



HAL
open science

Impacts des altérations hydrologiques sur les macroinvertébrés des cours d'eau alpins

Juliette Becquet

► **To cite this version:**

Juliette Becquet. Impacts des altérations hydrologiques sur les macroinvertébrés des cours d'eau alpins. Biodiversité. Université Claude Bernard - Lyon I, 2022. Français. NNT : 2022LYO10050 . tel-04047007

HAL Id: tel-04047007

<https://theses.hal.science/tel-04047007v1>

Submitted on 27 Mar 2023

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 DOCTORAT DE L'UNIVERSITE CLAUDE BERNARD LYON 1

**Ecole Doctorale N° 341
Evolution, Ecosystème, Microbiologie, Modélisation (E2M2)**

Discipline : Hydroécologie

Soutenue publiquement le 05/10/2022, par :
Juliette Becquet

Impacts des altérations hydrologiques sur les macroinvertébrés des cours d'eau alpins

Sous la direction de :

Nicolas Lamouroux, Directeur de recherche, INRAE
Sophie Cauvy-Fraunié, Chargée de recherche, INRAE
Anne Dos-Santos, Associée dirigeante, TERE0

Directeur de thèse
Co-directrice de thèse
Co-encadrante de thèse

Devant le jury composé de :

Andreas Bruder, Chercheur, SUPSI, Mendrisio (Suisse)
Christine Weber, Chercheure, Eawag, Kastanienbaum (Suisse)
Sylvain Dolédec, Professeur des Universités, Université Lyon 1
Evelyne Franquet, Professeure des Universités, Aix-Marseille Université
Michaël Ovidio, Chargé de cours, Université de Liège (Belgique)
Nicolas Lamouroux, Directeur de recherche, INRAE
Sophie Cauvy-Fraunié, Chargée de recherche, INRAE
Anne Dos-Santos, Associée dirigeante, TERE0

Rapporteur
Rapporteure
Examinateur
Examinatrice
Examinateur
Directeur de thèse
Invitée
Invitée

Université Claude Bernard – LYON 1

Président de l'Université	M. Frédéric FLEURY
Président du Conseil Académique	M. Hamda BEN HADID
Vice-Président du Conseil d'Administration	M. Didier REVEL
Vice-Président du Conseil des Etudes et de la Vie Universitaire	Mme Céline BROCHIER
Vice-Président de la Commission de Recherche	M. Petru MIRONESCU
Directeur Général des Services	M. Pierre ROLLAND

COMPOSANTES SANTE

Département de Formation et Centre de Recherche en Biologie Humaine	Directrice : Mme Anne-Marie SCHOTT
Faculté d'Odontologie	Doyenne : Mme Dominique SEUX
Faculté de Médecine et Maïeutique Lyon Sud - Charles Mérieux	Doyenne : Mme Carole BURILLON
Faculté de Médecine Lyon-Est	Doyen : M. Gilles RODE
Institut des Sciences et Techniques de la Réadaptation (ISTR)	Directeur : M. Xavier PERROT
Institut des Sciences Pharmaceutiques et Biologiques (ISBP)	Directeur : M. Claude DUSSART

COMPOSANTES & DEPARTEMENTS DES SCIENCES & TECHNOLOGIE

Département Génie Electrique et des Procédés (GEP)	Directrice : Mme Rosaria FERRIGNO
Département Informatique	Directeur : M. Behzad SHARIAT
Département Mécanique	Directeur M. Marc BUFFAT
Ecole Supérieure de Chimie, Physique, Electronique (CPE Lyon)	Directeur : M. Gérard PIGNAULT
Institut de Science Financière et d'Assurances (ISFA)	Directeur : M. Nicolas LEBOISNE
Institut National du Professorat et de l'Education	Directeur : M. Pierre CHAREYRON
Institut Universitaire de Technologie de Lyon 1	Directeur : M. Christophe VITON
Observatoire de Lyon	Directrice : Mme Isabelle DANIEL
Polytechnique Lyon	Directeur : M. Emmanuel PERRIN
UFR Biosciences	Administratrice provisoire : Mme Kathrin GIESELER
UFR des Sciences et Techniques des Activités Physiques et Sportives (STAPS)	Directeur : M. Yannick VANPOULLE
UFR Faculté des Sciences	Directeur : M. Bruno ANDRIOLETTI

Cette thèse CIFRE (convention industrielle de formation par la recherche) a été réalisée au sein du bureau d'études environnemental TEREEO et de l'institut de recherche INRAE.

TEREO

Alpespace – 427 Voie Thomas Edison
73800 Sainte-Hélène-du-Lac, France

INRAE (Institut national de recherche pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement)

Unité de recherche RiverLy, équipe EcoFlows
5 Rue de la Doua,
69100 Villeurbanne, France

Contact :

juliette.becquet@gmail.com
+33 6 47 08 21 87

Remerciements

Tout d'abord, je remercie Sophie pour m'avoir accompagnée tout au long de cette aventure. Ton encadrement bienveillant, ta pédagogie et ta réactivité m'ont poussée à donner le meilleur de moi, en m'apprenant la recherche tout en étant à l'écoute de mes avis. Un grand merci également à Nicolas, pour tes conseils précis, ta disponibilité et ta bienveillance, grâce auxquels je me suis toujours sentie soutenue. Je remercie Anne d'avoir rendu ce projet possible grâce à son goût pour la rigueur scientifique et l'innovation au sein de Tereo.

Je remercie les membres de mon comité de thèse – Maria-Cristina Bruno, Emmanuel Castella, Florent Arthaud, Sylvain Dolédec – d'avoir accepté de suivre l'avancée de mes travaux pendant trois ans. Merci à Christine Weber et Andreas Bruder d'avoir accepté de lire et évaluer ma thèse, ainsi qu'aux autres membres de mon jury – Michaël Ovidio, Evelyne Franquet, Sylvain Dolédec – pour l'ensemble des questions et discussions qui ont suivi ma soutenance.

Un grand merci à Bertrand, Maxence, Guillaume et Julien pour toutes les précieuses connaissances que vous m'avez apportées sur les macroinvertébrés, en m'accompagnant au laboratoire, sur le terrain, et pendant les analyses et interprétations des données. Merci également à Laura et Maxime pour votre aide en statistiques. Merci à Nils, Zoé, Bastien, Aurélien, Adrien, et toutes les personnes qui m'ont accompagnée sur le terrain. Merci à Anthony, Isabelle, Thomas et Antoine pour l'ensemble des données hydrologiques et glaciologiques (et les discussions qui vont avec) dont j'ai pu bénéficier.

Merci à Gaëtan pour m'avoir accompagnée sur ma première étude d'impact environnementale. Merci à Fabrice pour les photos en drone, ainsi que pour ton soutien et ton intérêt. Merci à Alice pour les magnifiques dessins, parfois imaginés ensemble à 22h au coin du feu. Merci Yannick pour les conversations profondes et ton écoute dans les moments difficiles. Merci à tous.tes les doctorant.e.s avec qui j'ai partagé mes réussites et mes difficultés en me sentant comprise : Clarisse, Manu, Mary, Luca, Teresa, Pierre-Louis, Mathis, Héloïse, Léo, Anaëlle ...

Merci Chloé pour ton soutien inconditionnel, depuis si longtemps. Merci Marina pour tes petites attentions qui m'ont beaucoup aidée en dernière année. Merci à ma famille de m'avoir toujours soutenue et encouragée, en particulier ma maman qui a répondu présente à tous mes appels, parfois quotidiens, sans savoir si ça allait être pour rire ou pour pleurer. Merci à mon chat Bonny d'avoir supporté mes câlins et moments de folie, sans rancune. Merci à ma bonne étoile de me guider depuis là-haut.

Merci à François de m'avoir envoyé l'offre de thèse au tout début, bien que je disais ne vouloir JAMAIS faire de thèse (et pourtant, qu'est-ce que je suis heureuse de l'avoir faite !). Parce que les mots et la place me manquent, je remercie toutes les personnes qui m'ont aidée ou inspirée pendant ces trois années (j'en ai sûrement oubliées). Je me sens extrêmement chanceuse d'avoir pu évoluer dans ces deux équipes, de Tereo et d'EcoFlows, et vous remercie infiniment pour tout ce que vous m'avez apporté.

Impacts des altérations hydrologiques sur les macroinvertébrés des cours d'eau alpins

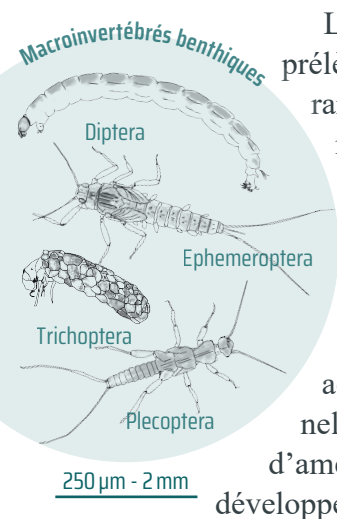
Résumé général de la thèse



Juliette Becquet. Thèse supervisée par Sophie Cauvy-Fraunié et Nicolas Lamouroux, INRAE, UR RiverLy, École Doctorale E2M2, Université Lyon 1. CIFRE avec le bureau d'études TERE0.

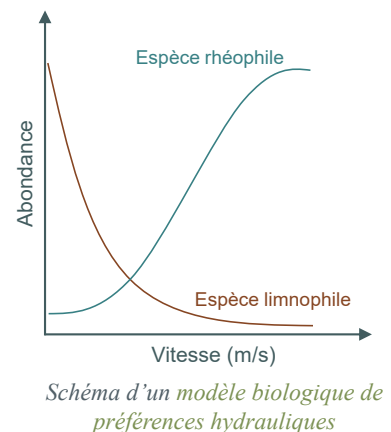
Contexte et objectifs

Le changement climatique auquel nous faisons face aujourd'hui est amplifié en milieux alpins, induisant de fortes modifications hydrologiques dans les cours d'eau de montagne. La diminution de la couverture neigeuse réduit les écoulements printaniers de fonte nivale, et la disparition des glaciers réduit les débits estivaux^[1]. L'augmentation des températures exacerbe également les tensions liées aux usages de l'eau en montagne, comme les besoins en eau potable ou la production de neige artificielle pour le secteur du tourisme hivernal. La construction de centrales hydroélectriques dans les Alpes, « château d'eau de l'Europe », est également en plein essor dans le contexte politique actuel de réduction des gaz à effets de serre.



La gestion de la ressource en eau est donc cruciale en montagne, alors que l'ensemble de ces prélèvements menace le maintien de la fonctionnalité des écosystèmes alpins, particulièrement rares et fragiles. Les rivières alpines présentent une grande diversité de conditions environnementales, avec des caractéristiques hydrologiques, morphologiques et physico-chimiques très variables selon l'origine de l'eau (fonte glaciaire ou nivale, pluie, source). Elles abritent une faune aquatique adaptée à ces conditions particulières, dont font partie les macroinvertébrés benthiques^[2]. Ces organismes constituent la clé de voûte du fonctionnement des rivières en étant la proie de nombreux prédateurs et en recyclant la matière organique. En plus de participer à l'effondrement global de la biodiversité, leur déclin peut engendrer localement des réactions en chaîne d'eutrophisation des cours d'eau. La diversité de leurs exigences habitationnelles en font également d'excellents indicateurs de la qualité des rivières. Il est donc important d'améliorer nos connaissances sur les macroinvertébrés alpins et leurs facteurs de contrôle, afin de développer des outils adaptés à la gestion des rivières alpines.

L'estimation des débits écologiques permet d'évaluer et d'atténuer l'impact des altérations hydrologiques : ils désignent la quantité, saisonnalité et qualité des débits nécessaires à la durabilité des écosystèmes d'eau douce et aux besoins et bien-être des hommes qui en dépendent. Parmi les outils disponibles pour les calculer, la **méthode des microhabitats** couple un **modèle hydraulique** avec un **modèle biologique**^[3]. Le **premier** prédit la distribution en fréquence des habitats hydrauliques (caractérisés par la contrainte au fond, la vitesse d'écoulement et la hauteur d'eau) à différents débits ; le **second** décrit la variation d'abondance des espèces en fonction des habitats hydrauliques. Ce couplage permet d'estimer la disponibilité en habitats hydrauliques pour les espèces à différents scénarios hydrologiques du cours d'eau. Le **modèle d'habitats hydrauliques** est largement utilisé dans le monde sur les poissons, et a été développé sur les macroinvertébrés uniquement en rivière de plaine. Il est donc urgent de l'adapter aux rivières alpines, souvent apiscicoles et abritant des communautés benthiques particulières.



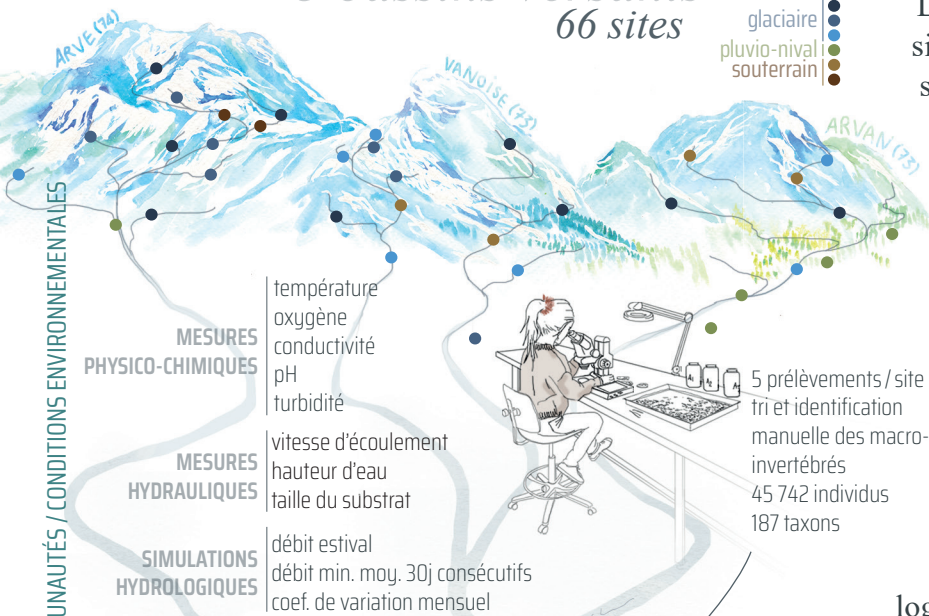
Pour répondre à l'ensemble de ces enjeux, ma thèse vise à : 1) identifier les conditions environnementales structurant les communautés alpines de macroinvertébrés, 2) développer des **modèles de préférences hydrauliques** sur des espèces clés de macroinvertébrés, 3) mettre en œuvre les nouveaux **modèles d'habitats hydrauliques** spécifiques aux cours d'eau alpins en les appliquant au niveau d'une centrale hydroélectrique d'altitude.

[1] Milner A.M., Khamis K., Battin T.J., et al. (2017). Glacier shrinkage driving global changes in downstream systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114, 9770–9778.
[2] Khamis K., Brown L.E., Hannah D.M., et al. (2016). Glacier-groundwater stress gradients control alpine river biodiversity. *Ecohydrology* 9, 1263–1275. [3] Lamouroux N., Augéard B., Baran P., et al. (2018). Débits écologiques : la place des modèles d'habitat hydraulique dans une démarche intégrée. *Hydroécologie Appliquée* 20, 1–27.

Méthodes

3 bassins versants 66 sites

glaciaire
pluvio-nival
souterrain



1. LIENS COMMUNAUTÉS / CONDITIONS ENVIRONNEMENTALES

2. MODÈLES DE PRÉFÉRENCES HYDRAULIQUES

3. APPLICATION

MESURES
PHYSICO-CHIMIQUES

MESURES
HYDRAULIQUES

SIMULATIONS
HYDROLOGIQUES

analyses multivariées
et modélisations

5 prélèvements / site
tri et identification
manuelle des macro-
invertébrés
45 742 individus
187 taxons

5 sites

30 prélèvements / site
31 130 individus
114 taxons

modélisations

2 sites

COMMUNAUTÉS
OBSERVÉES
13 dates
5 prélèvements / site

COMMUNAUTÉS
MODÉLISÉES
méthode des
microhabitats

amont

aval



Principaux résultats et discussion

La première étude se base sur 330 prélèvements simultanés de macroinvertébrés issus de 3 bassins-versants à influence glaciaire variable. Nous avons mis en évidence une co-structure significative et transférable entre les conditions environnementales et la composition des communautés. Les modèles réalisés sur 23 taxons montrent qu'une forte turbidité de l'eau impacte négativement 83% d'entre eux, en réduisant la production primaire et la capacité de filtration des organismes^[4]. La température de l'eau impacte 39% des taxons modélisés, et les forts débits estivaux et vitesse d'écoulement impactent 43% des taxons, montrant l'importance de l'hydrologie et de l'hydraulique dans la répartition des macroinvertébrés à l'échelle du bassin-versant.

C'est ce que confirme une deuxième étude à l'échelle du microhabitat, basée sur 150 prélèvements, dans laquelle nous avons développé des **modèles de préférences hydrauliques** pour 41 taxons. La moitié d'entre eux ont une réponse à la fois significative à la contrainte au fond et la vitesse d'écoulement, et transférable entre différents types de rivières^[5]. Majoritairement rhéophiles, ces taxons seront donc les plus impactés par les altérations hydrologiques.

Les nouveaux **modèles d'habitats** ont été appliqués au niveau d'une centrale hydroélectrique située à 1,500 m. Grâce à 130 prélèvements réalisés depuis 2018, nous montrons que les changements d'habitats hydrauliques peuvent en partie expliquer des plus faibles abondances de macroinvertébrés observées à l'aval après la mise en service de la centrale, et que des effets de facteurs environnementaux rendent l'interprétation complexe.

Perspectives

Une des perspectives majeures de ma thèse est de contribuer à l'estimation des impacts écologiques futurs du changement climatique. Des simulations hydrologiques réalisées dans le bassin-versant de l'Arvan à l'horizon 2100 montrent une forte modification des régimes hydrologiques liée à la disparition de l'apport en eau de fonte glaciaire, avec notamment une diminution des débits moyens, et des étiages estivaux plus marqués. Cela induira une augmentation des températures, défavorisant les taxons cryophiles^[6], ainsi que des changements d'habitats hydrauliques disponibles (diminution des vitesses et hauteurs d'eau), impactant négativement 23% des 39 taxons de macroinvertébrés dominants dans les cours d'eau alpins qui ont une réponse à l'hydraulique significative et rhéophile. L'utilisation des modèles d'habitats hydrauliques spécifiques aux cours d'eau alpins permettra de confronter les modifications d'habitats hydrauliques liés au changement climatique avec celles liées aux prélèvements d'eau, et ainsi d'intégrer les effets du changement climatique dans les scénarios de gestion des petites centrales hydroélectriques d'altitude.

[4] Jones J.I., Murphy J.F., Collins A.L., et al. (2012). The impact of fine sediment on macroinvertebrates. *River Research and Applications* 28, 1055–1071. [5] Forcellini M., Plichard L., Dolédec S., et al. (2022). Microhabitat selection by macroinvertebrates: generality among rivers and functional interpretation. *Journal of Ecohydraulics* 7, 28–41. [6] Launay B., Barnasson J., Becquet J., et al. (2021). Découverte d'une nouvelle population de *Rhithrogena delphinensis* Sowa & Degrange, 1987, dans le massif des Arves, et compléments à la description de la larve (Ephemeroptera, Heptageniidae). *Bulletin de La Société Entomologique de France* 126, 401–420.

