisation de la conductivité

hydraulique dans trois cours d'eau à sédiments dominés par l'ensemble galets/graviers permettait de classer correctement le niveau de colmatage de la zone hyporhéique.

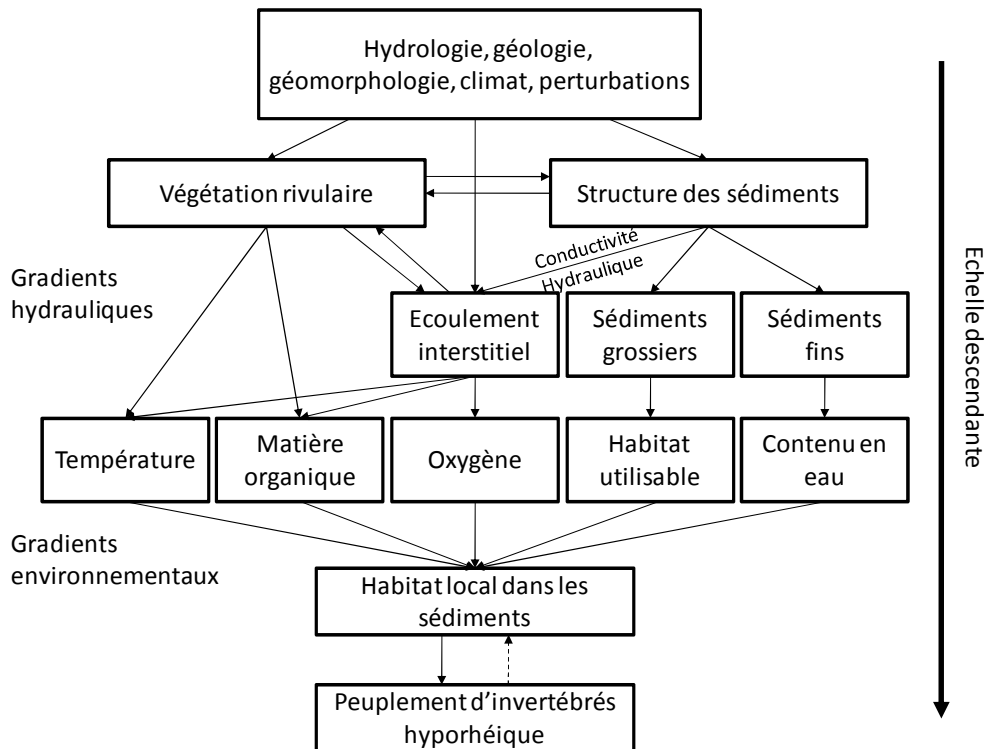


Figure IV-1 : Hiérarchisation des facteurs contrôlant les conditions d'habitat des invertébrés hyporhéiques (modifié après Ward *et al.*, 1998 et Gayraud, 2001).

Dans le cas des sédiments de rivières, composés de différentes classes granulométriques, les apports de particules fines diminuent leur conductivité hydraulique. Ainsi, Schälchli (1992) et Sanford *et al.*, (1995) ont démontré que des sédiments colmatés (respectivement d'une rivière Suisse et de bassins de décantation) présentaient une conductivité hydraulique réduite par rapport à des sédiments moins riches en particules fines. D'autres études ont montré que le colmatage du lit des cours d'eau diminue la taille des interstices de manière mécanique et réduit ainsi leur porosité, leur perméabilité et leur conductivité hydraulique (Brunke, 1999 ; Ryan & Packman, 2006). Ces résultats sont adossés à des estimations réalisées à partir de modélisations (équation de Hazen notamment) et soulignent que cette relation entre sédiments fins et conductivité hydraulique ne serait pas linéaire. Mais cette relation non linéaire est difficile à mettre en évidence car elle nécessite la caractérisation conjointe de la conductivité hydraulique et de la distribution granulométrique des sédiments du lit des cours d'eau.

L'hétérogénéité du substrat semble aussi être un facteur d'augmentation de la conductivité hydraulique en autorisant des circulations d'eau entre des poches de sédiments de granulométrie différentes (Salehin *et al.*, 2004) ayant donc un effet inverse au colmatage. Ce dernier tendant à homogénéiser le substrat, contribue donc à diminuer sa conductivité hydraulique. Le type de colmatage est alors essentiel (selon qu'il est homogène ou hétérogène) vis-à-vis de la possibilité de circulation de l'eau dans la zone hyporhéique.

Les données concernant les gammes de conductivité hydraulique pour des différents types de sédiments sont nombreuses. Le livre de Freeze et Cherry (1979) résume les principales valeurs de conductivité pour les différents types de substrats rencontrés en rivière (Figure IV-2).

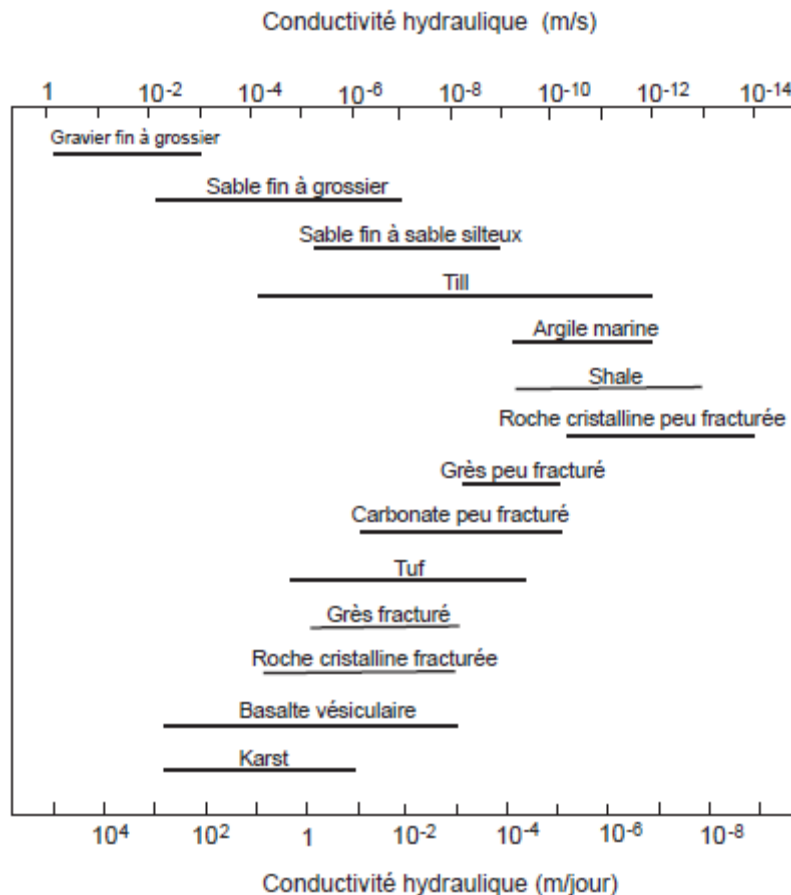


Figure IV-2 : Valeurs de conductivité hydraulique selon le type de substrat (Freeze and Cherry, 1979).

Ces gammes de valeurs de conductivité hydraulique se rapportent à des classes de sédiments bien déterminées, mais les substrats des rivières sont un mélange complexe de

toutes les classes granulométriques, il est donc essentiel de mesurer *in situ* les valeurs de conductivités hydrauliques. Comme je l'ai déjà souligné, la distribution granulométrique des sédiments et la forme des particules jouent un rôle essentiel dans le processus de colmatage (Gayraud et Philippe, 2003). Brunke (1999) estime la conductivité hydraulique d'une rivière pré-alpine à gravier comprise entre $1,5E^{-5}$ et $1,2E^{-1}$ m.s⁻¹ pour un pourcentage de sédiments fins allant de 7,3 à 16%. Ryan & Boufadel (2007) et Cardenas & Zlotnik (2003) ont enregistré des valeurs comprises entre $1,7E^{-6}$ et $8,6E^{-4}$ m.s⁻¹ respectivement dans une rivière à galets/gravier/sables de Pennsylvanie et dans une rivière sableuse du Nebraska. Ces valeurs basses de conductivité hydraulique sont expliquées par les auteurs par une quantité importante de sédiments fins (non mentionnée) comblant les espaces entre les sédiments plus grossiers. Les résultats de mes études varient entre $5,0E^{-6}$ et $2,26E^{-5}$ m.s⁻¹ pour un pourcentage moyen de sédiments fins compris entre 10 et 50%. Ces résultats sont donc en accord avec ceux de Ryan & Packman (2006) et de Ryan & Boufadel (2007). Ils confirment qu'en condition naturelle, la conductivité hydraulique diminue avec l'augmentation des teneurs en sédiments fins. Ils soulignent même qu'à partir de 20% de sédiments fins, le lit des rivières devient colmaté (conductivité hydraulique nulle). Nos travaux confirment également la non linéarité de la relation entre conductivité hydraulique et pourcentage de sédiments fins proposée par Ryan et Packman (2006) : nous avons mis en évidence une relation exponentielle négative entre le pourcentage de sédiments fins et la conductivité hydraulique dans la zone hyporhéique des trois cours d'eau étudiés.

Mes résultats montrent donc que :

La mesure de la conductivité hydraulique est un moyen d'estimer le colmatage de la zone hyporhéique.

La méthode de mesure de cette conductivité hydraulique par un test d'infiltration est simple, rapide et peu coûteuse. Il conviendrait donc de tester cette méthode sur d'autres rivières présentant diverses conditions hydrauliques, morphologiques et sédimentaires, afin d'évaluer sa fiabilité. Si la corrélation entre la conductivité hydraulique et le pourcentage de sédiments fins est confirmée par un test sur des rivières aux fonctionnements hydro-sédimentaires différents et que ce test permet de bien différencier les niveaux de colmatage de sites présentant des caractères différents, alors cette méthode pourrait être proposée pour les

suis à long terme du niveau de colmatage des rivières. Quelques points essentiels sont malgré tout encore à préciser comme, notamment, le nombre de réplicats nécessaires sur chaque faciès pour obtenir une image correcte du colmatage à l'échelle du tronçon compte tenu de l'hétérogénéité locale et donc des valeurs de conductivité hydraulique obtenues (Chen, 2000). Ce point est discuté dans la section perspective de recherche.

1.2.2 COMPARAISON DE DEUX TECHNIQUES DE PRELEVEMENT DE LA FAUNE HYPORHEIQUE LE LONG D'UN GRADIENT DE COLMATAGE

Lors de l'étude de terrain du colmatage de trois cours d'eau alpins, le plan d'échantillonnage nous a autorisé à comparer les assemblages faunistiques obtenus à l'aide de deux méthodes différentes de prélèvement, le carottage cryogénique et le pompage Bou Rouch. L'objectif était de préciser en quoi chaque technique de prélèvement permettait de différencier les assemblages d'invertébrés de la zone hyporhéique selon le niveau de colmatage. Les résultats de cette étude comparative ont des implications fortes en termes de stratégie d'échantillonnage de la faune hyporhéique compte tenu de la composition granulométrique variée des sédiments qui peut perturber le prélèvement. Le substrat du lit des rivières est en effet hétérogène et composé de sédiments de tailles variables. Sur un site, il est très courant d'avoir des sédiments présentant toutes les classes de tailles depuis les argiles jusqu'aux galets voir blocs. Les proportions entre ces différentes classes de tailles sont hautement variables d'un site à l'autre. Les difficultés d'échantillonnage de la faune hyporhéique reposent sur le fait que les caractéristiques de ces substrats sont variables et qu'il n'est pratiquement pas possible de les prélever en place sans les perturber. Les méthodes de prélèvement utilisant des carottiers, comme le carottage cryogénique, ont fait l'objet d'études comparatives et ont établi qu'elles comptaient parmi les méthodes les plus efficaces d'un point de vue quantitatif et qualitatif et ce, à la fois pour des analyses granulométriques et de la faune (Frazer & Williams, 1997 ; Olsen *et al.*, 2002). Le pompage Bou-Rouch est une méthode très commune de prélèvement de la faune hyporhéique et présente un certain nombre d'avantages. Cette méthode est simple d'emploi, économique et permet d'obtenir une bonne image de la richesse taxonomique du milieu échantillonné (Frazer & Williams, 1997).

Une méthode efficace de prélèvement de la faune doit pouvoir révéler des différences faunistiques dans des sites où les caractéristiques physiques (et chimiques) sont contrastées

comme c'est le cas dans des substrats où le pourcentage de sédiments fins varie. Les résultats de mon étude confirment que l'utilisation de ces deux techniques dans des milieux 'colmatés' et 'non colmatés' révélait des différences de composition et de structure des assemblages faunistiques hyporhéiques. Elles sont équivalentes en ce qui concerne la richesse taxonomique et permettent de mettre en évidence une décroissance de cette richesse avec la profondeur. La possible déformation de la composition des assemblages par le pompage Bou-Rouch du fait de la taille des individus ou de leur fixation au substrat (Fraser & Williams, 1997 ; Scarsbrook & Halliday, 2002) n'a pas été mise en évidence dans mon étude. Le débit du pompage qui a été opéré lors de la manipulation a dû permettre de détacher la majeure partie des organismes. Malgré tout, certains invertébrés comme les Trichoptères vivant en relation forte avec le substrat sont très peu abondants sur les sites étudiés ce qui a pu conduire à améliorer mes résultats. Même si aucune mesure de la taille des individus n'a pu être réalisée au cours de cette étude, mon observation lors du tri et de la détermination des échantillons me laisse penser qu'une majorité des Plécoptères et des Ephéméroptères avaient de petites tailles correspondantes à des premiers stades larvaires. Une nouvelle fois, cette caractéristique des invertébrés a peut-être permis une meilleure efficacité de prélèvement par la méthode du pompage. La question qui peut être soulevée ici est celle de la variabilité temporelle et des périodes de développement des insectes aquatiques. Ainsi le résultat aurait pu être différent si la majorité des insectes avaient été plus grands, plus proches du stade imago. Il conviendrait donc de réitérer cette étude afin de vérifier ce point.

La technique du carottage cryogénique a également montré quelques limites d'utilisation avec notamment un nombre d'Oligochètes et de Crustacés très faible. Ce problème est en partie lié à la destruction des organismes à corps mou ou à carapace rigide lors de la congélation à l'azote liquide. L'observation de ces individus sous loupe binoculaire lors du tri/détermination a en effet révélé un grand nombre d'individus détériorés. Ce phénomène a également été observé dans une moindre mesure pour les Plécoptères et Ephéméroptères ce qui peut aussi avoir comme conséquence de limiter les capacités d'identification à un niveau taxonomique avancé. Cette technique n'est donc pas adaptée pour une étude nécessitant de travailler à l'espèce par exemple. La structure des peuplements obtenus par cryogénie limite également la différenciation des sites colmatés et non colmatés, notamment pour la première strate de sédiments. Cette première strate pose des problèmes récurrents lors de la manipulation de terrain car c'est la strate en contact avec l'eau de surface. Le courant, la température de l'eau ou le piétinement altèrent la qualité de la congélation et perturbent la faune.

Une comparaison des densités entre les deux techniques n'est également pas possible compte tenu du fait que le pompage ne permet pas d'exprimer le nombre d'individus par volume de sédiments. Néanmoins, ce point a été déjà abordé dans d'autres publications et nos résultats tendent à confirmer une plus faible densité d'individus par unité de prélèvement lors d'un pompage. De la même manière, des précautions sont nécessaires pour comparer les densités obtenues par pompage pour des sites où les conductivités hydrauliques sont différentes (Scarsbrook & Halliday, 2002) car l'eau n'est pas drainée de façon uniforme.

Malgré ces limites,

Le pompage Bou-Rouch semble constituer une technique satisfaisante pour une étude qualitative ou semi-quantitative des effets du colmatage sur la faune hyporhéique.

Bien qu'imparfaite, la technique du pompage Bou-Rouch peut donc être proposée pour comparer des structures et compositions d'assemblages faunistique. C'est une méthode simple et peu coûteuse pouvant servir à des suivis long terme. Il reste malgré tout quelques points méthodologiques à régler comme le débit de prélèvement, le volume total à prélever et le nombre minimum de réplicats à acquérir pour obtenir une représentation de la faune hyporhéique d'un milieu donné et pour pouvoir comparer les résultats entre les différentes études. Même si mes résultats soutiennent l'utilisation du pompage Bou-Rouch comme méthode de prélèvement de la faune hyporhéique pour une étude qualitative, dans certains cas extrêmes comme par exemple sur la rivière 'Les Usses' où les proportions d'argiles dans les sédiments étaient très importantes, le prélèvement de l'eau interstitielle n'est pas possible. Il n'existe alors pas d'autre alternative que d'utiliser le carottage cryogénique. Il faut enfin noter que l'utilisation d'un simple carottier n'a pas été testée ici mais que cette technique a été proposée par certains auteurs comme une méthode efficace de prélèvement de la faune hyporhéique (Frazer & Williams, 1997), même si son utilisation reste difficile dans des sédiments très grossiers.

1.3 ASPECTS BIOLOGIQUES ET FONCTIONNELS

Longtemps les rivières étaient vues comme une structure linéaire à une dimension (le chenal principal d'écoulement des eaux). Elles sont maintenant considérées comme possédant trois dimensions spatiales (longitudinale, transversale, verticale) et une dynamique temporelle (Amoros *et al.*, 1987 ; Ward, 1989). Les assemblages d'invertébrés aquatiques dépendent de variables de contrôle à grande échelle (voir chapitre I) et de variables locales, principalement liées à la structure des sédiments (Figure IV-2). Le pourcentage de sédiments fins est connu comme un bon descripteur de l'habitat des invertébrés (Minshall, 1984 ; Gayraud & Philippe 2003), car les apports excessifs de particules fines perturbent le système en réduisant l'habitabilité du substrat. Gayraud & Philippe (2001) ont par exemple montré que l'habitabilité des sédiments influence la diversité, l'abondance et la distribution des invertébrés benthiques. Ils ont notamment montré que quand l'habitabilité est multipliée par deux, la densité d'invertébrés double elle aussi.

Les apports de sédiments fins au cours d'eau sont variables au cours de l'année et font partie du fonctionnement normal des hydrosystèmes. A ces sédiments fins sont associés dans la plupart des cas des apports de nutriments organiques non négligeables pour le système et pour les invertébrés aquatiques. Par contre, leur apport excessif peut conduire au colmatage du substrat, à des modifications profondes des processus biogéochimiques et des assemblages faunistiques. Si ce phénomène a été particulièrement étudié pour la zone benthique, peu d'études existent pour la zone hyporhéique.

Un des objectifs de ma thèse était donc de déterminer l'influence du colmatage minéral sur la qualité de l'eau et sur les invertébrés benthiques et hyporhéiques de manière simultanée.

1.3.1 LES EFFETS DU COLMATAGE SUR LA CHIMIE

Les résultats concernant l'évolution de la qualité physico-chimique de l'eau ont montré un effet 'rivière' important pour les eaux de surface comme pour les eaux interstitielles (température, conductivité, oxygène dissous, nitrates, carbone organique et orthophosphates). Le colmatage quant à lui a eu des effets significatifs pour tous les paramètres (sauf la température) mais seulement dans les eaux interstitielles. Le gradient vertical décroissant généralement observé au sein de la zone hyporhéique (Poole & Stewart, 1976 ; Valett *et al.*, 1990 ; Brunke & Gonser, 1997) n'a été mis en évidence que pour deux paramètres (oxygène dissous et carbone organique) et pour le site le plus colmaté de

l'expérimentation. Toutefois, même si les différences observées entre les sites colmatés et non colmatés existent, elles n'ont pas été significatives dans notre étude. Les phénomènes d'anoxie (conduisant à une accumulation de composés toxiques par exemple) n'ont pas été mis en évidence.

Deux explications peuvent être avancées pour expliquer ce résultat. La première serait liée à l'hétérogénéité du colmatage qui autoriserait la coexistence de zones à faibles conductivités hydrauliques (et potentiellement anoxiques) avec des zones de circulation privilégiées de l'eau interstitielle. La seconde tiendrait aux très faibles concentrations en matières organiques qui limiteraient probablement le passage de conditions aérobies à des conditions anaérobies (Crenshaw *et al.*, 2002 ; Marmonier *et al.*, 2004). Il a été démontré que dans des rivières perturbées par des apports importants en sédiments chargés de matières organiques d'origine urbaine, le phénomène de désoxygénation apparaissait rapidement et que le gradient décroissant vertical était très marqué, alors qu'en présence de sédiments peu chargés en matière organique, les gradients verticaux restaient peu modifiés (Nogaro *et al.*, 2007). La désoxygénation des eaux interstitielles semble donc dépendre à la fois du temps de résidence de l'eau dans le milieu interstitiel (traduit par la conductivité hydraulique) et de la charge en matières organiques biodégradables dans les sédiments. Il semblerait alors que dans notre étude, le colmatage minéral a eu un impact limité sur la chimie de l'eau et les cycles biogéochimiques. Les mesures d'activités microbiennes, qui consomment souvent une grande quantité d'oxygène, n'ont pas mis en évidence de modifications importantes avec le colmatage. Rappelons ici que les quantités de matières organiques présentes dans les sédiments étaient très faibles, la stimulation des activités bactériennes l'a sans doute été elle-aussi. Les effets attendus n'ont pu être observés que partiellement sur le site le plus colmaté de la rivière Les Usses (article associé 1).

1.3.2 LES EFFETS DU COLMATAGE SUR LES ASSEMBLAGES D'INVERTEBRES BENTHIQUES ET HYPORHEIQUES

Des avancées scientifiques significatives

Du point de vue des assemblages d'invertébrés, mes résultats ont été plus marqués. Ma première hypothèse de travail supposait que les densités et les richesses taxonomiques des invertébrés benthiques et hyporhéiques diminuaient avec le colmatage. Cette hypothèse a été largement confirmée par mes résultats :

**Les densités ont été réduites d'un facteur 3 le long du gradient de colmatage dans les deux compartiments (benthique et hyporhéique)
la richesse taxonomique d'un facteur de 2 et de 1,2 respectivement au sein des assemblages hyporhéiques et benthiques (Figure IV-3).**

Si cette diminution était connue pour la faune benthique, mes travaux ont pour la première fois souligné la même tendance pour la zone hyporhéique face au colmatage du substrat. Ces diminutions des densités et richesses peuvent être attribuées à :

- une diminution de la taille des interstices (Gayraud & Philippe, 2003),
- une diminution de l'hétérogénéité du substrat et de l'habitat (Minshall, 1984),
- une diminution des échanges entre les compartiments benthiques et hyporhéiques (Wood & Armitage, 1997).

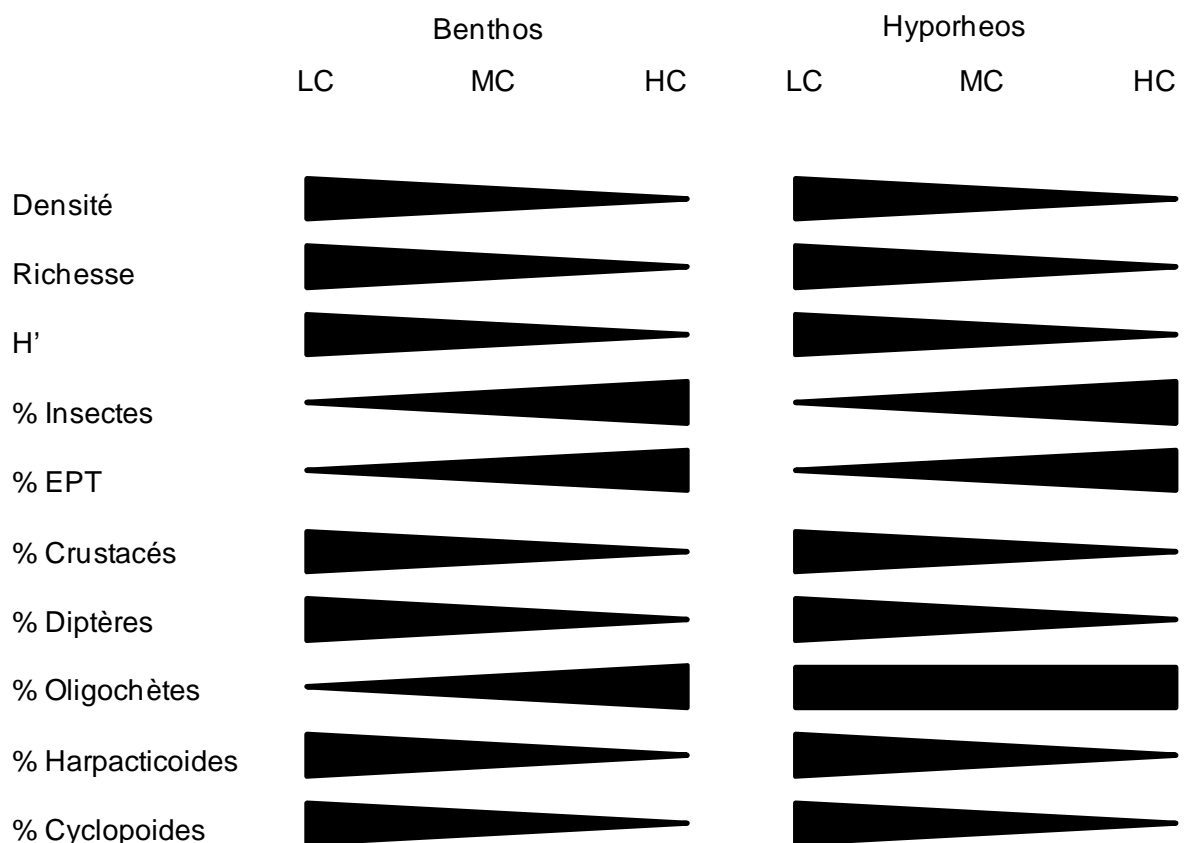


Figure IV-3 : Représentation schématique de l'évolution des différentes métriques des assemblages d'invertébrés le long d'un gradient de colmatage (LC = non colmaté, MC = moyennement colmaté et HC = très colmaté) pour les zones benthiques et hyporhéiques.

D'un point de vue général, toutes les métriques testées au cours de mon étude ont montré des réponses identiques pour les invertébrés benthiques et hyporhéiques le long du gradient de colmatage. Seuls les Oligochètes qui augmentent avec le colmatage dans la zone benthique n'ont pas montré de modification de densité avec le colmatage dans la zone hyporhéique. Le pourcentage d'Oligochète étant déjà important dans les zones à forte porosité, il est possible que le colmatage du substrat par des particules pauvres en matière organique n'incite pas les oligochètes à coloniser d'avantage cet habitat. Il serait par conséquent important de reproduire ce type d'étude dans des sites où les taux de matières organiques seraient plus importants afin de vérifier cette hypothèse.

La figure IV-4 synthétise l'ensemble de ces résultats en représentant schématiquement les densités d'invertébrés hyporhéiques par niveau de colmatage et par strate. Dans les rivières étudiées, les densités d'invertébré à - 50 cm dans les sites non colmatés était très supérieures à celles des sites moyennement et très colmatés. La distribution des invertébrés avec la profondeur dans les sites non colmatés est différente de celle couramment observée (i.e. diminution des densités avec la profondeur ; Coleman & Hynes, 1970 ; Williams & Hynes, 1974). Les sédiments non colmatés des rivières étudiées semblent donc toujours permettre la colonisation par les invertébrés quel que soit la profondeur. Les sites moyennement colmatés ont des densités maximales à mi-profondeur, alors que dans les sites colmatés les densités maximales sont observées en surface. On observe donc une inversion de la distribution des densités d'invertébrés avec la profondeur le long du gradient de colmatage, du moins dans la situation de downwelling considérée dans mon étude.

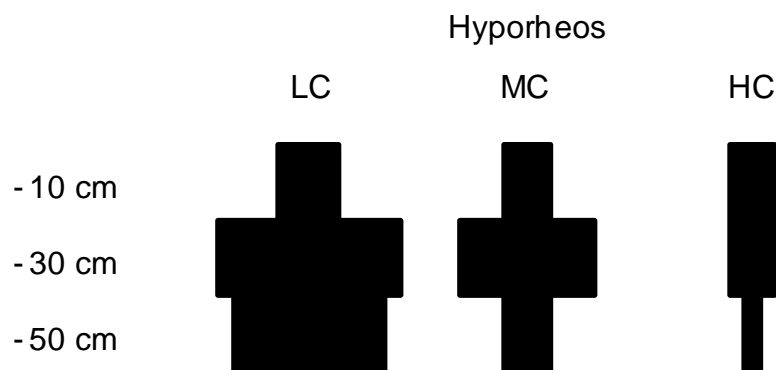


Figure IV-4 : Représentation schématique des densités d'invertébrés avec la profondeur (verticalement) et le niveau de colmatage (LC: peu colmaté, MC: moyennement colmaté, HC: très colmaté)

En considérant l'interaction entre colmatage et distribution verticale des organismes dans la zone hyporhéique, j'ai observé des changements significatifs d'un certain nombre de métriques (e.g. l'indice de diversité de Shannon, le pourcentage de diptères et le pourcentage de crustacés) et pour des taxons (les Harpacticoides et les Cyclopoïdes) qui diminuent avec la profondeur dans les zones colmatées. Toutefois, il faut souligner que mon étude s'est limitée à une seule saison. Ces distributions verticales étant très dynamiques, elles peuvent changer à la fois au fil des saisons (avec la croissance des larves, voir par exemple Puig *et al.*, 1990) et au cours du cycle hydrologique (e.g. effets induits par les crues ou les étiages sévères, voir par exemple Dole-Olivier *et al.*, 1997).

J'ai aussi pu observer que les similarités de composition des assemblages benthiques et hyporhéiques diminuaient avec le colmatage. Là encore on peut soupçonner une limitation des migrations verticales entre la zone benthique et la zone hyporhéique, probablement due à une modification des caractéristiques de l'habitat (taille des interstices, vitesse d'écoulement de l'eau, limitation des apports de ressources à partir de la surface). On peut alors supposer que le colmatage puisse limiter le rôle de refuge joué par la zone hyporhéique pendant les périodes de perturbation du système superficiel (Palmer *et al.*, 1992 ; Marmonier *et al.*, 1993 ; Brunke & Gonser, 1997 ; Dole-Olivier *et al.*, 1997). Les invertébrés benthiques doivent notamment pénétrer dans le substrat rapidement pour échapper à des événements du type crue ou pollution ce qui semble plus difficile dans les sites colmatés. La réduction des interstices limite très probablement la capacité des gros individus à se réfugier en profondeur dans le substrat. Le colmatage interstitiel pourrait donc diminuer la capacité de résilience de l'écosystème dans son ensemble en limitant ce rôle de refuge local et de source de recolonisateurs. La résilience de ces zones ne dépendrait alors que des capacités d'essaimage à partir de zones non colmatées ni perturbées par d'autres facteurs (e.g. dérive active ou passive à partir de l'amont).