General abstract

In recent decades, rapid hydrological changes have occurred in alpine catchments due to the combined effects of climate change and water abstraction, with major implications on aquatic biodiversity. While the diminution of seasonal snow cover reduces meltwater flow in spring, glacier shrinkage leads to a significant decrease in annual glacier runoff, especially in summer. The reduction of the meltwater contribution to streamflow at both the stream and the catchment scales also modifies stream environmental conditions (e.g. turbidity, temperature). Quantifying the relative effects of all environmental variables on aquatic communities is required to predict the ecosystem responses to hydrological alterations. To date, no study examined simultaneously the effects of physico-chemistry, hydraulics, and hydrology on the distribution of alpine communities, in particular macroinvertebrates. Impacts of flow alterations can be mitigated by implementing environmental flows, defined as the quantity, timing and quality of water flows required to sustain river ecosystems while satisfying societal needs. Among existing tools, hydraulic habitat models allow predicting changes in habitat suitability for aquatic species under different flow scenarios. They couple hydraulic models of stream reaches with hydraulic preference models relating the abundance of species to microhabitat hydraulics. Initially developed for fish, hydraulic preference models have never been adapted to alpine, often fishless, streams. It is urgent to develop new hydraulic preference models on alpine species to assess the impact of flow alterations on alpine stream ecosystems. This thesis aims to: (1) identify the main environmental drivers structuring alpine macroinvertebrate communities at the catchment scale, (2) develop hydraulic preference models on key macroinvertebrate species, (3) apply the new alpine hydraulic habitat models to a case study of a small hydropower plant in the Alps. In a first study based on 66 stream sites within three alpine catchments with different glacial influences, models performed on 23 taxa indicated that high turbidity had significant negative effect in 83% of models, and high flow velocity and summer flow had significant (mainly negative) effect in 43% of models. In a second study based on 30 microhabitats samples in five alpine streams, we developed hydraulic preference models for 41 taxa. Half of them had significant response to shear stress and flow velocity, with a good degree of transferability among all types of streams. At least 23% of the most abundant species were rheophilic in alpine streams, thereby threatened by flow reduction, including the glacial stream specialists which will be also affected by glacier retreat. In a third study based on 13 sampling dates (2018-2021) upstream and downstream the intake of a small hydropower plant located at 1,500 m a.s.l., we applied the new alpine hydraulic habitat models, and showed that changes in hydraulic habitats partly explained the lower macroinvertebrate abundances observed in the by-passed reach. Understanding the relationships between macroinvertebrate spatial distribution and environmental variables at both catchment and microhabitat scales helps to predict how communities will be affected by habitat alterations, and thus allow a better management of water resources in the mountains to mitigate the impacts on the alpine biodiversity.

Publications

Becquet, J., Lamouroux, N., Condom, T., Gouttevin, I., Forcellini, M., Launay, B., Rabatel, A., Cauvy-Fraunié, S. (In press). Macroinvertebrate distribution associated with environmental variables in alpine streams. *Freshwater Biology*.

Launay, B., Barnasson, J., **Becquet, J.**, Brulin, M., Cauvy-Fraunié, S., Forcellini, M. (2021). Découverte d'une nouvelle population de *Rhithrogena delphinensis* Sowa & Degrange, 1987, dans le massif des Arves, et compléments à la description de la larve (Ephemeroptera, Heptageniidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 126, 401–420. DOI: 10.32475/bsef_2218

Becquet, J., Lamouroux, N., Forcellini, M., Cauvy-Fraunié, S. (Under review). Modelling macroinvertebrate hydraulic preferences in alpine streams. *Hydrological Processes*.

Becquet, J., Lamouroux, N., Lemoine, A., Gouttevin, I., Dumarski, N., Cauvy-Fraunié, S. (In preparation). Modélisation de l'habitat hydraulique des macroinvertébrés en cours d'eau alpin : nouveaux modèles et application sur le torrent de l'Arvan.

Conférences

Becquet, J., Cauvy-Fraunié, S., Lamouroux, N., Forcellini, M. (September 11 – 15th, 2022). Macroinvertebrate hydraulic preference models: a tool for predicting and mitigating the impacts of water abstractions in mountain streams. *International Mountain Conference (IMC)*, Innsbruck. Poster.

Becquet, J., Cauvy-Fraunié, S., Lamouroux, N., Forcellini, M. (August 28th – September 2nd, 2022). Macroinvertebrate hydraulic preference models: a tool for predicting and mitigating the impacts of water abstractions in mountain streams. *INTECOL 2022*, Geneva. Oral presentation.

Forcellini, M., Plichard, L., Dolédec, S., Méricoux, S., Olivier, J. M., Cauvy-Fraunié, S., **Becquet, J.**, Lamouroux, N., Lecoarer, Y. (July 4 – 8th, 2022). Modelling macroinvertebrate microhabitat selection for e-flow assessment. *I.S.Rivers*, Lyon. Poster (Annexe 1).

Lemoine, A., Gouttevin, I., Condom, T., Cauvy-Fraunié, S., **Becquet, J.**, Bolibar, J., Rabatel, A. (May 29th – June 3rd, 2022). Nivo-glaciological changes in Alpine catchments: impacts on hydrological regimes and aquatic ecosystems. *Scientific Assembly of the International Association of Hydrological Sciences (IAHS)*, Montpellier. Oral presentation.

Becquet, J. (23 septembre 2021). Impact de l'altération hydrologique sur les écosystèmes aquatiques de montagne dans les Alpes françaises. *Société Hydrotechnique de France*, Colloque HydroES – L'hydroélectricité, un catalyseur de la transition énergétique en Europe, Lyon. Concours de pitch (1^{er} prix). Replay : <https://riverly.inrae.fr/Actualites/2-doctorants-de-RiverLy-recompenses>

Becquet, J., Lamouroux, N., Condom, T., Gouttevin, I., Forcellini, M., Launay, B., Cauvy-Faunié, S. (July 29th, 2021). Environmental drivers of macroinvertebrate communities in alpine catchments. *Symposium for European Freshwater Sciences (SEFS 12)*, online. Oral presentation.

Becquet, J., Lamouroux, N., Condom, T., Gouttevin, I., Forcellini, M., Launay, B., Cauvy-Faunié, S. (May 23 – 27th, 2021). Hydrological and environmental drivers of macroinvertebrate communities in alpine catchments. *Society for Freshwater Science (SFS annual meeting)*, online. Oral presentation. Replay: https://www.youtube.com/watch?v=_ez2QpnPx9U

Vulgarisation

Becquet, J. (23 mars 2022). Là-haut sur la montagne... Impact écologique des altérations hydrologiques : exemple des centrales hydroélectriques sur les macroinvertébrés benthiques dans les Alpes. *École Universitaire de Recherche H2O'Lyon, École Urbaine de Lyon, Réseaux Rivières TV*, Semaine de l'eau 2022, Les pieds dans l'eau #3 : du laboratoire au terrain partageons nos savoirs, en ligne. Présentation orale.

Becquet, J. (30 septembre 2021). Les microcentrales hydroélectriques : quels risques pour la biodiversité ? *Sorbonne Université, Institut de la Transition Énergétique*, Atelier de travail collaboratif, Comment allier production d'énergies renouvelables et biodiversité ? Paris. Présentation orale.

Becquet, J. (3 septembre 2019). Thèse CIFRE à TERE0 2019-2022 : Impact de l'altération hydrologique sur les écosystèmes aquatiques de montagne dans les Alpes françaises. Article sur le site internet du bureau d'études TERE0. Disponible ici : <https://www.tere0-eren.fr/these-cifre-a-tere0-2019-2022/>

Becquet, J. (28 août 2019). Impacts des microcentrales hydrauliques sur les organismes de rivières. *La radio ram05*, Le Mag'. Interview 30'. Replay disponible ici :

<https://ram05.fr/podcasts/le-mag/juliette-becquet-impacts-des-micro-centrales-hydrauliques-sur-les-organismes-de-rivieres>

Travaux supplémentaires

Cauvy-Fraunié, S., Lamouroux, N., Forcellini, M., **Becquet, J.**, Launay, B., Gouttevin, I., Condom, T., Rabatel, A., Bolibar, J., Lemoine, A., Malard, F. (2022). Évolution des écosystèmes aquatiques alpins dans un contexte de changement climatique et d'augmentation des pressions anthropiques. Zone Atelier Bassin du Rhône, Agence de l'eau Rhône Méditerranée Corse.

Réalisation d'une peer-review pour le journal *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* (novembre 2021).

Participation à l'encadrement de Nils Dumarski durant son stage de Master 2 Sciences de l'Eau, Domaine STS-SHS, Université Lumière Lyon 2 (février – août 2021). Caractérisation de la réponse des communautés de macroinvertébrés benthiques à l'installation de deux microcentrales hydroélectriques en cours d'eau alpins.

Réalisation et suivi d'une étude d'impact environnemental (volet hydrobiologique) d'une microcentrale hydroélectrique avec le bureau d'études TERE0 (janvier 2019 – février 2022).

Formations

MOOC Éthique de la recherche, Université de Lyon, France Université Numérique (juillet 2021, 15 h).

Risques et préventions pour travaux aux abords de l'eau et milieux aquatiques, PB Consulting, Saint-Pierre-de-Bœuf (mai 2019, 14 h).

Modèles d'habitat et aide à la détermination des débits minimum, Office français de la biodiversité, INRAE, Sarcey (octobre 2019, 21 h).

Tables des matières

INTRODUCTION.....	21
1. L'écosystème des cours d'eau alpins	23
2. Les altérations hydrologiques dans les Alpes.....	32
3. Atténuation des impacts	38
4. Enjeux et objectifs de la thèse	41
Références	45
CHAPITRE 1	59
PARTIE 1	61
1. Introduction	64
2. Methods.....	66
3. Results	74
4. Discussion	81
References	85
PARTIE 2	93
CHAPITRE 2	115
1. Introduction	118
2. Materials and methods.....	120
3. Results	126
4. Discussion	132
References	137
CHAPITRE 3	145
1. Introduction	148
2. Méthodes	150
3. Résultats	156
4. Discussion	164
Références	167
CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES	173
1. Les cours d'eau alpins : des écosystèmes particuliers.....	175
2. Impacts des altérations hydrologiques.....	182
3. Le modèle d'habitats hydrauliques comme outils d'atténuation des impacts	188

Références	190
ANNEXES	197
Annexe 1	199
Annexe 2	201
Annexe 3	208
Annexe 4	260

*« Down by the water the riverbed
Somebody calls you somebody says
Swim with the current and float away
Down by the river every day »*

Agnès Obel, Riverside

INTRODUCTION



Figure 1: Torrent de Saint-Pierre, Vallouise-Pelvoux, Hautes-Alpes, 27/05/2020 (J. Becquet)

1. L'écosystème des cours d'eau alpins

1.1. Les milieux alpins

Les écosystèmes alpins font partie des milieux les plus fascinants au monde, notamment en raison de la beauté de leurs paysages et des conditions environnementales extrêmes auxquelles la faune et la flore doit survivre. Prenant son étymologie du latin « *albus* » signifiant blanc, en référence aux sommets des Alpes du Nord de l'Italie (Löve, 1970), le terme « alpin » désigne dans le langage courant les régions montagneuses, y compris les vallées et les villages. Néanmoins, il existe une multitude de définitions pour désigner les milieux de montagne (Debarbieux, 2001), basées sur des critères géographiques ou sur les types de végétation (Nagy & Grabherr, 2009). Les écosystèmes alpins sont généralement définis comme se trouvant au-dessus de la limite des arbres (« *treeline* » en anglais, pouvant varier de quelques centaines de mètres d'altitude proche des pôles à plus de 4 000 m à proximité de l'équateur ; Körner, 2003). Ils comprennent également des zones recouvertes de glaciers lorsque les conditions climatiques et topographiques permettent l'accumulation de neige sur plusieurs années, se

transformant ainsi en glace (Benn & Evans, 2014). Répartis dans le monde entier, les glaciers recouvrent environ 10% de la surface terrestre de la Terre : 9.5% sont représentés par les calottes glaciaires du Groenland et de l'Antarctique, et 0.5% par les glaciers de montagne (IPCC, 2019 ; Milner, Brown & Hannah, 2009). Dans les Alpes européennes, la majorité des glaciers se trouvent au-delà de 2,600 m d'altitude (Hoelzle et al., 2007), et leur superficie totale est estimée, en 2015, à environ 1,800 km², dont 227 km² en France (Paul et al., 2020).

Malgré la grande diversité des écosystèmes alpins dans le monde, quelques caractéristiques climatiques sont communes à tous les milieux alpins (Körner, 2003). D'une part, comme la pression atmosphérique diminue en altitude, la pression partielle en oxygène dans l'atmosphère (e.g. 21.2 kPa au niveau de la mer contre 14.6 kPa à 3 000 m à 10°C), et par conséquent dans les milieux aquatiques est plus faible (Birrell et al., 2020). D'autre part, la température de l'air diminuant également avec l'altitude ; d'environ 0.45°C par 100 m dans les régions continentales comme les Alpes, avec des fortes variations diurnes (e.g. 5°C à 15°C à 3 000 m en zone tempérée ; Lauscher, 1966), ces milieux alpins constituent des refuges thermiques aussi bien pour les organismes terrestres qu'aquatiques (Stefan & Preud'homme, 1993). Localement, les conditions environnementales peuvent être extrêmement variables en altitude puisqu'elles résultent des interactions entre les reliefs, l'orientation, les vents, les radiations solaires et les précipitations. Par exemple, le relief influence notamment la distribution des précipitations pluviales et neigeuses, et la pente modifie l'angle d'incidence des radiations solaires et du vent avec des répercussions sur la température du sol, l'évapotranspiration et la couverture neigeuse (Bowman & Seastedt, 2001 ; Körner, 2003 ; Nagy & Grabherr, 2009).

1.2. Hydrologie et physico-chimie des cours d'eau alpins

Les cours d'eau alpins, composante essentielle des écosystèmes d'altitude, présentent des conditions environnementales particulières découlant de la géographie et du climat alpins. Par rapport aux cours d'eau de plaine, ils présentent généralement des températures froides (généralement comprises entre 0 et 12°C), des pentes élevées, des substrats grossiers (galets, blocs) au fond du lit liés à l'instabilité morphologique des versants, et des écoulements turbulents favorisant l'oxygénation de l'eau (Ward, 1994). De plus, l'apport en matière organique allochtone résultant de la végétation riveraine diminue avec l'altitude générant des écosystèmes oligotrophes. Selon, l'origine de l'eau, les cours d'eau alpins présentent des caractéristiques hydrologiques et physico-chimiques différentes. On distingue les rivières à influence glaciaire, les rivières pluvio-nivales, et les sources (Ward, 1994 ; Brown, Hannah & Milner, 2003, 2009).

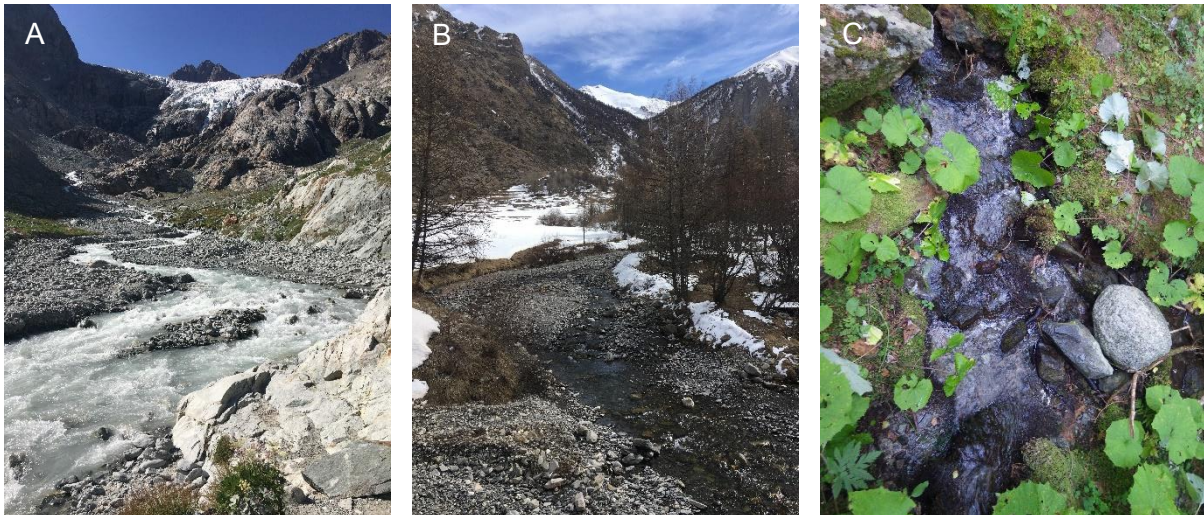


Figure 2 : Exemples de cours d'eau appartenant aux différentes catégories. (A) Forte influence glaciaire (torrent du Glacier Blanc, Hautes-Alpes, 31/07/2019), (B) Pluvio-nival (torrent de Crévoux, Hautes-Alpes, 17/03/2021), (C) Source résurgente (aval Mer de Glace, Haute-Savoie, 26/08/2017).

1.2.1. Les cours d'eau glaciaires

Dans les Alpes, les rivières glaciaires (i.e. alimentées par l'eau de fonte glaciaire, Figure 2A) présentent un régime hydrologique caractérisé par une augmentation du débit en été (juillet / août), lorsque la fonte glaciaire est maximale, et des bas débits en hiver (Figure 3A ; Bard et al., 2015). Pendant la période d'ablation, les rivières glaciaires présentent aussi des variations diurnes importantes liées à l'augmentation de la fonte glaciaire l'après-midi et à la diminution de la fonte glaciaire la nuit (Milner & Petts, 1994 ; Hannah, Gurnell & McGregor, 1999 ; Robinson et al., 2016). D'un point de vue physico-chimique, les rivières glaciaires sont caractérisées par des faibles températures, qui ne dépassent généralement pas 4°C à proximité immédiate du glacier et peuvent augmenter plus bas en altitude en fonction des apports hydrologiques, de la hauteur d'eau et de la couleur du substrat (Smith et al., 2001 ; Uehlinger, Malard & Ward, 2003). De plus, le meulage mécanique du substrat rocheux par les glaciers libère des farines glaciaires qui génèrent des fortes concentrations de matières en suspensions (MES) dans les cours d'eau (Clarke, 2005) et ainsi une forte turbidité, avec des valeurs généralement supérieures à 30 NTU, excepté durant l'étiage hivernal (Milner & Petts, 1994).

1.2.2. Les cours d'eau pluvio-nivaux

Les rivières pluvio-nivales sont alimentées par la fonte des neiges et les précipitations (Figure 2B). Dans les Alpes, la période de fonte des neiges au printemps, entre mars et juin, induit une forte augmentation des débits (Figure 3B). Pendant cette période, des variations hydrologiques diurnes

importantes, caractérisées par une augmentation des débits l'après-midi, peuvent également être observées en raison de l'accélération de la fonte des neiges l'après-midi (Brown et al., 2003). De plus, on observe généralement une augmentation des débits en automne, liée à des pluies plus importantes à cette période (Brugnara et al., 2012). Des événements pluvieux intenses plus imprévisibles peuvent aussi engendrer ponctuellement de fortes variations journalières (Brown et al., 2003). Enfin, de par leur dépendance aux précipitations et à la fonte des neiges, les cours d'eau à régime pluvio-nival peuvent également présenter un régime intermittent, avec des périodes d'assecs hivernaux et/ou estivaux (Ward, 1994). En milieu alpin, les températures des rivières pluvio-nivales sont généralement comprises entre 0 et 12°C, diminuant en hiver et pendant la fonte nivale, et augmentant en été (Ward, 1994 ; Brown et al., 2003 ; Hannah et al., 2007).

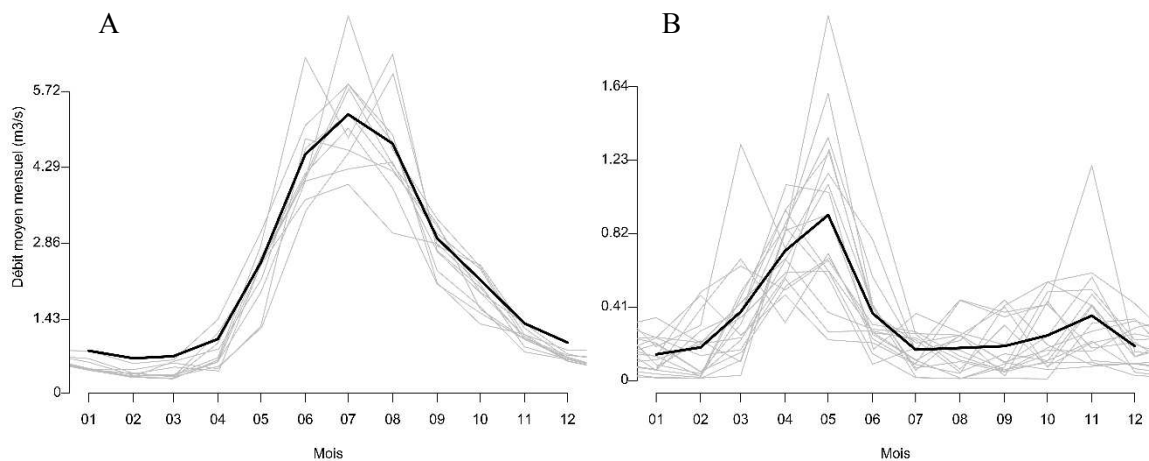


Figure 3 : Régimes hydrologiques glaciaire (A) et pluvio-nival (B). Débits moyens mensuels moyens (lignes noires) et pour chaque année (lignes grises) entre 1992 et 2012, issus de simulations hydrologiques (modèle J2000 ; Krause, 2002) au niveau du torrent de Lognan, Haute-Savoie (A), et du ruisseau de la Combe des Mortes, Savoie (B).