Des résultats plus surprenants

Tous mes résultats ne se sont pas révélés aussi simples à interpréter. Un premier résultat surprenant a été l'augmentation des pourcentages d'EPT et d'insectes avec le colmatage du cours d'eau (Figure IV-3). Pour comprendre ce résultat il faut insister sur le fait que les EPT de mes échantillons étaient composés majoritairement d'Ephéméroptères. J'ai ainsi pu observer que les Ephéméroptères du genre *Rhithrogena* et de la famille des Baetidae étaient trouvés en plus fortes abondances dans les milieux colmatés de la zone benthique.

Pour les Ephéméroptères de la famille des Baetidae, des résultats contradictoires sont trouvés dans la littérature. Certains auteurs observent en effet des diminutions des

Ephéméroptères (e.g. Bjornn *et al.*, 1977 ; Lenat *et al.*, 1979 ; Lenat *et al.*, 1981 ; Richards *et al.*, 1993 ; Angradi, 1999), d'autres soulignent que le genre *Baetis* constitue un taxon tolérant aux sédiments fins et au colmatage (Nutall, 1972 ; Weber, 1981 ; Culp & Davis, 1983 ; Mahoney, 1984 ; Wallace & Gutz, 1986 ; Relyea *et al.*, 2000). Ainsi, les résultats obtenus dans mon étude avec la métrique % EPT pourraient s'expliquer par (1) la dominance de la famille des Baetidae dans les assemblages, (2) le ou les espèces de Baetidae vivant dans les cours d'eau étudiés qui pourraient présenter des sensibilités moins fortes au colmatage (possible variabilité inter-spécifique au sein de la famille) ou (3) à cause de la taille des individus collectés. En effet, les Ephéméroptères (tout comme les Plécoptères) échantillonnés dans mon étude étaient en grande majorité composés de très jeunes stades larvaires. Ces premiers stades pourraient être moins contraints par la diminution des espaces libres dans les substrats colmatés, d'autant plus que les conditions d'oxygénation ne sont jamais devenues limitantes dans les trois rivières considérées. Enfin (4), de nombreuses études ont montré qu'une baisse du % d'EPT benthiques s'observait à partir de 10 à 20% de sédiments fins (Angradi, 1999 ; Zweig & Rabeni, 2001) ce qui correspond à notre limite haute de teneurs dans les sédiments de surface. Ces taxons n'auraient alors pas encore atteint leur limite de résistance face à cette modification de l'habitat. Cette dernière explication n'est toutefois pas crédible pour la zone hyporhéique.

Comme pour les Baetidae, les abondances des Ephéméroptères du genre *Rhithrogena sp.* augmentaient dans les échantillons benthiques des sites colmatés de l'Isère et des Usses. La présence de nombreux blocs et de galets (couverts de périphyton) dépassant de la matrice de sédiments fins a sans doute permis le maintien de ces organismes exigeants malgré la dégradation de l'habitat benthique. Compte tenu de ces observations, le genre *Rithrogena* ne doit pas être considéré comme un taxon indicateur de l'effet du colmatage car sa présence ou sa disparition sont certainement influencées par d'autres facteurs mésologiques.

Un deuxième résultat étonnant est la diminution observée du pourcentage de Diptères dans les assemblages benthiques et hyporhéiques avec l'augmentation du colmatage (Figure IV-3). Ces organismes vermiformes sont souvent perçus comme adaptés à l'enfouissement dans les sédiments fins et on aurait pu s'attendre à les voir augmenter avec le colmatage du fond. Cette diminution du pourcentage de Diptère pourrait s'expliquer par la dominance numérique des Orthoclaadiinae dans mes échantillons benthiques et hyporhéiques. Les Orthoclaadiinae se sont révélés sensibles au colmatage, leur baisse de densités explique la diminution de la densité totale de Diptères. Les Orthoclaadiinae sont des racleurs qui se

nourrissent principalement de microphytes poussant à la surface des graviers et des galets (Pinder, 1986 ; Angradi, 1999), ils devraient donc être affecté négativement par le colmatage. Toutefois, Angradi (1999) et Zweig & Rabeni (2001) ont montré que les Chironomidae abritaient des genres et des espèces possédant une grande variété de modes et de stratégies d'alimentation. Les Orthoclaadiinae, et plus largement les Diptères, devraient donc être identifiés à un niveau taxonomique élevé (au moins le genre), leurs réponses au colmatage pouvant dépendre de la composition taxonomique en espèces.

En ce qui concerne les larves d'insectes, mes résultats soulignent donc que leurs réponses au colmatage semblent être très variables à l'intérieur d'une famille ou d'un genre et que l'estimation de ses effets nécessiterait sans doute une identification à un niveau taxonomique plus précis (espèce ou groupe d'espèces).

Un troisième résultat original de mon étude est la sensibilité de la méio-faune au colmatage du substrat. Dans les deux compartiments pour les Cyclopoïdes et les Harpacticoides (figure IV-3) et dans la seule zone hyporhéique pour les Hydracariens et les Ostracodes (de tailles sensiblement similaires). Ces résultats sont contraires aux hypothèses que j'avais formulées. Ils suggèrent que ces petits organismes sont aussi contraints par la réduction et la connexion des interstices et la diminution de la conductivité hydraulique, limitant sans doute leurs mouvements verticaux dans le sédiment. En effet, le colmatage réduit les mouvements de la faune entre et au sein des zones benthiques et hyporhéiques

Un dernier résultat surprenant a été la quasi absence de taxons 'stygoïde' dans mes échantillons. En effet, seuls quelques Niphargidae ont été prélevés dans le site non colmaté de la rivière Drôme. Le choix des sites d'expérimentation, au niveau des zones d'infiltration en tête de radiers (zone de downwelling), a favorisé la présence des taxons épigés jusqu'à 60 cm de profondeur. Cette limite à mon étude a été identifiée et des propositions sont faites dans le chapitre 'perspectives' pour pallier ce problème. Il faudra notamment étudier des zones d'exfiltration (ou zone de upwelling) sur différents faciès pour mieux apprécier le comportement de la faune stygoïde face au colmatage.

Une manipulation expérimentale qui complète ces résultats

Les résultats de la manipulation expérimentale ont montré une diminution des densités totales, des richesses taxonomiques et de la densité de la majorité des taxons confirmant ainsi les résultats de l'expérimentation sur les trois rivières. L'abondance totale a été réduite

de 25% le long du gradient de colmatage et la richesse taxonomique de 20% environ (Figure IV-5). Contrairement à l'expérimentation de terrain, les résultats des substrats artificiels décrivent une diminution des EPT avec l'augmentation des pourcentages de sédiments fins. Cette différence de réponse est difficilement explicable car les manipulations ont été réalisées sur le même site à et la même époque de l'année. Une crue a cependant été à l'origine d'un fort remaniement du lit de la rivière et a pu modifier les peuplements en place entre les deux expérimentations. Les EPT ont peut-être aussi tendance à coloniser des substrats non colmatés à la différence des autres taxons moins exigeants vis-à-vis de la disponibilité de l'espace interstitiel ou simplement le design des substrats artificiels n'a pas autorisé ces taxons à les coloniser (taille des pores trop petits). Aucun taxon n'a vu sa densité augmenter significativement avec le gradient de colmatage.

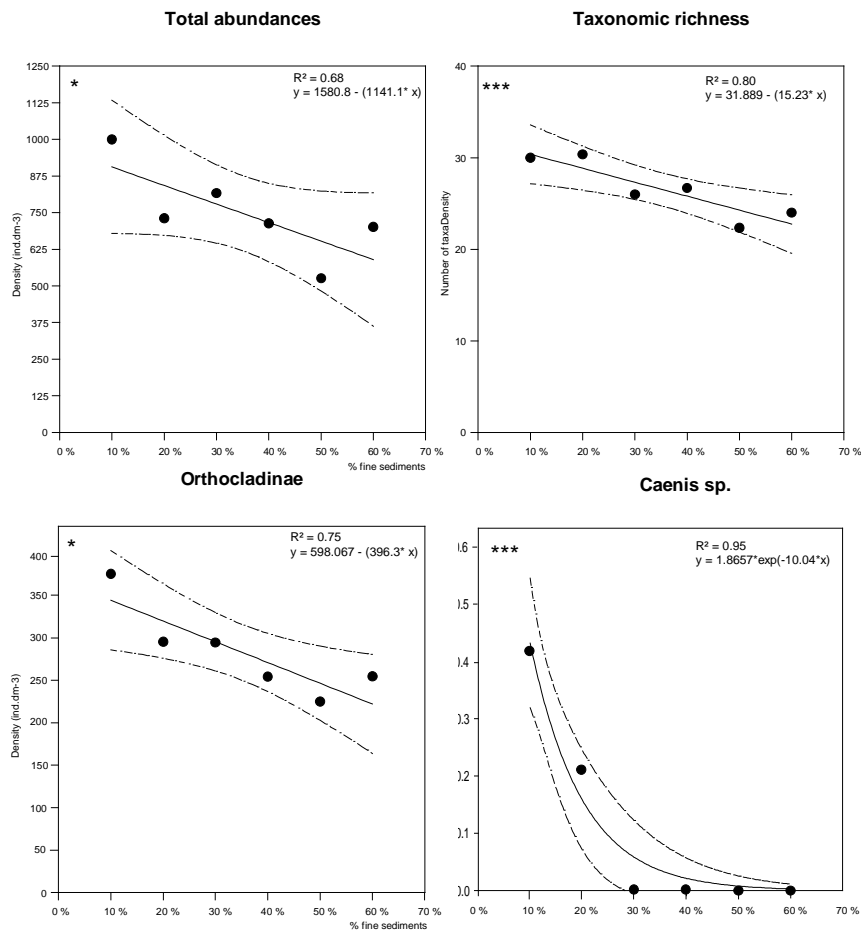


Figure IV-5 : Exemple de résultats obtenus avec les substrats artificiels décrivant les relations entre les densités totales (ind.dm⁻³), la richesse taxonomique (nombre total de taxons), les Orthocladinae (ind.dm⁻³) et les *Caenis sp.* (ind.dm⁻³) avec différents traitements de sédiments fins.

La grande majorité des baisses de densité des taxons étaient linéaires (Figure IV-5). Toutefois, dans mes substrats artificiels, les Ephéméroptères *Caenis sp.* et Heptagéniiidae disparaissent lorsque les teneurs en sédiments fins dépassent respectivement 30 et 50% (Figure IV-5). Cette expérimentation suggère que pour un colmatage minéral, la diminution des abondances des organismes se fait tout d'abord linéairement avec la diminution des espaces disponibles dans la zone hyporhéique et qu'une disparition totale au-delà d'une certaine limite peut apparaître pour certains taxons plus sensibles (e.g. *Caenis sp.*, Figure IV-5). Cette observation suggère également que les diminutions non linéaires des abondances ou richesses taxonomiques, comme je l'avais imaginé dans mes hypothèses, pourraient être plus liées à d'autres facteurs comme des changements de conditions physico-chimiques des eaux interstitielles (peu marqués dans mon étude).

1.3.3 LES EFFETS DU COLMATAGE SUR LES TRAITS BIOLOGIQUES DES INVERTEBRES BENTHIQUES ET HYPORHEIQUES

Les traits biologiques des invertébrés aquatiques sont des adaptations sélectionnées en fonction de l'environnement (Usseglio-Polatera *et al.*, 2000a ; 2001). La diversité de l'habitat et la fréquence des perturbations influencent en effet directement la sélection des traits. Ceux utilisés dans mon étude ont été choisis en fonction de leur potentialité à décrire la diversité de l'habitat des zones benthique et hyporhéiques. Ce sont, la taille potentielle maximum, le nombre de génération par an, la fécondité, la forme, la technique de reproduction, les formes de résistance, la respiration, la locomotion ou relation au substrat, la nourriture et le mode alimentaire. Mon hypothèse de travail était que les traits biologiques étaient plus modifiés avec le colmatage dans la zone hyporhéique que dans la zone benthique et que les différences de profils de traits, c'est-à-dire le mode d'utilisation des catégories correspondantes à un trait, étaient plus marquées en milieux colmatés. Mes résultats soutiennent cette hypothèse.

Sur les 48 catégories (appartenant à 10 traits biologiques) analysées dans cette étude, 22 catégories pour le benthos et 25 catégories pour l'hyporhéos ont été significativement modifiées avec le colmatage du milieu (soit respectivement 45 et 52%).

Les effets du colmatage sur la sélection des traits biologiques des invertébrés de la zone hyporhéique sont donc un peu plus importants que pour la zone benthique.

En réduisant progressivement la conductivité hydraulique et donc les flux de nutriments et de la matière organique ainsi que les échanges d'invertébrés entre les deux zones, le niveau de colmatage pourrait exercer une sélection différente sur les catégories de traits d'invertébrés dans les deux zones, conduisant à des différences plus marquées dans les profils de traits.

Le tableau IV-2 synthétise l'évolution des traits sélectionnés chez les organismes des compartiments benthiques et hyporhéiques le long du niveau de colmatage. La forme des individus, les formes de résistance, la taille maximale et la locomotion (ou relation au substrat) sont les traits présentant les modifications les plus fortes le long du gradient de colmatage. Néanmoins, les sélections des catégories de traits évoluent de manière assez différentes entre les deux compartiments biologiques. Seuls six traits évoluent suivant le même '*pattern*' : la taille maximale et les pontes fixées sont plus sélectionnées dans les sites colmatés, alors que le nombre de générations par an est plus élevé pour la classe de colmatage intermédiaire. Les organismes interstitiels et ceux qui se nourrissent de sédiments fins et de micro-organismes sont plus importants dans les sites non colmatés. L'augmentation de la taille des organismes et du caractère monovoltins avec le colmatage correspond bien à mon hypothèse consistant à dire que celui-ci diminue les fréquences de perturbation du milieu et favorise les plus gros individus à cycle long. Par ailleurs, Lamouroux *et al.* (2004) et Doledec *et al.* (2006) ont montré que de petits individus pouvaient être préférentiellement trouvés dans des sédiments relativement grossiers. L'absence de réponse de certains traits comme le 'mode alimentaire' met en évidence que le colmatage minéral n'est pas le principal facteur influençant ces traits. Une nouvelle fois, la trophie du milieu doit plus fortement impacter ce trait qu'un facteur physique comme le colmatage minéral. La modification de la forme dominante des organismes (cylindrique) avec le colmatage est par contre cohérente avec une réduction des espaces dans la zone hyporhéique et correspond bien à un effet physique direct du colmatage. La fécondité augmente dans les sites moyennement à très colmatés ce qui peut être considéré comme le résultat d'une mesure d'investissement dans la reproduction des espèces dans des conditions défavorables. La reproduction peut aussi être facilitée par les stratégies asexuées dans la zone hyporhéique où le colmatage altère les mouvements latéraux ou verticaux des invertébrés.

Tableau IV-2 : Synthèse des traits biologiques préférentiellement sélectionnés le long de trois classes de colmatage pour les assemblages d'invertébrés benthiques et hyporhéiques.

No	Trait	Compartiment biologique	Classes de colmatage		
			Non colmaté	Moyennement colmaté	Fortement colmaté
1	Taille maximale potentielle	benthos	Petite/grande	Petite/grande	Moyenne
		hyporheos	Petite	Petite	Moyenne
2	Nombre de génération par an	benthos	Elevé	Elevé	Faible à moyen
		hyporheos	Elevé	Elevé	Moyen
3	Fécondité	benthos	Faible à moyenne	Faible/forte	Moyenne à forte
		hyporheos	Faible	Faible à moyenne	Forte
4	Forme du corps	benthos	Variée	Cylindrique	variée
		hyporheos	Sphérique	Cylindrique	Cylindrique
5	Reproduction	benthos	Ovoviviparité et œufs/pontes libres	Variée	Ponte cimentée
		hyporheos	Variée	Variée	Ponte cimentée et asexuée
6	Forme de résistance	benthos	Cocons, diapause	Variée	Aucune
		hyporheos	Diapause	Intermédiaire	Aucune
7	Respiration	benthos	Aérienne	Tégumentaire	Branchiale
		hyporheos	Aérienne, branchiale	Tégumentaire	Branchiale
8	Locomotion & relation au substrat	benthos	Fouisseur, fixé	Nageur, fouisseur, interstitiel	Rampant, fixé
		hyporheos	Nageur, rampant	Fouisseur, interstitiel	Rampant, fouisseur, fixé
9	Type de nourriture	benthos	Micro et macro invertébrés, plantes mortes	Sédiments fins, détritus, microphytes	Varié
		hyporheos	Plantes et animaux morts, macrophytes, microinvertébrés	Sédiments fins, détritus, microinvertébrés	Sédiments fins, microphytes, microinvertébrés
10	Mode d'alimentation	benthos	Varié sauf mangeurs de sédiments fins, racleurs	Mangeurs de sédiments fins, racleurs	Racleurs, filtreurs
		hyporheos	Varié sauf mangeurs de sédiments fins	Mangeurs de sédiments fins	Mangeurs de sédiments fins, racleurs, prédateurs

Si la respiration aérienne a diminué dans les deux zones benthiques et hyporhéiques, aucune différence significative n'a été observée dans la proportion d'organismes utilisant la respiration tégumentaire ou branchiale le long du gradient colmatage. Ceci peut être expliqué par le fait que les conditions anoxiques n'ont pas été atteintes dans notre étude. En outre, même si l'accumulation de sédiments fins est connue pour limiter le mouvement de certains invertébrés dans le substrat, par exemple en affectant la taille de l'espace interstitiel disponible ou en altérant la connectivité verticale (Boulton, 2007), les adaptations liées à la locomotion semblent être moins modifiées par le colmatage dans la zone hyporhéique que dans la zone benthique. Par exemple, les fousseurs n'ont pas augmenté dans notre étude comme prévu. Ce type de réponse est probablement dû à la faible teneur en matières organiques des sédiments et à la faible diversité des ressources trophiques.

Le colmatage a donc tendance à homogénéiser le milieu en termes de diversité d'habitat mais aussi à augmenter la stabilité de la zone hyporhéique et à sélectionner un ensemble de traits. Toutefois, cette étude mériterait d'être renouvelée à différentes périodes de l'année car un effet saisonnier a été mis en évidence dans l'étude de la modification des traits biologiques des invertébrés benthiques avec l'augmentation de sédiments fins de Logan (2007). Selon nos hypothèses, cet effet saisonnier devrait être moins marqué pour la zone hyporhéique, plus stable.

Comme je l'ai démontré dans le chapitre précédent, le niveau de détermination taxonomique est important pour certains groupes d'invertébrés dans l'analyse des effets du colmatage. Les descripteurs non taxonomiques tels que les traits ont l'avantage de s'affranchir des problèmes de détermination taxonomique et des différences faunistiques géographiques. Il est vrai qu'aucun site ne présentera un assemblage faunistique dont la richesse taxonomique sera identique à un autre. Par contre les combinaisons de traits ne nécessitent pas une détermination taxonomique poussée (Dolédéc *et al.*, 2000) et autorisent cette comparaison inter-site.

1.3.4 VERS UN INDICE BIOLOGIQUE DU COLMATAGE

Mes observations ont démontré que les invertébrés hyporhéiques étaient affectés plus fortement par le colmatage que les invertébrés benthiques et qu'ils pouvaient également refléter les effets de l'accumulation de sédiments fins dans le lit de la rivière. Contrairement à

la zone hyporhéique, les sédiments constituant la zone benthique sont régulièrement perturbés par les variations hydrologiques (crues et/ou l'augmentation de débits qui peuvent remettre en mouvement les sédiments fins de surface ; Lenat *et al.*, 1979). Par conséquent, les invertébrés benthiques, selon la période de prélèvement, peuvent ne pas refléter la dynamique des sédiments fins grâce à leur capacité de recolonisation/dispersion. En revanche, les sédiments fins en s'accumulant progressivement dans les interstices vont donc durablement influencer les assemblages d'invertébrés hyporhéiques. Mes résultats suggèrent que dans la perspective d'élaborer des indicateurs biologiques pour évaluer et suivre le colmatage, l'utilisation des invertébrés hyporhéiques aurait pu être plus pertinente que celle des invertébrés benthiques. De plus, l'activité biologique dans la zone hyporhéique dépend largement des apports de surface (e.g. oxygène, nutriments, organismes eux-mêmes...) constituant ainsi un compartiment contrôlé par la connectivité verticale, plus sensible que la zone benthique à des diminutions des échanges verticaux.

La définition d'un indice biologique multi-métrique pouvant rendre compte du niveau de colmatage de la zone hyporhéique est malheureusement difficile à proposer. Mes résultats ont montré que quelques taxons répondaient significativement au colmatage (*Orthocladinae*, Harpacticoides, Cyclopoides...) mais que la plupart des organismes n'étaient pas directement corrélés avec le colmatage (en densité ou en présence/absence). D'autres taxa, comme les Baetidae, ont montré des tendances différentes entre l'observation de mes trois cours d'eau et mon expérimentation de terrain, soulignant ainsi l'importance de la variabilité inter-spécifique au sein d'une même famille vis-à-vis du colmatage. Le niveau de détermination semble donc être important pour définir les effets du colmatage sur les différents taxons. Ces résultats ne sont pas encourageants car ces différences ont été observées pour des rivières relativement similaires et d'une même hydroécocorégion. Les détails techniques tels que les faciès à échantillonner, la période de prélèvement, le nombre de réplicats, la profondeur de prélèvement et le niveau taxonomique nécessaire pour l'élaboration d'un indice sont autant de problèmes à résoudre. Son développement à une échelle nationale semble donc difficile. La méthode d'estimation physique proposée dans mon travail (mesure de la conductivité hydraulique par infiltration) semble donc plus appropriée à la problématique des suivis écologiques à long terme.

2. PERSPECTIVES DE RECHERCHE

Mon travail de thèse avait pour objectifs principaux d'identifier une méthode fiable et simple d'estimation du colmatage de la zone hyporhéique, de comparer en quoi deux techniques de prélèvement de la faune permettaient de différencier les assemblages d'invertébrés de la zone hyporhéique selon différents niveaux de colmatage et enfin de caractériser les liens entre ces différents niveaux de colmatage et les changements d'organisations structurelles et fonctionnelles des peuplements de macroinvertébrés benthiques et hyporhéiques à l'échelle stationnelle.

Les principaux résultats de ce travail ont permis à la fois de proposer des développements méthodologiques d'évaluation du colmatage et de mieux cerner les effets de ce colmatage sur les assemblages faunistiques des invertébrés. Il est maintenant possible d'envisager un certain nombre de perspectives de recherche ou d'applications complémentaires à ce travail de thèse. Ces perspectives s'organiseront autour (1) de possibles outils de diagnostic du colmatage, (2) du changement d'échelle dans l'évaluation de ses effets, (3) de la prise en compte du niveau trophique du cours d'eau et (4) de mieux cerner les *feed-back* écologiques de cette perturbation.

2.1 UTILISATION DE LA CONDUCTIVITE HYDRAULIQUE COMME OUTIL DIAGNOSTIC DU COLMATAGE DE LA ZONE HYPORHEIQUE

Les gestionnaires de l'eau en France et en Europe s'intéressent tout particulièrement aux outils de diagnostic et de suivi de la qualité physique et biologique des cours d'eau. Cette attention se retrouve notamment dans la Directive Cadre sur l'Eau (2000) qui, au-delà de fixer des objectifs de qualité, impose un suivi des masses d'eau. Le colmatage fait partie des paramètres identifiés et donc à suivre sur le long terme. Il est, par conséquent, de première importance de disposer d'un outil fiable et de mise en œuvre simple et peu coûteuse.

Au cours de cette thèse, j'ai mis en avant que les mesures de conductivité hydraulique pouvaient renseigner sur l'état de colmatage du substrat de manière fiable et simple. Les travaux qui m'ont conduit à cette conclusion ont été menés sur trois rivières, tous affluents majeurs du Rhône et situés dans la même 'Unité biogéomorphologique'. Même si la nature des bassins versants et de la géologie étaient relativement différentes et conduisaient à un transport solide composé de particules de natures différentes, ces observations ne reflétaient pas la grande diversité des

conditions de transport solide et de colmatage minéral pouvant être observée sur l'ensemble du territoire français.

Dans le futur, il sera donc essentiel de tester cette méthode à une échelle plus grande, prenant en compte une plus grande diversité de rivières et de types de colmatage. Cet élargissement a déjà fait l'objet d'un contrat de recherche entre le CEMAGREF et l'ONEMA en 2009 suite à mes premiers résultats. Les neuf Directions Régionales (DR) de l'ONEMA ont participé à un test de l'utilisation de la conductivité hydraulique pour l'évaluation du colmatage. Dans chaque DR, six stations (une colmatée, une non colmatée et quatre sélectionnées au hasard) ont été choisies. Deux campagnes ont été réalisées afin de prendre en compte l'effet saisonnier (printemps et été 2010). La longueur de la station devait être suffisamment grande pour couvrir la diversité des faciès hydrauliques se succédant localement sur le cours d'eau (radiers, plats, mouilles...). En moyenne, le long des cours d'eau peu altérés par l'homme, les séquences de faciès 'radier-mouille' se succèdent tous les six à sept fois la largeur de plein bord. Il a été choisi d'appliquer la méthode sur des stations de longueur de quatorze fois la largeur du cours d'eau à pleins bords (ou vingt fois la largeur du lit mouillé dans les cas où le lit de plein bord est difficile à déterminer). Trente points de mesure ont été répartis sur dix transects (trois points situés au hasard sur chaque transect) régulièrement espacés le long de la station sur les différents faciès.

Les objectifs de cette étude étaient multiples. Il s'agissait en effet de tester la mise en application de cette méthode en tant que protocole pour évaluer le colmatage des cours d'eau. Le point principal résidait dans la définition du nombre minimum de réplicats nécessaires à une bonne caractérisation des sites. Ensuite, il s'agissait de connaître la précision de cette méthode de mesure, d'estimer les biais liés à un possible effet opérateur et les incertitudes de la mesure. D'autres facteurs environnementaux tels que la hauteur d'eau, la distance à la berge, le type de substrat, le type de faciès ont également été relevés afin d'estimer leurs influences sur les mesures de conductivité hydraulique.

Les résultats définitifs ne sont pas encore disponibles, leur traitement étant en cours, mais les données préliminaires montrent que la mesure de conductivité hydraulique permet de différencier efficacement les sites colmatés des sites non colmatés avec un effort d'échantillonnage d'environ vingt points par station, ce qui représente environ deux heures de travail sur le terrain pour deux techniciens et un investissement en matériel d'une centaine d'euros. Le biais expérimentateur est négligeable et la précision de la mesure est très satisfaisante comme l'indiquaient les premiers travaux de Landon *et al.* (2001).

Ces résultats très encourageants doivent maintenant être valorisés et faire l'objet d'un protocole standardisé.

2.2 CHANGEMENT D'ECHELLE CONCERNANT L'ETUDE DES EFFETS DU COLMATAGE SUR L'HYDROLOGIE ET LA FAUNE AQUATIQUE

2.2.1 ECHELLE SPATIALE

Les deux méthodes d'échantillonnage utilisées dans le cadre de mon travail de thèse (pompage Bou-Rouch et carottage à l'azote liquide) ont permis d'étudier les effets du colmatage à l'échelle de la station et plus particulièrement à l'échelle du faciès 'radier'. Les processus hydrologiques de cette zone sont particuliers avec une infiltration dominante des eaux vers la zone hyporhéique en amont du seuil et des exfiltrations d'eau interstitielle en aval (Hynes, 1983 ; Creuzé des Châtelliers, 1991 ; Stanford & Ward, 1993 ; Brunke & Gonser, 1997 ; Boulton *et al.* 1998). Ces changements de direction des flux hydrologiques dans la zone hyporhéique contrôlent la composition et la structure des assemblages faunistiques et des biofilms. En effet, la diversité et l'abondance des invertébrés et des bactéries des zones d'infiltration et d'exfiltration diffèrent fortement (Brunke & Gonser, 1997 Boulton *et al.* 1998 ; Malard *et al.*, 2002 ; Datry & Larned, 2008). Le colmatage, même s'il semble préférentiellement toucher les zones d'infiltration à cause de l'apport de particules à l'intérieur des sédiments, peut, dans certains cas, également influencer ces zones d'exfiltration. Il est donc nécessaire de compléter ce travail par une étude des zones d'exfiltration et des zones d'écoulements horizontaux de l'eau dans le substrat.

Dans cette logique, une étude intégrant les successions des faciès d'écoulement à l'échelle du tronçon de cours d'eau (sur les différents faciès des tronçons et le long d'une zonation amont/aval comme par exemple dans les zones du crénon, rithron et du potamon) et des bassins hydrographiques appartenant à différentes unités biogéomorphologiques permettrait de mieux comprendre les effets du colmatage à une échelle plus globale et d'en apprécier les réels effets au niveau des communautés d'invertébrés aquatiques.

2.2.2 ECHELLE TEMPORELLE

Mon étude des effets du colmatage a été limitée à une seule période d'échantillonnage (octobre 2007) et mon expérimentation par implantation de substrats artificiels a été perturbée par de fortes crues qui ne m'ont permis d'étudier là encore qu'une seule saison (octobre 2008). Je n'ai donc pas

pu évaluer la variabilité temporelle du colmatage, or la période dans l'année constitue sans doute un paramètre important vis-à-vis du colmatage des cours d'eau.

Une première cause de cet effet saisonnier est sans doute liée aux variations des débits. Les hautes eaux et les crues peuvent engendrer des mises en mouvement des particules formant le lit de la rivière et induire un décolmatage, au moins pour la zone benthique. La relation entre les hausses du débit, la mise en mouvement des sédiments fins, leur dépôt en fin de crue et la réponse des communautés d'invertébrés et des biofilms reste peu étudiée (Petts, 1984b, 1988 ; Brunke & Gonser, 1997). Il est pourtant essentiel de connaître cette relation si l'on veut optimiser la gestion de certains ouvrages réduisant l'intensité des crues, comme les barrages à stockage saisonnier par exemple. Des expérimentations pourraient être menées avec des 'transparences' sur des débits de crues morphogènes (c'est-à-dire restituer des débits aval calqués sur l'hydrogramme des débits entrants) ou sur des 'chasses ou crues' artificielles centrées sur des périodes préférentielles vis à vis des autres enjeux écologiques. Les débits minimums de décolmatage sont à définir au cas par cas en tenant compte de la granulométrie des substrats et de leur cohésion. Il s'agirait dans un premier temps de définir sur des sites à granulométrie contrastée, les débits minimum capables de remettre en mouvement non pas la couche de surface des sédiments mais une couche de plusieurs dizaines de centimètres remaniant ainsi tout ou partie de la zone hyporhéique. Outre le débit, la durée de ce type de lâcher est un paramètre clé qu'il faudra déterminer pour le bon déroulement de ces manipulations. Il sera ensuite possible d'envisager la réalisation d'une typologie des cours d'eau colmatés et de définir des modalités pour ces lâchers.