1.2.3. Les sources

Les sources sont des résurgences d'écoulements sous-terrain (Figure 2C), qui peuvent être dues à la présence d'une couche pédologique imperméable, comme cela peut être le cas par exemple en aval des moraines glaciaires (T. Condom, hydrologue des cours d'eau alpins, IGE, Grenoble, communication personnelle). Les débits et la température des sources varient relativement peu au cours du temps (Brown et al., 2003). Filtrées durant leur écoulement sous-terrain, les eaux de source sont généralement caractérisées par une très faible turbidité et une forte conductivité, pouvant varier selon la nature du substrat traversé (Ward et al., 1999).

1.3. La biodiversité des cours d'eau alpins

1.3.1. Les communautés aquatiques

Comme pour tout écosystème, l'étude de la biodiversité des rivières alpines peut se faire à plusieurs niveaux d'organisation : la métacommunauté, la communauté, la population et l'individu (Figure 4). La métacommunauté est un ensemble de communautés locales, reliées entre elles par des mécanismes de dispersion des espèces qui les composent (Leibold et al., 2004). En montagne, elle peut être considérée par exemple à l'échelle d'un bassin-versant. La communauté désigne un groupe d'individus de plusieurs espèces différentes vivant dans un même espace géographique, comme un tronçon de rivière, et à un moment donné. Sa composition résulte de l'interaction entre des facteurs régionaux, tels que la capacité de dispersion des espèces, et des facteurs locaux, tels que les conditions environnementales du milieu et les interactions entre espèces (Brown et al., 2011). Enfin, la population correspond à l'ensemble des individus d'une même espèce.

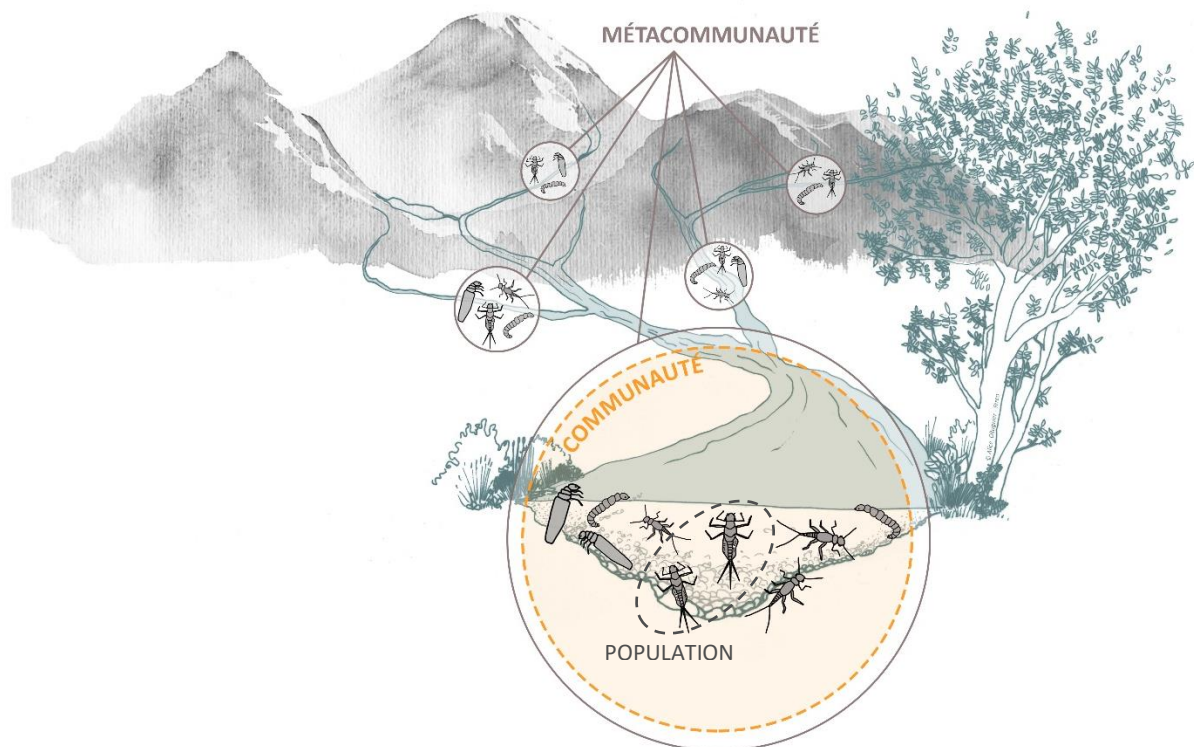


Figure 4 : Représentation schématique des niveaux d'organisation pour l'étude de la biodiversité – exemple pour les macroinvertébrés à l'échelle d'un bassin-versant de montagne (Réalisation A. Ollagnier).

L'ensemble des conditions environnementales particulières des cours d'eau alpins (e.g. faibles températures, forte variabilité des débits) représente un filtre environnemental structurant pour les organismes aquatiques (Kraft et al., 2015 ; Tolonen et al., 2018). Les réseaux hydrographiques alpins

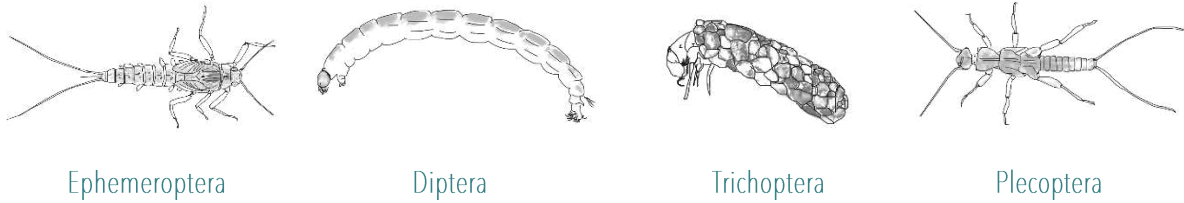
composés d'un assemblage des différents types de rivières génèrent une forte hétérogénéité spatio-temporelle des habitats sur des faibles distances (Khamis et al., 2016). Pour ces raisons, les écosystèmes des cours d'eau alpins abritent une biodiversité typique et présentent une forte β -diversité (variabilité spatiale de la diversité) (Robinson et al., 2010 ; Jacobsen & Dangles, 2011 ; Cauvy-Fraunié et al., 2015 ; Hotaling et al., 2019). Les communautés aquatiques sont composées de micro-organismes (e.g. champignons, bactéries, protozoaires, microarthropodes ; Receveur, Fenoglio & Benbow, 2020), d'algues (e.g. diatomées, macrophytes ; Rott et al., 2006 ; Abati et al., 2016), de macroinvertébrés (Merritt, Cummins & Berg, 2017) et de poissons, généralement top-prédateurs. En torrent alpin, la truite commune (*Salmo trutta* (Linnaeus, 1758)) est l'espèce piscicole dominante, dont le cycle de développement nécessite des eaux fraîches (ne dépassant pas 13°C pour les œufs dont l'incubation a lieu en hiver ; Elliott & Elliott, 2010) et une forte concentration en oxygène dissous (> 7 mg/L) (Puissauve, Legros & Poulet, 2015). Néanmoins, dans les cours d'eau où les températures peuvent descendre très bas, présentant une forte granulométrie et une forte pente, cela ne permet plus l'établissement de populations fonctionnelles de truites (Vincent & Miller, 1969). Il reste possible d'en rencontrer en cas d'alevinage régulier.

1.3.2. Le cas des macroinvertébrés benthiques

1.3.2.1. Définition et communautés alpines

Les macroinvertébrés benthiques désignent l'ensemble des organismes invertébrés visibles à l'œil nu et évoluant au niveau du benthos, i.e. au fond du lit de la rivière. Il s'agit de larves et nymphes d'insectes, de mollusques, crustacés, vers. Leur taille minimale considérée peut varier selon les pays et les études (Buss et al., 2015). Dans ma thèse, je fais référence aux organismes dont la taille est supérieure à 0.25 mm (Rosenberg & Resh, 1993). L'étude des macroinvertébrés nécessite une identification taxonomique des individus, à l'ordre, la famille, la sous-famille, le genre ou au mieux à l'espèce, qui peut se baser sur des critères morphologiques (sous la loupe ou microscope) ou moléculaires (ADN). En parallèle, la caractérisation de leurs traits fonctionnels (e.g. moyen de locomotion, résistance aux courants, appareil) permet de comprendre les processus par lesquels les conditions environnementales de leur milieu les filtrent (Statzner et al., 2001). Dans les rivières glaciaires, les liens entre les traits fonctionnels liés à la façon de se nourrir, de se déplacer et de s'attacher aux substrats, et les conditions limitantes (liées à la forte turbidité, aux faibles températures et aux forts courants) ont été en partie étudiés (Snook & Milner, 2002; Füreder, 2007; Brown et al., 2018) mais leur analyse nécessite d'être approfondie, notamment dans les autres types de rivières alpines.

INTRODUCTION



Aussi, il existe un nombre considérable d'études écologiques sur la distribution longitudinale des macroinvertébrés le long des rivières glaciaires, avec en particulier les études menées par A. Milner en 1987, pionnier sur cette thématique. Réalisées à travers le monde, les études montrent généralement des communautés avec une faible richesse spécifique (Jacobsen et al., 2014) et souvent dominées par les Diamesinae (Diptera) à proximité des glaciers (Lods-Crozet et al., 2001). Puis au fur et à mesure que les apports en eaux de pluie, de fonte nivale ou souterraines augmentent, les conditions d'habitat deviennent favorables à des communautés benthiques plus diversifiées, comprenant des Baetidae (Ephemeroptera), des Nemouridae (Plecoptera), des Rhyacophilidae (Trichoptera) et d'autres taxons de la famille des Chironomidae (Diptera), tels que la sous-famille Orthoclaadiinae (Figure 5) (Milner et al., 2001a). À l'échelle du bassin versant, les réseaux hydrographiques alpins forment une mosaïque diversifiée d'habitats qui génère ainsi une grande variabilité spatiale dans la structure des communautés benthiques (Khamis et al., 2016).

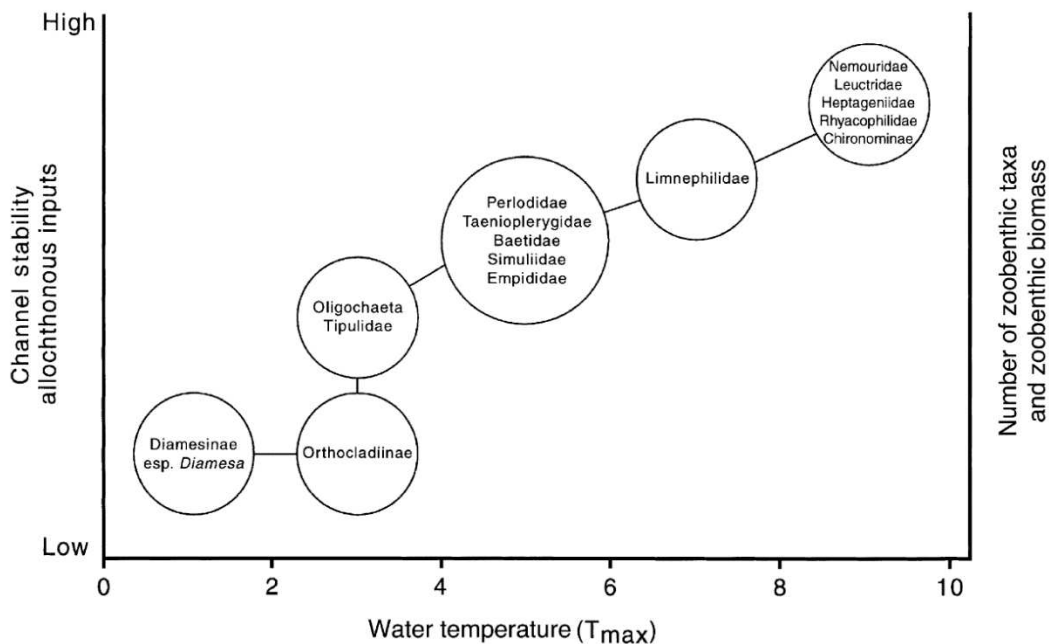


Figure 5: Distribution des macroinvertébrés le long d'un gradient d'influence glaciaire (Milner et al., 2001a)

1.3.2.2. Enjeux liés aux macroinvertébrés

De nombreuses études se sont intéressées aux liens existants entre certaines variables environnementales et les communautés ou les populations de macroinvertébrés dans les bassins-versants alpins. Par exemple, Castella et al. (2001) ont identifié la température de l'eau comme le principal facteur explicatif de la richesse spécifique et de la composition des communautés dans les rivières à influence glaciaire, et Petts & Bickerton (1994) ont montré que la turbidité est généralement défavorable aux macroinvertébrés. D'autres études se sont intéressées aux effets des conditions hydrauliques (e.g. vitesse d'écoulement, hauteur d'eau ; Motta-Díaz & Vimos-Lojano, 2020) et hydrologiques (Fornaroli et al., 2019 ; Meißner, Sures & Feld, 2019 ; Larsen et al., 2021) sur la composition des communautés. Néanmoins à ce jour, aucune étude ne s'est intéressée simultanément aux effets de la physico-chimie, des caractéristiques hydrauliques et du régime hydrologique sur la distribution des communautés alpines de macroinvertébrés. À ce jour, il n'y a donc toujours pas de compréhension globale des principaux moteurs de la composition des communautés de macroinvertébrés à l'échelle du bassin-versant. D'un point de vue fondamental, il est donc important d'améliorer les connaissances aussi bien sur les taxons dominants que sur les taxons rares de macroinvertébrés alpins, et d'identifier les principaux facteurs environnementaux explicatifs de la composition des communautés de macroinvertébrés dans les bassins-versants de montagne.

D'autre part, l'amélioration de notre compréhension des liens existants entre les communautés alpines de macroinvertébrés et les conditions environnementales est nécessaire afin de mieux protéger les écosystèmes des cours d'eau alpins, et les services écosystémiques qui en découlent. En effet, en étant d'une part, la proie privilégiée de nombreuses espèces de poissons, et d'autre part, en occupant un rôle majeur dans le recyclage de la matière organique, les macroinvertébrés incarnent la clé de voûte des écosystèmes de rivière (Merritt et al., 2017). Leur déclin engendrerait des réactions en cascade sur l'ensemble de la chaîne alimentaire. Par exemple, la diminution de macroinvertébrés se nourrissant de matière organique autochtone (provoquée par l'introduction d'espèces de poissons invasives ou des changements d'habitats) peut induire une augmentation des biofilms et des épiphytes recouvrant les macrophytes, limitant ainsi le développement de ces dernières, plus capables de stocker suffisamment de nutriments, et engendrant ainsi l'augmentation des nutriments en suspension dans la colonne d'eau (i.e. phénomène d'eutrophisation ; Hilton et al., 2006).

Enfin, l'étude des communautés alpines de macroinvertébrés et leurs facteurs de contrôle contribue à améliorer l'évaluation de la qualité des cours d'eau de montagne. En effet, l'ensemble des traits fonctionnels des macroinvertébrés induit une grande variabilité de leurs exigences habitationnelles (Wallace & Webster, 1996). Bien que l'état des connaissances générales sur l'écologie fonctionnelle des macroinvertébrés soit encore à améliorer (Schmera et al., 2017), ces organismes sont utilisés depuis de

INTRODUCTION

nombreuses années pour la bio-indication. En particulier, l'indice IBGN (Indice Biologique Global Normalisé), utilisé en France depuis 1992, se base sur la richesse taxonomique et la présence de taxons polluo-sensibles pour attribuer une note aux cours d'eau (Archaimbault & Dumont, 2010). Néanmoins, cet indice n'est pas optimal dans les cours d'eau alpins où les richesses taxonomiques sont relativement faibles par rapport aux rivières de plaine, diminuant ainsi la note attribuée. De plus, jugé inadapté pour répondre aux exigences de la directive cadre européenne sur l'eau de 2000 (DCE, Directive 2000/60/CE), l'IBGN a ensuite évolué vers l'indice I2M2 (Indice Invertébrés Multimétrique ; Mondy et al., 2012), dont l'utilisation est déployée depuis 2018 (Arrêté du 27 juillet 2018), et qui prend en compte d'une part, davantage de paramètres, et d'autre part, des états de référence par types de rivières. Ainsi, aujourd'hui encore, les outils existants continuent d'être améliorés, et il reste important et indispensable d'accroître nos connaissances sur les macroinvertébrés, particulièrement en milieux alpins, zones sensiblement moins étudiées dans lesquelles les pressions sur les écosystèmes aquatiques sont de plus en plus nombreuses.



Figure 6 : Larve de *Perlodes intricatus* (Plecoptera) dans son milieu naturel, Le Clévieux, Samoëns, Haute-Savoie (B. Launay)

2. Les altérations hydrologiques dans les Alpes

2.1. Le changement climatique

Le changement climatique d'origine anthropique auquel nous faisons face actuellement est amplifié en milieux alpins : + 0.2 °C/décennie à l'échelle du globe contre + 0.3 °C/décennie dans les régions de montagne ; IPCC, 2019, 2022), et particulièrement en été (Gobiet et al., 2014 ; Mountain Research Initiative EDW Working Group, 2015). Cela induit de fortes modifications hydrologiques liées au retrait glaciaire (Figure 7), à la diminution de la couverture neigeuse et à la modification des précipitations (Beniston, Stoffel & Hill, 2011). En effet, le retrait des glaciers observé depuis la fin du petit âge glaciaire (PAG, milieu du XIX^{ème} siècle) s'est accéléré depuis 50 ans (Zemp et al., 2019 ; IPCC, 2022). Par exemple, dans les Alpes françaises, le retrait glaciaire a été environ 2.5 fois plus rapide entre 1969 et 2008, qu'entre la fin du PAG et 1969 (Gardent, 2014a). La superficie des glaciers dans les Alpes européennes a diminué de 14% entre 2003 et 2015, et cette diminution atteint 24% en France sur la même période (Paul et al., 2020). À l'échelle d'un bassin-versant, le retrait glaciaire engendre dans un premier temps une augmentation de l'écoulement des eaux de fonte glaciaire, et ainsi une augmentation des débits annuels dans les rivières glaciaires, principalement en été (Huss et al., 2008). Néanmoins, lorsque le volume du glacier devient trop faible, l'écoulement annuel des eaux de fonte glaciaire diminue, ce qui provoque un changement du régime hydrologique en aval, qui tend à se rapprocher davantage à un régime pluvio-nival (Horton et al., 2006), dépendant des précipitations et présentant ainsi des débits plus variables dans le temps et moins prédictibles (cf. 1.2.2.) (Milner et al., 2017).

D'autre part, le changement climatique induit également une modification de la qualité, quantité et saisonnalité des précipitations. En effet, la proportion des précipitations neigeuses tend globalement à diminuer en favorisant la part des précipitations pluviales (Hock et al., 2019 ; Beniston et al., 2018). Cela a pour conséquence une diminution de la couverture neigeuse, dont l'épaisseur moyenne de novembre à mai a diminué d'environ 8.4% par décennie entre 1971 et 2019 dans les Alpes européennes (Matiu et al., 2021). La fonte des neiges au printemps débute de plus en plus tôt (en raison des températures plus chaudes), et est de plus en plus rapide (en raison de la diminution de la couverture neigeuse), ce qui altère l'hydrologie des cours d'eau pluvio-nivaux (Barnett, Adam & Lettenmaier, 2005 ; Confortola, Soncini & Bocchiola, 2013). En d'autres termes, nous observons une diminution globale des stocks d'eau naturellement présents en montagne. Par ailleurs, l'augmentation de la part des précipitations pluvieuses en hiver induit une augmentation des débits hivernaux dans les rivières alpines. Par exemple, il est prévu une augmentation du débit hivernal de 80% dans l'Arve (massif du Mont-Blanc) d'ici à 2100 (Laurent et al., 2020).

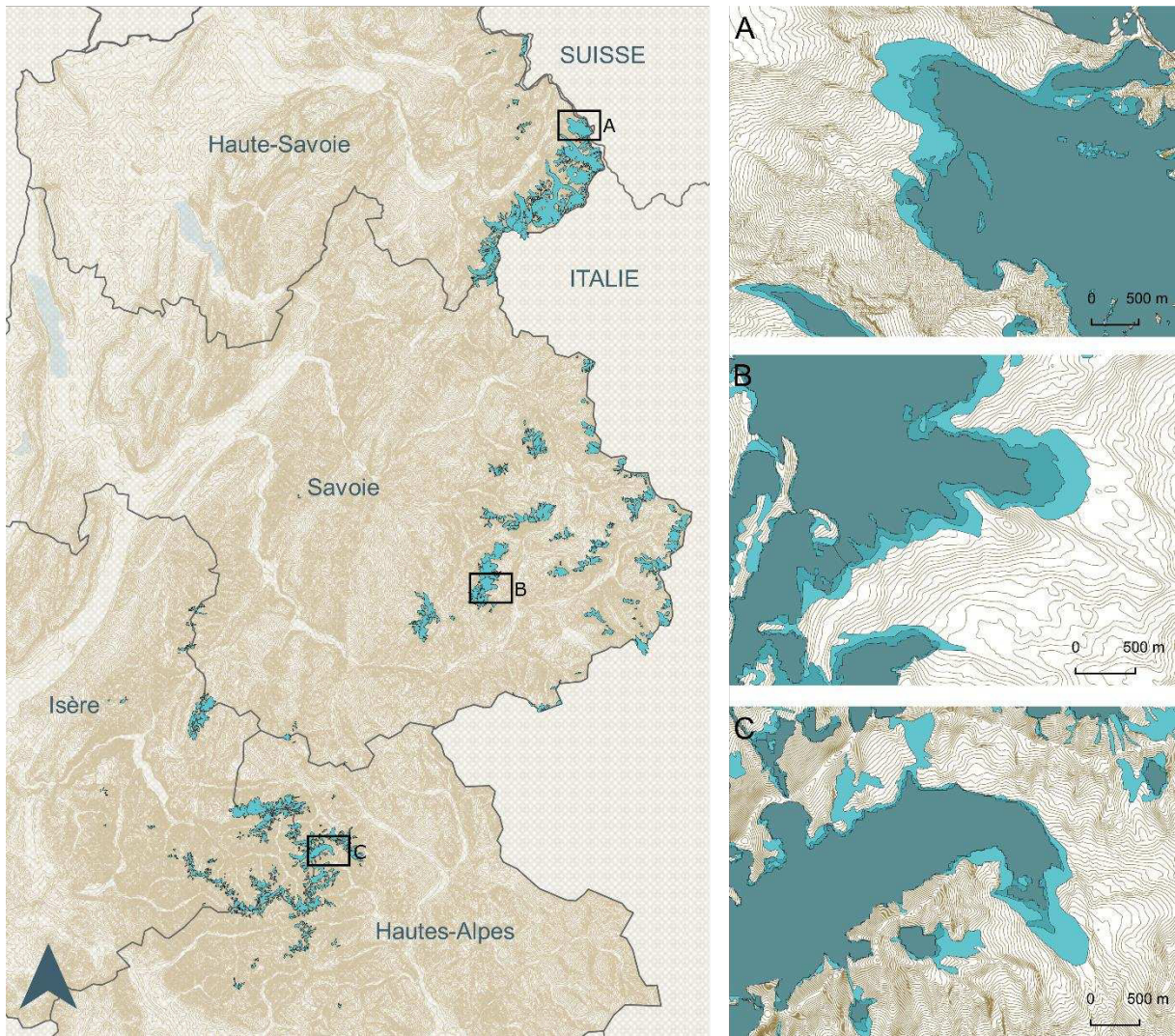


Figure 7 : Répartition des glaciers (en bleu) dans les Alpes françaises, et zooms sur le glacier du Tour (A), le glacier de l'Arpont (B) et le glacier Blanc (C). Sur les cartes zoomées, le dégradé de bleus correspond à la superficie du glacier en 1967 (bleu clair), 2006 (bleu intermédiaire) et 2015 (bleu foncé). Données issues de Gardent et al. (2014b) et Paul et al. (2020).

2.2. Les prélèvements d'eau

Dans ce contexte de changement climatique, environ 24% de la population mondiale vivant en plaines dépendra de manière critique de l'alimentation en eau issue des régions de montagne d'ici 2050, contre 7% en 1960 (Viviroli et al., 2020). En contribuant aux quatre plus grands fleuves européens (Danube, Rhône, Rhin et Po), les Alpes alimentent en eau environ 11% de la superficie de l'Europe, parmi lesquels des régions économiquement très importantes, notamment pour le secteur du tourisme hivernal (Vanham, 2012). Ainsi, en plus d'impacter directement l'hydrologie des rivières alpines, le changement climatique engendre également une augmentation des pressions anthropiques sur les cours d'eau de montagne, liée à une augmentation des besoins en eau (Beniston, 2012).

2.2.1. Tourisme hivernal, agriculture et retenues collinaires

Les Alpes européennes sont l'une des principales destinations touristiques mondiales, accueillant plus de 100 millions de visiteurs chaque année (Becken & Hay, 2007). Essentiellement hivernal, le tourisme dans les Alpes est largement dominé par l'activité ski (Bausch & Gartner, 2020). Les stations de ski représentent une consommation d'eau importante pour l'alimentation en eau potable des habitations (Calianno, Milano & Reynard, 2018), et surtout pour la production de neige artificielle. En effet, les domaines skiables s'appuient sur la neige de culture pour garantir l'enneigement des pistes face à la diminution de l'épaisseur et de la durée du manteau neigeux naturel, liée au changement climatique (Vanham, Fleischhacker & Rauch, 2009 ; Steiger, 2010 ; Spandre et al., 2019 ; Berard-Chenu et al., 2021). À titre d'exemple, la station de ski de Parsenn (Davos, Suisse) consomme environ 300,000 L d'eau pour l'enneigement artificiel de 20% de ses 125 km de pistes, soit 21.5% de la consommation totale en eau potable de la commune (Rixen et al., 2011). Dans les Alpes françaises, la proportion de surfaces skiables artificiellement enneigées n'a cessé d'augmenter depuis les années 1970 : elle était de 20% en 2009 (Spandre et al., 2015), et certaines stations de Savoie (notamment les très grandes stations majoritairement situées à moins de 2,000 m d'altitude) on atteint 60% de surfaces artificiellement enneigées en 2018 (Berard-Chenu et al., 2022). De plus, la Région Auvergne-Rhône-Alpes a présenté en septembre 2021 un Plan Montagne qui prévoit d'investir 30 millions d'euros dans la « pérennisation de la saison hivernale et la sécurisation de l'enneigement ».

Bien qu'étant généralement la plus consommatrice, l'activité ski n'est pas la seule économie dépendante de l'eau en montagne (Cauvy-Fraunié et al., 2022 ; Rixen et al., 2011). Dans les Alpes européennes, environ 31% de la surface est utilisée pour l'agriculture (Flury, Huber & Tasser, 2013), principalement des élevages extensifs d'ovins et bovins, qui utilisent cette ressource pour l'abreuvement des troupeaux et le nettoyage après la traite (dans le cas d'élevages laitiers ; Cauvy-Fraunié et al., 2022). L'agriculture et la production de neige artificielle peuvent utiliser l'eau issue directement des écosystèmes aquatiques, mais aussi du réseau d'eau potable, de réservoirs initialement destinés à l'hydroélectricité (Marnezy, 2008), ou de retenues collinaires. Ces dernières visent à stocker l'eau afin de sécuriser la ressource en eau pour les différentes activités et ainsi éviter les conflits d'usage (Brunner et al., 2019). En France, leur nombre ne cesse d'augmenter depuis les années 1990, atteignant en 2008 107 structures de plus de 10,000 m³ situées à plus de 1,200 m d'altitude (Evette et al., 2012). La gestion de l'eau en montagne dans un contexte de changement climatique fait ainsi l'objet de réflexions communes entre les différents acteurs dans les Alpes (Alpine Convention, 2020).

2.2.2. Petite hydroélectricité

Pour faire face au changement climatique, les politiques actuelles de réduction de gaz à effets de serre promeuvent le développement des énergies renouvelables, dont fait partie la petite hydroélectricité. Bien que sa définition puisse varier entre les pays, la petite hydroélectricité désigne généralement les centrales dont la puissance est inférieure à 10 MW (Kelly-Richards et al., 2017). En Europe, la petite hydroélectricité représentait 19,699 MW en 2019 (soit 10% d'augmentation par rapport à 2013), dont 2,200 MW étaient produits en France (Liu et al., 2019), qui comptait environ 2,270 petites centrales hydroélectriques fin 2020 (France Hydro Electricité, FHE). Majoritairement présentes en montagne, le nombre de petites centrales hydroélectriques dans les Alpes françaises n'a cessé d'augmenter. Dans les départements de Haute-Savoie, Savoie, Hautes-Alpes et Alpes-Maritimes, leur nombre cumulé a d'abord augmenté progressivement entre 1900 et 1980, puis a doublé entre 1980 et aujourd'hui, passant de 150 à plus de 300 centrales en fonctionnement ou en construction (Figure 8 ; Dumarski, 2021).

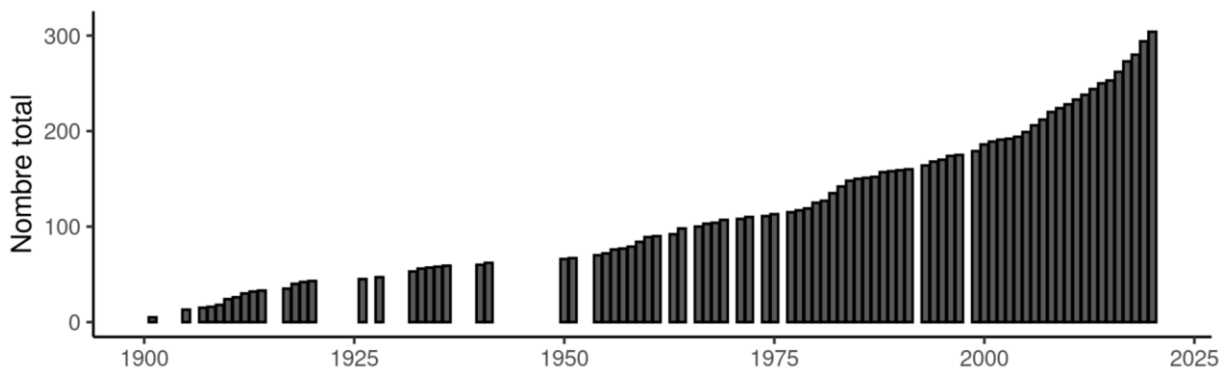


Figure 8 : Nombre cumulé de petites centrales hydroélectriques (< 10 MW) en fonctionnement ou en construction, en Haute-Savoie, Savoie, Hautes-Alpes et Alpes-Maritimes (Dumarski, 2021)

La majorité des petites centrales hydroélectriques fonctionnent au fil de l'eau (sans réservoir avec éclusées) et fournissent donc une énergie en continu (Figure 9C, FHE). Elles sont généralement équipées d'un petit barrage (ou d'une grille, Figure 10) qui ne stocke pas ou très peu d'eau. Conjugué au débit du cours d'eau, la hauteur d'eau entre la prise d'eau et la turbine détermine la puissance de la centrale. Ainsi, le relief montagnard favorise la production d'hydroélectricité. Les petites centrales hydroélectriques de haute chute sont composées d'une conduite forcée qui permet d'acheminer l'eau prélevée jusqu'à la centrale où l'alternateur produit l'électricité (Figure 9C). Entre la prise d'eau et la restitution, le tronçon court-circuité (TCC) voit donc son débit diminué sur une certaine distance, avant la restitution de l'eau. Le débit laissé dans le TCC est appelé débit réservé (Encadré 1). Le débit d'équipement correspond au débit maximum admissible par les turbines de la centrale pour un

fonctionnement à pleine puissance, et le débit d'armement désigne le débit minimum nécessaire à la mise en route de la turbine.

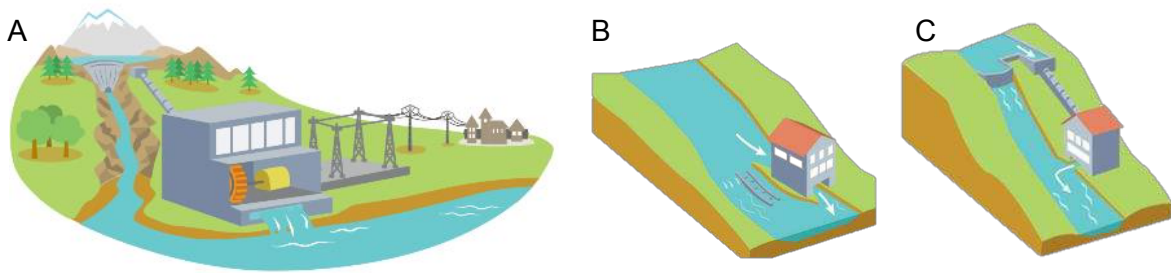


Figure 9 : Schémas des différents types de centrales hydroélectriques. (A) Écluse, (B) Petite centrale de basse chute, (C) Petite centrale de haute chute (France Hydro Electricité).

2.2.3. Impacts écologiques sur le milieu aquatique

Parmi les impacts sur le milieu aquatique généralement observés au niveau d'une petite centrale hydroélectrique, on distingue d'abord les impacts temporaires en phase travaux, lors de la construction de l'ouvrage, qui sont principalement la diversion de l'eau sur des distances et périodes plus ou moins longues, l'augmentation de la concentration en MES dans le cours d'eau liée à la mobilisation du substrat, et le risque de pollution aux hydrocarbures liée aux engins de chantier (Degoutte, 2012). Ces impacts, bien que temporaires, peuvent avoir des répercussions importantes sur la biodiversité aquatique. Par exemple, les fortes concentrations en MES induisent une abrasion mécanique des macroinvertébrés (Jones et al., 2012) et des poissons (Hauer et al., 2018).

Les impacts écologiques en phase de fonctionnement d'une petite centrale sont, à l'inverse, permanents, et concernent majoritairement le TCC, dont le régime hydrologique est altéré. En effet, sauf dans le cas où le débit naturel de la rivière est inférieur au débit d'armement de la centrale (qui ne turbine donc pas), le débit observé dans le TCC est réduit, et les variations hydrologiques journalières et saisonnières sont modifiées. Cela induit une modification des conditions hydrauliques (e.g. des vitesses d'écoulement, contraintes au fond et hauteur d'eau) (Baker et al., 2011 ; González & Elosegí, 2021) et thermiques (Olden & Naiman, 2010) présentes dans le TCC. En conséquence, des changements dans la composition des communautés de macroinvertébrés peuvent être observés à l'aval d'une prise d'eau (Jesús et al., 2004 ; Kuriqi et al., 2021 ; González & Elosegí, 2021 ; Krajenbrink et al., 2022). De plus, la réduction du débit dans le TCC engendre aussi une modification du régime sédimentaire qui peut se répercuter sur la morphologie du cours d'eau et des berges (Hauer et al., 2018). La retenue des sédiments au niveau des prises d'eau fait l'objet de gestions sédimentaires adaptées, qui peuvent être particulièrement importantes en rivière d'altitude dans lesquelles les concentrations en sédiments fins et grossiers sont généralement plus importantes qu'à basse altitude (Gabbud & Lane, 2016). Cela implique d'effectuer des opérations de vidange plus ou moins fréquemment, durant lesquelles les sédiments sont

INTRODUCTION

évacués. Bien que ponctuelles, ces opérations peuvent avoir des conséquences importantes sur la biodiversité aquatique (Quadroni et al., 2016 ; Gabbud et al., 2019). La présence d'un barrage ou d'une grille constitue également un obstacle à la continuité écologique, notamment piscicole (Lange et al., 2018 ; Alp, Akyüz & Kucukali, 2020).

L'ensemble des impacts écologiques engendrés par la présence d'une petite centrale hydroélectrique s'additionnent aux effets du changement climatique et les intensifient (Meier et al., 2003). Par exemple, l'obstacle à la continuité écologique constitue une menace supplémentaire aux espèces qui ont besoin au contraire de se déplacer davantage pour faire face aux modifications hydrologiques et/ou thermiques engendrées par le changement climatique (cf. 2.1.) (Morel et al., in press). Enfin, il n'est pas rare de constater la présence de plusieurs aménagements hydroélectriques dans le même bassin-versant, voire le long de la même rivière. Or, si les impacts écologiques de chacun d'entre eux pris séparément peuvent avoir été considérés comme acceptables, il est possible que l'impact écologique global de l'ensemble des aménagements soit plus important que la somme cumulée des impacts, notamment en raison d'une accumulation des obstacles à la continuité sédimentaire, d'une perturbation de la dispersion des espèces liée à la fragmentation des habitats (Monaghan et al., 2005), et de l'augmentation cumulée de la température dans les TCC (Xu et al., 2021).



Figure 10 : Petites centrales hydroélectriques (A) de Taconnaz, Haute-Savoie (prise d'eau par grille) et (B) de Crévoux, Hautes-Alpes (prise d'eau par retenue).

3. Atténuation des impacts

Dans un contexte de changement climatique, l'ensemble des prélèvements d'eau constitue une menace pour la fonctionnalité des rivières alpines. Toutefois, des outils réglementaires et méthodologiques existent pour encadrer l'utilisation de la ressource en eau et évaluer les impacts écologiques des modifications hydrologiques afin de les atténuer.

3.1. Réglementation environnementale

Depuis le XIX^{ème} siècle, la politique de l'eau en France n'a cessé d'évoluer afin de s'adapter aux enjeux. De nombreuses mesures réglementaires ont été introduites, incluant des lois, des décrets, des arrêtés ou des circulaires, qui découlent les unes des autres, avec pour but global de maintenir un cadre de protection et d'utilisation de la ressource en eau et des écosystèmes aquatiques. En particulier, la loi sur l'eau de 1992 (loi n° 92-3 du 3 janvier 1992) instaure un système de planification globale de la ressource en eau, avec la mise en place de schémas directeurs d'aménagement et de gestion des eaux (SDAGE). Les SDAGE fixent, pour chaque bassin-versant ou groupement de bassins-versants, les orientations fondamentales d'une gestion équilibrée de la ressource en eau. L'arrêté du 17 mars 2006 relatif au contenu des SDAGE introduira notamment la définition des débits objectifs d'étiage (DOE) et débits biologiques (Encadré 1). De plus, suite à la loi sur l'eau, un décret (n° 93-742 du 29 mars 1993) impose aux ouvrages entraînant des prélèvements sur les eaux superficielles d'être soumis aux autorités administratives auprès desquelles une demande d'autorisation doit être faite. Cette dernière inclut la réalisation d'une étude d'impact environnemental, visant notamment à décrire l'état initial de l'environnement, les incidences du projet sur cet environnement, et les mesures prévues pour éviter, réduire et compenser ces impacts. Dans le cas des prélèvements d'eau pour l'hydroélectricité, le cœur de l'étude d'impact concerne les volumes d'eau prélevés ou maintenus dans le cours d'eau. L'article L214-18 du code de l'environnement (loi n° 2006-1772 du 30 décembre 2006 sur l'eau et les milieux aquatiques) indique notamment que : « *Tout ouvrage à construire dans le lit d'un cours d'eau doit comporter des dispositifs maintenant dans ce lit un débit minimal garantissant en permanence la vie, la circulation et la reproduction des espèces vivant dans les eaux au moment de l'installation de l'ouvrage [...]. Ce débit minimal ne doit pas être inférieur au dixième du module du cours d'eau [...].* ». Une circulaire relative à l'application de l'article L214-18 précise les modalités de mise en œuvre de cette réglementation, en particulier la détermination du débit minimum biologique (DMB, Encadré 1). Ainsi, la réglementation environnementale française encadre l'utilisation de la ressource en eau, notamment en définissant un certain nombre de critères basés sur les débits (Encadré 1).

Débit minimum biologique (DMB) : Ce terme est défini dans le premier paragraphe du I. de l'article L214-18 du code de l'environnement. Il correspond au débit minimal garantissant en permanence la vie, la circulation et la reproduction des espèces vivant dans les eaux. La détermination de ce DMB doit faire l'objet d'une étude particulière analysant les incidences d'une réduction des débits à l'aval de l'ouvrage sur les espèces vivant dans les eaux (Annexe 1 de la circulaire relative à l'application de l'article L214-18).

Débit plancher : Ce terme est défini au second paragraphe du I. de l'article L214-18 du code de l'environnement. Il correspond à un minimum intangible servant de protection pour les milieux aquatiques. Il est exprimé en fraction de débit moyen interannuel naturel (module) et correspond au 10^{ème} de celui-ci (ou 20^{ème} suivant les cas) (Annexe 1 de la circulaire relative à l'application de l'article L214-18).

Débit réservé : Cette notion a une portée législative et réglementaire, qui désigne la valeur du débit telle qu'elle est fixée par le titre de l'ouvrage, en application du I. de l'article L214-18 du code de l'environnement (ou des textes qui l'ont précédé), et donc la valeur du débit instantané qu'un ouvrage établi dans le lit d'un cours d'eau doit laisser transiter à son aval immédiat. Cette valeur de débit réservé doit correspondre à la plus forte valeur entre le DMB et le débit plancher (Annexe 1 de la circulaire relative à l'application de l'article L214-18).