Une seconde cause de saisonnalité dans les effets du colmatage est le colmatage biologique correspondant au développement plus important des biofilms et algues en périodes chaudes (Ward & Stanford, 1982). La croissance des communautés bactériennes à la surface des particules augmente avec le pourcentage de sédiments fins car le substrat offre alors une plus grande surface colonisable. Ce type de colmatage biologique peut accentuer le colmatage minéral avec une diminution des flux d'eau circulant dans les interstices des sédiments et une augmentation de la consommation d'oxygène (Ward *et al.*, 1998 ; Lefebvre *et al.*, 2005). Les effets du colmatage vont donc varier au cours de l'année et du cycle biologique des microorganismes.

La répétition de nos travaux à différentes périodes de l'année calées sur les grandes périodes hydrologiques ou le cycle saisonnier de croissance des biofilms, permettrait de vérifier l'existence de ces variations intra-annuelles et de mieux comprendre leurs causes. Les modifications climatiques attendues dans les prochaines décennies devraient impacter fortement les débits des cours d'eau et leurs températures estivales. La prise en compte de ces variations saisonnières des effets du colmatage serait donc essentielle pour prédire les conséquences des changements globaux sur le fonctionnement des cours d'eau.

2.3 INFLUENCE DU NIVEAU TROPHIQUE DU COURS D'EAU

Dans les stations étudiées au cours de ma thèse, le colmatage était essentiellement de nature minérale. En effet, j'avais choisi des rivières caractérisées par des teneurs en matières organiques des sédiments et carbone organique dissous très faibles. Ce choix était motivé par la volonté de ne pas complexifier davantage les processus mis en jeu par le colmatage et permettre ainsi de différencier les effets d'un colmatage liés à des processus physiques (diminution de la taille et du volume des interstices, réduction des échanges hydriques...). Une conséquence importante de ce choix a été de limiter fortement les effets chimiques et biologiques attendus, comme par exemple l'apparition de phénomène d'anoxie dans les sites colmatés. En effet, la faible demande en oxygène des sédiments peut être due aux faibles teneurs en matière organique et à la faible activité bactérienne. Cette absence d'anoxie peut toutefois aussi s'expliquer par l'existence de macro-infiltration des eaux de surface vers l'intérieur des sédiments (voir troisième partie chapitre 2 et annexe 1) contribuant à une bonne oxygénation des eaux interstitielles.

Ainsi, nos résultats devront être confrontés à d'autres situations de terrain incluant des cours d'eau de niveaux trophiques différents. Il serait alors possible d'observer des périodes d'anoxie intenses et durables pouvant conduire à des changements brutaux des assemblages faunistiques et donc à la mise en évidence d'effets 'seuils' qui n'ont pu être identifiés au cours de ce travail. Par ailleurs, le niveau de trophie du système influence la composition même des communautés d'invertébrés, en sélectionnant des espèces adaptées à des concentrations plus ou moins importantes en matières organiques. La différence entre sites colmatés et non colmatés pourrait alors être accentuée dans des systèmes plus riches en nutriments ou des conditions anoxiques pourraient apparaître dans les sites colmatés à la différence des sites non colmatés.

2.4 COMPLEXITE BIOLOGIQUE DES SYSTEMES COLMATES

Dans le schéma conceptuel proposé en introduction pour décrire les interactions entre compartiments mis en jeu lors du colmatage des sédiments d'un cours d'eau (Figure IV-5), toutes les interactions n'ont pas pu être étudiées au cours de ce travail de recherche. Les effets du colmatage sur les biofilms ont été étudiés dans le cadre d'une collaboration avec Géraldine Nogaro (article en annexe 1), mais les conséquences de ces modifications des communautés microbiennes sur les assemblages faunistiques de la zone benthique et hyporhéique n'ont pas pu être précisées (Figure IV-5, notés [1] et [2]). La quantification de la croissance du biofilm en relation avec l'augmentation de la surface des sédiments disponibles (la diminution de la taille des

particules augmentant la surface totale du support) et donc de la biomasse disponible pour les invertébrés de la zone hyporhéique (Figure IV-5 [1]) ou, inversement, les effets du broutage du biofilm par les invertébrés (Figure IV-5 [2]) permettrait de connaître les effets du colmatage sur la productivité du cours d'eau.

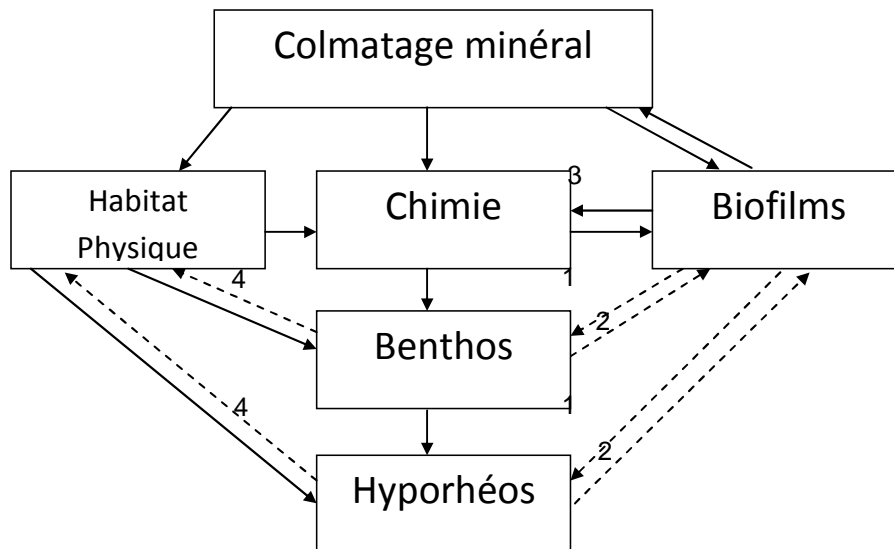


Figure IV-5 : Compartiments mis en jeu dans le cas du colmatage des cours d'eau (les flèches pleines symbolisent les interactions étudiées dans la thèse et les flèches en pointillées celles non abordées).

Comme j'ai pu le souligner plus haut, dans des cas où ce biofilm se développe de façon excessive (par rapport à une situation de référence), il peut aussi participer directement au colmatage du substrat et aux changements de processus biogéochimiques dominants, avec notamment un passage vers des conditions anaérobies induisant des modifications des caractéristiques chimiques des eaux interstitielles (Figure IV-5 [3]). Cet autre type de colmatage (colmatage biologique, Danielopol, 1984 ; Uhlmann, 1988 ; Baveye *et al.*, 1998 ; Gayraud & Philippe 2001) n'a pu être abordé dans ce travail de recherche et nécessiterait des travaux dans les années à venir.

J'ai concentré mes travaux sur les effets du colmatage sur les assemblages faunistiques des zones benthiques et hyporhéiques, principalement dans un but d'évaluation de la qualité des cours d'eau et de leurs sédiments. Toutefois, l'effet de l'activité de ces organismes sur leur habitat n'a pu être abordé (Figure IV-5 [4]). Des expérimentations en microcosmes de laboratoire ont permis de mettre en évidence un rôle possible des macro-organismes dans le décolmatage et la décompaction des sédiments par leur activité de bioturbation (Nogaro *et al.*, 2007). Ces travaux ont par exemple souligné l'influence des oligochètes et des Chironomidae sur la perméabilité du

substrats en particulier lors de la construction des galeries (Nogaro *et al.*, 2007). Cette bioturbation semble plus importante dans les sédiments fins à forte charge en matière organique par rapport aux sédiments plus minéraux ou très fins (Nogaro *et al.*, 2007). L'essentiel de ces résultats ayant été obtenus en mésocosmes ou dans des milieux fortement anthropisés (comme dans les bassins d'infiltration des eaux pluviales), il conviendrait de les mettre en évidence dans des cours d'eau. Ces expérimentations permettraient de connaître l'importance de cette activité de bioturbation sur le colmatage minéral en termes d'amélioration de la conductivité hydraulique du milieu. D'un point de vue pratique, peu de méthodes ont été développées pour étudier l'activité de bioturbation dans les sédiments des rivières. La méthode de vidéo-prospection proposée par Datry *et al.* (2003) possède l'avantage d'être non destructrice et d'apprécier, in situ, l'activité de bioturbation par calcul de la densité des réseaux de galeries creusés par les organismes ingénieurs. L'image de la structure des sédiments est enregistrée à l'aide d'une vidéo-caméra étanche installée dans un tube de plexiglas enfoncé préalablement dans le substrat à la profondeur voulue. Cette méthode pourrait être efficacement couplée à des mesures de conductivité hydraulique afin de déterminer la relation entre le niveau de bioturbation et l'amélioration des circulations d'eau dans la zone hyporhéique.

2.5 CONCLUSION : IMPLICATION DE MES TRAVAUX SUR LA GESTION DES COURS D'EAU

Mes travaux de recherche ont permis de mieux comprendre les effets du colmatage sur les assemblages faunistiques. Ils peuvent, à terme, permettre aux différents gestionnaires des milieux aquatiques de disposer d'outils fiables de quantification des effets du colmatage des cours d'eau voire de moyens de restauration de ces milieux. Ces actions de gestion peuvent être déclinées (1) à l'échelle du bassin versant et (2) à une échelle plus locale.

Dans le premier cas, Il est important que le colmatage du substrat de certains faciès des rivières à fort transport solide ou à faible énergie puisse être reconnu comme un élément de fonctionnement 'naturel' du cours d'eau comme je l'ai présenté en introduction de ma thèse. Les implications en termes de gestion qui découlent de ce postulat sont importantes car elles devraient permettre de mieux cibler et de limiter les actions de restauration sur des cours d'eau présentant réellement une problématique de colmatage. L'élaboration d'une typologie des rivières sur la base des conditions de colmatage et des types de colmatage est par conséquent nécessaire pour définir des hydrosystèmes présentant des caractéristiques d'altération communes. Cet outil de gestion

assurera une meilleure définition des propositions d'interventions qui seraient alors classées selon le niveau d'altération 'colmatage'.

L'attention des gestionnaires doit également être portée sur la problématique du libre transit sédimentaire et plus particulièrement du transit des particules grossières du type galets/graviers. C'est un des objectifs affichés de la Directive Cadre sur l'eau visant à rétablir des conditions d'habitat favorables au déroulement des cycles biologiques des organismes aquatiques. Les modalités pratiques de mise en œuvre ne sont toutefois pas définies et restent actuellement un point difficile à régler. En effet, ce libre transit vise à transférer de l'amont vers l'aval des sédiments du type galets/graviers mais il impliquera aussi le transfert des particules les plus fines pouvant alors favoriser le colmatage. Le transfert de sédiments fins sera par ailleurs très certainement important pendant quelques années si les moyens mis en place obligent par exemple à une transparence des ouvrages transversaux qui bloquent actuellement ce transit. L'équilibre entre les zones de dépôt et transport devrait donc être mis en avant dans ce type de gestion de la dynamique hydro-sédimentaire des cours d'eau. Le colmatage ayant comme principale conséquence d'homogénéiser le substrat non seulement en surface mais également dans la zone hyporhéique, il faudrait favoriser l'hétérogénéité granulométrique des substrats selon les faciès d'écoulement et dans leur dimension verticale.

Dans tous les cas, lutter contre le colmatage des rivières impose une obligation préalable qui est la limitation des flux de sédiments fins entrant au système cours d'eau. Des expérimentations ont déjà été conduites en ce sens avec succès avec des 'reforestations' de zones déboisées ou avec l'implantation d'ouvrages de rétention des sédiments dans des zones à forte érosion. De la même manière les flux de sédiments fins liés aux activités anthropiques (cf. introduction) et aux zones urbaines doivent faire l'objet de programme de gestion plus ambitieux pour limiter leur transfert vers les milieux aquatiques.

A une échelle plus locale, mon travail de thèse a mis en évidence les difficultés de définition d'un indice biologique du colmatage des cours d'eau notamment à cause des différences de réponse inter spécifique. Si ces difficultés ont été mises en évidence pour des cours d'eau relativement similaires et de la même hydroécocorégion, il est alors probable qu'un indice biologique fonctionnel au niveau national soit impossible à atteindre. L'utilisation d'une méthode physique comme la conductivité hydraulique est simple et peu coûteuse. Elle peut être mise en œuvre rapidement et avec un minimum de formation du personnel opérant puisque l'effet observateur est très limité. Son utilisation permet de classer les cours d'eau suivant un niveau de colmatage faible, moyen à fort ce qui semble correspondre à un niveau de précision suffisant pour des indicateurs de qualité des cours d'eau. Sur le long terme cette méthode présente l'avantage d'être non destructrice donc reproductible dans le temps et dans l'espace. Elle permet enfin de comparer les résultats entre eux

à l'échelle du territoire français voir européen et semble donc être un outil très prometteur pour les organismes gestionnaires des milieux aquatiques.

Mon travail a également permis de rappeler l'importance de la zone hyporhéique dans le bon déroulement des cycles biologiques des invertébrés ou encore comme zone refuge en cas de perturbation en surface. La restauration des échanges verticaux entre les compartiments benthiques et hyporhéiques pour la faune aquatique permettra de s'assurer de la bonne résilience des populations. Il est donc par conséquent de première importance de considérer la zone hyporhéique dans les objectifs de gestion et de restauration des cours d'eau touchés par des problèmes de colmatage afin de s'assurer de la réussite des programmes de restauration des milieux. La réhabilitation mécanique du lit qui dans certains cas peut s'avérer nécessaire, doit inclure la zone hyporhéique. Mes travaux ont par ailleurs souligné que ces deux compartiments pouvaient être différemment affectés par le colmatage mais que dans tous les cas les assemblages d'invertébrés benthiques et hyporhéiques subissaient des modifications importantes. Ces deux compartiments doivent alors être considérés comme un ensemble interdépendant dans tout nouveau programme de restauration.

BIBLIOGRAPHIE GENERALE

- A -

Adams J.N. & Beschta R.L. (1980). Gravel bed composition in Oregon coastal streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **37**: 1514-1521.

Alexander G.R. & Hansen E.A. (1986). Sand bed load in a brook Troutstream. *North American Journal of Fisheries Management*, **6**: 9-23.

Amoros C. & Petts G.E. (1993). Hydrosystèmes fluviaux. Collection d'écologie, 24 . Masson, Paris. ISBN 2225842469

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.

Angradi T.R. (1999). Fine sediment and macroinvertebrate assemblages in Appalachian streams: a field experiment with biomonitoring applications. *Journal of the North American Benthological Society*, **18**: 49-66.

Angradi T.R. & Hood R. (1998). An application of the plaster dissolution method for quantifying water velocity in the shallow hyporheic zone of an Appalachian stream system. *Freshwater Biology*, **39**: 301-315.

Archambault V., Usseglio-Polatera P., Garric J., Wasson J.-G. & Babut M. (2010). Assessing pollution of toxic sediment in streams using bio-ecological traits of benthic macroinvertebrates. *Freshwater Biology*, **55**: 1430-1446.

- B -

Bain M.B. & Stevenson N.J. (1999). Aquatic habitat assessment: common methods. *American Fisheries Society*, Bethesda, MD, pp. 1-224.

Bain M.B., Hughes T.C. & Arend K.K. (1999). Trends in methods for assessing freshwater habitats. *Fisheries*, **24**: 16-21.

Baird D.J. & Van den Brink P.J. (2007). Using biological traits to predict species sensitivity to toxic substances. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, **67**: 296-301.

Baker M.A., Valett H.M. & Dahm C.N. (2000). Organic carbon supply and metabolism in a shallow groundwater ecosystem. *Ecology*, **81**: 3133-3148.

- Battin T.J.** (1997). Assessment of fluorescein diacetate hydrolysis as a measure of total esterase activity in natural stream sediment biofilms. *Science of the Total Environment*, **198**: 51-60.
- Battin T.J.** (2000). Hydrodynamics is a major determinant of streambed biofilm activity: from the sediment to the reach scale. *Limnology and Oceanography*, **45**: 1308-1319.
- Baveye P., Vandevivere P., Hoyle B.L., DeLeo P.C., & de Lozada D.S.** (1998). Environmental impact and mechanisms of the biological clogging of saturated soils and aquifer materials. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, **28**: 123-191.
- Baxter C., Hauer F.R. & Woessner W.W.** (2003). Measuring groundwater-stream water exchange: new techniques for installing minipiezometers and estimating hydraulic conductivity. *Transaction of the American Fisheries Society*, **132**: 493-502.
- Becker M.W., Georgian T., Ambrose H., Siniscalchi J. & Frederick K.** (2004). Estimating flow and flux of ground water discharge using water temperature and velocity. *Journal of Hydrology*, **296**: 221-233.
- Bencala K.E.** (2000). Hyporhelic zone hydrological processes. *Hydrobiological Processes*, **14**: 2797-2798.
- Beschta R.L. & Jackson W.L.** (1979). The intrusion of fine sediments into a stable gravel bed. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **36**: 204-210.
- Beyer W.** (1964). Zur Bestimmung der wasserdurchlässigkeit von kiesen und sanden aus der korngrossenverteilungskurve. *Wasserwirtschaft-Wasser-technik*, **14**: 165-168.
- Beyer W. & Bransher E.** (1975). Zur kolmation der gewässerbetten bei der uferfiltratgewinnung. *Z. Angew. Geol.* **12**: 565-570.
- Bjornn T.C., Brusven M.A., Molnau M.P., Milligan J.H., Chacho E. & Schaye C.** (1977). Transport of granitic sediment in streams and its effects on insects and fish. Rapport B-036-IDA, College of forestry, wildlife and range sciences, 43 p.
- Blaschke A.P., Steiner K-H., Schmalfuss R., Gutknecht D. & Sensgschmitt D.** (2003). Clogging processes in hyporhelic interstices of an impounded river, the Danube at Vienna, Austria. *International Review of Hydrobiology*, **88**: 397-413.
- Bloesch J. & Burns N.M.** (1979). A critical review of sedimentation trap technique. *Schweiz. Zool. Hydrol.*, **42**: 15-55.
- Bo T., Fenoglio S., Malacarne G., Pessino M. & Sgariboldi F.** (2007). Effects of clogging on stream macroinvertebrates: An experimental approach. *Limnologica*, **37**: 186-192.

- Böhmer J., Rawer-Jost C. & Zenker A.** (2004). Multimetric assessment of data provided by water managers from Germany: assessment of several different types of stressors with macrozoobenthos communities. *Hydrobiologia*, **516**: 215-228.
- Bott T.L. & Kaplan L.A.** (1985). Bacterial biomass, metabolic state, and activity in stream sediments: relation to environmental variables and multiple assay comparisons. *Applied and Environmental Microbiology*, **50**: 508-522.
- Bou C.** (1974). Recherches sur les eaux souterraines. 25. Méthodes de récolte dans les eaux souterraines interstitielles. *Annales de Spéléologie*, **29**: 611-619.
- Bou C.** (1977). Conséquences écologiques de l'extraction des alluvions récentes dans le cours moyen du Tarn. *Bulletin d'Ecologie*, **8**: 435-444.
- Bou C. & Rouch R.** (1967). Un nouveau champ de recherches sur la faune aquatique souterraine. *Compte Rendu Hebdomadaire des Séances Académiques Paris*, **265**: 369-370.
- Boulton A.J.** (1989). Over-summering refuges of aquatic macroinvertebrates in two intermittent streams in central Victoria. *Transactions of the Royal Society of South Australia*, **113**: 23-34.
- Bouton A.J.** (1993). Stream ecology and surface-hyporheic hydrologic exchange: implications, techniques and limitations. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, **44**: 553-564.
- Bouton A.J.** (1999). The role of subsurface biological filters in gravel-bed river rehabilitation strategies. In: *Second Australian Stream Management Conference : The Challenge of Rehabilitating Australian's Streams* (Eds I. Rutherford & R. Bartley), Cooperative Research Centre for Catchment Hydrology, Melbourne : pp. 81-86.
- Boulton A.J.** (2007). Hyporheic rehabilitation in rivers: restoring vertical connectivity. *Freshwater Biology*, **52**: 632-650.
- Boulton A.J. & Lake P.S.** (1992). The ecology of two intermittent stream in Victoria, Australia : temporal changes in faunal composition. *Freshwater Biology*, **27**: 123-138.
- Boulton A.J., Dole-Olivier M-J. & Marmonier P.** (2003). Optimizing a sampling strategy for assessing hyporheic invertebrate biodiversity using the Bou Rouch method: Within-site replication and sample volume. *Archiv für Hydrobiologie*, **156**: 431-456.
- Boulton A.J., Dole-Olivier M-J. & Marmonier P.** (2004). Effects of sample volume and taxonomic resolution on assessment of hyporheic assemblage composition sampled using a Bou-Rouch pump. *Archiv für Hydrobiologie*, **159**: 327-355.
- Boulton A.J., Scarsbrook M.R., Quinn J.M. & Burrell G.P.** (1997). Land-use effects on the hyporheic ecology of five streams near Hamilton, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **31**: 609-622.

- 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
- Bouwer H.** (2002). Artificial recharge of groundwater. Hydrogeology and Engineering. *Hydrogeology Journal*, **10**: 121-142.
- Bouwer H. & Rice R.C.** (1976). A slug test for determining hydraulic conductivity of unconfined aquifers with completely or partially penetrating wells. *Water Resources Research*, **12**: 423-428.
- Bray J.R. & Curtis J.T.** (1957). An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, **27**: 325-349.
- Bretschko G.** (1985). Quantitative sampling of the fauna of gravel streams. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, **22**: 2949-2052.
- Bretschko G.** (1990). The effect of escape reactions on the quantitative sampling of gravel stream fauna. *Archiv für Hydrobiologie*, **120**:41–49
- Bretschko G.** (1994). Bedsediment extension, grain shape and size distribution. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, **25**: 1631-1635.
- Bretschko G. & Klemens W.** (1986). Quantitative methods and aspects in the study of the interstitial fauna of running waters. *Stygologia*, **2**: 279-316.
- Broekhuizen N., Parkyn S. & Miller D.** (2001). Fine sediment effects on feeding and growth in the invertebrate grazers *Potamopyrgus antipodarum* (Gastropoda, Hydrobiidae) and *Deleatidium* sp. (Ephemeroptera, Leptophlebiidae). *Hydrobiologia*, **457**: 125–132.
- Brohon B., Delolme C. & Gourdon R.** (2001). Complementarity of bioassays and microbial activity measurements for the evaluation of hydrocarbon-contaminated soils quality. *Soil Biology & Biochemistry*, **33**: 883-891.
- Brooks A.P., Brierley G.J. & Millar R.G.** (2003). The long-term control of vegetation and woody debris on channel and floodplain evolution: insights from a paired catchment study between a pristine and a disturbed lowland alluvial river in southeastern Australia. *Geomorphology*, **51**: 7–29.
- Brunke M.** (1999). Colmation and depth filtration within streambeds: retention of particles in hyporheic interstices. *International Review of Hydrobiology*, **84**: 99-117.
- Brunke M. & Gonser T.** (1997). The ecological significance of exchange processes between rivers and groundwater. *Freshwater Biology*, **37**: 1-33.
- Brunke M. & Gonser T.** (1999). Hyporheic invertebrates: the clinal nature of interstitial communities structured by hydrological exchanges and environmental gradients. *Journal of the North American Benthological Society*, **18**: 344-362.

Brusven M.A. & Rose S.T. (1981). Influence of substrate composition and suspended sediment on insect predation by the torrent sculpin, *Cottus rhotus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **38**: 1444-1448.

Buffagni A., Erba S., Cazzola M. & Kemp J.L. (2004). The AQEM multimetric system for the southern Italian Apennines: assessing the impact of water quality and habitat degradation on pool macroinvertebrates in Mediterranean rivers. *Hydrobiologia*, **516**: 313-329.

Burns D.C. & Edwards R.E. (1985). Embeddedness of salmonid habitat of selected streams on the Payette National Forest. - USDA Forest Service, Payette National Forest, McCall, ID.

- C -

Cardenas M.B. & Zlotnik V.A. (2003). Three dimensional model of modern channel bend deposits. *Water Resources Res.*, **39**: 1141. DOI:10.1029/2002WR001383.

Carling P.A. & Reader N.A. (1982). Structure, composition and bulk properties of upland stream gravels. *Earth Surface and Processes Landforms*, **7**: 349-365.

Caselles-Osorio A., Puigagut J., Segu E., Vaello N., Granes F., Garcia D. & Garcia J. (2007). Solids accumulation in six full-scale subsurface flow constructed wetlands. *Water Research*, **41**: 1388-1398.

Champ D.R., Gulens J. & Jackson R.E. (1979). Oxidation–reduction sequences in ground water flow systems. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **16**: 12-23.

Charvet S., Kosmala A. & Statzner B. (1998). Biomonitoring through biological traits of benthic invertebrates: perspectives for a general tool in stream management. *Archiv. für Hydrobiologie*, **142**: 415-432.

Charvet S., Statzner B., Usseglio-Polatera P. & Dumont B. (2000). Traits of benthic macroinvertebrates in semi-natural French streams: an initial application to biomonitoring in Europe. *Freshwater Biology*, **43**: 277-296.

Chebbo G., Mouchel J.M., Saget A. & Gousailles M. (1995). La pollution des rejets urbains par temps de pluie : flux, nature et impacts. *Technique Science & Méthodes*. **11**: 796-804.

Chen X.H. (2000). Measurement of streambed hydraulic conductivity and its anisotropy. *Environmental Geology*, **39**: 1317-1324.

Chevenet F., Dolédec S. & Chessel D. (1994). A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshwater Biology*, **31**: 277-294.

- Chiao E. & Wallace J.B.** (2003). Bioassessment metrics and deposited sediments in tributaries of the Chattooga river watershed. Georgia Water Resources Conference; University of Georgia.
- Chrost R.J.** (1992). Significance of bacterial ectoenzymes in aquatic environments. *Hydrobiologia*, **243/244**: 61-70.
- Claret C., Marmonier P. & Bravard J.-P.** (1998). Seasonal dynamics of nutrient and biofilm in interstitial habitats of two contrasting riffles in a regulated large river. *Aquatic sciences*, **60**: 33-55.
- Claret C.** (2007). Etude expérimentale des débits réservés en moyenne Durance – lot 4 macroinvertébrés benthiques, option 4.2. Faune hyporhéique. *Univeristé Paul Cézanne Aix-Marseille 3, décembre 2006*. 13 pages.
- Clarke K.R.** (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, **18**: 117-143.
- Clarke K.R. & Green R.H.** (1988). Statistical design and analysis for a “biological effects” study. *Marine Ecology Progress Series*, **46**: 213-226.
- Coleman M. J. & Hynes H.B.N.** (1970). The vertical distribution of the invertebrate fauna in the bed of a stream. *Limnology and Oceanography*, **15**: 31-40.
- Conant, B.J.** (2004). Delineating and quantifying ground water discharge zones using streambed temperatures. *Ground water* **42**: 243-257.
- Cordone A.J. & Kelley D.W.** (1961). The influence of inorganic sediment on the aquatic life of streams. *California Fish and Game* **47**: 189–228.
- Craig A.L.** (2005). Evaluation of spatial and temporal variation of groundwater discharge to streams. Thesis, Clemson University: 121 pp.
- Crenshaw C.L., Valett H.M. & Webster J.R.** (2002). Effects of augmentation of coarse particulate organic matter on metabolism and nutrient retention in hyporheic sediments. *Freshwater Biology*, **47**: 1820-1831.
- Creusé des Châtelliers M.** (1991). Geomorphological processes and discontinuities in the macrodistribution of the interstitial fauna. A working hypothesis. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, **24**: 1609-1612.
- Creuzé Des Châtelliers M. & Dole-Olivier M.J.** (1991). Limites d'utilisation du sondage de type Bou-Rouch pour la capture de la faune interstitielle. I. Traçage chimique au chlorure de sodium. *Compte Rendu Hebdomadaire des Séances Académiques Paris*, **312**: 671-676.
- Crouse M.R., Callahan C.A., Malueg K.W. & Dominguez S.E.** (1981). Effects of fine sediments on growth of juvenile coho salmon in laboratory experiments. *Transaction of the American Fisheries Society*, **110**: 281-286.

Culp J.M. & Davies R.W. (1983). An assessment of the effects of streambank clear-cutting on macroinvertebrate communities in managed watershed. Canadian Technical Report for Fisheries and Aquatic Sciences, Ottawa, ON, Canada, pp. 1208.

Culp J.M., Wrona F.J. & Davies R.W. (1986). Response of stream benthos and drift to fine sediment deposition versus transport. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **64**: 1345-1351.

Cummins K. W. (1973). Trophic relations of aquatic insects. *Annual Review of Entomology*, **18**:183-206.

- D -

Dahl J., Johnson R.K. & Sandin L. (2004). Detection of organic pollution of streams in southern Sweden using benthic macroinvertebrates. *Hydrobiologia*, **516**: 161-172.

Dahm C.N. & Valett H.M. (1996). Hyporheic zones. In: Hauer F.R. & Lamberti G.A. (eds): Methods in stream ecology. Academic Press, San Diego, California. pp. 53-74.

Dahm C.N., Trotter E.H. & Sedell J.R. (1987). Role of anaerobic zones and processes in stream ecosystem productivity. In: Chemical Quality of Water and the Hydrological Cycle. (Eds R.C. Averett & D.M. Mcknight), pp. 157-178. Lewis Publishers, Inc., Chelsea, Michigan.

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.

Danielopol D.L. (1984). Ecological investigations on the alluvial sediments of the Danube in the Vienna area phreatobiological project. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*. **22**: 1755-1761.

Danielopol D.L. (1989). Groundwater fauna associated with riverine aquifers. *Journal of the North American Benthological Society*, **8**: 18–35.

Danielopol D. & Niederreiter R. (1987). A sampling device for groundwater organisms and oxygen measurement in multi-level monitoring wells. *Stygologia*, **3**: 252-263.

Datry T. & Larned S.-T. (2008). River flow controls ecological processes and invertebrate assemblages in subsurface flowpaths of an ephemeral river reach. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **65**: 1532-1544.