Débits objectifs d'étiage (DOE) : Ces débits sont définis en intégrant l'ensemble des enjeux liés aux milieux aquatiques et aux usages à l'échelle d'un bassin-versant. Ils correspondent aux débits permettant de satisfaire l'ensemble des usages en moyenne 8 années sur 10 et d'atteindre le bon état des eaux (Arrêté de 2006 relatif au contenu des SDAGE). Ils servent notamment de base à la définition des volumes prélevables par l'ensemble des usagers d'un bassin-versant (<https://professionnels.ofb.fr>).

Débit biologique : Utilisé dans le calcul des DOE, le débit biologique est défini comme le débit moyen mensuel censé satisfaire, en étiage, les fonctionnalités biologiques du milieu. Une défaillance d'intensité et de fréquence maîtrisée est admissible sur les débits journaliers (Groupe de bassin Rhône-Méditerranée « gestion quantitative », 2011).

Débit écologique (« environmental flow (e-flow) » en anglais) : Ce terme scientifique a un sens large, et sa définition la plus récente et reconnue provient d'un atelier d'experts qui a conduit « *The Brisbane declaration and global action agenda on environmental flows (2018)* ». Il désigne la quantité, saisonnalité et qualité des débits nécessaires à la durabilité des écosystèmes d'eau douce et estuariens ainsi qu'aux besoins et au bien-être des hommes qui dépendent de ces écosystèmes (Arthington *et al.*, 2018).

3.2. Outils méthodologiques

3.2.1. L'estimation des débits écologiques

L'estimation des critères basés sur les débits (e.g. DMB, DOE) qui ont pour but d'encadrer l'utilisation de la ressource en eau nécessite des outils méthodologiques, qui font l'objet de nombreuses recherches. Dans le milieu académique international, le terme de débit écologique (« environmental flow (e-flow) » en anglais) est davantage employé, avec un sens plus large (Encadré 1). Les premières méthodes d'estimation de débits écologiques ont été développées aux États-Unis à la fin des années 1940 (Tharme, 2003), puis ont été affinés au cours des années 1970 dans le cadre des nouvelles législations sur l'eau (Stalnaker, 1982) et de l'augmentation importante du nombre de barrages (World Commission on Dams, 2000). En dehors des États-Unis, le développement des méthodes d'estimation de débits écologiques est moins bien documenté (Tharme, 1996). Dans de nombreux pays, des méthodes se sont développées dans les années 1980 (e.g. Australie, Angleterre, Nouvelle-Zélande, Afrique du

Sud) ou plus tard (e.g. Brésil, République tchèque, Japon, Portugal) (Tharme, 2003). Au total, plus de 200 méthodes ont été développées à travers le monde pour calculer les débits écologiques (Tharme, 2003). Elles peuvent être classées en plusieurs catégories d'approches. Parmi elles, une approche hydrologique consiste à quantifier les altérations du régime hydrologique par rapport à une situation naturelle, sur la base desquelles sont identifiées des limites d'altération acceptables d'un point de vue écologique (Lamouroux et al., 2018). Ces méthodes se basent sur des caractéristiques du régime hydrologique importantes pour les milieux (structurante pour les organismes), liées d'une part aux étiages, aux crues et aux variations hydrologiques rapides, et d'autre part à l'intensité, la fréquence, la durée et la saisonnalité des événements (Richter et al., 1996, 1997; Poff et al., 2010). Par ailleurs, l'approche « habitats hydrauliques » utilise des modèles d'habitats hydrauliques pour traduire des modifications hydrologiques en modifications hydrauliques (e.g. variations de vitesse d'écoulement ou de hauteurs d'eau), puis en modifications de qualité de l'habitat hydraulique disponible pour les organismes aquatiques (Lamouroux et al., 2018). En d'autres termes, le modèle d'habitats hydrauliques permet d'estimer la disponibilité en habitats hydrauliques pour les organismes aquatiques à différents scénarios hydrologiques.

3.2.2. Le modèle d'habitats hydrauliques

Le principe du modèle d'habitats hydrauliques est de coupler une description hydraulique du tronçon d'une rivière avec un modèle (biologique) de préférences hydrauliques d'organismes aquatiques. D'une part, le modèle hydraulique prédit la distribution des habitats hydrauliques à différents débits. Il peut être numérique (Ginot, 1998), nécessitant des données de topographie du lit de la rivière en trois dimensions et une calibration hydraulique experte. Cette approche numérique est particulièrement utile pour mener des études comportementales ou évaluer les effets de la restauration morphologique sur les habitats. Il peut aussi être statistique (Lamouroux et al., 2018). Cette approche simplifiée permet d'estimer les distributions statistiques des variables hydrauliques dans le tronçon. Elle s'applique aux écoulements complexes (Girard, Lamouroux & Mons, 2014), mais ne permet pas la cartographie des habitats hydrauliques. D'autre part, le modèle (biologique) de préférence hydraulique décrit la variation d'abondance des organismes en fonction des habitats hydrauliques, en se basant sur des observations de terrain à l'échelle du microhabitat (i.e. une échelle suffisamment petite pour refléter l'environnement hydraulique de l'individu ; Jowett, 2003 ; Shearer et al., 2015).

Des modèles de préférences hydrauliques ont été développés pour des dizaines de taxons de poissons (Dunbar, Alfredsen & Harby, 2012 ; Plichard et al., 2020) et de macroinvertébrés dans les cours d'eau de basse altitude (Dolédec et al., 2007 ; Mérigoux et al., 2009 ; Dunbar et al., 2012 ; Forcellini et al., 2022). Néanmoins, les modèles de préférences hydrauliques n'ont pas encore été

adaptés aux cours d'eau alpins, qui présentent des caractéristiques hydrologiques et physico-chimiques (cf. 1.2.) ainsi que des communautés macroinvertébrés (cf. 1.3.2.) bien particulières. D'un point de vue opérationnel, cela rend difficile l'estimation de débits écologiques (ou DMB) dans les cours d'eau alpins (particulièrement lorsqu'ils sont apiscicoles), dans un contexte d'augmentation des pressions sur les écosystèmes aquatiques liés au changement climatique et aux prélèvements d'eau. Il est donc urgent d'adapter les modèles d'habitats hydrauliques aux rivières alpines, en développant des nouveaux modèles de préférences hydrauliques sur les taxons alpins dominants, afin de pouvoir évaluer l'impact des altérations hydrologiques sur les communautés aquatiques alpines.

4. Enjeux et objectifs de la thèse

4.1. Résumé des enjeux

En résumé, les cours d'eau alpins présentent des conditions environnementales spécifiques, avec des caractéristiques hydrologiques et physico-chimiques extrêmement variables selon l'origine de l'eau (fonte glaciaire, fonte nivale, pluie, source ; Ward, 1994 ; Brown et al., 2003). Ils abritent des communautés aquatiques adaptées à ces conditions particulières, dont la structure présente une forte variabilité spatiale à l'échelle de réseaux hydrographiques relativement peu étendus (Khamis et al., 2016), et qui sont composées de taxons typiques de ces milieux (Milner et al., 2001a). En termes d'abondance les macroinvertébrés dominent la macrofaune des rivières alpines. De nombreuses études se sont intéressées aux liens existants entre certaines conditions environnementales et la composition des communautés alpines de macroinvertébrés particulièrement le long de rivières sous influence glaciaire (Castella et al., 2001 ; Füreder et al., 2001 ; Milner, Taylor & Winterbourn, 2001b ; Robinson, Uehlinger & Hieber, 2001 ; Cauvy-Fraunié et al., 2013 ; Jacobsen et al., 2014) mais aussi sans influence glaciaire (Bruno et al., 2019 ; Alther et al., 2019). Néanmoins à ce jour, aucune étude n'a analysé simultanément les contributions relatives de la physico-chimie, des caractéristiques hydrauliques et du régime hydrologique sur la distribution et la composition des communautés alpines de macroinvertébrés à l'échelle de réseaux hydrographiques alpins. De plus, les macroinvertébrés benthiques, clé de voûte des rivières, ont un rôle particulièrement important dans ces écosystèmes (e.g. proie privilégiée de nombreux vertébrés, recyclage de la matière organique ; Merritt et al., 2017). Il est crucial d'améliorer nos connaissances globales sur leur fonctionnement et la structure de ces communautés (en particulier les taxons dominants mais aussi certaines espèces rares) dans les cours d'eau alpins, et non seulement identifier mais aussi hiérarchiser les principaux facteurs environnementaux explicatifs de la composition des communautés benthiques dans les bassins-versants de montagne. Cela permettra d'une part de mieux prévoir la réponse de la biodiversité des rivières alpines face aux modifications d'habitats, et d'autre

part de mieux protéger ces milieux dans un contexte où les pressions sur les écosystèmes aquatiques de montagne sont de plus en plus nombreuses.

Un des effets du changement climatique auquel nous faisons face aujourd'hui sont des modifications hydrologiques sévères dans les rivières d'altitude liées notamment au retrait glaciaire (Milner et al., 2017) et à la diminution de la couverture neigeuse (Matiu et al., 2021). En parallèle, nous observons une augmentation de la demande en eau dans les Alpes, aussi bien pour la production de neige artificielle (Viviroli et al., 2011) que la construction de centrales hydroélectriques, qui est en plein essor dans le contexte politique actuel de réduction des gaz à effets de serre (Zarfl et al., 2015). La gestion de la ressource en eau est donc cruciale en montagne, alors que l'ensemble de ces prélèvements constitue une menace pour le maintien de la fonctionnalité des écosystèmes alpins, particulièrement rares et fragiles (Hannah et al., 2007). Bien que les autorités environnementales françaises imposent aux ouvrages visant à prélever de l'eau de maintenir un DMB (Article L214-18), les outils dont nous disposons actuellement pour déterminer la valeur de ce débit, notamment les modèles de préférences hydrauliques (Lamouroux & Capra, 2002 ; Méricoux et al., 2009 ; Forcellini et al., 2022), ne sont pas adaptés aux cours d'eau alpins, particulièrement lorsque ceux-ci sont apiscicoles. Il est donc urgent d'adapter les modèles d'habitats hydrauliques aux rivières alpines, en développant des nouveaux modèles de préférences hydrauliques sur les taxons clés de macroinvertébrés des cours d'eau alpins. Cela rendra possible l'estimation de DMB dans les cours d'eau alpins, préalablement à l'installation par exemple d'ouvrages hydroélectriques ou de captage d'eau (neige de culture, eau potable). Plus généralement, les modèles d'habitats hydrauliques adaptés aux cours d'eau alpins permettront aussi d'évaluer l'impact des altérations hydrologiques liées au changement climatique sur les communautés benthiques, et d'identifier les défis que nous devons relever dans les prochaines décennies, comme l'adaptation des prélèvements d'eau dans les bassins-versants de montagne ou la conservation d'espèces inféodées aux rivières glaciaires.

4.2. Objectifs et construction de la thèse

Pour répondre à l'ensemble des enjeux évoqués ci-dessus, ma thèse vise à :

- (1) Caractériser les liens entre les conditions environnementales et les communautés de macroinvertébrés des cours d'eau alpins, et hiérarchiser les principaux facteurs environnementaux explicatifs de la composition des communautés.
- (2) Identifier des taxons clés de macroinvertébrés des cours d'eau alpins et améliorer les connaissances sur leur identification taxonomique et leurs préférences environnementales,

INTRODUCTION

afin de déterminer les espèces cibles à considérer pour l'estimation des débits écologiques en cours d'eau alpins.

- (3) Adapter les modèles de préférences hydrauliques développés sur les macroinvertébrés des rivières de plaine aux cours d'eau alpins pour les taxons communs, et développer des nouveaux modèles de préférences hydrauliques pour les taxons dominants de cours d'eau alpins.
- (4) Appliquer les nouveaux modèles d'habitats hydrauliques spécifiques aux cours d'eau alpins sur une étude de cas d'une petite centrale hydroélectrique située sur un torrent d'altitude.

Pour atteindre ces objectifs, j'ai étudié dans ma thèse les liens entre la distribution spatiale des macroinvertébrés benthiques et leurs habitats à plusieurs échelles (du bassin-versant aux microhabitats) en trois chapitres (cf. schéma du résumé général de la thèse).

Chapitre 1 : Dans le premier chapitre, j'ai étudié la distribution spatiale des communautés et des populations de macroinvertébrés à l'échelle du bassin-versant, en lien avec les caractéristiques environnementales des cours d'eau alpins. Ce chapitre est divisé en deux parties, dont la première est une étude visant à (1) analyser les liens entre la structure des communautés alpines de macroinvertébrés et les variables environnementales (hydrologiques, hydrauliques et physico-chimiques), (2) quantifier l'importance relative de ces variables pour expliquer la structure des communautés, et (3) évaluer la cohérence de ces relations entre plusieurs bassins-versants alpins. Pour cela, nous avons étudié trois bassins-versants (Arve, Vanoise et Arvan), situés dans les Alpes françaises et présentant des influences glaciaires variables. Nous avons mesuré 11 variables environnementales dans 66 cours d'eau, et avons prélevé 5×66 sites = 330 échantillons de macroinvertébrés. Cette étude a été acceptée pour publication dans le journal *Freshwater Biology (FWB)*. La deuxième partie du chapitre 1 est une étude visant à décrire la distribution spatiale d'une espèce alpine rare (*Rhithrogena delphinensis* (Sowa & Degrange, 1987)) et à proposer des compléments à la description morphologique de cette espèce. Pour cela, nous avons réalisé des prélèvements quantitatifs et qualitatifs, dont certains répétés dans le temps, dans quatre bassins-versants (Arve, Vanoise, Arvan et Écrins), et avons pris en compte les résultats des collectes de l'inventaire national des Éphéméroptères (743 stations dans les Alpes françaises). Cette étude a été publiée dans le *Bulletin de La Société Entomologique de France* (Launay et al., 2021).

Chapitre 2 : Dans le deuxième chapitre, j'ai étudié la distribution spatiale des taxons dominants dans les cours d'eau alpins à l'échelle du tronçon de rivière, en analysant leur sélection de microhabitats hydrauliques. Cette étude a pour objectifs de (1) développer des modèles de préférences hydrauliques pour les taxons de macroinvertébrés dominants dans les cours d'eau alpins, (2) tester la cohérence des

INTRODUCTION

préférences hydrauliques entre les différents types de rivières alpines, en particulier les rivières avec ou sans influence glaciaire, et (3) identifier les taxons les plus sensibles aux modifications hydrologiques. Pour cela, nous avons étudié 5 cours d'eau, situés dans deux bassins-versants (Arve et Arvan) et présentant des influences glaciaires variables. Nous avons prélevé 30×5 sites = 150 échantillons de macroinvertébrés, et avons caractérisés ces 150 microhabitats par 4 variables hydrauliques (contrainte au fond, vitesse d'écoulement, nombre de Froude et hauteur d'eau). Cette étude est en révision dans le journal *Hydrological Processes (HP)*.

Chapitre 3 : Dans le troisième chapitre, j'applique les nouveaux modèles de préférences hydrauliques développés dans le chapitre 2 au cas d'une petite centrale hydroélectrique d'altitude et analyse l'évolution temporelle des communautés alpines de macroinvertébrés à l'amont et à l'aval de la prise d'eau. Cette étude vise à (1) illustrer la mise en œuvre des nouveaux modèles d'habitats hydrauliques spécifiques aux cours d'eau alpins, et (2) évaluer la part de l'habitat hydraulique dans l'explication des changements temporels de communautés benthiques observées au niveau d'une petite centrale hydroélectrique d'altitude. Pour cela, nous avons appliqué les nouveaux modèles d'habitats hydrauliques sur le torrent de l'Arvan au niveau de la centrale hydroélectrique de Saint-Jean-d'Arve. Nous avons prélevé à l'amont et l'aval de la prise d'eau 5×2 sites \times 13 dates (depuis 2018) = 130 échantillons de macroinvertébrés. Cette étude sera prochainement soumise dans un journal académique.



Figure 11: Exutoire du glacier d'Argentière, Haute Savoie, 08/2017 (S. Cauvy-Fraunié)

Références

- Abati S., Minciardi M.R., Ciadamidaro S., Fattorini S. & Ceschin S. (2016). Response of macrophyte communities to flow regulation in mountain streams. *Environmental Monitoring and Assessment* 188, 414. <https://doi.org/10.1007/s10661-016-5420-2>
- Alp A., Akyüz A. & Kucukali S. (2020). Ecological impact scorecard of small hydropower plants in operation: An integrated approach. *Renewable Energy* 162, 1605–1617. <https://doi.org/10.1016/j.renene.2020.09.127>
- Alpine Convention (2020). Water resources and alpine rivers: adaptation to the challenges of climate change. Report of the conference organized in the framework of the French Presidency of the Alpine Convention, 18 & 19 February 2020, Annecy, France
- Alther R., Thompson C., Lods-Crozet B. & Robinson C.T. (2019). Macroinvertebrate diversity and rarity in non-glacial Alpine streams. *Aquatic Sciences* 81, 42. <https://doi.org/10.1007/s00027-019-0642-3>
- Archaimbault V. & Dumont B. (2010). L'indice biologique global normalisé (IBGN) : principes et évolution dans le cadre de la directive cadre européenne sur l'eau. <https://doi.org/10.14758/SET-REVUE.2010.1.08>
- Baker D.W., Bledsoe B.P., Albano C.M. & Poff N.L. (2011). Downstream effects of diversion dams on sediment and hydraulic conditions of Rocky Mountain streams. *River Research and Applications* 27, 388–401. <https://doi.org/10.1002/rra.1376>
- Bard A., Renard B., Lang M., Giuntoli I., Korck J., Koboltschnig G., et al. (2015). Trends in the hydrologic regime of Alpine Rivers. *Journal of Hydrology* 529, 1823–1837. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2015.07.052>
- Barnett T.P., Adam J.C. & Lettenmaier D.P. (2005). Potential impacts of a warming climate on water availability in snow-dominated regions. *Nature* 438, 303–309. <https://doi.org/10.1038/nature04141>
- Bausch T. & Gartner W.C. (2020). Winter tourism in the European Alps: Is a new paradigm needed? *Journal of Outdoor Recreation and Tourism* 31, 100297. <https://doi.org/10.1016/j.jort.2020.100297>
- Becken S. & Hay J.E. (2007). Tourism and climate change: risks and opportunities. *Channel View Publications, Clevedon*.
- Beniston M. (2012). Impacts of climatic change on water and associated economic activities in the Swiss Alps. *Journal of Hydrology* 412–413, 291–296. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2010.06.046>
- Beniston M., Farinotti D., Stoffel M., Andreassen L.M., Coppola E., Eckert N., et al. (2018). The European mountain cryosphere: a review of its current state, trends, and future challenges. *The Cryosphere* 12, 759–794. <https://doi.org/10.5194/tc-12-759-2018>

- Beniston M., Stoffel M. & Hill M. (2011). Impacts of climatic change on water and natural hazards in the Alps: Can current water governance cope with future challenges? Examples from the European “ACQWA” project. *Environmental Science & Policy* 14, 734–743. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2010.12.009>
- Benn D. & Evans D.J.A. (2014). *Glaciers and Glaciation*, 2nd ed.
- Berard-Chenu L., Cognard J., François H., Morin S. & George E. (2021). Do changes in snow conditions have an impact on snowmaking investments in French Alps ski resorts? *International Journal of Biometeorology* 65, 659–675. <https://doi.org/10.1007/s00484-020-01933-w>
- Berard-Chenu L., François H., George E. & Morin S. (2022). Past changes in natural and managed snow reliability of French Alps ski resorts from 1961 to 2019. *The Cryosphere* 16, 863–881. <https://doi.org/10.5194/tc-16-863-2022>
- Birrell J.H., Shah A.A., Hotaling S., Giersch J.J., Williamson C.E., Jacobsen D., *et al.* (2020). Insects in high-elevation streams: Life in extreme environments imperiled by climate change. *Global Change Biology* 26, 6667–6684. <https://doi.org/10.1111/gcb.15356>
- Bowman W.D. & Seastedt T.R. (2001). Structure and function of an alpine ecosystem: Niwot Ridge, Colorado. *Oxford University Press*.
- Brown B.L., Swan C.M., Auerbach D.A., Campbell Grant E.H., Hitt N.P., Maloney K.O., *et al.* (2011). Metacommunity theory as a multispecies, multiscale framework for studying the influence of river network structure on riverine communities and ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society* 30, 310–327. <https://doi.org/10.1899/10-129.1>
- Brown L.E., Hannah D.M. & Milner A.M. (2003). Alpine stream Habitat classification: An alternative approach incorporating the role of dynamic water source contributions. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 35, 313–322. [https://doi.org/10.1657/1523-0430\(2003\)035\[0313:ASHCAA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(2003)035[0313:ASHCAA]2.0.CO;2)
- Brown L.E., Hannah D.M. & Milner A.M. (2009). ARISE: a classification tool for Alpine River and Stream Ecosystems. *Freshwater Biology* 54, 1357–1369. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02161.x>
- Brown L.E., Khamis K., Wilkes M., Blaen P., Brittain J.E., Carrivick J.L., *et al.* (2018). Functional diversity and community assembly of river invertebrates show globally consistent responses to decreasing glacier cover. *Nature Ecology & Evolution* 2, 325–333. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0426-x>
- Brugnara Y., Brunetti M., Maugeri M., Nanni T. & Simolo C. (2012). High-resolution analysis of daily precipitation trends in the central Alps over the last century. *International Journal of Climatology* 32, 1406–1422. <https://doi.org/10.1002/joc.2363>
- Brunner M.I., Björnson Gurung A., Zappa M., Zekollari H., Farinotti D. & Stähli M. (2019). Present and future water scarcity in Switzerland: Potential for alleviation through reservoirs and lakes.