Datry T., Hervant F., Malard F., Vitry L. & Gibert J. (2003a). Dynamics and adaptive responses of invertebrates to suboxia in contaminated sediments of a stormwater infiltration basin. *Archiv. Für Hydrobiologie*, **15**: 339-359.

- Datry T., Florian Malard, Richard Niederreiter, Gibert J.** (2003b). Video-logging for examining biogenic structures in deep heterogeneous subsurface sediments. *C. R. Biologies*, **326**: 589–597.
- Davis S.N.** (1969). Porosity and permeability of natural materials. *Flow Through Porous Media*. Eds R.J.M. de Wiest. Academic Press New York: 51-89.
- Davis R.B.** (1974). Stratigraphic effects of tubificids in profundal lake sediments. *Limnology and Oceanography*, **19**: 466-488.
- Deflaun M.F. & Mayer L.M.** (1983). Relationships between bacteria and grain surfaces in intertidal sediments. *Limnology and Oceanography*, **28**: 873-881.
- Descloux S., Datry T. & Usseglio-Polatera P.** (submitted). Trait based structure of invertebrates along a gradient of sediment colmatation: benthos versus hyporheos responses. *Submitted in Hydrobiologia*.
- Descloux S., Datry T., Philippe M. & Marmonier P.** (2010). Comparison of Different Techniques to Assess Surface and Subsurface Streambed Colmatation with Fine Sediments. *International Review of Hydrobiology*, **95**: 520-540.
- Doeg T.J. & Milledge G.A.** (1991). Effect of experimentally increasing concentrations of suspended sediment on macroinvertebrate drift. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, **42**: 519-526.
- 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.
- Dolédec S. & Chessel D.** (1989). Co-inertia analysis: an alternative method for studying species-environment relationships. *Freshwater Biology*, **31**: 277-293.
- Dolédec S. & Statzner B.** (2008). Invertebrate traits for the biomonitoring of large European rivers: an assessment of specific types of human impact. *Freshwater Biology*, **53**: 617-634.
- Dolédec S., Olivier J.M. & Statzner B.** (2000). Accurate description of the abundance of taxa and their biological traits in stream invertebrate communities: effects of taxonomic and spatial resolution. *Archiv für Hydrobiologie*, **148**: 25-43.
- Dolédec S., Phillips N., Scarsbrook M., Riley R.H. & Townsend C.R.** (2006). Comparison of structural and functional approaches to determining landuse effects on grassland stream invertebrate communities. *Journal of the North American Benthological Society*, **25**: 44-60.
- Dole-Olivier M.-J. & Marmonier P.** (1992). Patch distribution of interstitial communities: prevailing factors. *Freshwater Biology*, **27**: 177–191.

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.

Duff J.H. & Triska F.J. (1990). Denitrification in sediments from the hyporheic zone adjacent to a small forested stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **47**: 1140–1147.

Dumas J., Olaizola M. & Barrière L. (2007). Survie embryonnaire du saumon atlantique (*Salmo salar* L.) dans un cours d'eau du Sud de son aire de répartition, la Nivelle. Bulletin *Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **384**: 39-60.

- E -

Eder R. (1982). The role of nematode in sand filtration processes. *Stygo News*, **3**: 20-22.

European Water Framework Directive (2000). Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the Council of 23 October 2000 establishing a framework for Community action in the field of water policy. Official Journal OJ L 327.

- F -

Fabrizi A., Goretti E., Compin A. & Céréghino R. (2010). Influence of fish farming on the spatial patterns and biological traits of river invertebrates in an Apennine stream system (Italy). *International Review of Hydrobiology*, **95**: 410–427.

Féray C. (2000). Nitrification en sédiment d'eau douce: Incidence de rejets de station d'épuration sur la dynamique de communautés nitrifiantes. PhD Thesis n°58-2000, Univ. Lyon I, Lyon, France.

Findlay S. (1995). Importance of surface-subsurface exchange in stream ecosystems: the hyporheic zone. *Limnology and Oceanography*, **40**: 159–164.

Findlay S., Smith P.J. & Meyer J.L. (1986). Effect of detritus addition on metabolism of river sediment. *Hydrobiologia*, **137**: 257-263.

Fischer H., Pusch M. & Schwoerbel J. (1996). Spatial distribution and respiration of bacteria in stream-bed sediments. *Archiv fur Hydrobiologie*, **137**: 281-300.

Fischer H., Wanner S.C. & Pusch M. (2002). Bacterial abundance and production in river sediments as related to the biochemical composition of particulate organic matter (POM). *Biogeochemistry*, **61**: 37-55.

Fischer H., Kloep F., Wilckek S. & Pusch M. (2005). A river's liver - microbial processes within the hyporheic zone of a large lowland river. *Biogeochemistry*, **76**: 349-371.

Fitzpatrick F.A., Waite I.R., D'Arconte P.J., Meador M.R., M.A. Maupin & Gurtz M.E. (1998). Revised methods for characterizing stream habitat in the national water quality assessment program. Water resources investigations report, U.S. Geological Survey, pp. 98-4052.

Fontvieille D., Outaguereouine A. & Thevenot D.R. (1992). Fluoresceine diacetate hydrolysis as a measure of microbial activity in aquatic systems. Application to activated sludge. *Environmental Technology*, **13**: 531-540.

Fraser B.G. & Williams D.D. (1997). Accuracy and precision in sampling hyporheic fauna. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **54**: 1135-1141.

Freeze R.A. & Cherry J.A. (1979). Groundwater. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, pp. 1-604.

Fripp J.B. & Diplas P. (1993). Surface sampling in gravel streams. *Journal of Hydraulic Engineering*, **119**: 473-490.

Frostick L.E., Lucas P.M. & Reid I. (1984). The infiltration of fine matrices into coarse-grained alluvial sediments and its implications for stratigraphical interpretation. *Journal of the Geological Society*, **41**: 955-965.

Furse M.T., Hering D., Moog O., Verdonschot P.F.M., Sandin L., Brabec K., Gritzalis K., Buffagni A., Pinto P., Friberg N., Murray-Bligh J., Kokes J., Alber R., Usseglio-Polatera P., Haase P., Sweeting R., Bis B., Szoszkiewicz K., Soszka F., & Krno I. (2006). The STAR project: context, objectives and approaches. *Hydrobiologia*, **566**: 3-29.

Furutani A., Rudd J.W. & Kelly C.A. (1984). A method for measuring the response of sediment microbial communities to environmental perturbations. *Canadian Journal of Microbiology*, **30**: 1408-1414.

Fuss C.L. & Smock L.A. (1996). Spatial and temporal variation of microbial respiration rates in a blackwater stream. *Freshwater Biology*, **36**: 339-349.

- G -

Gammon J.R. (1970). The effects of inorganic sediment on stream biota. Rapport 1805DWC12/70, *Université de Depauw (USA)*, 142 p.

Gallardo B., Gascón S., Cabezas Á., Gonzalez M., García M. & Comín F.A. (2009). Relationship between invertebrate traits and lateral environmental gradients in a Mediterranean river-floodplain. *Fundamental and Applied Limnology*, **173**: 281-292.

- Gaudet J.P., Jegat H., Vachaud G. & Wierenga P.J.** (1977). Solute transfer with exchange between mobile and stagnant water, through unsaturated sand. *Soil Science Society of America Journal*, **41** : 665-671.
- Gayraud S.** (2001). Les sédiments des cours d'eau: quantification de leur influence sur les peuplements de macro-invertébrés par une approche multi-sites. Thèse de doctorat. Université de Lyon 1.
- Gayraud S. & Philippe M.** (2001). Does subsurface interstitial space influence general features and morphological traits of the benthic macroinvertebrate community in streams? *Archiv Für Hydrobiologie*, **151**: 667–686.
- 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.
- Gayraud S., Philippe M. & Maridet L.** (2000). The response of benthic macroinvertebrates to artificial disturbance: drift or vertical movement in the gravel bed of two sub-alpine streams ? *Archiv fur Hydrobiologie*, **147**: 431-446.
- Gayraud S., Herouin E. & Philippe M.** (2002). Colmatage minéral du lit des cours d'eau: revue bibliographique des mécanismes et des conséquences sur les habitats et les peuplements de macroinvertébrés. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **365/366** : 339-355.
- Gayraud S., Statzner B., Bady P., Haybach A., Schöll F., Usseglio-Polatera P. & Bacchi M.** (2003). Invertebrate traits for the biomonitoring of European large rivers: an initial assessment of alternative metrics. *Freshwater Biology*, **48**: 2045-2064.
- Gibert J., Dole-Olivier M.-J., Marmonier P. & Vervier P.** (1990). Surface water-groundwater ecotone. – In: Naiman, R. J. & Décamps, H. (eds): *The Ecology and Management of Aquatic-Terrestrial Ecotones*. – UNESCO, Paris, pp. 199 – 225
- Gibert J., Stanford J.A., Dole-Olivier M.J. & Ward J.V.** (1994). Basic attributes of groundwater ecosystems and prospects for research. In: *Groundwater Ecology*, J. Gibert, D.L. Danielopol et Stanford. J.A. (Eds), Academic Press, San Diego, 7-40.
- Gibert J., Marmonier P., Vanek V. & Plénet S.** (1995). Hydrological exchange and sediment characteristics in a riverbank : relationship between heavy metals and invertebrate community structure. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **52**: 2084-2097.
- Gilvear D.G. & Bravard J.P.** (1993). Dynamique fluviale. In : « Hydrosystèmes fluviaux », C. Amoros et G.E. Petts Eds ; Masson, *Collection d'écologie*, **24**: 61-82.
- Grasshoff K., Ehrhardt M. & KemLing K.** (1983). *Methods of seawater analysis*, 2nd ed. Verlag Chemie, Berlin.

Grimm N.B. & Fisher S.G. (1984). Exchange between interstitial and surface water: Implications for stream metabolism and nutrient cycling. *Hydrobiologia*, **111**: 219-228.

- H -

Hakenkamp C. & Morin A. (2000). The importance of meiofauna to lotic ecosystem functioning. *Freshwater Biology*, **44**: 165-175.

Hancock P. (2002). Human impacts on the stream-groundwater exchange zone. *Environmental management*, **29**: 761-781.

Harrison E. (2010). Fine sediment in rivers: scale of ecological outcomes. Ph.D. thesis in applied Science. Institute for Applied Ecology, University of Canberra.

Harvey J.W. & Bencala K.E. (1993). The effect of streambed topography on surface-subsurface water interactions in mountain catchments. *Water Resources Research*, **29**: 89-98.

Hedin L.O., Von Fisher J.C., Ostrom N.E., Kennedy B.P., Brown M.G. & Robertson G.P. (1998). Thermodynamic constraints on nitrogen transformations and other biogeochemical processes at soil-stream interfaces. *Ecology*, **79**: 684-703.

Hendricks S.P. (1993). Microbial ecology of the hyporheic zone: A perspective integrating hydrology and biology. *Journal of the North American Benthological Society*, **12**: 70-78.

Hendricks S.P. (1996). Bacterial biomass, activity, and production within the hyporheic zone of a north-temperate stream. *Archiv fur Hydrobiologie*, **136**: 467-487.

Hendricks S.P. & White D.S. (1991). Physicochemical patterns within a hyporheic zone of a northern Michigan river, with comments on surface water patterns. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **48**: 1645-1654.

Hering D., Johnson R.K., Kramm S., Schmutz S., Szoszkiewicz K., Verdonschot P.F.M. (2006). Assessment of European streams with diatoms, macrophytes, macroinvertebrates and fish: a comparative metric-based analysis of organism response to stress. *Freshwater Biology*, **51**: 1757-1785.

Heritage G.L. & Milan D.J. (2004). A conceptual model of the role of excess energy in the maintenance of a riffle-pool sequence. *Catena*, **58**: 235-257.

Herrick J.E. & Jones T.L. (2002). A dynamic cone penetrometer for measuring soil penetration resistance. *Soil Science Society of America Journal*, **66**: 1320-1324.

Hervant F., Mathieu J., Garin D. & Freminet A. (1995). Behavioral, ventilatory, and metabolic responses to severe hypoxia and subsequent recovery of the hypogean *Niphargus*

rhenorhodanensis and the epigean *Gammarus fossarum* (Crustacea: Amphipoda). *Physiological Zoology*, **68**: 223–244.

Hervant F., Mathieu J., Garin D. & Freminet A. (1996). Behavioral, ventilatory, and metabolic responses of hypogean amphipod *Niphargus virei* and the epigean isopod *Asellus aquaticus* to serve hypoxia and subsequent recovery. *Physiological Zoology*, **69**: 1277–1300.

Hogg I.D. & Norris R.H. (1991). Effects of runoff from land clearing and urban development on the distribution and abundance of macroinvertebrates in pool areas of a river. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, **42**: 507-518.

Holmes R.M., Jones J.B., Fisher S.G. & Grimm N.B. (1996). Denitrification in a nitrogen-limited stream ecosystem. *Biogeochemistry*, **33**: 125-146.

Horrigan N. & Baird D. J. (2008). Trait patterns of aquatic insects across gradients of flow-related factors: a multivariate analysis of Canadian national data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **65**: 670–680.

Hughes N., Coats J.S. & Petts G.E. (1995). Local variability of gold in active stream sediments. *Journal of Geochemical Exploration*, **54**: 137-148.

Hunt G.W. & Stanley E.H. (2000). An evaluation of alternative procedures using the Bou-Rouch method for sampling hyporheic invertebrates. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **57**: 1545-1550.

Huston M.A. (1994). Biological diversity: The coexistence of species on changing landscapes. *Cambridge University Press*.

CambridgeHvorslev M.J. (1951). Time lag and soil permeability in groundwater observations. U.S. Corps of Engineers. Waterways Experiment Station, Vicksburg Mississippi, **36**: 1-50.

Hynes H.B.N. (1970). The ecology of running waters. Liverpool University Press, Liverpool. 555 p.

Hynes H.B.N. (1973). The effects of sediment on the biota of running water. In: Fluvial Processes and Sedimentation. Canadian Department of the Environment, Ottawa, pp. 653–663.

Hynes H.B.N. (1983). Groundwater and stream ecology. *Hydrobiologia*, **100**: 93-99.

- J -

James A.B.W., Dewson Z.S. & Death R.G. (2008). Do stream macroinvertebrates use instream refugia in response to severe short-term flow reduction in New Zealand streams? *Freshwater Biology*, **53**: 1316–1334.

Jobson H.E. & Carey W.P. (1989). Interaction of fine sediments with alluvial streambeds. *Water Resources*, **25**: 135-140.

Jones B.J. & Holmes R.M. (1996). Surface-subsurface interactions in stream ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, **11**: 239-242.

Jones J.B. & Mulholland P.J. (2000). Streams and Ground Waters. *Academic Press, San Diego*.

Jones J.B., Fisher S.G. & Grimm N.B. (1995a). Nitrification in the hyporheic zone of a desert stream ecosystem. *Journal of the North American Benthological Society*, **14**: 249-258.

Jones J.B., Holmes R.M., Fisher S.G., Grimm N.B. & Greene D.M. (1995b). Methanogenesis in Arizona, USA dryland streams. *Biogeochemistry*, **31**: 155-173.

Junk W.J., Bayley P.B. & Sparks R.E. (1989). The flood pulse concept in river-floodplain system. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, **106**: 110–127.

- K -

Kaller M.D. & Hartman K.J. (2004). Evidence of a threshold level of fine sediment accumulation for altering benthic macroinvertebrate communities. *Hydrobiologia*, **518**: 95-104.

Knowles P.R., Griffin P. & Davies P.A. (2010). Complementary methods to investigate the development of clogging within a horizontal sub-surface flow tertiary treatment wetland. *Water Research*, **44**: 320-330.

Kondolf M.G., Williams J.G., Horner T.C. & Milan D. (2008). Assessing physical quality of spawning habitat. In D. Sear, P. De Vries & S. Greig (eds). Salmonid spawning habitat in rivers: physical controls, biological responses and approach to remediation. Bestheda. M.D. 376 pp.

Krause S., Hannah D.M., Fleckenstein J.H., Heppell C.M., Kaeser D., Pickup R., Pinay G., Robertson A.L. & Wood P.J. (2010). Inter-disciplinary perspectives on processes in the hyporheic zone. *Ecohydrology*. DOI: 10.1002/eco.176.

- L -

Lafont M. & Juget J. (1976). Les Oligochètes du Rhône. I. Relevés faunistiques généraux. *Annales Limnologie*, **12**:253-268.

Lamouroux N., Dolédec S. & Gayraud S. (2004). Biological traits of stream macroinvertebrate communities: effects of microhabitat, reach, and basin filters. *Journal of the North American Benthological Society*, **23**: 449-466

- Landon M.K., Rus D.L. & Harvey F.E.** (2001). Comparison of instream methods for measuring hydraulic conductivity in sandy streambeds. *Ground Water*, **39**: 870-885.
- Lane E.W.** (1955). The importance of fluvial morphology in hydraulic engineering. *Proceedings of the American Society of the Civil Engineers*, **81**: 1-17.
- Larras J.** (1972) *Hydraulique et granulats*. Eyrolles, Paris. pp 254.
- Larrañaga A., Basaguren A., Elozegi A. & Pozo J.** (2009). Impacts of Eucalyptus globulus plantations on Atlantic streams: changes in invertebrate density and shredder traits. *Fundamental and Applied Limnology*, **175**: 151-160.
- Larsen S. & Ormerod S.J.** (2010). Low-level effects of inert sediments on temperate stream Invertebrates. *Freshwater Biology*, **55**: 476–486.
- Larsen S., Vaughan I.P. & Ormerod S.J.** (2009). Scale-dependent effects of fine sediments on temperate headwater invertebrates. *Freshwater Biology*, **54**: 203–219.
- Larsen S., Pace G. & Ormerod S.J.** (2011). Experimental effects of sediment deposition on the structure and function of macroinvertebrate assemblages in temperate streams. *River Research and Applications*, **27**: 257–267.
- Lecerf A., Usseglio-Polatera P., Charcosset J.-Y., Lambrigot D., Bracht B. & Chauvet E.** (2006). Assessing functional integrity of eutrophicated streams using direct and indirect approaches: litter breakdown versus macrobenthic assemblage taxonomic and trait structure. *Archiv für Hydrobiologie*, **165**: 105-126.
- 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., Marmonier P., Pinay G., Bour O., Aquilina L. & Baudry J.** (2005). Nutrient dynamics in interstitial habitats of low-order rural streams with different bedrock geology (granite versus schist). *Archiv für Hydrobiologie*, **164**: 169-191.
- Lemly A.D.** (1982). Modification of benthic insect communities in streams: combined effects of sedimentation and nutrient enrichment. *Hydrobiologia*, **87**: 229-245.
- Lenat D.R., Penrose D.L. & Eagleson K.W.** (1979). Biological evaluation of non-point source pollutants in North Carolina streams and rivers. Biological series n° 102. North Carolina Department of Natural Resources and Community Development, Division of Environmental Management, Raleigh, North Carolina.
- Lenat D.R., Penrose D.L. & Eagleson K.W.** (1981). Variable effects of fine sediment addition on stream benthos. *Hydrobiologia*, **79**: 187-194.

Lisle T.E. & Eads R.E. (1991). Methods to measure sedimentation of spawning gravels. - USDA Forest Service Research Note PSW, pp. 1-411.

Logan O.D. (2007). Effect of fine sediment deposition on benthic invertebrate communities. Master of Science thesis. University of New Brunswick.

Lorenz A., Hering D., Feld C.K. & Rolauffs P. (2004). A new method for assessing the impact of hydromorphological degradation on the macroinvertebrate fauna of five German stream types. *Hydrobiologia*, **516**: 107-127.

Lotspeich F.B. & Reid B.H. (1980). Tri-tube freeze-core procedure for sampling stream gravels. *The progressive fish culturist*, **42**: 96-99.

- M -

Mac Arthur R.H. (1965). Patterns of species diversity. *Biological Review*, **40**: 510-533.

Mac Gill B.J., Enquist B.J., Weiher E. & Westoby M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, **21**: 178-185.

Mac Hugh P. & Budy P. (2005). A comparison of visual and measurement-based techniques for quantifying cobble embeddedness and fine sediment levels in salmonid-bearing streams. *North American Journal of Fisheries Management*, **25**: 1208-1214.

Mac Neil W.J. & Ahnell W.H. (1964). Success of pink salmon spawning relative to size of spawning bed materials. *U.S. Fish and Wildlife Service Special Scientific Report*. Fisheries 469.

Mace R.E. (1999). Estimation of hydraulic conductivity in large-diameter, hand-dug wells using slug-test methods. *Journal of hydrology*, **219**: 34-45.

Mahonet D.L. (1984). Recovery of streams in northern California after logging with and without buffers. PhD thesis, University of California Berkeley. Berkeley CA.

Malard F. & Hervant F. (1999). Oxygen supply and the adaptations of animals in groundwater. *Freshwater Biology*, **41**: 1-30.

Malard F., Tockner K., Dole-Olivier M.-J. & Ward J.V. (2002). A landscape perspective of surface-subsurface hydrological exchanges in river corridors. *Freshwater Biology*, **47**: 621-640.

Malavoi J.R. (1989). Typologie des faciès d'écoulement ou unité morphodynamiques des cours d'eau à haute énergie. *Bulletin français de la pêche et de la pisciculture*, **15**: 189-210.

Malavoi J.R. & Bravard J.P. (2010). Eléments d'hydromorphologie fluviale. *ONEMA*. 224 pp.

Maquaire O., Ritzenthaler A., Fabre D., Ambroise B., Thiery Y., Truchet E., Malet J.P. & Monnet J. (2002). Caractérisation des profils de formations superficielles par pénétrométrie

dynamique à énergie variable : application aux marnes noires de Draix. *Geosciences*, **334**: 835-841.

Marchant R. (1995). Seasonal variation in the vertical distribution of hyporheic invertebrates in an Australian upland river. *Archiv für Hydrobiologie*, **134**: 441–457.

Marcinek J. & Rosenkranz E. (1989). Das Wasser der Erde. Harri Deutsch, Thun, Frankfurt/Main.

Maridet L. (1990). Relations quantitatives entre les invertébrés, la structure du substrat et les facteurs trophiques. *Rapport de DEA, Université C. Bernard, Lyon I (France)*, 35 p.

Maridet L. & Philippe M. (1995). Influence of substrate characteristics on the vertical distribution of stream macroinvertebrates in the hyporheic zone. *Folia Faculty of Science Natural University of Masarykiana Brunensis*, **91**: 101-105.

Maridet L., Wasson J. & Philippe M. (1992). Vertical distribution of faune in the bed sediment of three running water sites: influence of physical and trophic factors. *Regulated Rivers*, **7**: 45-55.

Maridet L., Wasson J.G., Philippe M. & Amoros C. (1995). Benthic organic matter dynamics in three streams: riparian vegetation or bed morphology control ? *Archiv für Hydrobiologie*, **132**: 415-425.

Maridet L., Philippe M., Wasson J.-G. & Mathieu J. (1996). Spatial and temporal distribution of macroinvertebrates and trophic variables within the bed sediment of three streams differing by their morphology and riparian vegetation. *Archiv für Hydrobiologie*, **136**: 41-64.

Marmonier P. & Dole M.J. (1986). Les amphipodes des sédiments d'un bras court-circuité du Rhône. *Sciences de l'eau*, **5**: 461-486.

Marmonier P., Vervier P., Gibert J. & Dole-Olivier M. J. (1993). Biodiversity in ground waters. *Trends in Ecology and Evolution*, **8**: 392-395.

Marmonier P., Delettre Y., Lefebvre S., Guyon J. & Boulton A.J. (2004). A simple technique using wooden stakes to estimate vertical patterns of interstitial oxygenation in the bed of rivers. *Archiv für Hydrobiologie*, **160**: 133-143.

Matthaei C.D., Weller F., Kelly D.W. & Townsend C.R. (2006). Impacts of fine sediment addition to tussock, pasture, dairy and deer farming streams in New Zealand. *Freshwater biology*, **51**: 2154-2172.

Mauclaire L., Marmonier P. & Gibert J. (1998). Sampling water and sediment in interstitial habitats : a comparison of coring and pumping techniques. *Archiv für Hydrobiologie*, **142**: 111-123.

Mellado Diaz A., Suárez Alonso M.L. & Vidal-Abarca Gutiérrez M.R. (2008). Biological traits of stream macroinvertebrates from a semi-arid catchment: patterns along complex environmental gradients. *Freshwater Biology*, **53**: 1-21.

- Menezes S., Baird D.J. & Soares A.** (2010). Beyond taxonomy: a review of macroinvertebrate trait-based community descriptors as tools for freshwater biomonitoring. *Journal of Applied Ecology*, **47**: 711-719.
- 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., Mauclaire L. & Montuelle B.** (2005a). Use of slow filtration columns to assess oxygen respiration, consumption of dissolved organic carbon, nitrogen transformations, and microbial parameters in hyporheic sediments. *Water Research*, **39**: 1687-1698.
- Mermillod-Blondin F., Creuzé Des Chatelliers M., Marmonier P. & Dole-Olivier M.-J.** (2000). Distribution of solutes, microbes and invertebrates in river sediments along a riffle-pool-riffle sequence. *Freshwater Biology*, **44**: 255-269.
- Mermillod-Blondin F., Nogaro G., Datry T., Malard F. & Gibert J.** (2005b). Do tubificid worms influence the fate of organic matter and pollutants in stormwater sediments? *Environmental Pollution*, **134**: 57-69.
- Milan D.J., Petts G.E. & Sambrook H.** (2000). Regional variations in sediment structure of trout streams in southern England. *Aquatic Conservation*, **10**: 407-420.
- Milan D.J., Heritage G.L., Large A.R.G. & Brunson C.F.** (1999). Influence of particle shape and sorting upon sample size estimates of a coarse-grained upland stream. *Sedimentary geology*, **129**: 85-100.
- Minshall G.W.** (1984). Aquatic insect-substratum relationships. Ecology of aquatic insects. Resh V.M. et Rosenberg D.M. (eds), 358-400.
- Mohammadi S.D., Nikoudel M.R., Rahimi H. & Khomehchiyan M.** (2008). Application of the dynamic cone penetrometer (CDP) for determination of the engineering parameters of sandy soils. *Engineering Geology*, **101**: 195-203.
- Molz F.J., Widdowson M.A. & Benefield L.D.** (1986). Simulation of microbial growth dynamics coupled to nutrient and oxygen transport in porous media. *Water Resources Research*, **22**: 1207-1216.
- Mori Y. & Higashi N.** (2009). Controlling solute transport processes in soils by using dual-porosity characteristics of natural soils. *Colloids and Surfaces A: Physicochem. Eng. Aspects* doi:10.1016/j.colsurfa.2009.02.009.
- Mosely M.P. & Tindale R.S.** (1985). Sediment variability and bed material sampling in gravel-bed rivers. *Earth Surface Processes Landforms*, **10**: 465-482.

Murphy E.M., Ginn T.R., Chilakapati A., Resch C.T., Phillips J.L., Wietsma T.W. & Spadoni C.M. (1997). The influence of physical heterogeneity on microbial degradation and distribution in porous media. *Water Resources Research*, **33**: 1087-1103.

- N -

Navel S. (2011). Rôle des échanges à l'interface eau-sédiment et de l'activité des invertébrés sur la dégradation de la matière organique particulaire dans le milieu hyporhéique. Thèse de doctorat, Université de Lyon 1.

NCASI 1986: A comparison of four procedures for determining streambed substrate composition. National Council of the Paper Industry for Air and Stream Improvement. Technical bulletin, **481**: 18 pp.

Nelson S.M. & Roline R.A. (2003). Effects of multiple stressors on hyporheic invertebrates in lotic system. *Ecological Indicators*, **3**: 65-79.

Nogaro G., Datry T., Mermillod-Blondin F., Descloux S. & Montuelle B. (2010). Influence of streambed sediment clogging on microbial processes in the hyporheic zone. *Freshwater Biology*, **55**: 1288-1302.

Nogaro G., Mermillod-Blondin F., François-Carcaillet F., Gaudet J.P., Lafont J.P. & Gibert J. (2006). Invertebrate bioturbation can reduce the clogging of sediment: an experimental study using infiltration sediment columns. *Freshwater Biology*, **51**: 1458-1473.

Nogaro G., Mermillod-Blondin F., Valett M.H., François-Carcaillet F., Gaudet J.P., Lafont J.P. & Gibert J. (2009). Ecosystem engineering at the sediment–water interface: bioturbation and consumer-substrate interaction. *Oecologia*, **161**:125–138.

Nogaro G., Mermillod-Blondin F., Montuelle B., Boisson J.C., Bedell J.P., Ohannessian A., Volat B. & Gibert J. (2007). Influence of a stormwater sediment deposit on microbial and biogeochemical processes in infiltration porous media. *Science of the Total Environment*, **377**: 334-348.

Nuttall P.M. (1972). The effect of sand deposition upon the macroinvertebrate faune of the river Camel, Cornwall. *Freshwater Biology*, **2**: 181-186.

- O -

O'Hop J. & Wallace J.B. (1983). Invertebrate drift, discharge and sediment relations in a southern Appalachian headwater stream. *Hydrobiologia*, **98**: 71-84.

Olsen D.A. & Townsend C.R. (2003). Hyporheic community composition in a gravel-bed stream: influence of vertical hydrological exchange, sediment structure and physicochemistry. *Freshwater Biology*, **48**: 1363–1378.

Olsen D.A., Matthaei C.D. & Townsend C.R. (2001). Influence of reach geomorphology on hyporheic communities in a gravel-bed stream. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **35**: 181-190.

Olsen D.A., Matthaei C.D. & Townsend C.R. (2010). Effect of a depositional flood event on the hyporheos of a New Zealand stream. *Fundamental and Applied Limnology*, **176**: 337-348.

Olsen D.A., Matthaei C.D. & Townsend C.R. (2002). Freeze core sampling of the hyporheos: implications of use of electropositioning and different settling periods. *Archiv Für Hydrobiology*, **154**: 261-274.

Omesova M. & Helesic J. (2006). How to evaluate the influence of sediment size structure on the lotic invertebrate community composition ? Verhandlungen der Internationalen Verienigung für theoretische und angewandte Limnologie, Stuttgart, E. Schweizerbartsche Vlg., Germany. ISSN 0368-0770, **29**: 2131-2133.

Orghidan T. (1959). Ein neuer Lebensraum des unterirdischen Wassers, der hyporheische Biotop. *Archiv Für Hydrobiology*, **55**: 392–414.

Osmundson D.B. & Sheer B.K. (1998). Monitoring cobble-gravel embeddedness in the streambed of the Upper Colorado river, 1996-1997. - U.S. Fish and Wildlife Service, Grand Junction, Colorado 46.