- Science of The Total Environment* 666, 1033–1047.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.02.169>
- Bruno D., Belmar O., Maire A., Morel A., Dumont B. & Datry T. (2019). Structural and functional responses of invertebrate communities to climate change and flow regulation in alpine catchments. *Global Change Biology* 25, 1612–1628. <https://doi.org/10.1111/gcb.14581>
- Buss D.F., Carlisle D.M., Chon T.-S., Culp J., Harding J.S., Keizer-Vlek H.E., et al. (2015). Stream biomonitoring using macroinvertebrates around the globe: a comparison of large-scale programs. *Environmental Monitoring and Assessment* 187, 4132. <https://doi.org/10.1007/s10661-014-4132-8>
- Calianno M., Milano M. & Reynard E. (2018). Monitoring water use regimes and density in a tourist mountain territory. *Water Resources Management* 32, 2783–2799. <https://doi.org/10.1007/s11269-018-1958-9>
- Castella E., Adalsteinsson H., Brittain J.E., Gislason G.M., Lehmann A., Lencioni V., et al. (2001). Macrobenthic invertebrate richness and composition along a latitudinal gradient of European glacier-fed streams. *Freshwater Biology* 46, 1811–1831. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00860.x>
- Cauvy-Fraunié S., Andino P., Espinosa R., Calvez R., Anthelme F., Jacobsen D., et al. (2013). Glacial flood pulse effects on benthic fauna in equatorial high-Andean streams. *Hydrological Processes* 28, 3008-3017. <https://doi.org/10.1002/hyp.9866>
- Cauvy-Fraunié S., Andino P., Espinosa R., Jacobsen D. & Dangles O. (2015). Temporal scaling of high flow effects on benthic fauna: Insights from equatorial glacier-fed streams. *Limnology and Oceanography* 60, 1836–1847. <https://doi.org/10.1002/lno.10137>
- Cauvy-Fraunié S., Lamouroux N., Forcellini M., Becquet J., Launay B., Gouttevin I., Condom T., Rabatel A., Bolibar J., Jestin A., Malard F. (2022). Évolution des écosystèmes aquatiques alpins dans un contexte de changement climatique et d’augmentation des pressions anthropiques. Zone Atelier Bassin du Rhône, Agence de l’eau.
- Clarke G.K.C. (2005). Subglacial processes. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 33, 247–276. <https://doi.org/10.1146/annurev.earth.33.092203.122621>
- Confortola G., Soncini A. & Bocchiola D. (2013). Climate change will affect hydrological regimes in the Alps: A case study in Italy. *Revue de géographie alpine*. <https://doi.org/10.4000/rga.2176>
- Debarbieux B. (2001). Conclusion. La montagne dans la recherche scientifique : statuts, paradigmes et perspectives. *Revue de géographie alpine* 89, 101–121. <https://doi.org/10.3406/rga.2001.3041>
- Degoutte G. (2012). *Diagnostic, aménagement et gestion des rivières: hydraulique et morphologie fluviales appliquées*, 2nd éd. Éd. Tec & doc, Paris.
- Dolédec S., Lamouroux N., Fuchs U. & Mérioux S. (2007). Modelling the hydraulic preferences of benthic macroinvertebrates in small European streams. *Freshwater Biology* 52, 145–164. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01663.x>

INTRODUCTION

- Dumarski N. (2021). Caractérisation de la réponse des communautés de macroinvertébrés benthiques à l'installation de deux microcentrales hydroélectriques en cours d'eau alpins.
- Dunbar M.J., Alfredsen K. & Harby A. (2012). Hydraulic-habitat modelling for setting environmental river flow needs for salmonids. *Fisheries Management and Ecology* 19, 500–517. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2011.00825.x>
- Elliott J.M. & Elliott J.A. (2010). Temperature requirements of Atlantic salmon *Salmo salar*, brown trout *Salmo trutta* and Arctic charr *Salvelinus alpinus*: predicting the effects of climate change. *Journal of Fish Biology* 77, 1793–1817. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02762.x>
- Evette A., Peyras L., François H. & Gaucherand S. (2012). Environmental risks and impacts of mountain reservoirs for artificial snow production in a context of climate change. *Revue de géographie alpine*. <https://doi.org/10.4000/rga.1481>
- Flury C., Huber R. & Tasser E. (2013). Future of mountain agriculture in the Alps. In: *The Future of Mountain Agriculture*. (Ed. S. Mann), pp. 105–126. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.
- Forcellini M., Plichard L., Dolédec S., Mérioux S., Olivier J.-M., Cauvy-Fraunié S., et al. (2022). Microhabitat selection by macroinvertebrates: generality among rivers and functional interpretation. *Journal of Ecohydraulics* 7, 28–41. <https://doi.org/10.1080/24705357.2020.1858724>
- Fornaroli R., Calabrese S., Marazzi F., Zaupa S. & Mezzanotte V. (2019). The influence of multiple controls on structural and functional characteristics of macroinvertebrate community in a regulated Alpine river. *Ecohydrology* 12, e2069. <https://doi.org/10.1002/eco.2069>
- France Hydro Electricité (2022, July 19th). Chiffres clés. <https://www.france-hydro-electricite.fr/lhydroelectricite-en-france/chiffres-clefs/>
- Füreder L. (2007). Life at the edge: Habitat condition and bottom fauna of alpine running waters. *International Review of Hydrobiology* 92, 491–513. <https://doi.org/10.1002/iroh.200610987>
- Füreder L., Schutz C., Wallinger M. & Burger R. (2001). Physico-chemistry and aquatic insects of a glacier-fed and a spring-fed alpine stream. *Freshwater Biology* 46, 1673–1690. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00862.x>
- Gabbud C., Bakker M., Cléménçon M. & Lane S.N. (2019). Hydropower flushing events cause severe loss of macrozoobenthos in alpine streams. *Water Resources Research* 55, 10056–10081. <https://doi.org/10.1029/2019WR024758>
- Gabbud C. & Lane S.N. (2016). Ecosystem impacts of Alpine water intakes for hydropower: the challenge of sediment management. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water* 3, 41–61. <https://doi.org/10.1002/wat2.1124>
- Gardent M. (2014a). Inventaire et retrait des glaciers dans les Alpes françaises depuis la fin du Petit Age Glaciaire. Géographie. Université de Grenoble, 2014. Français.

INTRODUCTION

- Gardent M., Rabatel A., Dedieu J.-P. & Deline P. (2014b). Multitemporal glacier inventory of the French Alps from the late 1960s to the late 2000s. *Global and Planetary Change* 120, 24–37. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2014.05.004>
- Ginot V. (1998). Logiciel EVHA. Evaluation de l'habitat physique des poissons en rivière (version2.0). Cemagref Lyon et Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement, Direction de l'Eau, Paris, France
- Girard V., Lamouroux N. & Mons R. (2014). Modeling point velocity and depth statistical distributions in steep tropical and alpine stream reaches. *Water Resources Research* 50, 427–439. <https://doi.org/10.1002/2013WR013894>
- Gobiet A., Kotlarski S., Beniston M., Heinrich G., Rajczak J. & Stoffel M. (2014). 21st century climate change in the European Alps—A review. *Science of The Total Environment* 493, 1138–1151. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2013.07.050>
- González J.M. & Elozegi A. (2021). Water abstraction reduces taxonomic and functional diversity of stream invertebrate assemblages. *Freshwater Science* 40, 524–536. <https://doi.org/10.1086/716201>
- Groupe de bassin Rhône-Méditerranée « gestion quantitative » (2011). Débits d'Objectif d'Etiage et Débits de crise, Version 2.
- Hannah D.M., Brown L.E., Milner A.M., Gurnell A.M., McGregor G.R., Petts G.E., et al. (2007). Integrating climate–hydrology–ecology for alpine river systems. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 17, 636–656. <https://doi.org/10.1002/aqc.800>
- Hannah D.M., Gurnell A.M. & McGregor G.R. (1999). A methodology for investigation of the seasonal evolution in proglacial hydrograph form. *Hydrological Processes* 13, 2603–2621. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1099-1085\(199911\)13:16<2603::AID-HYP936>3.0.CO;2-5](https://doi.org/10.1002/(SICI)1099-1085(199911)13:16<2603::AID-HYP936>3.0.CO;2-5)
- Hauer C., Wagner B., Aigner J., Holzapfel P., Flödl P., Liedermann M., et al. (2018). State of the art, shortcomings and future challenges for a sustainable sediment management in hydropower: A review. *Renewable and Sustainable Energy Reviews* 98, 40–55. <https://doi.org/10.1016/j.rser.2018.08.031>
- Hilton J., O'Hare M., Bowes M.J. & Jones J.I. (2006). How green is my river? A new paradigm of eutrophication in rivers. *Science of The Total Environment* 365, 66–83. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2006.02.055>
- Hock R., Rasul G., Adler C., Cáceres B., Gruber S., Hirabayashi Y., et al. (2019). High Mountain Areas. In: IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate [H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, V. Masson-Delmotte, P. Zhai, M. Tignor, E. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Nicolai, A. Okem, J. Petzold, B. Rama, N.M. Weyer (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA, pp. 131-202. <https://doi.org/10.1017/9781009157964.004>

INTRODUCTION

- Hoelzle M., Chinn T., Stumm D., Paul F., Zemp M. & Haeberli W. (2007). The application of glacier inventory data for estimating past climate change effects on mountain glaciers: A comparison between the European Alps and the Southern Alps of New Zealand. *Global and Planetary Change* 56, 69–82. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2006.07.001>
- Horton P., Schaefli B., Mezghani A., Hingray B. & Musy A. (2006). Assessment of climate-change impacts on alpine discharge regimes with climate model uncertainty. *Hydrological Processes* 20, 2091–2109. <https://doi.org/10.1002/hyp.6197>
- Hotaling S., Foley M.E., Zeglin L.H., Finn D.S., Tronstad L.M., Giersch J.J., et al. (2019). Microbial assemblages reflect environmental heterogeneity in alpine streams. *Global Change Biology* 25, 2576–2590. <https://doi.org/10.1111/gcb.14683>
- Huss M., Farinotti D., Bauder A. & Funk M. (2008). Modelling runoff from highly glacierized alpine drainage basins in a changing climate. *Hydrological Processes* 22, 3888–3902. <https://doi.org/10.1002/hyp.7055>
- IPCC (2022). *Climate Change 2022: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. (Eds H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, M. Tignor, E.S. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, et al.), Cambridge University Press, Cambridge.
- IPCC (2019). Summary for Policymakers. In: IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate [H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, V. Masson-Delmotte, P. Zhai, M. Tignor, E. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Nicolai, A. Okem, J. Petzold, B. Rama, N.M. Weyer (eds.)]. In press.
- Jacobsen D., Cauvy-Fraunié S., Andino P., Espinosa R., Cueva D. & Dangles O. (2014). Runoff and the longitudinal distribution of macroinvertebrates in a glacier-fed stream: implications for the effects of global warming. *Freshwater Biology* 59, 2038–2050. <https://doi.org/10.1111/fwb.12405>
- Jacobsen D. & Dangles O. (2011). Environmental harshness and global richness patterns in glacier-fed streams. *Global Ecology and Biogeography* 21, 647–656. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00699.x>
- Jesús T., Formigo N., Santos P. & Tavares G.R. (2004). Impact evaluation of the Vila Viçosa small hydroelectric power plant (Portugal) on the water quality and on the dynamics of the benthic macroinvertebrate communities of the Ardena river. *Limnetica* 23, 241–256. <https://doi.org/10.23818/limn.23.21>
- Jones J.I., Murphy J.F., Collins A.L., Sear D.A., Naden P.S. & Armitage P.D. (2012). The impact of fine sediment on macro-invertebrates. *River Research and Applications* 28, 1055–1071. <https://doi.org/10.1002/rra.1516>
- Jowett I.G. (2003). Hydraulic constraints on habitat suitability for benthic invertebrates in gravel-bed rivers. *River Research and Applications* 19, 495–507. <https://doi.org/10.1002/rra.734>

INTRODUCTION

- Kelly-Richards S., Silber-Coats N., Crootof A., Tecklin D. & Bauer C. (2017). Governing the transition to renewable energy: A review of impacts and policy issues in the small hydropower boom. *Energy Policy* 101, 251–264. <https://doi.org/10.1016/j.enpol.2016.11.035>
- Khamis K., Brown L.E., Hannah D.M. & Milner A.M. (2016). Glacier-groundwater stress gradients control alpine river biodiversity. *Ecohydrology* 9, 1263–1275. <https://doi.org/10.1002/eco.1724>
- Körner C. (2003). *Alpine Plant Life*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.
- Kraft N.J.B., Adler P.B., Godoy O., James E.C., Fuller S. & Levine J.M. (2015). Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology* 29, 592–599. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12345>
- Krajenbrink H.J., White J.C., Dunbar M.J. & Wood P.J. (2022). Macroinvertebrate and diatom community responses to thermal alterations below water supply reservoirs. *River Research and Applications* 38, 595–612. <https://doi.org/10.1002/rra.3922>
- Krause P. (2002). Quantifying the impact of land use changes on the water balance of large catchments using the J2000 model. *Physics and Chemistry of the Earth, Parts A/B/C* 27, 663–673. [https://doi.org/10.1016/S1474-7065\(02\)00051-7](https://doi.org/10.1016/S1474-7065(02)00051-7)
- Kuriqi A., Pinheiro A.N., Sordo-Ward A., Bejarano M.D. & Garrote L. (2021). Ecological impacts of run-of-river hydropower plants—Current status and future prospects on the brink of energy transition. *Renewable and Sustainable Energy Reviews* 142, 110833. <https://doi.org/10.1016/j.rser.2021.110833>
- Lamouroux N., Augeard B., Baran P., Capra H., Le Coarer Y., Girard V., et al. (2018). Débits écologiques: la place des modèles d’habitat hydraulique dans une démarche intégrée. *Hydroécologie Appliquée* 20, 1–27. <https://doi.org/10.1051/hydro/2016004>
- Lamouroux N. & Capra H. (2002). Simple predictions of instream habitat model outputs for target fish populations. *Freshwater Biology* 47, 1543–1556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00879.x>
- Lange K., Meier P., Trautwein C., Schmid M., Robinson C.T., Weber C., et al. (2018). Basin-scale effects of small hydropower on biodiversity dynamics. *Frontiers in Ecology and the Environment* 16, 397–404. <https://doi.org/10.1002/fee.1823>
- Larsen S., Majone B., Zulian P., Stella E., Bellin A., Bruno M.C., et al. (2021). Combining hydrologic simulations and stream-network models to reveal flow-ecology relationships in a large alpine catchment. *Water Resources Research* 57. <https://doi.org/10.1029/2020WR028496>
- Launay B., Barnasson J., Becquet J., Brulin M., Cauvy-Fraunié S. & Forcellini M. (2021). Découverte d’une nouvelle population de *Rhithrogena delphinensis* Sowa & Degrange, 1987, dans le massif des Arves, et compléments à la description de la larve (Ephemeroptera, Heptageniidae). *Bulletin de la Société entomologique de France* 126, 401–420. https://doi.org/10.32475/bsef_2218

INTRODUCTION

- Laurent L., Buoncristiani J.-F., Pohl B., Zekollari H., Farinotti D., Huss M., et al. (2020). The impact of climate change and glacier mass loss on the hydrology in the Mont-Blanc massif. *Scientific Reports* 10, 10420. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-67379-7>
- Lauscher F. (1966). Die Tagesschwankung der Lufttemperatur auf Höhenstationen in allen Erdteilen. In: 60.–62. *Jahresbericht des Sonnblick-Vereines für die Jahre 1962–1964*. Jahresberichte des Sonnblick-Vereines, pp. 3–17. Springer Vienna, Vienna.
- Leibold M.A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J.M., Hoopes M.F., et al. (2004). The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7, 601–613. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x>
- Liu D., Liu H., Wang, X. & Kremere, E. (2019). World Small Hydropower Development Report 2019. United Nations Industrial Development Organization; International Center on Small Hydro Power. Available from www.smallhydroworld.org.
- Lods-Crozet B., Lencioni V., Olafsson J.S., Snook D.L., Velle G., Brittain J.E., et al. (2001). Chironomid (Diptera: Chironomidae) communities in six European glacier-fed streams. *Freshwater Biology* 46, 1791–1809. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00859.x>
- Löve D. (1970). Subarctic and Subalpine: Where and What? *Arctic and Alpine Research* 2, 63. <https://doi.org/10.2307/1550141>
- Marnezy A. (2008). Alpine dams: From hydroelectric power to artificial snow. *Revue de géographie alpine*, 103–112. <https://doi.org/10.4000/rga.430>
- Matiu M., Crespi A., Bertoldi G., Carmagnola C.M., Marty C., Morin S., et al. (2021). Observed snow depth trends in the European Alps: 1971 to 2019. *The Cryosphere* 15, 1343–1382. <https://doi.org/10.5194/tc-15-1343-2021>
- Meier W., Bonjour C., Wüest A. & Reichert P. (2003). Modeling the effect of water diversion on the temperature of mountain streams. *Journal of Environmental Engineering* 129, 755–764. [https://doi.org/10.1061/\(ASCE\)0733-9372\(2003\)129:8\(755\)](https://doi.org/10.1061/(ASCE)0733-9372(2003)129:8(755))
- Meißner T., Sures B. & Feld C.K. (2019). Multiple stressors and the role of hydrology on benthic invertebrates in mountainous streams. *Science of The Total Environment* 663, 841–851. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.01.288>
- Mérigoux S., Lamouroux N., Olivier J.-M. & Dolédec S. (2009). Invertebrate hydraulic preferences and predicted impacts of changes in discharge in a large river. *Freshwater Biology* 54, 1343–1356. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02160.x>
- Merritt R.W., Cummins K.W. & Berg M.B. (2017). Trophic relationships of macroinvertebrates. In: *Methods in Stream Ecology, Volume 1*. pp. 413–433. Elsevier.
- Milner A.M. (1987). Colonization and ecological development of new streams in Glacier Bay National Park, Alaska. *Freshwater Biology* 18, 53–70. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1987.tb01295.x>

INTRODUCTION

- Milner A.M., Brittain J.E., Castella E. & Petts G.E. (2001a). Trends of macroinvertebrate community structure in glacier-fed rivers in relation to environmental conditions: a synthesis. *Freshwater Biology* 46, 1833–1847. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00861.x>
- Milner A.M., Brown L.E. & Hannah D.M. (2009). Hydroecological response of river systems to shrinking glaciers. *Hydrological Processes* 23, 62–77. <https://doi.org/10.1002/hyp.7197>
- Milner A.M., Khamis K., Battin T.J., Brittain J.E., Barrand N.E., Füreder L., et al. (2017). Glacier shrinkage driving global changes in downstream systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114, 9770–9778. <https://doi.org/10.1073/pnas.1619807114>
- Milner A.M. & Petts G.E. (1994). Glacial rivers: physical habitat and ecology. *Freshwater Biology* 32, 295–307. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01127.x>
- Milner A.M., Taylor R.C. & Winterbourn M.J. (2001b). Longitudinal distribution of macroinvertebrates in two glacier-fed New Zealand rivers. *Freshwater Biology* 46, 1765–1775. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00856.x>
- Monaghan M.T., Robinson C.T., Spaak P. & Ward J.V. (2005). Macroinvertebrate diversity in fragmented Alpine streams: implications for freshwater conservation. *Aquatic Sciences* 67, 454–464. <https://doi.org/10.1007/s00027-005-0787-0>
- Mondy C.P., Villeneuve B., Archaimbault V. & Usseglio-Polatera P. (2012). A new macroinvertebrate-based multimetric index (I2M2) to evaluate ecological quality of French wadeable streams fulfilling the WFD demands: A taxonomical and trait approach. *Ecological Indicators* 18, 452–467. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.12.013>
- Morel M., Pella H., Branger F., Sauquet E., Grenouillet G., Côte J., Braud I., Lamouroux N. (in press). Catchment-scale applications of hydraulic habitat models: climate change effects on fish.
- Motta-Díaz A.J. & Vimos-Lojano D.J. (2020). Influencia de la variación temporal de los parámetros hidráulicos en la estructura y la función de la comunidad de macroinvertebrados en un río andino. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 44, 606–621. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1023>
- Mountain Research Initiative EDW Working Group (2015). Elevation-dependent warming in mountain regions of the world. *Nature Climate Change* 5, 424–430. <https://doi.org/10.1038/nclimate2563>
- Nagy L. & Grabherr G. (2009). The biology of alpine habitats. *Oxford University Press, Oxford ; New York*.
- Olden J.D. & Naiman R.J. (2010). Incorporating thermal regimes into environmental flows assessments: modifying dam operations to restore freshwater ecosystem integrity. *Freshwater Biology* 55, 86–107. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02179.x>
- Paul F., Rastner P., Azzoni R.S., Diolaiuti G., Fugazza D., Le Bris R., et al. (2020). Glacier shrinkage in the Alps continues unabated as revealed by a new glacier inventory from Sentinel-2. *Earth System Science Data* 12, 1805–1821. <https://doi.org/10.5194/essd-12-1805-2020>

INTRODUCTION

- Petts G.E. & Bickerton M.A. (1994). Influence of water abstraction on the macroinvertebrate community gradient within a glacial stream system: La Borgne d'Arolla, Valais, Switzerland. *Freshwater Biology* 32, 375–386. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01133.x>
- Plichard L., Forcellini M., Le Coarer Y., Capra H., Carrel G., Ecochard R., et al. (2020). Predictive models of fish microhabitat selection in multiple sites accounting for abundance overdispersion. *River Research and Applications* 36, 1056–1075. <https://doi.org/10.1002/rra.3631>
- Poff N.L., Richter B.D., Arthington A.H., Bunn S.E., Naiman R.J., Kendy E., et al. (2010). The ecological limits of hydrologic alteration (ELOHA): a new framework for developing regional environmental flow standards. *Freshwater Biology* 55, 147–170. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02204.x>
- Puissauve R., Legros B. & Poulet N. (2015). Fiches d'information sur les espèces aquatiques protégées : Truite commune, *Salmo trutta* (Linnaeus, 1758). Service du patrimoine naturel du MNHN & Onema.
- Quadroni S., Brignoli M.L., Crosa G., Gentili G., Salmaso F., Zaccara S., et al. (2016). Effects of sediment flushing from a small Alpine reservoir on downstream aquatic fauna. *Ecohydrology* 9, 1276–1288. <https://doi.org/10.1002/eco.1725>
- Receveur J.P., Fenoglio S. & Benbow M.E. (2020). Insect-associated bacterial communities in an alpine stream. *Hydrobiologia* 847, 331–344. <https://doi.org/10.1007/s10750-019-04097-w>
- Richter B., Baumgartner J., Wigington R. & Braun D. (1997). How much water does a river need? *Freshwater Biology* 37, 231–249. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1997.00153.x>
- Richter B.D., Baumgartner J.V., Powell J. & Braun D.P. (1996). A method for assessing hydrologic alteration within ecosystems. *Conservation Biology* 10, 1163–1174. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1996.10041163.x>
- Rixen C., Teich M., Lardelli C., Gallati D., Pohl M., Pütz M., et al. (2011). Winter tourism and climate change in the Alps: An assessment of resource consumption, snow reliability, and future snowmaking potential. *Mountain Research and Development* 31, 229–236. <https://doi.org/10.1659/MRD-JOURNAL-D-10-00112.1>
- Robinson C.T., Kawecka B., Füreder L. & Peter A. (2010). Biodiversity of flora and fauna in alpine waters. In: *Alpine Waters*. The Handbook of Environmental Chemistry, (Ed. U. Bundi), pp. 193–223. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.
- Robinson C.T., Tonolla D., Imhof B., Vukelic R. & Uehlinger U. (2016). Flow intermittency, physico-chemistry and function of headwater streams in an Alpine glacial catchment. *Aquatic Sciences* 78, 327–341. <https://doi.org/10.1007/s00027-015-0434-3>
- Robinson C.T., Uehlinger U. & Hieber M. (2001). Spatio-temporal variation in macroinvertebrate assemblages of glacial streams in the Swiss Alps. *Freshwater Biology* 46, 1663–1672. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00851.x>

INTRODUCTION

- Rosenberg D.M. & Resh V.H. (1993). *Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates*. Chapman & Hall, New York.
- Rott E., Cantonati M., Füreder L. & Pfister P. (2006). Benthic algae in high altitude streams of the Alps – a neglected component of the aquatic Biota. *Hydrobiologia* 562, 195–216. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-1811-z>
- Schmera D., Heino J., Podani J., Erős T. & Dolédec S. (2017). Functional diversity: a review of methodology and current knowledge in freshwater macroinvertebrate research. *Hydrobiologia* 787, 27–44. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2974-5>
- Shearer K., Hayes J., Jowett I. & Olsen D. (2015). Habitat suitability curves for benthic macroinvertebrates from a small New Zealand river. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 49, 178–191. <https://doi.org/10.1080/00288330.2014.988632>
- Smith B.P.G., Hannah D.M., Gurnell A.M. & Petts G.E. (2001). A hydrogeomorphological context for ecological research on alpine glacial rivers: Hydrogeomorphology of alpine glacial rivers. *Freshwater Biology* 46, 1579–1596. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00846.x>
- Snook D.L. & Milner A.M. (2002). Biological traits of macroinvertebrates and hydraulic conditions in a glacier-fed catchment (French Pyrenées). *Fundamental and Applied Limnology* 153, 245–271. <https://doi.org/10.1127/archiv-hydrobiol/153/2002/245>
- Spandre P., François H., Morin S. & George-Marcelpoil E. (2015). Snowmaking in the French Alps: Climatic context, existing facilities and outlook. *Revue de géographie alpine*. <https://doi.org/10.4000/rga.2913>
- Spandre P., François H., Verfaillie D., Pons M., Vernay M., Lafaysse M., et al. (2019). Winter tourism under climate change in the Pyrenees and the French Alps: relevance of snowmaking as a technical adaptation. *The Cryosphere* 13, 1325–1347. <https://doi.org/10.5194/tc-13-1325-2019>
- Stalnaker C.B. (1982). Instream flow assessments come of age in the decade of the 1970's. In: *Research on fish and wildlife habitat*. U.S. Environmental Protection Agency, Office of Research and Development, Washington, D.C.
- 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. <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00039>
- Stefan H.G. & Preud'homme E.B. (1993). Stream temperature estimation from air temperature. *Journal of the American Water Resources Association* 29, 27–45. <https://doi.org/10.1111/j.1752-1688.1993.tb01502.x>
- Steiger R. (2010). The impact of climate change on ski season length and snowmaking requirements in Tyrol, Austria. *Climate Research* 43, 251–262. <https://doi.org/10.3354/cr00941>
- Tharme RE. (1996). Review of international methodologies for the quantification of the instream flow requirements of rivers. Water law review final report for policy development for the Department

INTRODUCTION

- of Water Affairs and Forestry, Pretoria. Freshwater Research Unit, University of Cape Town, South Africa.
- Tharme R.E. (2003). A global perspective on environmental flow assessment: emerging trends in the development and application of environmental flow methodologies for rivers. *River Research and Applications* 19, 397–441. <https://doi.org/10.1002/rra.736>
- Tolonen K.E., Leinonen K., Erkinaro J. & Heino J. (2018). Ecological uniqueness of macroinvertebrate communities in high-latitude streams is a consequence of deterministic environmental filtering processes. *Aquatic Ecology* 52, 17–33. <https://doi.org/10.1007/s10452-017-9642-3>
- Uehlinger U., Malard F. & Ward J.V. (2003). Thermal patterns in the surface waters of a glacial river corridor (Val Roseg, Switzerland): *Thermal patterns in a glacial river corridor. Freshwater Biology* 48, 284–300. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01000.x>
- Vanham D. (2012). The Alps under climate change: implications for water management in Europe. *Journal of Water and Climate Change* 3, 197–206. <https://doi.org/10.2166/wcc.2012.032>
- Vanham D., Fleischhacker E. & Rauch W. (2009). Impact of snowmaking on alpine water resources management under present and climate change conditions. *Water Science and Technology* 59, 1793–1801. <https://doi.org/10.2166/wst.2009.211>
- Vincent R.E. & Miller W.H. (1969). Altitudinal distribution of brown trout and other fishes in a headwater tributary of the South Platte River, Colorado. *Ecology* 50, 464–466. <https://doi.org/10.2307/1933899>
- Viviroli D., Archer D.R., Buytaert W., Fowler H.J., Greenwood G.B., Hamlet A.F., *et al.* (2011). Climate change and mountain water resources: overview and recommendations for research, management and policy. *Hydrology and Earth System Sciences* 15, 471–504. <https://doi.org/10.5194/hess-15-471-2011>
- Viviroli D., Kummu M., Meybeck M., Kallio M. & Wada Y. (2020). Increasing dependence of lowland populations on mountain water resources. *Nature Sustainability* 3, 917–928. <https://doi.org/10.1038/s41893-020-0559-9>
- Wallace J.B. & Webster J.R. (1996). The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. *Annual Review of Entomology* 41, 115–139. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.41.010196.000555>
- Ward J.V. (1994). Ecology of alpine streams. *Freshwater Biology* 32, 277–294. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01126.x>
- Ward J.V., Malard F., Tockner K. & Uehlinger U. (1999). Influence of ground water on surface water conditions in a glacial flood plain of the Swiss Alps. *Hydrological Processes* 13, 277–293. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1099-1085\(19990228\)13:3<277::AID-HYP738>3.0.CO;2-N](https://doi.org/10.1002/(SICI)1099-1085(19990228)13:3<277::AID-HYP738>3.0.CO;2-N)
- World Commission on Dams (2000). Dams and development. A new framework for decision-making. The Report of the World Commission on Dams, Earthscan, London.

INTRODUCTION

- Xu Y., Guo X., Dan Y., Yang Z., Ma J., Liu D., et al. (2021). Impact of cascade reservoirs on continuity of river water temperature: A temperature trend hypothesis in river. *Hydrological Processes* 35, e13994. <https://doi.org/10.1002/hyp.13994>
- Zarfl C., Lumsdon A.E., Berlekamp J., Tydecks L. & Tockner K. (2015). A global boom in hydropower dam construction. *Aquatic Sciences* 77, 161–170. <https://doi.org/10.1007/s00027-014-0377-0>
- Zemp M., Huss M., Thibert E., Eckert N., McNabb R., Huber J., et al. (2019). Global glacier mass changes and their contributions to sea-level rise from 1961 to 2016. *Nature* 568, 382–386. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1071-0>

CHAPITRE 1

PARTIE 1

Macroinvertebrate distribution associated with environmental variables in alpine streams

Juliette BECQUET^{1,2}, Nicolas LAMOUREUX¹, Thomas CONDOM³, Isabelle GOUTTEVIN⁴, Maxence FORCELLINI¹, Bertrand LAUNAY¹, Antoine RABATEL³, Sophie CAUVY-FRAUNIE¹

¹ INRAE – UR RIVERLY – EcoFlowS, F-69100 Villeurbanne, France

² TERE0, 73800 Sainte-Hélène-du-Lac, France

³ Univ. Grenoble Alpes, IRD, CNRS, Grenoble INP, IGE, 38000 Grenoble, France

⁴ Univ. Grenoble Alpes, Univ. de Toulouse, Météo-France, CNRS, CNRM, Centre d'Etudes de la Neige, 38000 Grenoble, France

Keywords: Mountain catchment, Glacial rivers, Physico-chemistry, Hydraulics, Hydrological regime

Abstract

1. Ongoing hydrological alterations due to climate change and anthropogenic uses of water have major implications for freshwater biodiversity. Quantifying the relative effects of environmental variables on macroinvertebrates is required to predict biological responses to hydrological alterations. To date, no study simultaneously examined the effects of physico-chemistry, hydraulics, and hydrology on the distribution of alpine macroinvertebrate communities and taxa. In this study, we aimed to quantify the relative correlation between these environmental variables and macroinvertebrate community composition and structure.
2. We sampled macroinvertebrates at 66 stream sites located in three catchments in the French Alps. We characterised the proximate habitat at each site using 11 variables describing measured physico-chemistry and hydraulics, and simulation-based hydrology. We described relationships between community structure and the environment using a co-inertia analysis and modelled individual taxa abundance with generalized linear mixed models.
3. The co-inertia revealed a significant co-structure between the environmental and macroinvertebrate matrices. Glacier-influenced sites with high turbidity and summer flow exhibited similar community composition with low total abundance. Sources at high altitude and sites with low glacial influence, exhibiting high summer flow and flow velocity, were dominated by Diamesinae, *Rhithrogena* spp., *Dictyogenus* spp., and *Baetis alpinus*. Streams fed by rainfall/snowmelt and valley sources, associated to higher temperature, conductivity, and monthly discharge variability were characterised by higher richness and abundances. Models indicated that the three types of proximate habitat variables significantly contributed to the

macroinvertebrate distribution. Turbidity was strongly negatively associated with macroinvertebrate abundances. Increasing flow velocity and summer flow had significant (mainly negative) effect in 43% of models.

4. The co-structure between communities and proximate habitat variables was shared by the three catchments. For most individual taxa, catchment identity did not influence abundance models and cross-validations indicated transferable effects of proximate habitat variables among alpine catchments.
5. Our results can be used to infer responses of alpine macroinvertebrates to multivariate environmental changes. Understanding the relationships between macroinvertebrates and environmental variables help to predict how communities and taxa will be affected by habitat alterations due to ongoing hydrological changes and resulting physico-chemical conditions.

1. Introduction

Alpine catchments display complex hydrographic networks characterized by high environmental heterogeneities, resulting from the combination of various water sources: groundwater, rain, snowmelt, and glacier-melt (Füreder et al., 2001; Ward, 1994) as each water source exhibits particular hydrological and physico-chemical conditions. Alpine glacier-fed streams are cold, turbid (high suspended sediment concentrations), with unstable substrate, and display seasonal peak flow in summer (Milner & Petts, 1994). Snowmelt streams also display low temperature but are usually clear, with peak flow in spring (or early summer) and very low or nil discharge in winter (Hannah et al., 2007). Groundwater-fed streams have lower turbidity, higher conductivity, and their hydrological and physico-chemical characteristics are relatively constant over time (Brown et al., 2003; Brown, Hannah & Milner, 2009). In alpine catchments, the spatiotemporal variability in water source contributions creates a diverse mosaic of stream habitats, generating high spatial variability in the structure of aquatic communities across relatively small river networks (Khamis et al., 2016). For example, species-poor communities dominated by Diamesinae (Diptera) typically prevail close to glaciers (Lods-Crozet et al., 2001). As groundwater contributions increase, habitat conditions become favourable for a more diverse benthic community, including Baetidae (Ephemeroptera), Nemouridae (Plecoptera), Rhyacophilidae (Trichoptera), and other chironomid taxa like Orthocladiinae (Milner et al., 2001).

In recent decades, rapid hydrological changes have occurred in alpine catchments due to the combined effects of climate change and water abstraction, with major implications on aquatic biodiversity. In particular, the diminution of seasonal snow cover due to increased temperature reduces meltwater flow in spring, and delayed rain increase discharge in autumn and winter (Confortola, Soncini

& Bocchiola, 2013; Matiu et al., 2021). Although glacier shrinkage first leads to a significant increase in annual glacier runoff, especially in summer, glacier runoff then decreases until complete ice disappearance (Huss et al., 2008). In addition, water abstraction for irrigation and drinking water in touristic areas (Calianno, Milano & Reynard, 2018), artificial snow production (Vanham, Fleischhacker & Rauch, 2009) and hydropower (Gabbud & Lane, 2016) considerably modify the hydrological regime of alpine streams (Barnett, Adam & Lettenmaier, 2005; Viviroli et al., 2011). Predicting the response of aquatic ecosystems to hydrological alterations requires quantifying the relative influence of hydrological and other environmental variables on aquatic communities in alpine streams.

Many studies analysing alpine macroinvertebrate responses to the environment used broad integrative descriptors of habitats (e.g. glacial influence), often based on geographical variables (e.g. altitude, distance to sources). For example, Jacobsen et al. (2014) reported a decrease in macroinvertebrate richness with glacial influence. Scotti et al. (2019) identified land cover type as a prominent factor influencing communities. Other studies characterized macroinvertebrate habitats using proximate habitat variables describing water physico-chemistry, hydraulic characteristics and/or hydrological conditions. For example, Castella et al. (2001) identified water temperature as the main driver of macroinvertebrate richness and community composition in glacier-fed streams, and Petts & Bickerton (1994) reported that turbidity is generally unfavourable for macroinvertebrates. Motta-Díaz & Vimos-Lojano (2020) also showed that hydraulic characteristics at the stream reach scale (bed shear stress, flow velocity, and water depth) had a significant effect on macroinvertebrate community composition, with higher abundance of Simuliidae (Diptera) in deep habitats. Finally, the hydrological regime of alpine streams also represents a key proximate habitat variable to explain community composition, as it influences the quality and quantity of habitats available for aquatic organisms over time (Meißner et al., 2019). For example, Fornaroli et al. (2019) showed that Baetidae and Rhyacophilidae densities increased with mean monthly discharges in May, June, and September. Furthermore, Larsen et al. (2021) demonstrated that taxonomic richness declined with maximum streamflow in nivo-glacial streams, but increased in pluvial streams. While broad geographical descriptors such as distance from source might have indirect and integrative effects on macroinvertebrate communities, proximate habitat variables, such as hydraulics or water temperature characterising the local habitat of organisms, could be more general predictors of biological responses across different geographical contexts (Statzner, Gore & Resh, 1988; Huang & Frimpong, 2016). Therefore, understanding the relative effects of proximate habitat variables on macroinvertebrates is essential for predicting their responses to hydrological alteration.

To our knowledge, no study has simultaneously examined the relative strengths of associations between physico-chemistry, hydraulic characteristics, and hydrological regime with the structure of alpine macroinvertebrates at both the community and taxon levels. Furthermore, relationships between

proximate habitat variables and macroinvertebrate community and taxon distribution have never been compared among multiple alpine catchments with the same methodology, although such comparisons are necessary to test the generality of the relative influence of the various environmental variables. Our study contributes to fill these gaps using data collected during the glacial ablation period at 66 alpine stream sites in three catchments (French Alps), covering a wide range of water sources, glacier cover and environmental conditions. At each stream site, we simultaneously measured physico-chemical, hydraulic, and hydrological conditions and sampled benthic macroinvertebrates. Thanks to this unique dataset, we aimed to 1) analyse relationships between community structure, proximate habitat variables and easily accessible geographical descriptors, 2) quantify the relative importance of proximate habitat variables and their correlation with the abundance of dominant macroinvertebrate taxa, and 3) assess the consistency of these relationships across the three catchments.

2. Methods

2.1. Study sites

Our study was conducted in 66 stream sites located in three glacierized catchments in the French Alps (Figure 1) with variable percentage of glacier cover in the catchment (GCC; calculated by dividing the glacier area in 2015 (Paul et al., 2020) by the catchment area). The Arve catchment (199 km², 30.4% GCC, n = 29 sites) is located in the Mont-Blanc massif, close to Chamonix, and ranges from 1,020 to 4,246 m a.s.l. (Mont-Blanc du Tacul). This catchment includes many glaciers, representing 60.4 km² in 2015 (Paul et al., 2020), among which the Mer de Glace, Argentière, and Tour glaciers. The Vanoise catchment (6.5% GCC, n = 17 sites) is located in the Vanoise National Parc and includes two sub-catchments: Chavière (38 km², 7.4% GCC) and Allues (39 km², 5.6% GCC). The Chavière sub-catchment ranges from 1,765 m a.s.l. to 3,588 m a.s.l. at the Dôme de l'Arpont, and includes the Génepy, Rosoire, and Masse glaciers, covering respectively 1.4, 0.4, and 0.2 km² in 2015 (Paul et al., 2020). The Allues sub-catchment extends from 1,702 m a.s.l. to 3,528 m a.s.l. at the Aiguille de Polset and includes the Gébroulaz glacier with an area of 2.9 km² in 2015 (Paul et al., 2020). The Arvan catchment (63 km², 3.3% GCC, n = 20 sites) is located in the Grandes Rousses massif and ranges from 1,402 m a.s.l. to 3,465 m a.s.l. (Pic de l'Etendard). This catchment includes the Saint-Sorlin glacier, which covered an area of 2.1 km² glacier in 2015 (Paul et al., 2020). Sites were 100-m long to include several sequences of geomorphic units (e.g. rapids, riffles, runs). Among them, half were located along a glacier-fed stream with a GCC between 1 and 64%. Conversely, half of the sites had no glacial influence and were fed by groundwater, rainfall, and/or snowmelt. Study sites were located between 1,025 and 2,392 m a.s.l. in Arve, between 1,708 and 2,620 m a.s.l. in Vanoise, and between 1,430 and 2,667 m a.s.l. in Arvan. Data

collection was done during the summer season, in late August 2017 in Arve, in late August 2018 in Vanoise, and in late July, early August 2018 in Arvan.