Owens P.N., Walling D.E. & Leeks G.J.L. (1999). Deposition and storage of fine-grained sediment within the main channel system of the River Tweed, Scotland. *Earth Surface Processes and Landforms*, **24**: 1061-1076.

Owens P.N., Batalla R.J., Collins A.J., Gomez B., Hicks D.M., Horowitz A.J., Kondolf G.M., Marden M., Page M.J. Peacock D.H., Petticrew E.L., Salomons W & Trustrum N.A. (2005). Fine-grained sediment in river systems: environmental significance and management issues. *River Research and Applications*, **21**: 693-717.

- P -

Packman A.I. & MacKay S. (2003). Interplay of stream-subsurface exchange, clay particle deposition, and streambed evolution. *Water Resources Research*, **39**: 1097, doi:10.1029/2002WR001432.

- Packman A.I., Brooks N.H. & Morgan J.J.** (1997). Experimental techniques for laboratory investigation of clay colloid transport and filtration in a stream with a sand bed. *Water, Air, and Soil Pollution*, **99**: 113-122.
- Paillex A., Dolédec S., Castella E. & Mérigoux S.** (2009). Large river floodplain restoration: predicting species richness and trait responses to the restoration of hydrological connectivity. *Journal of Applied Ecology*, **46**: 250-258.
- Palmer M.A.** (1993). Experimentation in the hyporheic zone: challenges and prospectus. *Journal of the North American Benthological Society*, **12**: 84-93.
- Palmer M.A. & Strayer D.S.** (1996). Chapter 15. Meiofauna. In *Methods in stream ecology*. Edited by F.R. Hauer and G.A. Lamberti. Academic Press, New York. pp. 315-337.
- Palmer M., Bely A.E. & Berg K.E.** (1992). Response of invertebrates to lotic disturbance: a test of the hyporheic refuge hypothesis. *Oecologia*, **89**:182-194.
- Palmer M.R., Nepf H.M. & Petterson T.J.R.** (2004). Observations of particle capture on a cylindrical collector: Implications for particle accumulation and removal in aquatic systems. *Limnology and Oceanography*, **49**: 76-85.
- Peck D.V., Lazorchak J.M. & Klemm D.J.** (2000). Environmental monitoring and assessment program-surface water : Western pilot study field operations manual for wadeable streams. - US Environmental protection Agency, Washington D.C.
- Pedescoll A., Uggetti E., Llorens E., Granes F., Garcia D. & Garcia J.** (2009). Practical method based on saturated hydraulic conductivity used to assess clogging in subsurface flow constructed wetlands. *Ecological Engineering*, **35**: 1216-1224.
- Petchey O.L. & Gaston K.J.** (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, **9**: 741-758.
- Petts G.E** (1984). Sedimentation within a regulated river. *Earth Surface Processes and Landforms*, **9**: 125-134.
- Petts G.E** (1988). Accumulation of fine sediment within substrate gravels along two regulated rivers, UK. *Regulated Rivers: Research and Management*, **2**: 141-153.
- Petts G.E. & Foster I.** (1985). Rivers and landscapes. *Edward Arnold, London*. 274 pp.
- Petts G.E. & Amoros C.** (1996). Fluvial Hydrosystems. *Chapman & Hall, London, UK*.
- Petts G.E., Thoms M.C., Brittan K. & Atkin B.** (1989). A freeze-coring technique applied to pollution by fine-grained sediments in gravel-bed rivers. *Science of the Total Environment*, **84**: 259-272.

- Pinder L.C.V.** (1986). Biology of freshwater Chironomidae. *Annual Review of Entomology*, **31**: 1-23.
- Piscart C., Usseglio-Polatera P., Moreteau J.-C. & Beisel J.-N.** (2006). The role of salinity in the selection of biological traits of freshwater invertebrates. *Archiv für Hydrobiologie*, **166**: 185-198.
- Platts W.S., Megahan W.F. & Minshall G.M.** (1983). Methods for evaluating stream, riparian and biotic conditions. - Rapport INT-138, U.S. Department of Agriculture – forest Service, pp. 1-70.
- Plewe B.L.** (2007). Comparison of qualitative and quantitative measurement of cobble embeddedness in Puget sound stream. - Master science thesis, University of Washington, pp. 1-110 p.
- Poole G.C.** (2002). Fluvial landscape ecology: addressing uniqueness within the river discontinuum. *Freshwater Biology*, **47**: 641–660.
- Poole W.C. & Stewart K.W.** (1976). The vertical distribution of macrobenthos within the substratum of the Brazos river, Texas. *Hydrobiologia*, **50**: 151-160.
- Pospisil P.** (1992). Sampling methods for groundwater animals of unconsolidated sediments. In The natural history of biospeleology. Edited by A.I. Camacho. Monografias del Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, Spain. pp. 108–134.
- Pugsley C.W. & Hynes H.B.N.** (1983). A modified freeze-core technique to quantify the distribution of fauna in stony streambeds. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **40**: 637-643.
- Puig M.A., Sabater F. & Malo J.** (1990). Benthic and hyporheic fauna of mayflies and stoneflies in the Ter River basin (NE-Spain). In: I.C. Campbell (Editor), Mayflies and stoneflies. Kluwer Academic Publishers, pp. 255-258.
- Pusch M.** (1996). The metabolism of organic matter in the hyporheic zone of a mountain stream, and its spatial distribution. *Hydrobiologia*, **323**: 107-118.

- R -

R.N.B., 2008: <http://www.rhone-mediterranee.eaufrance.fr/>

Rehg K.J., Packman A.I. & Ren J. (2005). Effects of suspended sediment characteristics and bed sediment transport on streambed clogging. *Hydrological processes*, **19**: 413-427.

Relyea C. D., Minshall G. W. & Danehy R. J. (2000). Stream Insects as bioindicators of fine sediment. In: Proceedings of the Water Environment Federation, *Watershed 2000*, **24**: 663-686.

- Resh V.H., Brown A.V., Covich A.P., Gurtz M.E., Li H.W., Minshall G.W., Reice S.R., Sheldon A.L., Wallace J.B. & Wissmar R.** (1988). The role of disturbance in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, **7**: 433-455.
- Richards C. & Bacon K.L.** (1994). Influence of fine sediment on macroinvertebrate colonization of surface and hyporheic stream substrates. *Great Basin Naturalist*, **54**: 106-113.
- Richards C., Host G.E. & Arthur J.W.** (1993). Identification of predominant environmental factors structuring stream macroinvertebrate communities within a large agricultural catchment. *Freshwater Biology*, **29**: 285-294.
- Richards C., Haro R.J., Johnson L.B. & Host G.E.** (1997). Catchment and reach-scale properties as indicators of macroinvertebrate species traits. *Freshwater Biology*, **37**: 219-230.
- Robertson A.L. & Wood P.J.** (2010). Ecology of the hyporheic zone: origins, current knowledge and future directions. *Fundamental and Applied Limnology*, **176**: 349–364.
- Rogaar H.** (1980). The morphology of burrow structures made by tubifids. *Hydrobiologia*, **71**: 107-124.
- Roper B.B. & Scarnecchia D.L.** (1995). Observer variability in classifying habitat types in stream surveys. *North American Journal of Fisheries Management*, **15**: 49-53.
- Roper B.B., Kershner J.L., Archer E., Henderson R. & Bouwes N.** (2002). An evaluation of physical stream habitat attributes used to monitor streams. *Journal of the American Water Resources Association*, **38**: 1637-1646.
- Rosgen D.L.** (1994). A classification of natural rivers. *Catena*, **22**: 169-199.
- Rouch R.** (1992). Caractéristiques et conditions hydrodynamiques des écoulements dans les sédiments d'un ruisseau des Pyrénées. Implications écologiques. *Stygologia*, **7**: 13–25.
- Ryan R.J. & Packman A.I.** (2006). Changes in streambed sediment characteristics and solute transport in the headwaters of Valley Creek, an urbanizing watershed. *Journal of hydrology*, **323**: 74-91.
- Ryan R.J. & Boufadel M.C.** (2007). Evaluation of streambed hydraulic conductivity heterogeneity in an urban watershed. *Stochastic Environmental Research and Risk Assessment*, **21**: 309-316.
- Ryder G.I.** (1989). Experimental studies on the effects of fine sediments on lotic invertebrates. PhD thesis. University of Otago. Dunedin.

- S -

SAGE Usses (2003). Etude de qualité du bassin versant des Usses. CG74-Service Environnement.

SAGE environnement (2005). Suivi de la qualité physico-chimique et hydrobiologique des eaux de l'Isère. Rapport d'étude EDF, pp. 33.

Salehin M. Packman A.I. & Paradis M. (2004). Hyporheic exchange with heterogeneous streambeds: laboratory experiments and modeling. *Water Resources*, **40**: W11504. DOI:10.1029/2003WR002567.

Sarriquet P.E., Delettre Y.R. & Marmonier P. (2006). Effects of catchment disturbance on stream invertebrates : comparison of different habitats (vegetation, benthic and interstitial) using bio-ecological groups. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, **42**: 205-219.

Scarsbrook M.R. & Halliday J. (2002). Detecting patterns in hyporheic community structure: does sampling method alter the story? *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **36**: 443-453.

Schälchli U. (1992). The clogging of coarse gravel river beds by fine sediment. *Hydrobiologia*, **235**: 189-197.

Schalchli U. (1993a). Basic equations for siltation of riverbeds. *Journal of Hydraulic Engineering*, **121**: 274-287.

Schälchli U. (1993b). Berechnungsgrundlagen der inneren Kolmation von Fließgewässersohlen. *Wasser, Energie, Luft*, **85**: 321-331.

Schoen R., Gaudet J.P. & Elrick D.E. (1999). Modelling of solute transport in a large undisturbed lysimeter, during steady-state water flux. *Journal of Hydrology*, **215**: 82-93.

Schönholzer F., Hahn D., Zarda B. & Zeyer J. (2002). Automated image analysis and in situ hybridization as tools to study bacterial populations in food resources, gut and cast of *Lumbricus terrestris* L. *Journal of Microbiological Methods*, **48**: 53-68.

Scordo E.B. & Moore R.D. (2009). Transient storage processes in a steep headwater stream. *Hydrological Processes*, **23**: 2671-2685.

Sennatt K.M., Salant N.L., Renshaw C.E. & Magilligan F.J. (2006). Assessment of methods for measuring embeddedness: application to sedimentation in flow regulated streams. *Journal of the American Water Resources Association*, **42**: 1671-1682.

- Shinn E.A., Reich C.D. & Hickey T.D.** (2002). Seepage meters and Bernoulli's revenge. *Estuaries*, **25**: 126-132.
- Silver P., Palmer M.A., Swan C.M. & Wooster D.** (2002). The small scale ecology of freshwater meiofauna. In : *Freshwater meiofauna : Biology and Ecology* (Eds S.D. Rundle, A.L. Robertson et J.M. Schmid-Araya), pp. 217-239, Backhuys, Leiden, The Netherlands.
- Sinsabaugh R.L., Gallo M.E., Lauber C., Waldrop M.P. & Zak D.R.** (2005). Extracellular enzyme activities and soil organic matter dynamics for northern hardwood forests receiving simulated nitrogen deposition. *Biogeochemistry*, **75**: 201-215.
- Sophocleous M.** (2002). Interactions between groundwater and surface water: the state of the science. *Hydrogeology journal*, **10**: 52-67.
- Southwood T.R.E.** (1977). Habitat, the templet for ecological strategies. *Journal of Animal Ecology*, **46**: 337-365.
- Southwood T.R.E.** (1988). Tactics, strategies and templets. *Oikos*, **52**: 3-18.
- Stanford J.A. & Ward J.V.** (1993). An ecosystem perspective of alluvial rivers: connectivity and the hyporheic corridor. *Journal of the North American Benthological Society*, **12**: 48-60.
- Stanford J.A. & Ward J.V.** (2001). Revisiting the serial discontinuity concept. *Regulated Rivers: Research and Management*, **17**: 303-310.
- Sanford W.E., Steenhuis T.S., Parlange J-Y, Surface J.M & Peverly J.H.** (1995). Hydraulic conductivity of gravel and sand as substrates in rock-reed filters. *Ecological Engineering*, **4**: 321-336.
- Statzner B. & Holm T.S.** (1982). Morphological adaptations of benthic invertebrates to stream flow: an old question studied by means of a new technique (Laser Doppler Anemometry). *Oecologia*, **53**: 290-292.
- Statzner B. & Bêche L.A.** (2010). Can biological invertebrate traits resolve effects of multiple stressors on running water ecosystems? *Freshwater Biology*, **55**: 80-119.
- Statzner B., Resh V.H. & Roux A.L.** (1994). The synthesis of long-term ecological research in the context of concurrently developed ecological theory: design of a research strategy for the Upper Rhône River and its floodplain. *Freshwater Biology*, **31**: 253-263.
- Statzner B., Bis B., Dolédec S. & Usseglio-Polatera P.** (2001). Perspectives for biomonitoring at large spatial scales: a unified measure for the functional composition of invertebrate communities in European running waters. *Basic and Applied Ecology*, **2**: 73-85.
- Stearns S.C.** (1976). Life-history tactics: a review of the ideas. *The Quarterly Review of Biology*, **51**: 3-47.

- Stibinger J.** (2009). Terrain experimental measurement of saturated hydraulic conductivity on paddy fields in Taoyuan (Taiwan) during the cycle of flooded period. *Agricultura Tropica et Subtropica*, **42**: 82-89.
- Stocker Z.S.J. & Williams D.D.** (1972). A freezing core method for describing the vertical distribution of sediments in a streambed. *Limnology and Oceanography*, **17**: 136-138.
- Storey R.G., Fulthorpe R.R. & Williams D.D.** (1999). Perspectives and predictions on the microbial ecology of the hyporheic zone. *Freshwater Biology*, **41**: 119-130.
- Strayer D.L., May S.E., Nielsen P., Wollheim W. & Hausam S.** (1997). Oxygen, organic matter, and sediment granulometry as controls on hyporheic animal communities. *Archiv für Hydrobiologie*, **140**: 131–144.
- Strommer J. L. & Smock L.A.** (1989). Vertical distribution and abundance of invertebrates within the sandy substrate of a low-gradient headwater stream. *Freshwater biology*, **22**: 263-274.
- Suren A.M. & Jowett I.G.** (2001). Effects of deposited sediment on invertebrate drift: an experimental study. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **35**: 725-737.
- Sylte T.** (2002). A comparison and evaluation of stream substrate embeddedness techniques. Master's thesis. Colorado State University, Fort Collins.
- Sylte T. & Fischenich C.** (2002). Techniques for measuring substrate embeddedness. - US Army Engineer Research and Development Center. Technical Report TN-EMRRP-SR-36.

- T -

- Taylor B.W., Mc Intosh A.R. & Peckarsky B.L.** (2001). Sampling stream invertebrates using electroshocking techniques: implications for basic and applied research. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **58**: 437–445.
- Thoms M.C.** (1992). A comparison of grab- and freeze-sampling techniques in the collection of gravel-bed river sediments. *Sedimentary Geology*, **78**: 191-200.
- Thorp J. H., Thoms M. C., & DeLong M. D.** (2006). The riverine ecosystem synthesis: biocomplexity in river networks across space and time. *River Research and Applications* **22**: 123-147.
- Thullner M., Mauclaire L., Schroth M.H., Kinzelbach W. & Zeyer J.** (2002). Interaction between water flow and spatial distribution of microbial growth in a two-dimensional flow field in saturated porous media. *Journal of Contaminant Hydrology*, **58**: 169-189.
- Tachet H., Richoux P., Bournaud M, Usseglio-Polatera P.** (2002). Invertébrés d'eau douce (2ème édition). CNRS éditions, Paris.

Tockner K., Malard F. & Ward J.V. (2000). An extension of the flood pulse concept. *Hydrological Processes*, **14**: 2861–2883.

Townsend C. R. (1989). The patch dynamics concept of stream community ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, **8**: 36–50.

Townsend C.R. & Hildrew A.G. (1994). Species traits in relation to a habitat template for river systems. *Freshwater Biology*, **31**: 265-275.

Townsend C.R., Scarsbrook M.R. & Dolédec S. (1997). The intermediate disturbance hypothesis, refugia and biodiversity in streams. *Limnology and Oceanography*, **42**: 938-949.

Townsend C.R., Uhlmann S.S. & Matthaei C.D. (2008). Individual and combined responses of stream ecosystems to multiple stressors. *Journal of Applied Ecology*, **45**: 1810-1819.

Triska F.J., Duff J.H. & Avanzino R.J. (1993). The role of water exchange between a stream channel and its hyporheic zone in nitrogen cycling at the terrestrial-aquatic interface. *Hydrobiologia*, **251**: 167-184.

Triska F.J., Kennedy V.C., Avanzino R.J., Zellweger G.W. & Bencala K.E. (1989). Retention and transport of nutrients in a third-order stream in Northwestern California: hyporheic processes. *Ecology*, **70**: 1893-1905.

- U -

Uhlmann D. (1988). Hydrobiologie – Ein Grundriss für Ingenieure und Naturwissenschaftler. 3. Überarbeitete Auflage, Gustav Fischer Verlag. Jena.

Usseglio-Polatera P. (1991). Représentation graphique synthétique de la signification écologique d'un peuplement. Application aux macroinvertébrés du Rhône à Lyon. *Bulletin d'Ecologie*, **22**: 195-202.

Usseglio-Polatera P. & Beisel J.-N. (2002). Longitudinal changes in macroinvertebrate assemblages in the Meuse River: anthropogenic effects vs. natural change. *River Research & Applications*, **18**: 197-211.

Usseglio-Polatera P., Bournaud M., Richoux P. & Tachet H. (2000a). Biological and ecological traits of benthic freshwater macroinvertebrates: relationships and definition of groups with similar traits. *Freshwater Biology*, **43**: 175-205.

Usseglio-Polatera P., Bournaud M., Richoux P. & Tachet H. (2000b). Biomonitoring through biological traits of benthic macroinvertebrates: how to use species traits database? *Hydrobiologia*, **442/423**: 153-162.

Usseglio-Polatera P., Richoux P., Bournaud M. & Tachet H. (2001). A functional classification of benthic macroinvertebrates based on biological and ecological traits: application to river condition assessment and stream management. *Archiv für Hydrobiologie Suppl.*, **139**: 53-83.

- V -

Valett H.M., Fisher S.G. & Stanley E .H. (1990). Physical and chemical characteristics of the hyporheic zone of a Sonoran Desert stream. *Journal of the North American Benthological Society*, **9**: 201-215.

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.

Verberk W.C.E.P., Sipel H. & Esselink H. (2008a). Life-history strategies in freshwater macroinvertebrates. *Freshwater Biology*, **53**: 1722-1738.

Verberk W.C.E.P., Sipel H. & Esselink H. (2008b). Applying life-history strategies for freshwater macroinvertebrates to lentic waters. *Freshwater Biology*, **53**: 1739-1753.

Vervier P., Gibert J., Marmonier P. & Dole-Olivier M.J. (1992). A perspective on the permeability of the surface freshwater-groundwater ecotone. *Journal of North American Benthological Society*, **11**: 93-102.

Vlek H., Verdonschot P.F.M. & Nijboer R.C. (2004). Towards a multimetric index for the assessment of Dutch streams using benthic macroinvertebrates. *Hydrobiologia*, **516**: 173-189.

- W -

Walkotten W.J. (1973). A Freezing Technique for Sampling Streambed Gravels. - US Forest Service Pacific Northwest Forest and Range Experiment Station Research Note, No. PNW-281.

Wallace J.B. & Gurtz M.E. (1986). Response of Baetis mayflies (Ephemeroptera) to catchment logging. *American Midland Naturalist*, **115**: 25-41.

Wang L., Simonson T.D. & Lyons J. (1996). Accuracy and precision of selected stream habitat estimates. *North American Journal of Fisheries Management*, **16**: 340-347.

Wantzen K.M. (2006). Physical pollution: effects of gully erosion on benthic invertebrates in a tropical clear-water stream. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **16**: 733-749.

Ward J.V. (1989). The four dimensional nature of lotic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*, **8**: 2-8.

- Ward J.V. & Stanford J.A.** (1982). Thermal responses in the evolutionary ecology of aquatic insects. *Annual Review of entomology*, **27**: 97-117.
- Ward J.V. & Stanford J.A.** (1983). Serial discontinuity concept of lotic ecosystems. In: Dynamics of Lotic Systems (Eds T.D. Fontaine & S.M. Bartell), pp. 29–42. Ann Arbor Science, Ann Arbor.
- Ward J.V. & Stanford J.A.** (1995). The serial discontinuity concept: extending the model to floodplain rivers. *Regulated Rivers: Research and Management*, **10**: 159–168.
- Ward J.V., Bretschko G., Brunke M., Danielopol D., Gibert J., Gonser T. & Hildrew A.G.** (1998). The boundaries of river systems: the metazoan perspective. *Freshwater Biology*, **40**: 531-569.
- Warwick R.M., Clarke K.R. & Gee J.M.** (1990). The effect of disturbance by soldier crabs *Mictyris platycheles* H. Mile Edwards on meiobenthic community structure. *Journal of experimental Marine Ecology*, **135**: 19-33.
- Wasson J.G., Malavoi J.R., Maridet L., Souchon Y & Paulin L.** (1998). Impacts écologique de la chenalisation des rivières. Cemagref Editions, 1998. 161 p.
- Waters T.F.** (1995). Sediment in streams : sources, biological effects and control. *American Fisheries Society, Bethesda* pp. 1-251.
- Weber P.K.** (1981). Comparisons of the lower trophic levels of small stream communities in forest and clearcut sites, southeast Alaska. PhD dissertation, University of Washington. Seattle, WA.
- Weigel B.M., Henne L.J. & Martinez-Rivera L.M.** (2003). Macroinvertebrate-based index of biotic integrity for protection of streams in west-central Mexico. *Journal of the North American Benthological Society*, **21**: 686-700.
- Weigelhofer G. & Waringer J.** (2003). Vertical distribution of benthic macroinvertebrates in riffles versus deep runs with differing contents of fine sediments. *International Review of Hydrobiology*, **88**: 304-313.
- Wentworth C.K.** (1922). A scale of grade and class terms for clastic sediments. *Journal of Geology*; **30**: 377-392.
- White D.** (1993). Perspectives on defining and delineating hyporheic zones. *Journal of the North American Benthological Society*, **12**: 61-69.
- White D.S. & Gammon J.R.** (1977). The effect of suspended solids on macroinvertebrate drift in an Indiana Creek. *Ecology*, **86**: 182-188.
- Whitman M.S., Moran E.H. & Ourso R.T.** (2003). Photographic techniques for characterizing streambed particles sizes. *American Fisheries Society*, **132**: 605-610.

Williams D.D. (1984). The hyporheic zone as an habitat for aquatic insects and associated arthropods. in: *Resh V.H. et Rosenberg D.M. (eds), Praeger, New York* : 430-455.

Williams D.D. & Hynes H.B.N. (1974). The occurrence of benthos deep in the substratum of a stream. *Freshwater biology*, **4**: 233-256.

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.

Wolman M.G. (1954). A method of sampling coarse riverbed material. *Transactions of the American Geophysical Union*, **35**: 951-956.

Wood P. & Armitage P.D. (1997). Biological effects of fine sediment in the lotic environment. *Environmental Management*, **21**: 203-217.

Wood P.J., Boulton A.J., Little S. & Stubbington R. (2010). Is the hyporheic zone a refugium for aquatic macroinvertebrates during severe low flow condition? *Fundamental and Applied Limnology*, **176**: 377-390.

- Y -

Young M.K., Hubert W.A. & Wesche T.A. (1991). Selection of measures of substrate composition to estimate survival to emergence of salmonids and to detect changes in stream substrate. *North American Journal of Fisheries Management*, **11**: 339-346.

- Z -

Zweig L. D. & Rabeni C.F. (2001). Biomonitoring for deposited sediment using benthic invertebrates: a test on 4 Missouri streams. *Journal of the North American Benthological Society*, **20**: 643-657.

ANNEXES

1. Article associé : Influence of streambed sediment clogging on microbial processes in the hyporheic zone
2. Liste faunistique de la manipulation de terrain
3. Liste faunistique des substrats artificiels
4. Liste des publications et communications

ANNEXE 1 : INFLUENCE DU COLMATAGE DU LIT DES COURS D'EAU SUR LES PROCESSUS MICROBIENS DE LA ZONE HYPORHEIQUE (ARTICLE ASSOCIE).

La zone hyporhéique joue un rôle clé dans le fonctionnement des cours d'eau grâce aux échanges hydrologiques et aux processus biogéochimiques se déroulant dans les sédiments. Le colmatage des sédiments causé par le dépôt de particules fines dans le substrat peut diminuer la perméabilité des sédiments, et avoir une grande incidence sur les processus microbiens hyporhéique.

Lors de l'expérimentation de terrain réalisée en octobre 2007, il a été décidé d'associer une équipe chargée d'étudier cette problématique en plus de l'étude des invertébrés aquatiques et de la chimie de l'eau interstitielle. L'objectif principal de cette étude est donc de déterminer l'influence du colmatage des sédiments sur la structure et les fonctions des communautés microbiennes hyporhéiques de trois rivières françaises (les Usses, la Drôme et l'Isère). Dans chaque cours d'eau, les abondances et activités microbiennes ont été étudiées à trois profondeurs différentes (-10, -30 et -50 cm) dans le sédiment hyporhéique et pour des sites non colmatés et colmatés.

Les résultats ont montré que les sédiments colmatés induisent des effets contrastés sur les processus microbiens dans les différentes rivières. Selon la rivière, une augmentation (la rivière des Usses) ou une diminution (Drôme et Isère) des processus aérobie et anaérobie ont été détectées dans les sites colmatés par rapport aux sites non colmatés. Ces résultats suggèrent que les changements microbiens dus au colmatage des sédiments sont principalement assurés par les temps de séjour de l'eau dans les sédiments hyporhéique.

Un modèle unique de prédiction des effets du colmatage sur les processus microbiens de la zone hyporhéique ne peut pas être généralisé à tous les cours d'eau parce que le degré de colmatage crée une hétérogénéité des débits entre la surface et des eaux interstitielles. En conséquence, des études supplémentaires sont nécessaires pour évaluer l'influence de l'hétérogénéité du colmatage sur la dynamique de circulation de l'eau et sur les échanges surface – zone hyporhéiques qui contrôle les processus microbiens.

Influence of streambed sediment clogging on microbial processes of the hyporheic zone

Géraldine NOGARO¹, Thibault DATRY¹, Florian MERMILLOD-BLONDIN², Stéphane DESCLOUX³ and Bernard MONTUELLE⁴

1, CEMAGREF, Unité de Recherche Biologie des Ecosystèmes Aquatiques, 3 bis Quai Chauveau, CP 220, 69336 Lyon Cedex 09, France

2, Université de Lyon, F-69000, Lyon ; Université Lyon 1 ; CNRS, UMR 5023, Laboratoire d'Ecologie des Hydrosystèmes Fluviaux, F-69622, Villeurbanne, France.

3, EDF, Hydro Engineering Centre – Savoie Technolac, 73373 Le Bourget du Lac, France

4, CEMAGREF, Unité de Recherche Qualité des eaux et Prévention des Pollutions, 3 bis Quai Chauveau, CP 220, 69336 Lyon Cedex 09, France

Running Head: Influence of clogging on microbial processes

Keywords: clogging, fine sediment, hyporheic zone, water-sediment exchanges

Cet article a fait l'objet d'une publication dans la revue ***Freshwater biology***, en Juin 2010 : 55 :
1288–1302.

DOI: 10.1111/j.1365-2427.2009.02352.x

SUMMARY

1. The hyporheic zone plays a key role in hydrological exchanges and biogeochemical processes in streambed sediments. Sediment clogging caused by fine particle deposition into stream and river beds can decrease the sediment permeability and so greatly affect hyporheic microbial processes.

2. The main objective of this study was to determine the influence of sediment clogging on hyporheic microbial structure and function of three french rivers (the usses, the drôme and the isère rivers). In each river, microbial abundances and activities were studied at three different depths (10, 30 and 50 cm) of the hyporheic sediment in one unclogged site (with a high porosity) and one clogged site (with a low porosity).

3. The results showed that the sediment clogging induced contrasting effects on microbial processes in the different rivers. Depending on the river, increases (usses river) or decreases (drôme and isère rivers) of both aerobic and anaerobic processes were detected in the clogged sites compared to the unclogged sites. These results suggest that microbial changes due to the sediment clogging are mainly mediated by water residence time within hyporheic sediments.

4. A single model predicting the effect of clogging on hyporheic microbial processes cannot be applied generally for all rivers because the degree of clogging creates heterogeneous effects on flow rates between surface and interstitial waters. As a consequence, further studies are needed to assess the influence of heterogeneous clogging on water dynamics and surface water – hyporheic exchanges that control microbial processes in river sediments.

INTRODUCTION

The hyporheic zone (HZ) can be defined as the interstitial zone beneath and adjacent to a river or stream that contains some proportion of channel water (White, 1993). This interface zone between surface and groundwaters plays a key role on water, matter and energy flow in lotic ecosystems (Jones & Holmes, 1996; Brunke & Gonser, 1997; Boulton *et al.*, 1998). Many important biogeochemical processes have been shown to occur intensively in the HZ of streams, such as respiration (Pusch, 1996), nitrification (Jones *et al.*, 1995a), denitrification (Holmes *et al.*, 1996) or methanogenesis (Jones *et al.*, 1995b). The contribution of the HZ to stream metabolism could therefore be quite significant: 50% of the total ecosystem respiration was measured in the HZ in an Arizona desert stream (Grimm & Fisher, 1984) and 70% of the microbial respiration occurred within the hyporheic zone in a first-order Virginia stream (Fuss & Smock, 1996). Although these ecological processes are mediated by microbial assemblages, only a few studies have been interested in microbial structure and function in hyporheic sediments (Hendricks, 1996; Claret *et al.*, 1998; Fischer *et al.*, 1996, 2005).

Microbial processes in the HZ are controlled by the supply of organic matter and oxidized molecules used as electron acceptors, which are provided to the HZ through hyporheic exchanges (Jones & Holmes, 1996). Dissolved oxygen (DO), in particular, is the most favourable electron acceptor and strongly influences the succession of biogeochemical processes within the HZ (Baker *et al.*, 2000). According to predictable thermodynamic sequences, DO is consumed for OM mineralization and ammonium nitrification (oxic zone), followed by the consumption of nitrate, manganese and iron oxides, sulphate and carbon dioxide (anoxic zone) (Hedin *et al.*, 1998; Baker *et al.*, 2000). However, the spatial heterogeneity of the stream water-groundwater interface such as hyporheic flow paths, riffle-pool sequences and sediment permeability determine the residence time of water, which modulates the thermodynamic sequences and the distribution of microbial processes in the HZ (Malard *et al.*, 2002). Downwelling zones and subchannel sediments are generally characterized by higher DO concentrations due to higher proportion of surface water and low residence time of water in sediments, which promotes aerobic microbial processes whereas upwelling zones and bank sediments have lower DO concentrations and enhanced anoxic reducing environments (Hendricks, 1993; Triska, Duff & Avanzino, 1993; Jones *et al.*, 1995a). Phosphate adsorption and oxidation processes such as aerobic respiration, nitrification and oxidation of sulphide and methane are predominant in the oxygenated permeable zones whereas denitrification, sulphate reduction, methanogenesis and fermentation dominate in the low-permeability zones (Champ *et al.*, 1979; Malard *et al.*, 2002).

Streambed sediment clogging, defined as fine sediment deposition, accumulation and infiltration into streambed sediments, is a major environmental concern throughout the world (Waters, 1995;

Wood & Armitage, 1997). Massive inputs of fine sediment into stream and river beds can be induced by human activities including mining, dam construction, agriculture and urbanization (Hancock, 2002). Such increases of fine particles in streams and rivers can reduce the sediment permeability and lead to the physical clogging of the heterogeneous interstices (Schälchli, 1992). Clogging reduces habitat availability for aquatic invertebrates and fish larvae, alters surface-groundwater interaction and modifies biogeochemical conditions in the HZ (Wood & Armitage, 1997; Brunke & Gonser, 1997; Hancock, 2002; Rehg *et al.*, 2005). By reducing permeability (Beschta & Jackson, 1979; Schälchli, 1992) and porosity (Gayraud & Philippe, 2003), clogging may greatly modify DO supply and dynamics within the HZ. As a result, oxic processes such as respiration and nitrification may be reduced in favour of anoxic processes (Dahm *et al.*, 1987; Brunke & Gonser, 1997; Boulton *et al.*, 1998). Lefebvre *et al.* (2004) reported a reduction of nitrate concentrations due to denitrification activity and increased ammonium concentrations in riffles that were affected by deposition of fine sediments and organic matter in low-order rural streams. Nogaro *et al.* (2007) showed that fine sediment deposits at the water-sediment interface could stimulate biogeochemical processes (aerobic respiration, denitrification, fermentative process) and microbial metabolism (enzymatic activities) in slow infiltration sediment columns. Boulton *et al.* (1998) predicted that sediment clogging due to fine particle deposition could induce intense bacterial activity, lowering oxygen availability in the hyporheic zone and thereby decreasing aerobic microbial processes (nitrification, respiration) and enhancing anaerobic processes such as denitrification, fermentation and methanogenesis.

The aim of this study was to determine the influence of sediment clogging on microbial structure and function in the hyporheic zone of three French rivers (Usses, Drôme, Isère). Freezing-core measurements were used in the three rivers to determine one unclogged site (with a high porosity) and one clogged site (with a low porosity) for each river. The effects of sediment clogging were then measured on microbial abundances and activities at three different depths (10, 30 and 50 cm) in the hyporheic sediment. Physico-chemical analyses were also performed in surface and interstitial (10, 30 and 50 cm) waters to determine the biogeochemical processes at both clogged and unclogged sites of each river. We predicted that sediment clogging would affect microbial community structure and function in two ways; (i) physical clogging due to the increase of fine particles in the HZ would enhance surface area for bacteria (DeFlaun & Mayer, 1983; Bott & Kaplan, 1985), which would induce higher microbial abundances in hyporheic sediments, (ii) the low porosity and high proportion of fine sediments often associated with high OM content would stimulate biofilm growth and reduce oxygen availability in the HZ. Therefore, clogging would induce higher microbial activities and reduced aerobic processes (e.g., nitrification, aerobic respiration) in favor of increased anaerobic processes (e.g., denitrification) in the hyporheic sediment.

MATERIALS AND METHODS

Study sites

The study was carried out in three rivers of the Rhône-Alpes Region (France): the Usse, Drôme and Isère rivers (Fig. 1, Table 1).

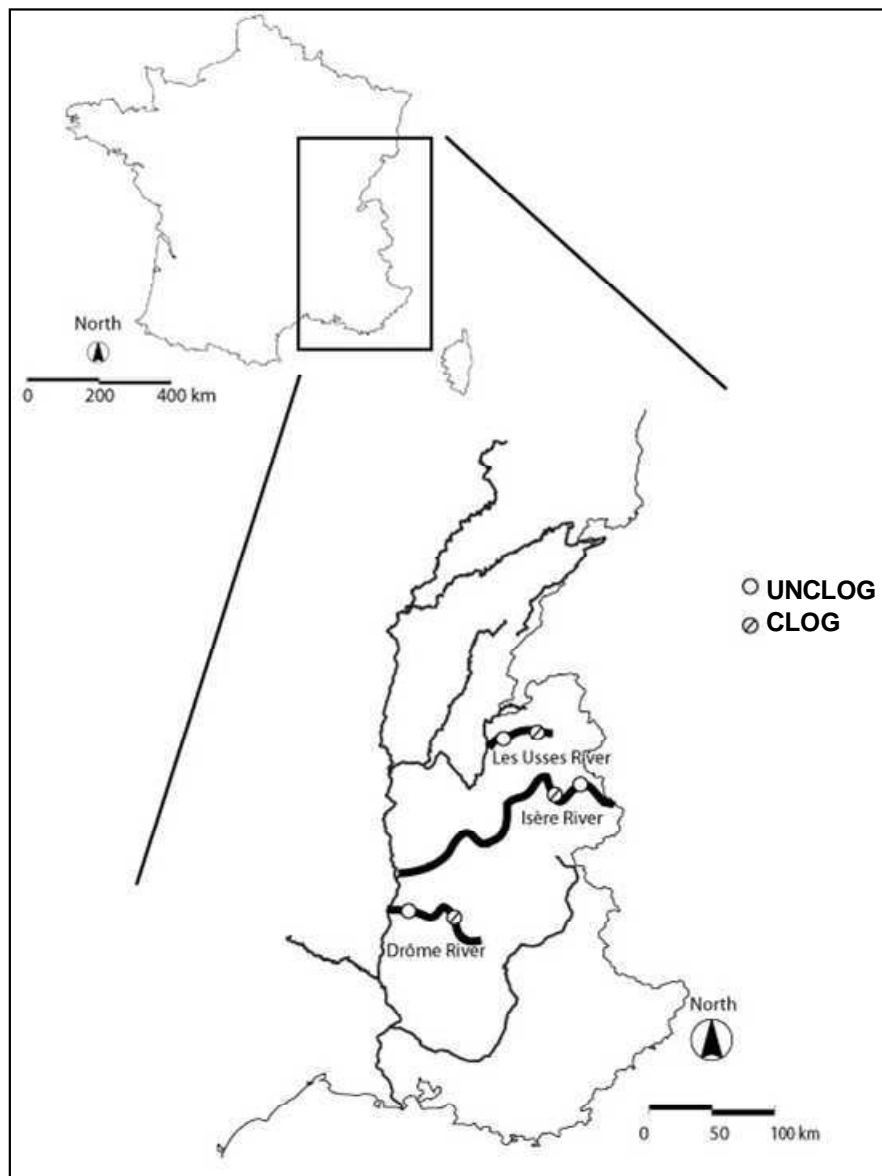


Fig. 1 Locations of the unclogged (UNCLOG) and the clogged (CLOG) sites in the Usse, Drôme and Isère rivers, France.

The three studied rivers are characterized by a snow-rain (nivo-pluvial) regime with two distinct peaks of high flow, one due to ice and snow melting during the spring period and the other one due to rainfall during the fall period.

Table 1 Characteristics of the Usses, Drôme and Isère rivers

	USSES	DRÔME	ISÈRE
Area	Northern pre-Alps	Southern pre-Alps	Central Alps
Catchment area (km²)	220	1640	11 080
Length (km)	46.1	110	286
Dams	No	No	Yes
Mean annual flow (m³/s)	3.31	20	333

Sampling procedures and techniques

Sampling was conducted in October 2007. Freeze-coring measurements were used in the Usses, Drôme and Isère rivers to determine one unclogged site (with a high porosity) and one clogged site (with a low porosity) for each river. Each site (n=6) was located in the head of a riffle in the bed of each river and 3 replicated cores, spaced approximately 3 m apart, were collected per site. The localization of each site corresponds to a downwelling zone where the water transits into the sediment from the surface water to the groundwater. Such site selection allowed us to reduce the effects of geomorphology on hydrodynamics and surface water – groundwater exchanges. At each site, triplicate water and sediment samples were also collected for physico-chemical and microbial analyses.

Freeze-coring measurements

To determine the unclogged (UNCLOG) and the clogged (CLOG) sites of each studied river, we used the freeze-coring technique (Bretschko & Klemens, 1986). This technique allowed us to measure the effective porosity and the percentage of fine particles (< 2 mm) in the bed-sediment of each river. For each station (UNCLOG and CLOG) of each river, the corer and the electrodes were placed in the substratum and a 60 cm deep core was extracted 2 days later. The freezing operation required the injection of about 25 L of liquid nitrogen for 15 minutes. The frozen cores collected were separated into three sediment layers (surface layer: [0–20 cm], intermediate layer: [20–40 cm] and deep layer: [40–60 cm]), transported frozen to the laboratory and stored in a freezer (-20°C). Finally, 54 samples (3 rivers, 2 sites, 3 replicates and 3 sediment layers) of the bed-sediments collected by freeze-coring were analyzed.

In the laboratory, we measured the total mass (M_t) and the total volume (V_t) of each sample. Mass was measured with an electronic balance (Ohaus IP15KS; precision 0.1 g). The sample volume was estimated from the volume of water displaced by the frozen sample in a cylinder. After thawing, invertebrates (>500 μm) and coarse particulate organic matter (>1 mm) were separated from the sediment by elutriation. The largest particles (>23 mm) were removed from the sample and sorted manually into size classes (128, 90, 64, 45, 32, 23 mm), while finer sediments were sieved in water (12, 8, 5, 2, 1, 0.50, 0.25 and 0.05 mm) with an electronic sieving machine (AS 200 Control Retsch Co, Haan, Germany). The finest fraction (<0.05 mm) was obtained by continuous-flow centrifugation. The sorted sediments were dried at 105 °C for 48 hours, weighed (M_d) and their mass expressed as percentages (0–1) of the total dry mass of the sediment. Then, the sorted sediments were weighed again after moistening and draining (M_w), in order to quantify the water captured by adsorption, which creates thin films around particles. Moistening and draining consisted of the addition of small quantities of water to sediments until the water seeped from wet sediments.

From these characteristics, we calculated total porosity and effective porosity of sediments. The total porosity was calculated from the ratio of the volume of interstitial water to the total volume of the sample (1), whereas the effective porosity was calculated from the volume of free interstitial water (2). The volume of interstitial water was calculated from the difference between the total sample mass (M_t) and the sum of wet mass (ΣM_w) or dried mass (ΣM_d), assuming the water density (ρ) was 1000 kg m⁻³.

$$\text{Total porosity} = \frac{(M_t - \Sigma M_d) / \rho}{V_t} \times 100 \quad (1)$$

$$\text{Effective porosity} = \frac{(M_t - \Sigma M_w) / \rho}{V_t} \times 100 \quad (2)$$

For the calculation of percentages of fine sediments lower than 2 mm, stones greater than 64 mm in diameter were excluded from total mass in order to reduce stochastic effects of irregularly distributed, heavy sediment particles that may bias the proportion of sediment fractions (Brunke, 1999; Weigelhofer & Waringer, 2003).

Physico-chemical analyses

Physico-chemical analyses were carried out on surface and interstitial waters at each site of each river. Triplicate water samples were collected at the unclogged (UNCLOG) and the clogged (CLOG) sites of each river. Each point was sampled at three depths (10, 30 and 50 cm) below the surface of the substrate. Samples were taken by driving a mobile pipe (0.025 m internal diameter, with openings around the base of 0.005 m diameter) successively at the different depths into the sediment. At each depth, a volume of 500 mL of interstitial water was collected using a peristaltic pump (WAB type) for physicochemical analysis. Surface water was also sampled at each station for physico-chemical analysis. Specific conductance (WTW LF 330), temperature (WTW pH 330) and dissolved oxygen (DO) (WTW OXI 330) were measured in the field. Water was collected in 0.5 L glass bottles for the determination of nitrate (NO_3^-), orthophosphate (PO_4^{3-}) and dissolved organic carbon (DOC) in the laboratory. Water samples were kept at 4°C and taken to the laboratory within 3h of collection, then filtered through a 0.45 µm membrane filter and processed the following day.

Water analyses were performed by the physico-chemical analysis laboratory of CEMAGREF (Lyon, France). NO_3^- concentrations were determined by ion chromatography according to NF EN ISO 10 304 (quantification limit 0.45 mg L⁻¹). PO_4^{3-} was determined by a spectrophotometric method with molybdate according to NF EN ISO 6878 (quantification limit 0.02 mg L⁻¹). DOC was determined by persulfate oxidation according to NF EN 1484 (quantification limit 0.05 mg L⁻¹).

Microbial analyses

Microbial analyses were performed in hyporheic sediments at three depths (10, 30 and 50 cm) to determine the influence of sediment clogging on (i) microbial abundances and (ii) microbial activities (hydrolytic and dehydrogenase activities, potential nitrification, aerobic respiration and potential denitrification).

At each site, triplicate sediment samples were taken at three depths (10, 30 and 50 cm depth) using the Bou Rouch method (Bou & Rouch, 1967; Bou, 1974). Five liters of water and sediment were collected in a plastic box previously washed in distilled water for microbiological measurements. Sediment samples were sieved to remove gravel (with a 2 mm sieve) and were

kept in an isotherm box at 4°C and taken to the laboratory within 3h of collection. Sediment samples were all processed the day following the sampling. For each sediment sample, dry mass was measured after drying for 48h at 60°C. Total particulate organic matter (POM) was determined as loss upon ignition at 550°C for 1h.

Bacterial abundances

The DNA intercalating dye DAPI and a Cy3-probe (probe EUB 338, eubacteria) were used to determine the total number of bacteria and the number of active eubacteria of each sediment sample, respectively. Two g of wet sediment were taken from each sediment sample and were fixed according to Mermillod-Blondin *et al.* (2005b). Samples of 0.5 g of sediment were mixed with 20 mL of 0.1% pyrophosphate in PBS (Phosphate Buffer Saline) and homogenized by sonication. Aliquots (10 mL) of homogenized samples were spotted onto gelatine-coated slides and were hybridized with the Cy3-labelled oligonucleotide probe (EUB 338) and concomitantly stained with the DNA intercalating dye DAPI (200 ng μL^{-1} , Sigma, Buchs, Switzerland) according to Schönholzer *et al.* (2002). Slides were mounted with Citifluor solution (Citifluor Ltd, London, U.K.) and the preparations were examined at 1000 \times magnification with a microscope fitted for epifluorescence (Nikon Labophot-2, Nikon, Japan) with filter sets UV1A (for DAPI) and G2B (for Cy3). Bacteria from the samples were counted in 20 microscope fields per sample with up to 30 cells per field. Numbers of bacteria stained with DAPI and EUB-hybridized bacteria were counted from the same fields in order to calculate the total number of bacteria stained with DAPI and the number of bacteria hybridized with EUB 338 from each analyzed field. Results were expressed as numbers of bacteria g^{-1} of sediment dry mass (DM).

Hydrolytic activity

Hydrolytic activity was measured using fluorescein diacetate (FDA) as substrate for hydrolases (Fontvieille *et al.*, 1992). For each sediment sample, three sub-samples (0.9–1.1 g) were incubated in the dark with 3 mL of phosphate buffer (pH 7.6) and 0.1 mL of FDA solution (2 mg mL^{-1}) at 20°C until the green color of fluorescein became visible (1–3 h). Following Battin (1997), we prepared blank samples by using one additional sub-sample (0.9–1.1 g) of each sediment sample treated with 1.5 mL of acetone and 1.5 mL of phosphate buffer 40 min prior to the addition of the FDA solution. For all samples and blanks, the reaction was stopped by freezing the sediment after addition of 3 mL of mercuric chloride solution (200 mg L^{-1}). The absorbance of fluorescein solutions was measured at 490 nm after filtration through a 0.45 μm HAWP filter (Millipore, Billerica, Massachusetts, USA). Results were expressed as micromoles of hydrolyzed FDA $\text{h}^{-1} \text{g}^{-1}$ of

sediment DW. The absorbance of blank samples was subtracted from that of each corresponding sample to obtain values of hydrolytic activity mediated by microbes.

Dehydrogenase activity

Dehydrogenase activity was measured using iodinitrotetrazolium (INT) as substrate according to Brohon *et al.* (2001). For each sediment sample, three sub-samples (0.9–1.1 g) were mixed with 4 mL of ultra pure water and 2 mL of INT solution (20.2 mg INT per mL of methanol). Blank samples were prepared by using one additional sub-sample (0.9–1.1 g) of each sediment sample treated with 0.5 mL of saturated formaldehyde solution and 3.5 mL of ultra pure water 30 min prior to the addition of the INT solution. All samples and blanks were incubated in the dark at 20°C for 3 hours. The reaction was stopped by freezing the sediment after addition of 0.5 mL of saturated formaldehyde solution. Samples and blanks were thawed and the supernatant was filtered through a GTTP filter (Millipore, Billerica, Massachusetts, USA). The supernatant was discarded and replaced by the GTTP filter and 4 mL of methanol to extract the iodinitrotetrazolium formazan (INTF) formed in the samples. Samples and blanks were centrifuged at 4000 rpm for 10 min before measuring the absorbance of the solution at 480 nm. Results were expressed as mg of INTF formed $\text{h}^{-1} \text{g}^{-1}$ sediment DW. The absorbance of blanks was subtracted from that of each corresponding sample to obtain values of dehydrogenase activity mediated by microbes.

Potential nitrification

Potential nitrification activity was measured according to Féray (2000) and Montuelle *et al.* (2003). Slurry incubations of sediment were prepared in 250 mL Erlenmeyer flasks as follows: 25 mL of an NH_4^+ solution (5.04 g L^{-1} of $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4 + 2.65 \text{ g L}^{-1}$ of NaHCO_3) and 30 mL of ultra pure water were added to 12.5 g of wet sediment. Incubations were performed in the dark at 25°C with gently shaking for 48h. At 0, 24 and 48h, 10.4 mL of suspension were sampled to measure NH_4^+ , NO_3^- and NO_2^- in all the incubation flasks. These samples were centrifuged (5 min at 5100 rpm) and stored at 4°C until analyses. Ammonium was measured using the colorimetric HACH method (Nessler method). Analyses of NO_3^- and NO_2^- were performed using an automatic analyzer Easychem Plus (Systea, Italia) based on standard colorimetric methods (Grasshoff *et al.*, 1983). Potential nitrification was measured by NO_3^- and NO_2^- accumulation in 48h (NH_4^+ consumption was measured to avoid substrate limiting conditions at 48h). Results were expressed as nmol of NO_x ($\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$) $\text{h}^{-1} \text{g}^{-1}$ of sediment DW.

Aerobic respiration and potential denitrification

Aerobic respiration and potential denitrification were measured according to Furutani *et al.* (1984). About 10 g of wet sediment from each sediment sample were placed in 150 mL flasks supplemented with the interstitial water (for aerobic respiration) and a feeding solution (for potential denitrification) to optimize microbial activity. Measurements of CO₂ production (respiration) were made by incubating the samples under aerobiosis with 5 mL of interstitial water sampled at the same point as the sediment sample. Measurements of N₂O production (denitrification) were made by incubating the samples under anaerobic conditions with a N₂ atmosphere. The feeding solution was a mixture of 5 mL of a KNO₃ (2.2 g L⁻¹), glucose (7.5 g L⁻¹) and glutamic acid (7.3 g L⁻¹) solution. Incubation flasks were then flushed and filled with He. The sequence was repeated three times and internal pressure was adjusted to one atmosphere. After removal of 15 mL of He from the incubation flasks, 15 mL of C₂H₂ (10% v/v final volume) was added to inhibit N₂O reductase. All incubations were carried out at 20 °C in the dark and gently shaken. At 3h and 6h, gases (CO₂ and N₂O) were measured by gas chromatography on a MTI 200 microcatharometer and dry mass of sediment were determined after drying at 60 °C to express the results as nmol of CO₂ or N₂O h⁻¹ g⁻¹ sediment DM.

Data treatment

For freeze-coring measurements (effective porosity and percentage of particles < 2mm), we tested the effects of river (Usses, Drôme and Isère), clogging site (UNCLOG and CLOG) within river and depth (-10, -30 and -50 cm) using a nested three-way analysis of variance (ANOVA). For physico-chemical variables (T°C, conductance, O₂, NO₃⁻, COD and PO₄³⁻), differences between rivers in surface water were tested using a one-way ANOVA with river (Usses, Drôme and Isère) as the main effect. Physico-chemical and microbial variables in interstitial water and sediments, respectively, were tested using nested three-way ANOVAs with river, clogging site (nested within river) and depth (-10, -30 and -50 cm) as the main effects. If significant differences were detected among treatments, Tukey post hoc tests were performed to determine which treatments differed. When necessary, data were log-transformed before statistical analysis to meet the assumption of homoscedasticity and normality. All statistical analyses were performed using R software.

RESULTS

FREEZE-CORING MEASUREMENTS AND SEDIMENT ANALYSES

Significant differences were measured for the effective porosity between rivers (three-way nested ANOVA, river effect, $p < 0.01$, Tables 2 and 3). Moreover, effective porosity was significantly different between clogging type (three-way nested ANOVA, clogging effect nested in river, $p < 0.001$) with no significant difference with depth. For each river, the clogged site presented much lower effective porosity than the unclogged site (Table 2). Comparisons between clogged and unclogged sites within each river showed that the clogging was higher in the Usse River (effective porosity was 8-fold reduced by clogging) than in the two other rivers (effective porosity was only 2-fold reduced by clogging in these two rivers). The percentages of fine particles (< 2 mm) calculated from freeze-coring measurements were also significantly different between rivers and clogging sites (three-way nested ANOVA, river effect, clogging effect nested in river, $p < 0.001$). However, significant higher percentages of fine particles were only detected in the clogged site of the Usse River compared to the unclogged site.

The POM content measured in sediments ranged from 0.9 to 1.4 % in the three studied rivers and did not significantly differ among rivers, clogging type or depth (three-way nested ANOVA, $p > 0.05$, Tables 2 and 3).

Table 2 Mean (SD) values of effective porosity, percentage of fine particles and particulate organic matter (POM) content in the (A) Usse, (B) Drôme and (C) Isère rivers for the unclogged (UNCLOG) and the clogged (CLOG) sites. Each number is the mean (± 1 SD) of three replicates.

Freezing core analyses	USSES		DRÔME		ISÈRE	
	UNCLOG	CLOG	UNCLOG	CLOG	UNCLOG	CLOG
Effective porosity (%)						
10 cm	12.6 (6.2)	1.2 (1.7)	6.4 (3.6)	4.3 (0.3)	7.2 (2.9)	2.7 (1.0)
30 cm	8.6 (1.9)	0.6 (1.0)	8.7 (1.7)	4.7 (4.8)	7.5 (0.0)	3.4 (1.7)
50 cm	11.7 (3.3)	0.0 (0.0)	10.4 (1.1)	3.3 (0.3)	8.7 (2.4)	5.3 (1.5)
Particles < 2 mm (%)						
10 cm	4.6 (3.3)	23.5 (18.7)	7.9 (7.9)	10.0 (3.7)	19.8 (8.9)	29.3 (2.7)
30 cm	10.2 (1.9)	50.2 (24.2)	11.2 (4.7)	14.4 (2.4)	28.5 (9.7)	27.6 (1.1)
50 cm	7.5 (0.8)	69.3 (26.6)	11.2 (2.8)	16.2 (3.8)	32.8 (3.1)	27.5 (2.3)
Sediment analyses						
POM content (%)						
10 cm	1.0 (0.2)	1.0 (0.1)	1.0 (0.4)	1.1 (0.1)	1.0 (0.3)	1.0 (0.3)
30 cm	0.9 (0.2)	0.9 (0.1)	1.2 (0.6)	1.1 (0.2)	1.3 (0.1)	1.2 (0.1)
50 cm	1.2 (0.3)	0.9 (0.1)	1.4 (0.5)	1.0 (0.1)	1.3 (0.4)	1.3 (0.2)

Table 3 Results of nested ANOVA on freezing core, sediment analyses, physico-chemical and microbial data measured in the Usses, Drôme and Isère rivers at $p < 0.001$ (*) , $p < 0.01$ (**), $p < 0.05$ (*) and $p > 0.05$, non significant (n.s.).**

Parameters	river	clogging / river	depth x river	depth x clogging / river
Freezing-core data				
Effective porosity	**	***	n.s.	n.s.
% of particles < 2mm	***	**	n.s.	n.s.
Sediment analyses				
% of POM	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Physico-chemical data				
T°C	***	n.s.	n.s.	n.s.
Conductance	***	***	n.s.	n.s.
DO	***	***	***	*
NO ₃ ⁻	***	***	n.s.	n.s.
DOC	***	*	**	n.s.
PO ₄ ³⁻	***	**	n.s.	n.s.
Microbial data				
Total number of bacteria	***	**	n.s.	n.s.
Number of eubacteria	***	*	n.s.	n.s.
Hydrolytic activity	***	***	**	n.s.
Dehydrogenase activity	***	**	n.s.	n.s.
Nitrification	***	***	***	***
Respiration	***	***	n.s.	n.s.
Denitrification	***	***	***	n.s.

PHYSICO-CHEMICAL ANALYSES

In surface water, all physico-chemical variables (T°C, conductance, DO, NO₃⁻, DOC and PO₄³⁻) showed differences between rivers (one-way ANOVAs, river effect, $p < 0.05$, Table 4).

Table 4 Mean (SD) values of physico-chemical data in the (A) Ussets, (B) Drôme and (C) Isère rivers for the unclogged (UNCLOG) and the clogged (CLOG) sites. Each number is the mean (± 1 SD) of three replicates.

Physico-chemical data	USSES		DRÔME		ISÈRE	
	UNCLOG	CLOG	UNCLOG	CLOG	UNCLOG	CLOG
Temperature (°C)						
Surface	14.3 (1.9)	13.6 (1.7)	15.3 (1.1)	13.7 (1.0)	9.0 (1.3)	8.2 (1.2)
10 cm	14.7 (0.3)	11.7 (2.8)	16.9 (1.2)	16.9 (0.3)	9.2 (0.2)	10.9 (1.6)
30 cm	14.3 (0.4)	12.3 (1.9)	16.6 (0.8)	17.2 (3.6)	9.3 (0.4)	11.0 (2.6)
50 cm	14.2 (0.1)	13.6 (-)	16.6 (0.7)	16.9 (1.4)	10.8 (2.4)	12.9 (3.8)
Conductance ($\mu\text{S cm}^{-1}$)						
Surface	545 (16)	526 (12)	371 (21)	332 (18)	910 (46)	621 (31)
10 cm	544 (1)	540 (19)	375 (13)	341 (1)	955 (38)	615 (10)
30 cm	543 (1)	543 (7)	360 (11)	364 (56)	959 (29)	650 (59)
50 cm	545 (4)	543 (-)	357 (12)	337 (27)	990 (3)	613 (10)
DO (mg L^{-1})						
Surface	10.9 (0.4)	10.3 (0.4)	9.2 (0.2)	9.5 (0.2)	11.3 (0.8)	10.6 (0.8)
10 cm	10.4 (0.3)	9.5 (0.1)	10.4 (0.9)	9.3 (0.0)	11.2 (0.4)	11.8 (0.6)
30 cm	10.0 (0.9)	6.4 (3.1)	10.6 (0.9)	9.2 (0.7)	10.5 (0.4)	12.5 (0.2)
50 cm	9.0 (0.9)	1.4 (-)	10.5 (0.8)	9.5 (0.3)	9.0 (1.1)	10.6 (1.7)
NO₃⁻ (mg L^{-1})						
Surface	4.3 (0.2)	3.9 (0.2)	2.5 (0.1)	2.6 (0.1)	1.8 (0.3)	1.8 (0.3)
10 cm	4.3 (0.1)	3.8 (0.3)	2.3 (0.3)	1.3 (0.1)	1.5 (0.2)	1.8 (0.0)
30 cm	4.5 (0.3)	3.6 (0.8)	2.3 (0.4)	1.3 (0.1)	1.7 (0.1)	1.8 (0.1)
50 cm	4.5 (0.1)	2.9 (-)	2.4 (0.3)	1.2 (0.1)	1.6 (0.1)	1.9 (0.1)
DOC (mg L^{-1})						
Surface	3.4 (0.4)	4.0 (0.4)	2.3 (0.2)	2.1 (0.2)	1.3 (0.2)	1.4 (0.2)
10 cm	3.8 (0.1)	4.4 (0.3)	2.5 (0.3)	2.2 (0.1)	1.6 (0.5)	1.7 (0.1)
30 cm	3.4 (0.4)	3.7 (0.0)	2.3 (0.2)	2.2 (0.2)	2.1 (0.7)	1.9 (0.3)
50 cm	3.3 (0.2)	3.1 (-)	2.4 (0.0)	2.2 (0.2)	2.3 (0.5)	1.9 (0.3)
PO₄³⁻ (mg L^{-1})						
Surface	0.15 (0.06)	0.13 (0.06)	0.00 (0.00)	0.04 (0.06)	0.07 (0.04)	0.00 (0.00)
10 cm	0.16 (0.00)	0.16 (0.01)	0.04 (0.01)	0.00 (0.00)	0.04 (0.01)	0.02 (0.04)
30 cm	0.19 (0.05)	0.15 (0.03)	0.11 (0.03)	0.07 (0.12)	0.03 (0.03)	0.00 (0.00)
50 cm	0.18 (0.02)	0.14 (-)	0.09 (0.01)	0.00 (0.00)	0.00 (0.00)	0.00 (0.00)

The Ussets River had significantly higher NO₃⁻ and DOC concentrations in surface water in comparison with the Drôme and Isère rivers (Tukey post hoc tests, $p < 0.001$). In contrast, the Isère River had lower temperature and nutrient concentrations (NO₃⁻, DOC, PO₄³⁻) compared to the Ussets and Drôme rivers (Tukey post hoc tests, $p < 0.05$). In all stations, we did not detect great differences in physico-chemical variables between surface water and interstitial water collected at a depth of 10 cm except for nitrate in the clogged site of the Drôme River. Significant differences for all physico-chemical variables (T°C, conductance, DO, NO₃⁻, DOC and PO₄³⁻) measured in interstitial water were detected between rivers (three-way nested ANOVAs, river effect, $p < 0.001$, Tables 3 and 4). The effect of sediment clogging was significant on all physico-chemical parameters except for temperature (three-way nested ANOVAs, clogging effect nested in river, see

results on Table 3). Moreover, vertical gradients were only detected for dissolved oxygen and dissolved organic carbon analyses (three-way nested ANOVAs, depth effect, $p < 0.001$ and $p < 0.01$ for DO and DOC, respectively). In the Usses River, concentrations of DO and DOC decreased significantly with depth in the clogged site whereas no such vertical gradient was detected in the unclogged site (Tukey post hoc tests, $p < 0.05$). In the Drôme and Isère rivers, physico-chemical variables were not significantly different among depth in both clogged and unclogged sites (Tukey post hoc tests, $p > 0.05$).

MICROBIAL ANALYSES

Total numbers of bacteria (stained with DAPI) and numbers of eubacteria (hybridized with EUB 338) varied significantly between river and clogging treatments (three-way nested ANOVA, Fig. 2 and Table 3) but were not significantly affected by depth ($p > 0.05$, Table 3).

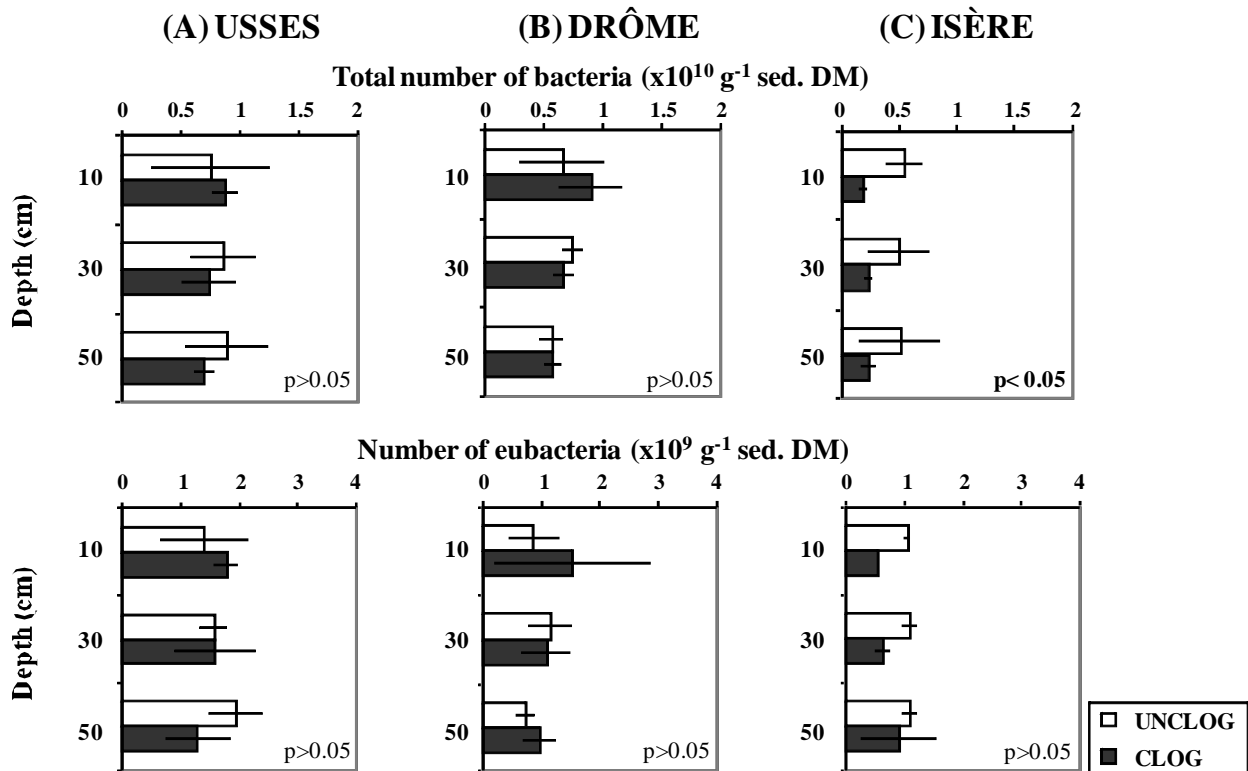


Fig. 2 Total number of bacteria (stained with DAPI) and number of eubacteria (hybridized with EUB 338) in the hyporheic sediment of the (A) Usses, (B) Drôme and (C) Isère rivers for the unclogged (UNCLOG) and the clogged (CLOG) sites (mean \pm 1 SD, $n = 3$). For each river, Tukey post hoc tests indicate the clogging effect at $p < 0.05$ and $p > 0.05$.

Significant differences between rivers and clogging treatments were detected for all microbial activities (as measured by hydrolytic and dehydrogenase activities, respiration, potential denitrification and potential nitrification) (three-way nested ANOVAs, Table 3). A significant depth effect was detected for denitrification, nitrification and hydrolytic activity (Table 3). However, the clogging did not affect microbial processes in a similar manner in all rivers: clogging significantly increased dehydrogenase activity, potential denitrification and nitrification rates in the Usse River (clogged vs. unclogged sites, Tukey post hoc tests, Figs. 3 and 4) whereas clogging reduced microbial activities in the Drôme River (for hydrolytic activity, potential nitrification and denitrification Tukey post hoc tests, Figs. 3 and 4) and the Isère River (for the total number of bacteria, nitrification, respiration and denitrification rates, Tukey post hoc tests, Figs. 2 and 4).

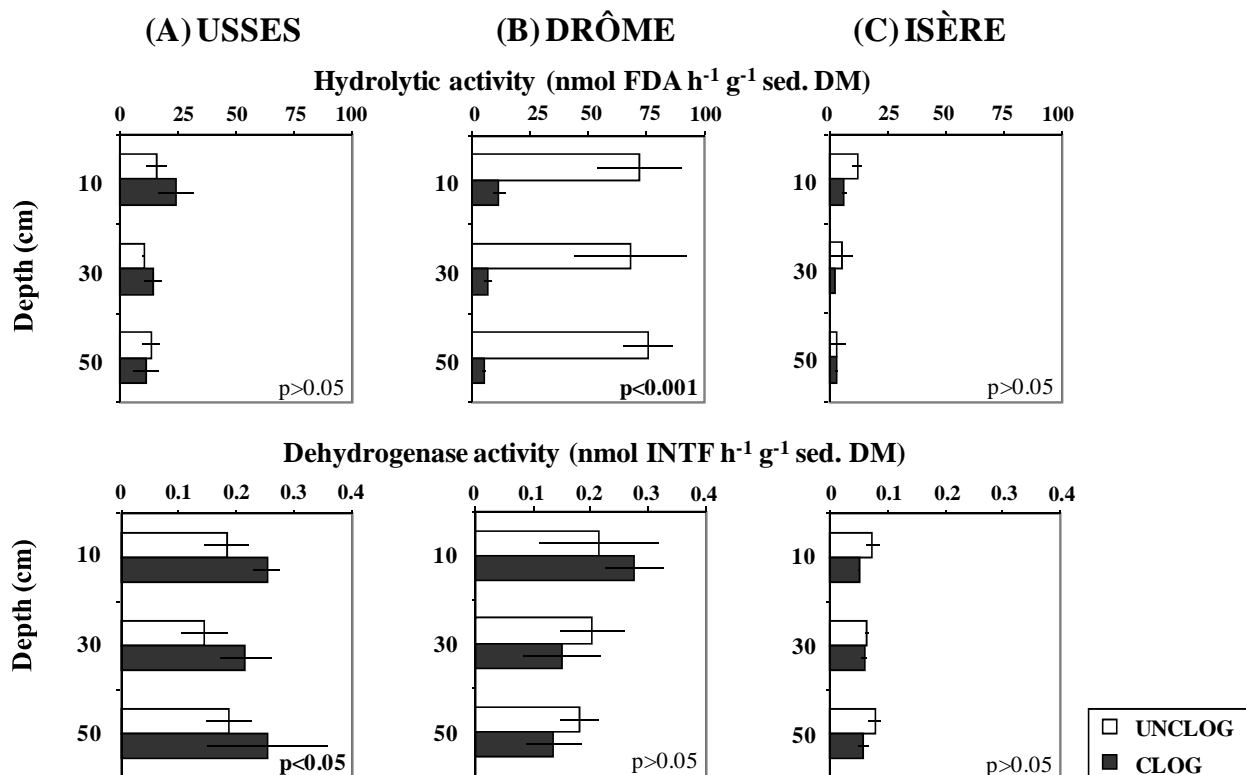


Fig. 3. Hydrolytic activity and dehydrogenase activity in the hyporheic sediment of the (A) Usse, (B) Drôme and (C) Isère rivers for the unclogged (UNCLOG) and the clogged (CLOG) sites (mean \pm 1 SD, n = 3). For each river, Tukey post hoc tests indicate the clogging effect at $p < 0.001$, $p < 0.05$, and $p > 0.05$.

Although most microbial activities did not show statistical differences between clogged and unclogged sites, mean values tended to show a stimulation of microbial activities due to clogging in the Usse River and an opposite effect in the two other rivers (Figs. 3 and 4).

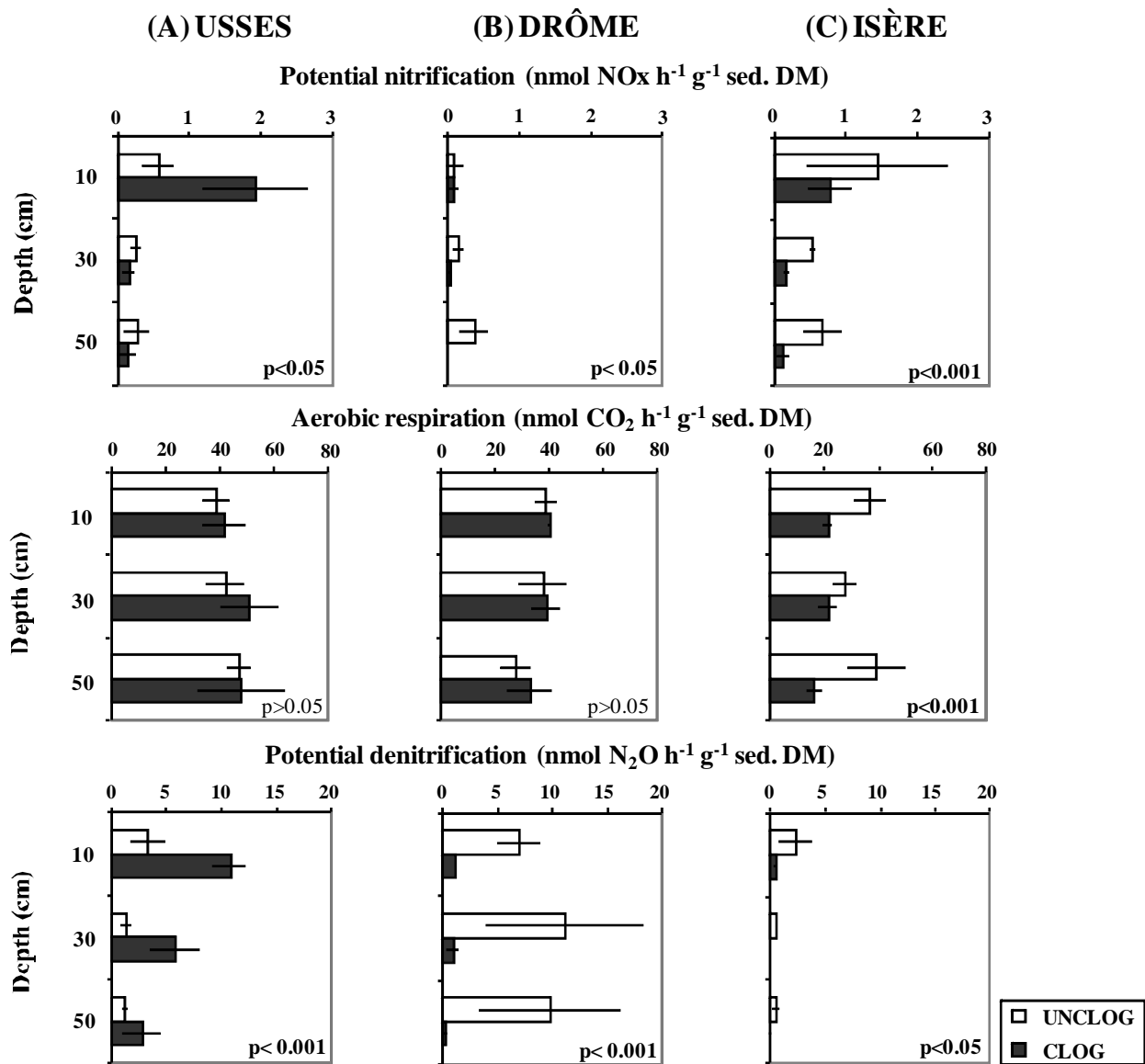


Fig. 4 Potential nitrification, aerobic respiration and potential denitrification in the hyporheic sediment of the (A) Usse, (B) Drôme and (C) Isère rivers for the unclogged (UNCLOG) and the clogged (CLOG) sites (mean \pm 1 SD, n = 3). For each river, Tukey post hoc tests indicate the clogging effect at $p < 0.001$, $p < 0.05$ and $p > 0.05$.

DISCUSSION

EFFECTS OF STREAMBED SEDIMENT CLOGGING ON MICROBIAL PROCESSES

The influence of sediment clogging on microbial processes of the hyporheic zone has been previously conceptualized by several authors (Boulton *et al.*, 1998; Hancock 2002). Based on these conceptualizations, we expected that physical sediment clogging would have similar effects on microbial processes in the three studied rivers; (i) inputs of fine particles in the riverbed would

increase the surface area colonizable by bacteria and this would enhance microbial abundances in the hyporheic sediments; and (ii) lower porosity and higher proportions of fine particles often associated with high OM could stimulate biofilm growth and heterotrophic microbial processes and reduce oxygen concentrations. Such oxygen depletion would induce a rapid shift with depth from aerobic (nitrification, aerobic respiration) to anaerobic microbial processes (denitrification) in the hyporheic sediment. However, these predictions were not fully supported by the results of this study, indicating that sediment clogging has more complex effects on microbial communities of the hyporheic zone. Depending on the river, increases (Usses River) or decreases (Drôme and Isère rivers) of both aerobic and anaerobic processes were detected in the clogged sites compared to the unclogged sites. Such contrasting results in clogging effects on microbial processes observed between the Usses River and the other two rivers were probably linked with differences in the degree of clogging among rivers, the clogged site of the Usses River presenting a lower effective porosity (<2%) than the clogged sites of the other rivers (between 2% and 6%).

Our first prediction (i) concerning the increase of available surface due to fine particles allowing more microorganisms was not validated by the results. Despite higher percentages of fine particles measured in the clogged site compared with the unclogged site of the Usses River, no significant effect of sediment clogging was detected on microbial abundances. This unexpected pattern could be ascribed to low and similar organic matter (OM) contents of the sediment in the unclogged and clogged sites of the Usses River. Bacterial biomass is usually correlated with both the quantity and quality of the OM associated with fine particles (Fischer et al. 2002). Several studies showed that increases in OM content could stimulate bacterial biomass and production in river sediments (Findlay et al., 1986; Chrost, 1992; Sinsabaugh et al., 2005). However, fine sediments located in both clogged and unclogged sites of the Usses River had relatively low OM content (< 1.2 %, Table 2) because they are mainly clays and silts derived from mountain weathering and are typically very mineral (compared with fine sediments derived from forest or agricultural soils). This low OM content could explain why microbial abundance was not stimulated by clogging. For the other two rivers (Drôme and Isère rivers), the reduction of the effective porosity due to clogging was not associated with significant changes in the percentages of fine particles and proportion of OM contained in hyporheic sediments (<1.4%, Table 2). In consequence, bacterial abundances were not significantly different (Drôme River) or even slightly lower (Isère River) in the clogged site compared to the unclogged site.

The second prediction, that (ii) low porosity and high proportion of fine sediment were expected to stimulate microbial growth and therefore induce higher microbial activities with a rapid shift with depth from aerobic to anaerobic processes at clogged sites, was only validated for one (Usses River) of the three rivers. In the Usses River, the very low effective porosity (<1.2%) measured in

the clogged hyporheic sediments was associated with significant increased microbial activities (e.g., nitrification, denitrification and dehydrogenase activity) compared to the unclogged site, as predicted initially. Sharp decreases of DO and DOC were also measured with depth at this site, which corresponded to consumption by microorganisms during slow vertical transit from surface water to hyporheic sediments. In contrast, significant decreases of some microbial activities were measured in the clogged sites of the Drôme and Isère rivers. These rivers were characterized by lower differences in effective porosities between clogged and unclogged sites than in the Usses River (Table 2). These results suggest that the degree of sediment clogging was probably lower in the Drôme and Isère rivers than in the Usses River. In the Drôme River, significantly decreased hydrolytic activity, potential nitrification and denitrification rates were measured in the clogged site compared to the unclogged site and no vertical gradients of DO, nutrients or DOC were detected with depth in either clogged or unclogged sites of the Drôme River. In addition, DO concentrations were surprisingly high in the HZ of the clogged site (i.e., at 50 cm, $9.5 \pm 0.3 \text{ mg L}^{-1}$). Similar patterns for physico-chemical variables and microbial activities were obtained in the Isère River. The lower degree of clogging detected in the Drôme and Isère rivers compared to the Usses River could explain the differences in clogging-mediated effects on microbial processes between rivers because the degree of clogging might affect the transfer of water and dissolved nutrients between surface and interstitial systems (Fig. 5).

CLOGGING EFFECTS ON MICROBIAL COMMUNITIES DEPENDING ON THE EFFECTIVE POROSITY OF HYPORHEIC SEDIMENTS

Clogging can be associated with an increase of fine particles in or on the river bed that limits sediment permeability and reduces water-sediment exchanges between surface and groundwaters (Brunke & Gonser, 1997). In our experiment, freeze-coring analyses revealed significantly lower effective porosity in the clogged sites compared to the unclogged sites for all the studied rivers. The high percentage of fine sediments associated with low effective porosity at the clogged site of the Usses River is in accordance with previous studies that report such relationships from 15 other French streams (Maridet *et al.*, 1992, 1996; Gayraud & Philippe, 2003). Differences in effective porosity were also detected in the clogged and unclogged sites of the Drôme and Isère rivers that confirmed the presence of clogging in all studied rivers. However, lower effective porosity in the clogged site of the Usses River (<2%) compared to the Drôme and Isère rivers (between 2 and 6 %) indicated significant differences in the clogging degree between rivers. Different degrees of clogging may affect water sediment exchanges differently between surface and interstitial waters and therefore influence the effects of clogging on microbial communities of the hyporheic zone (Fig. 5).

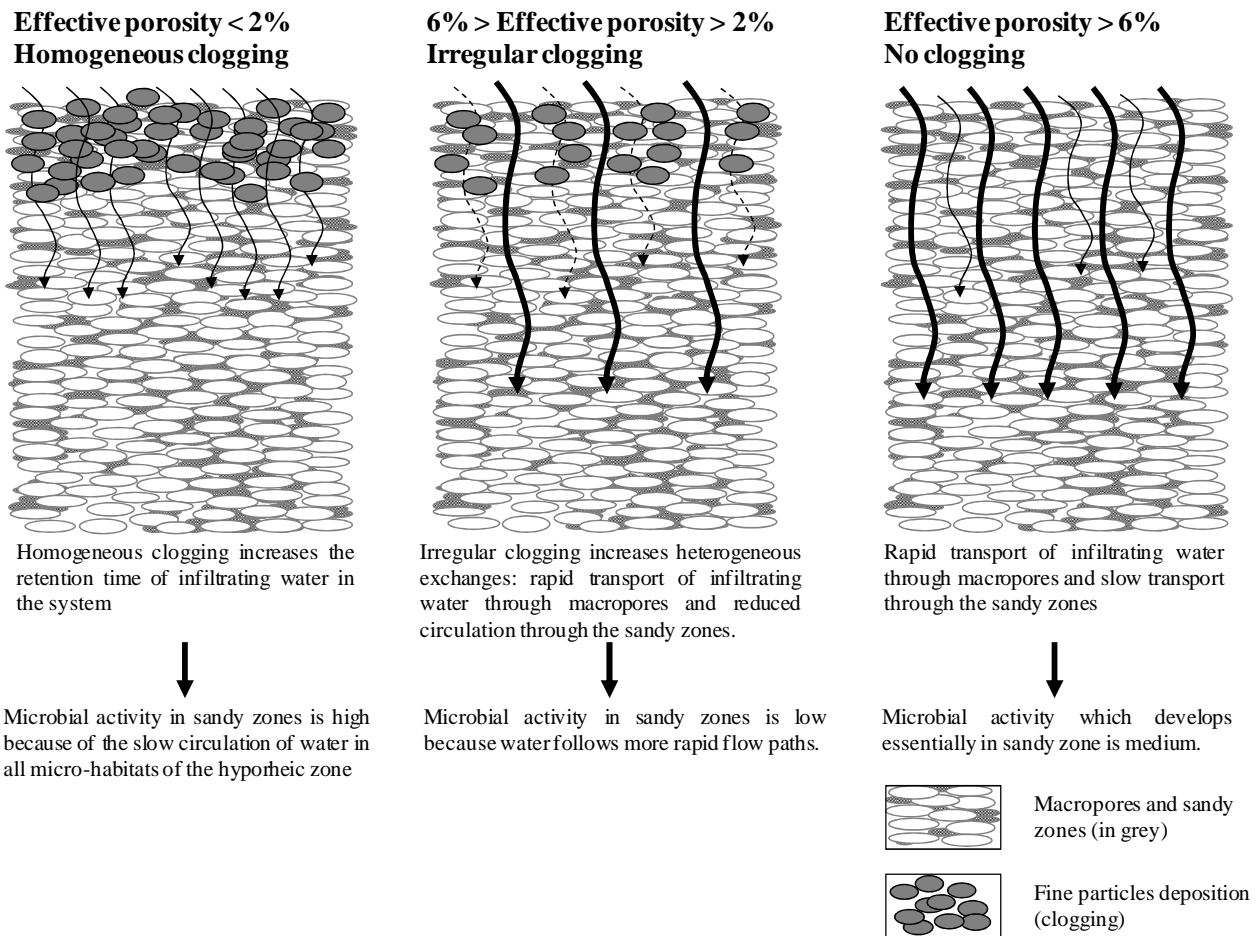


Fig. 5 Clogging effects on microbial communities depending on the effective porosity of hyporheic sediments.

Because water-sediment exchanges influence microbial processes in sediments (Brunke & Gonser, 1997; Battin 2000), modifications of water flow patterns due to the clogging influence microbial growth and activities in the sediment layers. Clogging likely increased the residence time of infiltrating water within the sediments in the Usses River, as suggested by sharp decreasing vertical gradients in DO. This was not observed in either the Drôme or Isère rivers. We therefore suggest that the water residence time was not strongly modified in the hyporheic sediments of these two rivers. Several authors (Triska *et al.*, 1989; Storey *et al.*, 1999; Mermillod-Blondin *et al.*, 2000, 2005a) have demonstrated that heterogeneity in grain size distributions (as would be observed in an unclogged site comprising gravel and sand) always results in high hydrological variability in bed sediments. Physical heterogeneity of hyporheic sediments can induce the coexistence of aerobic and anaerobic zones in the same sediment layer. For instance, anaerobic processes such as denitrification occurred in hyporheic sediments whereas DO concentrations decreased with depth but were still up to 1.4 mg L⁻¹ at 50 cm depth in the clogged site of the Usses River. Such hydrological variability is characterized by simultaneous rapid circulation of water through macropores and slow circulation of water through sandy and fine sediment zones that

could induce the presence of anaerobic micro-zones within the sediment (Triska *et al.*, 1989; Storey *et al.*, 1999). Because microorganism biomasses and activities are strongly linked with dissolved oxygen, nutrient and organic carbon fluxes induced by hydrodynamic conditions (Murphy *et al.*, 1997; Thullner *et al.*, 2003), microbial communities that preferentially colonize finer sediments (Molz *et al.*, 1986) were still moderately supplied by surface water rich in oxygen and biodegradable organic matter (Fig. 5).

In hyporheic sediments, fine sediment deposition can modify water circulation and consequently microbial processes. Sediment deposition inducing high clogging (Usses River) would reduce the occurrence of macropores and high flow rates from surface to interstitial waters (Fig. 5). Consequently, exchanges of water between surface and interstitial habitats were restricted to slow circulation pathways, leading to sharp vertical gradients of dissolved oxygen in the sediments. Similarly, microbial activities (denitrification, aerobic respiration, hydrolytic and dehydrogenase activities) are in accordance with our second prediction, stimulation of microbial activities by clogging. According to our hydrological concept (Fig. 5), a reduction of rapid circulation through macropores by high clogging would have increased the residence time of infiltrating water and the supply of surface water with fresh organic matter to fine sediments (both sandy zones and particles which clogged macropores) as the reduction of permeability in macropores would enhance the water dispersion between macropores and sandy zones (as observed in soils by Mori & Higashi, 2009). Consequently, the whole microbial assemblage growing on fine sediments was stimulated by the high clogging observed at the Usses River.

Contrary to the high clogging observed in the sediments of the Usses River, moderate clogging (Drôme and Isère rivers) might result in heterogeneous (irregular) clogging of the sediment matrix. It is likely that fine sediment deposition was not homogeneous in the Drôme and Isère rivers and was mainly restricted to sandy zones that acted as physical filters for fine particles (Packman, Brooks & Morgan, 1997). Packman & MacKay (2003) showed in laboratory flume experiments that accumulation of clay in the hyporheic region causes an alteration of the pore water flow environment. Therefore, in Drôme and Isère rivers, fine particle deposition in sandy zone would reduce slow water circulation through the sandy zones without affecting water flow through macropores (Fig. 5). Because sandy zones were the most favorable for microbial activities, such preferential fine sediment deposition in sandy zones would reduce the biogeochemical transformation of the infiltrating water and thus not generate decreasing gradients of dissolved oxygen with depth into the sediments. According to this prediction, microorganisms growing essentially in sandy (clogged) zones would not be fuelled with fresh oxygenated and nutrient-rich surface water and thus would exhibit lower activities (respiration, nitrification and denitrification) than micro-organisms of the unclogged site.

CONCLUSION

The present study indicates that a single model predicting the effect of clogging on hyporheic microbial processes cannot be applied generally for all rivers because clogging degree creates non-linear effects on flow rates between surface and interstitial waters. Differences in water flow through hyporheic sediments can induce variable responses of microbial activities in the presence of sediment clogging. According to our experiment, we identified two contrasting effects of clogging on microbial communities. First, highly homogeneous clogging in the Usses River (effective porosity <2%) induced longer water residence time in interstitial sediment and sharp decrease of oxygen with depth due to bacterial consumption. This effect led to higher microbial activities in the clogged sediment compared to the unclogged hyporheic sediment. Second, moderate and irregular clogging measured in the Drôme and Isère rivers (6% > effective porosity > 2%) that induced rapid preferential water flow in macropores and reduced water flow in sandy zones and probably limited microbial processes in the clogged sites. Thus, the influence of sediment clogging on microbial processes is more complex than initially thought and needs to be studied in the light of these new findings. As the responses of microbial processes depend on the degree of sediment clogging, it would be interesting to assess the influence of heterogeneous clogging on water dynamics (flow rates) and surface water – hyporheic exchanges by using a water tracer such as the bromide ion. In addition, heterogeneously clogged interfaces could be created in experimental columns in laboratory. Using hydraulic modelling (e.g., MIM model, Gaudet et al. 1977, Schoen et al. 1999) and analyses of the microbial assemblage in most micro-habitats of the sediment (macropores, sandy zones, clogged parts of the sedimentary matrix), the links between microbial activities and hydraulic heterogeneities induced by clogging could be determined in the hyporheic system.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank P. Roger, M. Philippe, G. Le Goff and S. Morel for their help with the field work, B. Volat for her help with the microbial analyses; and A. Foulquier for his help with the statistical analyses. We also thank T. Snelder, C. Dahm, and one anonymous reviewer for advice and constructive comments of the manuscript.

REFERENCES

- Baker M.A., Valett H.M. & Dahm C.N. (2000) Organic carbon supply and metabolism in a shallow groundwater ecosystem. *Ecology*, **81**, 3133-3148.
- Battin T.J. (1997) Assessment of fluorescein diacetate hydrolysis as a measure of total esterase activity in natural stream sediment biofilms. *Science of the Total Environment*, **198**, 51-60.
- Battin T.J. (2000) Hydrodynamics is a major determinant of streambed biofilm activity: from the sediment to the reach scale. *Limnology and Oceanography*, **45**, 1308-1319.
- Beschta R.L. & Jackson W.L. (1979) The intrusion of fine sediments into a stable gravel bed. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **36**, 204-210.
- Bott T.L. & Kaplan L.A. (1985) Bacterial biomass, metabolic state, and activity in stream sediments: relation to environmental variables and multiple assay comparisons. *Applied and Environmental Microbiology*, **50**, 508-522.
- Bou C. (1974) Recherches sur les eaux souterraines. 25. Méthodes de récolte dans les eaux souterraines interstitielles. *Annales de Spéléologie*, **29**, 611-619.
- Bou C. & Rouch R. (1967) Un nouveau champ de recherches sur la faune aquatique souterraine. *Comptes Rendus Academie des Sciences Paris*, **265**, 369-370.
- Boulton A.J. (1989). Over-summering refuges of aquatic macroinvertebrates in two intermittent streams in central Victoria. *Transactions of the Royal Society of South Australia*, **113**, 23-34.
- 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.
- Bretschko G. & Klemens W. (1986) Quantitative methods and aspects in the study of the interstitial fauna of running waters. *Stygologia*, **2**, 279-316.
- Brohon B., Delolme C. & Gourdon R. (2001) Complementarity of bioassays and microbial activity measurements for the evaluation of hydrocarbon-contaminated soils quality. *Soil Biology & Biochemistry*, **33**, 883-891.
- Brunke M. (1999) Colmation and depth filtration within streambeds: retention of particles in hyporheic interstices. *International Review of Hydrobiology*, **84**, 99-117.
- Brunke M. & Gonser T. (1997) The ecological significance of exchange processes between rivers and groundwater. *Freshwater Biology*, **37**, 1-33.

- Champ D.R., Gulens J. & Jackson R.E. (1979) Oxidation–reduction sequences in ground water flow systems. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **16**, 12-23.
- Chrost R.J. (1992) Significance of bacterial ectoenzymes in aquatic environments. *Hydrobiologia*, **243/244**, 61-70.
- Claret C., Marmonier P. & Bravard J.-P. (1998) Seasonal dynamics of nutrient and biofilm in interstitial habitats of two contrasting riffles in a regulated large river. *Aquatic sciences*, **60**, 33-55.
- Dahm C.N., Trotter E.H. & Sedell J.R. (1987) Role of anaerobic zones and processes in stream ecosystem productivity. In: *Chemical Quality of Water and the Hydrological Cycle*. (Eds R.C. Averett & D.M. Mcknight), pp. 157-178. Lewis Publishers, Inc., Chelsea, Michigan.
- Deflaun M.F. & Mayer L.M. (1983) Relationships between bacteria and grain surfaces in intertidal sediments. *Limnology and Oceanography*, **28**, 873-881.
- Féray C. (2000) *Nitrification en sédiment d'eau douce: Incidence de rejets de station d'épuration sur la dynamique de communautés nitrifiantes*. PhD Thesis n°58-2000, Univ. Lyon I, Lyon, France.
- Findlay S., Smith P.J. & Meyer J.L. (1986) Effect of detritus addition on metabolism of river sediment. *Hydrobiologia*, **137**, 257-263.
- Fischer H., Kloep F., Wilckek S. & Pusch M. (2005) A river's liver - microbial processes within the hyporheic zone of a large lowland river. *Biogeochemistry*, **76**, 349-371.
- Fischer H., Pusch M. & Schwoerbel J. (1996) Spatial distribution and respiration of bacteria in stream-bed sediments. *Archiv fur Hydrobiologie*, **137**, 281-300.
- Fischer H., Wanner S.C. & Pusch M. (2002) Bacterial abundance and production in river sediments as related to the biochemical composition of particulate organic matter (POM). *Biogeochemistry*, **61**, 37-55.
- Fontvieille D., Outaguereouine A. & Thevenot D.R. (1992) Fluoresceine diacetate hydrolysis as a measure of microbial activity in aquatic systems. Application to activated sludge. *Environmental Technology*, **13**, 531-540.
- Furutani A., Rudd J.W. & Kelly C.A. (1984) A method for measuring the response of sediment microbial communities to environmental perturbations. *Canadian Journal of Microbiology*, **30**, 1408-1414.
- Fuss C.L. & Smock L.A. (1996) Spatial and temporal variation of microbial respiration rates in a blackwater stream. *Freshwater Biology*, **36**, 339-349.
- Gaudet J.P., Jegat H., Vachaud G. & Wierenga P.J. (1977) Solute transfer with exchange between mobile and stagnant water, through unsaturated sand. *Soil Science Society of America Journal*, **41**, 665-671.

- Gayraud S. (2001) Les sédiments des cours d'eau: quantification de leur influence sur les peuplements de macro-invertébrés par une approche multi-sites. *Thèse de doctorat. Université de Lyon 1.*
- 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.
- Grasshoff K., Ehrhardt M. & Kemling K. (1983) *Methods of seawater analysis, 2nd ed.* Verlag Chemie, Berlin.
- Grimm N.B. & Fisher S.G. (1984) Exchange between interstitial and surface water: Implications for stream metabolism and nutrient cycling. *Hydrobiologia*, **111**, 219-228.
- Hancock P.J. (2002) Human impacts on the stream-groundwater exchange zone. *Environmental Management*, **29**, 763-781.
- Hedin L.O., Von Fisher J.C., Ostrom N.E., Kennedy B.P., Brown M.G. & Robertson G.P. (1998) Thermodynamic constraints on nitrogen transformations and other biogeochemical processes at soil-stream interfaces. *Ecology*, **79**, 684-703.
- Hendricks S.P. (1993) Microbial ecology of the hyporheic zone: A perspective integrating hydrology and biology. *Journal of the North American Benthological Society*, **12**, 70-78.
- Hendricks S.P. (1996) Bacterial biomass, activity, and production within the hyporheic zone of a north-temperate stream. *Archiv fur Hydrobiologie*, **136**, 467-487.
- Holmes R.M., Jones J.B., Fisher S.G. & Grimm N.B. (1996) Denitrification in a nitrogen-limited stream ecosystem. *Biogeochemistry*, **33**, 125-146.
- Jones B.J. & Holmes R.M. (1996) Surface-subsurface interactions in stream ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, **11**, 239-242.
- Jones J.B., Fisher S.G. & Grimm N.B. (1995a) Nitrification in the hyporheic zone of a desert stream ecosystem. *Journal of the North American Benthological Society*, **14**, 249-258.
- Jones J.B., Holmes R.M., Fisher S.G., Grimm N.B. & Greene D.M. (1995b) Methanogenesis in Arizona, USA dryland streams. *Biogeochemistry*, **31**, 155-173.
- 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.
- Malard F., Tockner K., Dole-Olivier M.-J. & Ward J.V. (2002) A landscape perspective of surface-subsurface hydrological exchanges in river corridors. *Freshwater Biology*, **47**, 621-640.

- Maridet L., Philippe M., Wasson J.-G. & Mathieu J. (1996) Spatial and temporal distribution of macroinvertebrates and trophic variables within the bed sediment of three streams differing by their morphology and riparian vegetation. *Archiv fuer Hydrobiologie*, **136**, 41-64.
- Maridet L., Wasson J.-G. & Philippe M. (1992) Vertical distribution of fauna in the bed sediment of three running water sites: Influence of physical and trophic factors. *Regulated rivers*, **7**, 45-55.
- Mermillod-Blondin F., Creuze Des Chatelliers M., Marmonier P. & Dole-Olivier M.-J. (2000) Distribution of solutes, microbes and invertebrates in river sediments along a riffle-pool-riffle sequence. *Freshwater Biology*, **44**, 255-269.
- Mermillod-Blondin F., Mauclair L. & Montuelle B. (2005a) Use of slow filtration columns to assess oxygen respiration, consumption of dissolved organic carbon, nitrogen transformations, and microbial parameters in hyporheic sediments. *Water Research*, **39**, 1687-1698.
- Mermillod-Blondin F., Nogaro G., Datry T., Malard F. & Gibert J. (2005b) Do tubificid worms influence the fate of organic matter and pollutants in stormwater sediments? *Environmental Pollution*, **134**, 57-69.
- Molz F.J., Widdowson M.A. & Benefield L.D. (1986) Simulation of microbial growth dynamics coupled to nutrient and oxygen transport in porous media. *Water Resources Research*, **22**, 1207-1216.
- Mori Y. & Higashi N. (2009) Controlling solute transport processes in soils by using dual-porosity characteristics of natural soils. *Colloids and Surfaces A: Physicochem. Eng. Aspects* doi:10.1016/j.colsurfa.2009.02.009.
- Murphy E.M., Ginn T.R., Chilakapati A., Resch C.T., Phillips J.L., Wietsma T.W. & Spadoni C.M. (1997) The influence of physical heterogeneity on microbial degradation and distribution in porous media. *Water Resources Research*, **33**, 1087-1103.
- Nogaro G., Mermillod-Blondin F., Montuelle B., Boisson J.C., Bedell J.P., Ohannessian A., Volat B. & Gibert J. (2007) Influence of a stormwater sediment deposit on microbial and biogeochemical processes in infiltration porous media. *Science of the Total Environment*, **377**, 334-348.
- Packman, A.I., Brooks N.H. & Morgan J.J. (1997) Experimental techniques for laboratory investigation of clay colloid transport and filtration in a stream with a sand bed. *Water, Air, and Soil Pollution*, **99**, 113-122.
- Packman A.I. & MacKay S. (2003) Interplay of stream-subsurface exchange, clay particle deposition, and streambed evolution, *Water Resources Research*, **39**, 1097, doi:10.1029/2002WR001432.
- Pusch M. (1996) The metabolism of organic matter in the hyporheic zone of a mountain stream, and its spatial distribution. *Hydrobiologia*, **323**, 107-118.

- Rehg K.J., Packman A.I. & Ren J. (2005) Effects of suspended sediment characteristics and bed sediment transport on streambed clogging. *Hydrological processes*, **19**, 413-427.
- Schälchli U. (1992) The clogging of coarse gravel river beds by fine sediment. *Hydrobiologia*, **235**, 189-197.
- Schoen R., Gaudet J.P. & Elrick D.E. (1999) Modelling of solute transport in a large undisturbed lysimeter, during steady-state water flux. *Journal of Hydrology*, **215**, 82-93.
- Schönholzer F., Hahn D., Zarda B. & Zeyer J. (2002) Automated image analysis and in situ hybridization as tools to study bacterial populations in food resources, gut and cast of *Lumbricus terrestris* L. *Journal of Microbiological Methods*, **48**, 53-68.
- Sinsabaugh R.L., Gallo M.E., Lauber C., Waldrop M.P. & Zak D.R. (2005) Extracellular enzyme activities and soil organic matter dynamics for northern hardwood forests receiving simulated nitrogen deposition. *Biogeochemistry*, **75**, 201-215.
- Storey R.G., Fulthorpe R.R. & Williams D.D. (1999) Perspectives and predictions on the microbial ecology of the hyporheic zone. *Freshwater Biology*, **41**, 119-130.
- Thullner M., Mauclaire L., Schroth M.H., Kinzelbach W. & Zeyer J. (2002) Interaction between water flow and spatial distribution of microbial growth in a two-dimensional flow field in saturated porous media. *Journal of Contaminant Hydrology*, **58**, 169-189.
- Triska F.J., Duff J.H. & Avanzino R.J. (1993) The role of water exchange between a stream channel and its hyporheic zone in nitrogen cycling at the terrestrial-aquatic interface. *Hydrobiologia*, **251**, 167-184.
- Triska F.J., Kennedy V.C., Avanzino R.J., Zellweger G.W. & Bencala K.E. (1989) Retention and transport of nutrients in a third-order stream in Northwestern California: hyporheic processes. *Ecology*, **70**, 1893-1905.
- Waters T.F. (1995) *Sediment in Streams: Sources, Biological Effects and Control*, American Fisheries Society, Bethesda, Maryland.
- Weigelhofer G. & Waringer J. (2003) Vertical distribution of benthic macroinvertebrates in riffles versus deep runs with differing contents of fine sediments (Weidlingbach, Austria). *International Review of Hydrobiology*, **88**, 304-313.
- White D. (1993) Perspectives on defining and delineating hyporheic zones. *Journal of the North American Benthological Society*, **12**, 61-69.
- Williams D.D. & Hynes H.B.N. (1974). The occurrence of benthos deep in the substratum of a stream. *Freshwater Biology*, **4**, 233-256.

Wood P.J. & Armitage P.D. (1997) Biological effects of fine sediment in the lotic environment. *Environmental Management*, **21**, 203-217.

ANNEXE 2 : LISTES FAUNISTIQUES DE LA MANIPULATION DE TERRAIN

LISTE FAUNISTIQUE DES INVERTEBRES BENTHIQUES :

TRICLADES	Planariidae	
NEMATODES	Nematoda	
OLIGOCHÈTES	Oligochaeta	
HYDRACARIENS	Hydracarina	
GASTÉROPODES	Indéterminé	
	Ancylidae	
	Bythinellidae	
	Hydrobiidae	<i>Bythiospeum</i>
	Limnaeidae	<i>Galba truncatula</i>
	Physidae	
	Planorbidae	
	Valvatidae	
BIVALVES	Sphaeriidae	
ISOPODES	Asellidae	
AMPHIPODES	Gammaridae	<i>Gammarus roeseli</i>
	Niphargidae	<i>Niphargus</i>
COPEPODES	Cyclopoida	
	Harpacticoida	
OSTRACODES	Indéterminé	
	Candonidae	<i>Candona candida</i>
	Candonidae	<i>Candona neglecta</i>
	Candonidae	<i>Pseudocandona albicans</i>
	Candonidae	<i>Pseudocandona cf compressa</i>
	Candonidae	<i>Pseudocandona sp (insueta)</i>
	Candonidae	<i>Fabaeformiscandona wegelini</i>
	Candonidae	<i>Crypto/Fabae indet</i>
	Candonidae	<i>Candoninae sp.</i>
	Candonidae	<i>Candoninae longue</i>
	Candonidae	<i>Cyclocypris ovum</i>
	Ilyocyprididae	<i>Ilyocypris bradyi</i>
	Cyprididae	<i>Herpetocypris cf reptans</i>

	Cyprididae	<i>Prionocypris zenkeri</i>
	Cyprididae	<i>Cypridopsis vidua</i>
	Cyprididae	<i>Psychrodromus olivaceus</i>
	Cyprididae	<i>Psychrodromus sp (fontinalis?)</i>
	Cyprididae	<i>Potamocypris villosa</i>
	Cyprididae	<i>Potamocypris sp.A</i>
	Cyprididae	<i>Potamocypris sp.B</i>
	Cyprididae	<i>Eucypris pigra</i>
	Cyprididae	<i>Eucypris sp.</i>
CLADOCERES	Indéterminé	
	Eurycercidae	<i>Alona guttata</i>
	Eurycercidae	<i>Alona quadrangularis</i>
	Eurycercidae	<i>Chydorus sphaericus</i>
	Bosminidae	<i>Bosmina longirostris</i>
	Daphniidae	<i>Simocephalus vetulus</i>
EPHEMEROPTERES	Indéterminé	
	Baetidae	Indéterminé
	Baetidae	<i>Centroptilum</i>
	Baetidae	<i>Baetis</i>
	Baetidae	<i>Acentrella</i>
	Caenidae	Indéterminé
	Caenidae	<i>Caenis</i>
	Ephemerellidae	<i>Torleya</i>
	Ephemeridae	<i>Ephemera</i>
	Heptageniidae	Indéterminé
	Heptageniidae	<i>Heptagenia</i>
	Heptageniidae	<i>Rhithrogena</i>
	Heptageniidae	<i>Ecdyonurus</i>
	Leptophlebiidae	<i>Haplophlebia</i>
PLECOPTERES	Indéterminé	
	Leuctridae	Indéterminé
	Leuctridae	<i>Leuctra</i>
	Nemouridae	<i>Nemoura</i>
	Perlidae	Indéterminé
	Perlidae	<i>Perla</i>
	Perlidae	<i>Dinocras</i>
	Perlodidae	Indéterminé
	Perlodidae	<i>Besdolus</i>
	Perlodidae	<i>Dictyogenus</i>
ODONATES	Gomphidae	<i>Ophiogomphus</i>
	Gomphidae	<i>Onychogomphus</i>
HETEROPTERES	Indéterminé	
	Gerridae	
	Veliidae	

COLEOPTERES

Dryopidae	<i>Dryops</i>
Dryopidae	<i>Pomatinus ad.</i>
Dytiscidae	Indéterminé
Dytiscidae	<i>Hydaticus</i>
Elmidae	Indéterminé
Elmidae	<i>Esolus lv.</i>
Elmidae	<i>Esolus ad.</i>
Elmidae	<i>Elmis</i>
Elmidae	<i>Limnius lv.</i>
Elmidae	<i>Limnius ad.</i>
Elmidae	<i>Riolus</i>
Elmidae	<i>Oulimnius</i>
Gyrinidae	<i>Orectochilus</i>
Hydrophilidae	<i>Enocrus</i>

TRICHOPTERES

Indéterminé	
Ecnomidae	
Hydropsychidae	Indéterminé
Hydropsychidae	<i>Hydropsyche</i>
Hydropsychidae	<i>Diplectrona felix</i>
Hydropsychidae	<i>Cheumatopsyche lepida</i>
Hydroptilidae	Indéterminé
Hydroptilidae	<i>Allotrichia pullicornis</i>
Hydroptilidae	<i>Hydroptila</i>
Hydroptilidae	<i>Orthotrichia</i>
Polycentropodidae	
Psychomyidae	<i>Psychomia pusilla</i>
Rhyacophilidae	<i>Hyporhyacophila</i>
Rhyacophilidae	<i>Rhyacophila</i>
Sericostomatidae	Indéterminé
Sericostomatidae	<i>Sericostoma</i>
Sericostomatidae	<i>Oecismus monedula</i>

DIPTERES

Anthomydae	<i>Limnophora</i>
Athericidae	<i>Atherix</i>
Ceratopogonidae	
Chironomidae	<i>Tanytarsini</i>
Chironomidae	<i>Chironomini</i>
Chironomidae	<i>Orthoclaadiinae</i>
Chironomidae	<i>Tanypodinae</i>
Dolichopodidae	
Empididae	
Limoniidae	Indéterminé
Limoniidae	<i>Hexatoma</i>
Psychodidae	
Simuliidae	
Tabanidae	
Tipulidae	

LISTE FAUNISTIQUE DES INVERTEBRES HYPORHEIQUES OBTENUS PAR POMPAGE BOU-ROUCH :

TRICLADES	Planariidae	
NEMATODES	Nematoda	
OLIGOCHÈTES	Oligochaeta	
HYDRACARIENS	Hydracarina	
GASTÉROPODES	Indéterminé	
	Bithynidae	
	Bythinellidae	
	Limnaeidae	<i>Galba truncatula</i>
	Physidae	
	Planorbidae	
	Valvatidae	
BIVALVES	Sphaeriidae	
AMPHIPODES	Gammaridae	<i>Gammarus roeseli</i>
	Niphargidae	<i>Niphargus</i>
COPEPODES	Cyclopoida	
	Harpacticoida	
OSTRACODES	Indéterminé	
	Candonidae	<i>Candona candida</i>
	Candonidae	<i>Pseudocandona albicans</i>
	Candonidae	<i>Pseudocandona zschokkei</i>
	Candonidae	<i>Pseudocandona sp (insueta)</i>
	Candonidae	<i>Fabaeformiscandona wegelini</i>
	Candonidae	<i>Crypto/Fabae indet</i>
	Candonidae	<i>Candoninae sp.</i>
	Candonidae	<i>Candoninae longue</i>
	Ilyocyprididae	<i>Ilyocypris bradyi</i>
	Cyprididae	<i>Herpetocypris cf reptans</i>
	Cyprididae	<i>Cypridopsis vidua</i>
	Cyprididae	<i>Psychrodromus olivaceus</i>
	Cyprididae	<i>Eucypris sp.</i>
	Limnocytheridae	<i>Limnocythere inopinata</i>
CLADOCERES	Indéterminé	
	Eurycercidae	<i>Alona guttata</i>
	Eurycercidae	<i>Chydorus sphaericus</i>
	Daphniidae	<i>Simocephalus vetulus</i>
EPHEMEROPTERES	Indéterminé	

	Baetidae	Indéterminé
	Baetidae	<i>Centroptilum</i>
	Baetidae	<i>Baetis</i>
	Baetidae	<i>Acentrella</i>
	Caenidae	Indéterminé
	Caenidae	<i>Caenis</i>
	Ephemerellidae	<i>Torleya</i>
	Heptageniidae	Indéterminé
	Heptageniidae	<i>Heptagenia</i>
	Heptageniidae	<i>Rhithrogena</i>
	Heptageniidae	<i>Ecdyonurus</i>
PLECOPTERES	Indéterminé	
	Leuctridae	Indéterminé
	Leuctridae	<i>Leuctra</i>
	Perlidae	<i>Perla</i>
ODONATES	Gomphidae	<i>Onychogomphus</i>
HETEROPTERES	Indéterminé	
	Veliidae	
COLEOPTERES		
	Dryopidae	<i>Pomatinus lv.</i>
	Dytiscidae	Indéterminé
	Dytiscidae	<i>Bidessus ad.</i>
	Elmidae	Indéterminé
	Elmidae	<i>Esolus lv.</i>
	Elmidae	<i>Esolus ad.</i>
	Elmidae	<i>Elmis</i>
	Elmidae	<i>Limnius lv.</i>
TRICHOPTERES	Indéterminé	
	Glossosomatidae	<i>Glossosoma</i>
	Hydropsychidae	Indéterminé
	Hydropsychidae	<i>Hydropsyche</i>
	Hydropsychidae	<i>Diplectrona felix</i>
	Hydropsychidae	<i>Cheumatopsyche lepida</i>
	Polycentropodidae	
	Psychomyiidae	<i>Psychomyia pusilla</i>
	Sericostomatidae	Indéterminé
	Sericostomatidae	<i>Sericostoma</i>
DIPTERES		
	Ceratopogonidae	
	Chironomidae	Indéterminé
	Chironomidae	<i>Tanytarsini</i>
	Chironomidae	<i>Chironomini</i>
	Chironomidae	<i>Orthoclaadiinae</i>
	Chironomidae	<i>Tanypodinae</i>
	Cylindrotomidae	<i>Phalacrocera</i>

Empididae
Limoniidae
Psychodidae
Simuliidae
Tabanidae
Tipulidae

LISTE FAUNISTIQUE DES INVERTEBRES HYPORHEIQUES OBTENUS PAR CAROTTAGE CRYOGENIQUE :

TRICLADES	Planariidae	
NEMATODES	Nematoda	
OLIGOCHÈTES	Oligochaeta	
HYDRACARIENS	Hydracarina	
GASTÉROPODES	Ancylidae	
	Hydrobiidae	Indéterminé
	Hydrobiidae	<i>Bythiospeum</i>
	Hydrobiidae	<i>Potamopyrgus</i>
	Planorbidae	<i>Gyraulus</i>
	Valvatidae	
AMPHIPODES	Gammaridae	<i>Gammarus roeseli</i>
	Niphargidae	<i>Niphargus</i>
COPEPODES	Cyclopoida	
	Harpacticoida	
OSTRACODES		
EPHEMEROPTERES	Indéterminé	
	Baetidae	Indéterminé
	Baetidae	<i>Baetis</i>
	Caenidae	<i>Caenis</i>
	Heptageniidae	Indéterminé
	Heptageniidae	<i>Rhithrogena</i>
	Heptageniidae	<i>Ecdyonurus</i>
PLECOPTERES	Indéterminé	
	Leuctridae	Indéterminé
	Leuctridae	<i>Leuctra</i>
	Nemouridae	<i>Nemoura</i>
	Perlidae	<i>Perla</i>
	Perlodidae	Indéterminé
	Perlodidae	<i>Perlodes</i>
	Perloidae	Indéterminé
ODONATES	Gomphidae	Indéterminé
	Gomphidae	<i>Onychogomphus</i>
HETEROPTERES	Indéterminé	
	Mesoveliidae	<i>Mesovelia</i>

COLEOPTERES

Dryopidae	Indéterminé
Dryopidae	<i>Dryops</i>
Dytiscidae	
Elmidae	Indéterminé
Elmidae	<i>Esolus Iv.</i>
Elmidae	<i>Esolus ad.</i>
Elmidae	<i>Elmis</i>
Elmidae	<i>Limnius Iv.</i>

TRICHOPTERES

Indéterminé	
Hydropsychidae	Indéterminé
Hydropsychidae	<i>Hydropsyche</i>
Hydropsychidae	<i>Cheumatopsyche lepida</i>
Psychomyidae	Indéterminé
Psychomyidae	<i>Psychomia</i>
Rhyacophilidae	Indéterminé
Rhyacophilidae	<i>Hyperhyacophila</i>
Rhyacophilidae	<i>Pararhyacophila</i>
Rhyacophilidae	<i>Rhyacophila</i>
Leptoceridae	
Hydroptilidae	Indéterminé
Hydroptilidae	<i>Hydroptila</i>
Polycentropodidae	
Philopotamidae	<i>Chimarra marginata</i>

DIPTERES

Indéterminé	
Ceratopogonidae	
Chironomidae	Indéterminé
Chironomidae	<i>Chironomini</i>
Chironomidae	<i>Orthoclaadiinae</i>
Chironomidae	<i>Tanypodinae</i>
Empididae	
Limoniidae	Indéterminé
Limoniidae	<i>Hexatoma</i>
Psychodidae	
Simuliidae	
Tabanidae	

ANNEXE 3 : LISTE FAUNISTIQUE DES SUBSTRATS ARTIFICIELS

LISTE FAUNISTIQUE DES INVERTEBRES HYPORHEIQUES :

TRICLADES	Planariidae	
NEMATODES	Nematoda	
OLIGOCHÈTES	Oligochaeta	
HYDRACARIENS	Hydracarina	
ACHETES	Glossiphoniidae	
GASTÉROPODES	Bythinellidae	
	Hydrobiidae	<i>Bythinella</i>
	Hydrobiidae	<i>Bythiospeum</i>
	Limnaeidae	<i>Galba truncatula</i>
	Planorbidae	
BIVALVES	Sphaeriidae	
AMPHIPODES	Gammaridae	<i>Gammarus sp.</i>
COPEPODES	Cyclopoida	
	Harpacticoida	
OSTRACODES	Indéterminé	
	Candonidae	<i>Candona neglecta</i>
	Candonidae	<i>Pseudocandona albicans</i>
	Candonidae	<i>Fabaeformiscandona wegelini</i>
	Candonidae	<i>Cyclocypris ophthalmica</i>
	Ilyocyprididae	<i>Ilyocypris bradyi</i>
	Cyprididae	<i>Herpetocypris cf reptans</i>
	Cyprididae	<i>Prionocypris zenkeri</i>
	Cyprididae	<i>Potamocypris variegata</i>
	Cyprididae	<i>Eucypris pigra</i>
CLADOCERES	Indéterminé	
	Eurycercidae	<i>Alona guttata</i>
	Eurycercidae	<i>Alona quadrangularis</i>
	Eurycercidae	<i>Chydorus sphaericus</i>
EPHEMEROPTERES	Indéterminé	
	Baetidae	Indéterminé

	Baetidae	<i>Baetis</i>
	Caenidae	<i>Caenis</i>
	Heptageniidae	Indéterminé
	Heptageniidae	<i>Electrogena</i>
	Leptophlebiidae	<i>Habrophlebia</i>
	Leptophlebiidae	<i>Paraleptophlebia</i>
PLECOPTERES	Indéterminé	
	Taeniopterygidae	
	Perlodidae	
ODONATES	Gomphidae	
COLEOPTERES		
	Dryopidae	<i>Dryops</i>
	Dytiscidae	Indéterminé
	Elmidae	<i>Esolus lv.</i>
	Elmidae	<i>Esolus ad.</i>
	Elmidae	<i>Elmis</i>
	Elmidae	<i>Limnius lv.</i>
TRICHOPTERES	Larvule indéterminée	
	Hydropsychidae	<i>Hydropsyche</i>
	Hydroptilidae	<i>Hydroptila</i>
	Rhyacophilidae	<i>Hyporhyacophila</i>
	Rhyacophilidae	<i>Pararhyacophila</i>
	Rhyacophilidae	<i>Rhyacophila</i>
	Sericostomatidae	<i>Sericostoma</i>
DIPTERES		
	Ceratopogonidae	
	Chironomidae	<i>Tanytarsini</i>
	Chironomidae	<i>Chironomini</i>
	Chironomidae	<i>Orthoclaadiinae</i>
	Dolichopodidae	
	Empididae	
	Limoniidae	
	Psychodidae	
	Simuliidae	

ANNEXE 4 : LISTE DES PUBLICATIONS ET COMMUNICATIONS

1. PUBLICATIONS EN LIEN AVEC LA THESE

Premier auteur:

- **Descloux S., Datry T., Philippe M. and Marmonier P.** (2010). Comparison of different techniques to assess surface and subsurface streambed clogging with fine sediments. *International Review of hydrobiology*. 95(6): 520-540.

Co-auteur:

- **Nogaro G., Datry T., Mermillod-blondin F., Descloux S. and Montuelle B.** (2010). Influence of streambed sediment clogging on microbial processes of the hyporheic zone. *Freshwater biology*. 55: 1288-1302.

2. PRESENTATIONS ORALES EN LIEN AVEC LA THESE : COLLOQUES ET CONGRES

- **SEFS 2009**, Romania Sinaia. Effect of streambed clogging on benthic / hyporheic invertebrate assemblages in 3 French rivers. 16-20 august 2009.

- **ASLO/NABS 2010**, USA Santa Fe. Effect of streambed clogging on invertebrate assemblages. 6-12 June 2010.

DESCLOUX Stéphane

Le colmatage minéral du lit des cours d'eau : méthode d'estimation et effets sur la composition et la structure des communautés d'invertébrés benthiques et hyporhéiques. Résumé

L'apport de sédiments fins au cours d'eau est un phénomène naturel mais qui sous les effets de l'anthropisation peut devenir excessif et conduire à perturber le fonctionnement de l'hydrosystème. Cet apport excessif provoque le colmatage du lit des rivières et peut perturber les échanges hydriques, les processus biogéochimiques et les communautés d'invertébrés benthiques et hyporhéiques. D'un point de vue méthodologique, la mesure de la conductivité hydraulique dans le substrat permet d'obtenir une image du niveau de colmatage de la zone hyporhéique et le pompage Bou Rouch permet d'étudier qualitativement la faune hyporhéique. D'un point de vue biologique, les effets du colmatage sont un peu plus importants pour l'hyporhéos que pour le benthos notamment au niveau de la richesse taxonomique, des assemblages faunistiques et des traits biologiques.

Mots-clés

Sédiments fins, colmatage, conductivité hydraulique, estimation visuelle, pénétrométrie, carottage cryogénique, pompage Bou Rouch, bâtons, benthos, hyporhéos, traits biologiques.

Streambed clogging with fine sediment: assessment methods and effects on the composition and assemblages of the benthic and hyporheic invertebrates. Abstract

Fine sediment input to the streambeds is a natural phenomenon but in addition to the effects of human impacts may become excessive and lead to disruption of the functioning of the hydrosystem. This excessive intake causes the clogging of river beds and can disrupt water exchange, biogeochemical processes and benthic and hyporheic invertebrate communities. From a methodological point of view, measurement of hydraulic conductivity in the substratum provides a realistic picture of the clogging level of the hyporheic zone and the Bou Rouch pump a good sampling for a qualitative study of the hyporheic fauna. From a biological point of view, the clogging effects on the hyporheos are higher compared to the benthos regarding taxonomic richness, changes in faunal assemblages and biological traits.

Keywords

Fine sediment, clogging, colmatation, hydraulique conductivity, visual estimation, penetrometry, freeze coring, Bou Rouch pump, wooden stakes, benthos, hyporheos, biological traits.

Discipline

Ecologie

Intitulé et adresse des Laboratoires

Université Lyon 1 - CNRS, UMR 5023 - LEHNA, Laboratoire d'Ecologie des Hydrosystèmes Naturels et Anthropisés. Bât. Forel. F-69622 VILLEURBANNE Cedex France.

CEMAGREF, UR MALY, 3 bis quai Chauveau. F-69336 Lyon, France