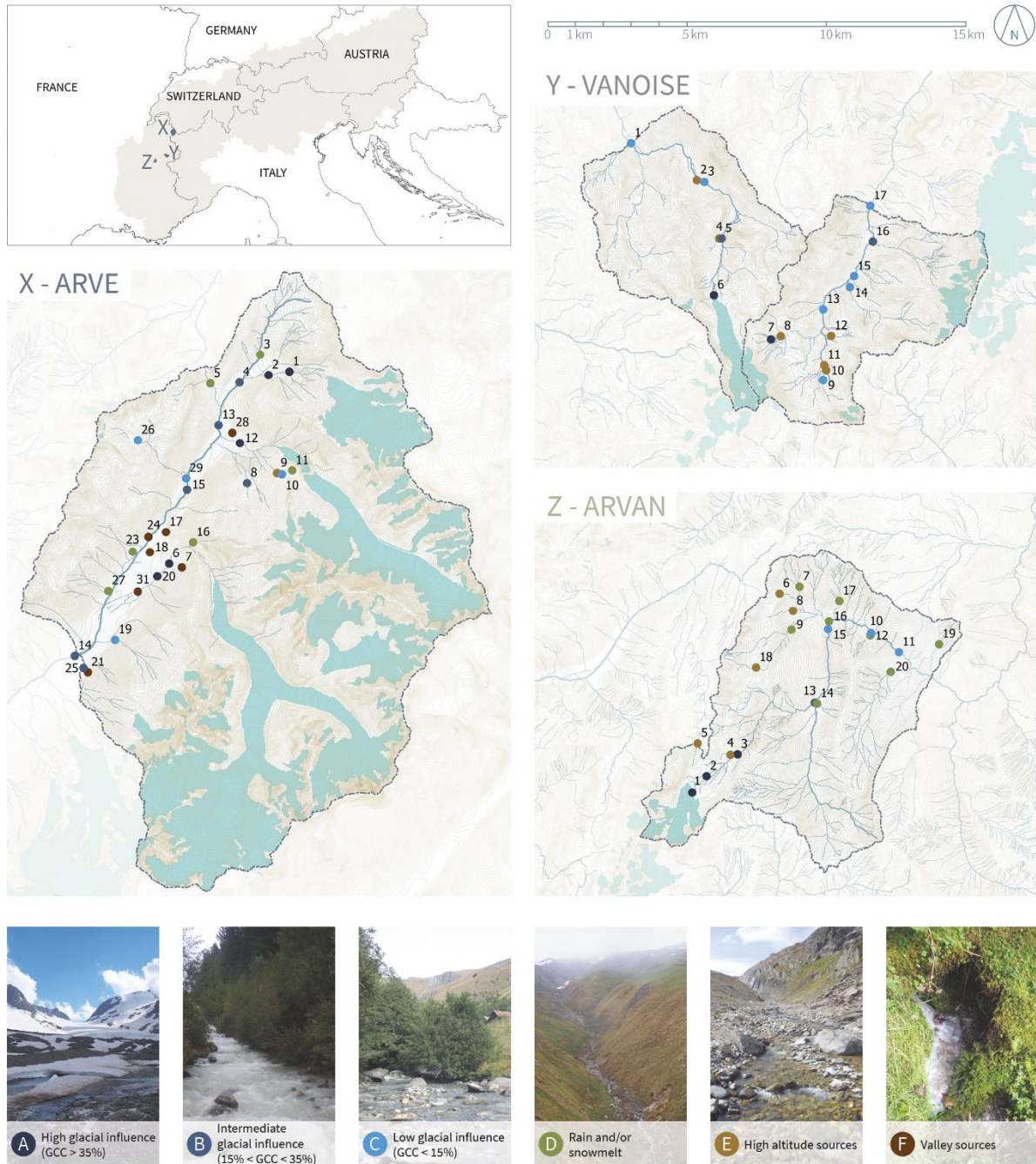


Figure 1: Map of the three alpine catchments and geographical distribution of study sites, classified by the six geographical groups (A-F). Blue shapes correspond to glacier areas in 2015 (Paul et al., 2020). GCC means glacial cover in the catchment.

2.2. Geographical description and classification of sites

For a first broad description of alpine stream types, we used six geographical metrics. In addition to GCC, obtained by dividing the glacier area in 2015 (Paul et al., 2020) by the catchment area upstream from the site, the main water source (i.e. groundwater, rainfall and/or snowmelt) was estimated from IGN-F SCAN 25® 1:25,000 maps, with perennial sites close to sources (< 1 km) considered as mainly groundwater-fed. Site altitude (ALT, Table 1) was measured with a GARMIN field GPS (Olathe, KS, United States). We calculated site slope (SLO) based on IGN-F SCAN 25® maps. At each site, we also estimated the mean stream wetted width (WID), averaged from measurements at five transects located every 20 m along the 100 m stretch. Mean width was considered as a geographical descriptor of the stream morphology because of its indirect effect on macroinvertebrates (Vander Vorste et al., 2017) relatively to proximate variables such as flow velocity. We defined six *a priori* geographical groups based on GCC, water source, and altitude to appreciate how geographical descriptors and proximate habitat variables were related. Three groups had glacial influence (A-C) and the other three had no glacial influence (D-F). Groups A-C were separated according to their degree of glacial influence, with high (GCC > 35%), intermediate (15% < GCC < 35%) and low (GCC < 15%) glacial influence for A (n = 10), B (n = 9), and C (n = 14), respectively. Groups D-F were first separated according to their water source, to distinguish streams fed by rainfall and/or snowmelt (D, n = 14) from streams mainly fed by groundwater (i.e. located at less than 1 km from the spring; E-F). Finally, groups E-F were separated according to altitude, with high altitude sources (E, altitude > 1500 m a.s.l., n = 12) and valley sources (F, altitude < 1500 m a.s.l., n = 7).

2.3. Proximate habitat variables

To characterise proximate macroinvertebrate habitats, we assessed the physico-chemical, hydraulic, and hydrological conditions at each site. Physico-chemical and hydraulic conditions were measured at the time of macroinvertebrate sampling, while hydrological conditions were estimated based on spatially distributed hydrological simulations.

2.3.1. Water physico-chemistry

At each site, we measured water temperature (TEMP, Table 1), pH, conductivity (COND), and dissolved oxygen concentration (OXY) with HACH (Loveland, CO, United States) portable meters (HQ40D and HQ14D) and probes (CDC40130 for temperature and conductivity, PHC10105 for pH, and LDO10105 for oxygen concentration). We measured water turbidity (TURB) with a portable

turbidimeter (PONSEL by AQUALABO (Champigny-sur-Marne, France), ODEON meter with turbidity digital sensor).

Table 1: Environmental characteristics of the sites of the three catchments. First lines correspond to the average and standard deviation; second lines correspond to the minimum and maximum values.

	Arve	Vanoise	Arvan
GCC (%)	15 ± 19 [0 – 56]	12 ± 16 [0 – 50]	9 ± 18 [0 – 64]
ALT (m a.s.l.)	1374 ± 375 [1025 – 2348]	2168 ± 258 [1708 – 2620]	1867 ± 439 [1430 – 2667]
SLO (°)	14 ± 13 [1 – 55]	8 ± 7 [1 – 21]	10 ± 7 [1 – 25]
WID (m)	3.8 ± 3.9 [0.2 – 14.0]	3.8 ± 2.0 [1.0 – 7.0]	3.1 ± 2.6 [0.6 – 9.2]
TEMP (°C)	9.5 ± 3.1 [3.4 – 18.0]	5.3 ± 2.7 [0.1 – 9.5]	11.6 ± 5.5 [1.3 – 22.0]
pH (-)	8.0 ± 0.4 [7.3 – 8.9]	8.0 ± 0.2 [7.4 – 8.6]	8.1 ± 0.4 [7.4 – 8.8]
COND (µS/cm ²)	114 ± 153 [8 – 609]	344 ± 389 [56 – 1611]	362 ± 548 [12 – 2430]
OXY (mg/L)	9.6 ± 2.0 [1.8 – 11.8]	9.5 ± 0.5 [8.8 – 10.6]	8.3 ± 0.8 [7.1 – 9.7]
TURB (NTU)	74 ± 171 [0 – 635]	420 ± 825 [2 – 2380]	29 ± 36 [1 – 124]
DEP (cm)	12.0 ± 5.7 [2.8 – 23.6]	13.0 ± 3.9 [7.0 – 18.6]	14.3 ± 9.0 [2.0 – 32.6]
VEL (m/s)	0.22 ± 0.13 [0.02 – 0.58]	0.39 ± 0.10 [0.31 – 0.61]	0.38 ± 0.21 [0.05 – 0.81]
SUB (mm)	83 ± 34 [1 – 136]	86 ± 22 [51 – 123]	100 ± 35 [20 – 173]
Qsum (-)	1.61 ± 0.45 [0.50 – 2.58]	1.99 ± 0.41 [1.51 – 2.55]	0.95 ± 0.56 [0.06 – 1.83]
CV (-)	1.13 ± 0.52 [0.40 – 2.13]	1.50 ± 0.33 [0.96 – 2.06]	2.02 ± 0.78 [1.28 – 4.76]
30-Day Min (-)	0.10 ± 0.07 [0.00 – 0.27]	0.03 ± 0.03 [0.00 – 0.07]	0.06 ± 0.04 [0.00 – 0.11]

2.3.2. Hydraulics

At each Surber sample, we measured water depth (DEP, Table 1) and flow velocity (VEL; at 40% of the water depth above the bed), with a flow meter (Marsh McBirney Flo-Mate 2000, HACH, Loveland, CO, United States), except for six sites in Vanoise (field difficulties). We also visually estimated the dominant substrate size (SUB) within the Surber frame by classifying substrate into five classes: sand, gravel, pebbles, cobble, and boulder, corresponding to an average of 1, 9, 40, 96 and 192 mm, respectively (adapted from Malavoi & Souchon, 1989). For each site, we calculated the mean of each hydraulic variable among five Surber samples.

2.3.3. Hydrological regime

A spatially distributed hydrological model (J2000; Krause, 2002) was used to estimate daily discharge temporal variations at most sites ($n = 47 / 66$) between 2002 and 2012. This hydrological model is based on hydrological response units (HRUs) delineated by the overlay of data concerning elevation, slope, aspect, land use, soil-type, hydrogeological units and sub-basins, thus providing units relatively homogeneous with respect to these characteristics. The input of climatic forcings from SPAZM reanalysis (Gottardi et al., 2012; e.g. air temperature, precipitation) into the hydrological model then allows to quantify the flow circulating through a given HRU and within each river reach. The J2000 model takes into account snow accumulation, storage, and melting processes. J2000 does not natively embed glacier dynamics, and glaciers were static snow masses in our simulations. Although lacking a proper description of the evolution of glacier surfaces between 2002 and 2012, these simulations captured the prominent features of the hydrological regimes of the study catchments, which were used for the environmental analysis. Snow melt relies on a degree-day approach and an associated parameter (Hock, 2003). In the simulations used in this study, the degree-day parameter was calibrated using observed discharge at the outlet of each catchment. Our approach to model calibration and evaluation used the Kling-Gupta efficiency scores (KGE, Gupta et al., 2009). Best performances in daily discharge were obtained with degree-day factors of 2.13 mm/°C/d (KGE = 0.83), 1.78 mm/°C/d (KGE = 0.61), and 2.69 mm/°C/d (KGE = 0.63) for the Arve, Vanoise, and Arvan catchments, respectively. For sites that did not appear directly on the simulated river network in J2000, we extrapolated daily discharge from the HRU outflow using the ratio between the site drainage area and the HRU drainage area. For the 47 sites, we normalised daily flow time series by dividing daily discharge values by the mean annual discharge to focus on flow regime patterns. We calculated 33 hydrological indices based on the 10 years daily flow time series following the “indicator of hydrologic alteration” approach (IHA; Olden & Poff, 2003; Richter et al., 1997). Based on preliminary principal component analyses (not detailed here) considering all samples, we selected three variables to summarize hydrological regimes: the average of

the interannual monthly mean flow from June to September (hereafter called summer flow in the text, Qsum in the figures), the interannual average of the coefficient of variation of the 12 monthly discharges (referred as monthly discharge variability and CV), and the interannual average of the minimum flow over 30 consecutive days (referred as minimum flow 30-day mean and 30-Day Min). These three hydrological variables were dimensionless because they were relative to the mean annual discharge.

2.4. Macroinvertebrate sampling

At each site, we randomly collected five quantitative Surber samples (0.05 m², mesh size 250 µm). Samples were preserved in the field in 96% ethanol. In the laboratory, samples were rinsed through 500 µm and 2 mm sieves and sorted thoroughly by hand in a standardized manner, under a binocular magnifier (Leica MZ 125). Sample fraction between 250 µm and 500 µm was stored in 96% ethanol for future detailed analyses. Macroinvertebrates were identified as precisely as possible under a binocular microscope (Leica M 205C, magnification 160X). Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, and Coleoptera orders were identified to genus or species when possible, while the majority of Diptera were identified to family or sub-family. Some taxa such as Cyclopoida, Nematoda, and Oligochaeta were not precisely identified. List of references used for identification is available in Supplementary Information (Annexe 2).

2.5. Data analyses

Prior analyses, we built a macroinvertebrate matrix of total abundances by sites (66 sites × 187 taxa), and an environment matrix (66 sites × 15 environmental variables) with four geographical variables (GCC, altitude, slope, and mean width) and 11 proximate habitat variables. Proximate habitat variables included five physico-chemical variables (temperature, pH, conductivity, oxygen concentration, and turbidity), three hydraulic variables (flow velocity, water depth, and substrate size), and three hydrological variables (summer flow, monthly discharge variability, and minimum flow 30-day mean). After visual examination of the distribution of variables, conductivity and turbidity were log-transformed, and monthly discharge variability and minimum flow 30-day mean were square-root-transformed to approach normality.

2.5.1. Macroinvertebrate community structure associated with environmental variables

For this first analysis, abundances were $\log(1+x)$ -transformed in the macroinvertebrate matrix to approach normality and environmental variables were standardized (i.e. centered and divided by their standard deviation) to account for their different physical units. We used a multivariate co-inertia analysis (CoA; Dolédec & Chessel, 1994) to assess how community structure was related to the environment. CoA provides a global measure of the co-structure of the macroinvertebrate and environmental matrices and is appropriate when the total number of variables is relatively high compared to the number of sites. Both environmental and ecological matrices were first ordinated into two independent multidimensional spaces following a “Principal Component Analysis” logic, with the principal axis maximizing the variance of the projected data. Then, CoA computed biological and environmental axes with the maximum covariance among sites. Importantly, geographical variables were considered as “supplementary variables” in our CoA, and thereby did not contribute to the definition of multivariate axes. This ensured that the analysis focused on the effects of proximate habitat variables only. However, geographical variables were projected on the factorial maps to appreciate how the global geographical context was related to the observed co-structure, and to facilitate comparisons with previous works based on these variables. For the 19 sites with missing hydrological variables and flow velocities (six within the 19 sites), we set their missing values at the global average value observed among other sites to examine the position of these sites in the analysis despite missing values. To avoid bias in our analysis, we considered these sites as “supplementary sites”. Therefore, they did not influence the definition of multivariate axes but their position along these axes allowed identifying whether they followed the common pattern. To describe and test the significance of the relationship between the environment and the community structure, we reported the correlation between scores of sites on the two CoA axes (environmental and macroinvertebrate axes) and used a multivariate co-structure coefficient: the RV-coefficient (Robert & Escoufier, 1976). The RV-coefficient is calculated as the total co-inertia (sum of eigenvalues of a CoA) divided by the square-root of the product of the squared total inertias (sum of the eigenvalues) from the separate analyses of each matrix. RV-coefficient ranges from 0 to 1, with a high RV-coefficient indicating a high degree of co-structure. Finally, we conducted a 99-permutations test on the matrices to assess the significance of the co-structure (RV test). To analyse if the global co-structure was shared among the three catchments, we performed a linear regression between the environmental and macroinvertebrate first co-inertia axes in each catchment separately. No statistical test was associated with these regressions because the two axes were not statistically independent.

2.5.2. Abundance of individual taxa associated with habitat variables

To characterise the link between proximate habitat variables and macroinvertebrate abundances at the population level in alpine streams, we developed models relating abundance to proximate habitat variables for a reduced number of target individual taxa. For this purpose, we first selected the observed taxa occurring in more than 9 / 47 sites, to ensure statistical power. For all selected taxa, we examined the relationship between taxa abundance and the proximate habitat variables using negative binomial generalized linear mixed models (GLMM.NB), with the physico-chemical, hydraulic, and hydrological variables as fixed effects and the catchment identity as random effect. Macroinvertebrate abundance overdispersion was accounted for by assuming that abundance values followed a negative binomial distribution (Vaudor, Lamouroux & Olivier, 2011), explaining that abundance values were not log-transformed here. Including the catchment as random effect enabled to focus on the effect of proximate habitat variables within catchments while allowing differences in total abundance across catchments (due to other effects). We selected significant explanatory variables for each taxon, based on the comparison of all possible models with a second order Akaike Information Criterion (AICc). Marginal R^2 , conditional R^2 and ICC_{adj} (intra-class correlation coefficient) were calculated for each model to estimate, respectively, the proportion of the variance explained by the fixed effects (habitat), by the full model (habitat and catchment), and by the random effect alone (catchment; Nakagawa et al., 2017). To assess the transferability of models across the three catchments, cross-validations were applied for taxa with an ICC_{adj} close to zero (< 0.01) and an abundance of at least 5 individuals in each catchment. We chose to perform a demanding “leave-one-catchment-out” cross-validation. In other words, our cross-validation tested how models performed out of the catchments used to generate them. In practice, we excluded all data from each catchment in turn, we re-built GLMM.NB models with data of the two other catchments, and used these models for predicting abundance values in sites of the excluded catchment. Once all sites were associated with predictions from the cross-validation, we tested the Spearman rank correlation between the observed abundances and those predicted by the cross-validation. A rank correlation test was chosen to cope with the overdispersion of abundance values. All analyses were performed in R software (version 3.6.1, R Core Team, 2019), using the *ade4* (Dray, Dufour & Chessel, 2007) and *lme4* (Bates et al., 2015) packages.

3. Results

3.1. Environmental characterization of alpine streams

Within the three catchments, our study sites displayed a strong heterogeneity in environmental conditions. For example, turbidity varied between 0.01 and 2380 NTU, flow velocity varied between 0.017 and 0.810 m/s, and summer flow varied between 0.06 and 2.58 (Table 1). The environmental factorial map of the CoA showed that groups based on geographical descriptors displayed different proximate habitat conditions (Figure 2a). In particular, groups with and without glacial influence were separated, with higher turbidity and summer flow in glacier-influenced sites, especially for sites with high GCC. Within groups A to C, the ordination of sites was mainly linked to the second CoA axis, with sites having low minimum flow 30-day mean in the upper part of the map, also corresponding to site at higher altitude. Non-glacial sites were associated with higher monthly discharge variability, temperature, and conductivity, especially groups D and F. Environmental variability between sites within group D appeared more important than in group E and especially F (Figure 2a). Environmental conditions of group E sites varied according to summer flow, flow velocity and temperature. pH and substrate size were less represented on the two first axes of the CoA.

3.2. General characteristics of macroinvertebrate communities

In total, we identified 45,742 individuals, belonging to 187 taxa from 19 different orders. Mean taxonomic richness was 23.3 (standard deviation: ± 12.8), ranging from 1 to 52. Taxonomic richness increased from group A to group F. Mean density was 2,772 ($\pm 3,376$) ind/m², with a minimum of 4 ind/m² and a maximum of 14,936 ind/m². Within the 187 identified taxa, 45 taxa were common to the three catchments, while 43, 15 and 30 occurred exclusively in Arve, Vanoise, and Arvan, respectively. In terms of relative abundance, Diptera was the most represented order (48.6%), followed by Plecoptera (12.0%) and Ephemeroptera (11.8%). Trichoptera and Coleoptera represented 3.8% and 0.9% of individuals, respectively. Diptera were predominant in groups A to E, respectively representing 45%, 60%, 53%, 49%, and 50% of the total abundance in these groups, compare to 24% in group F. Ephemeroptera were more dominant in glacier-fed streams (29%, 29%, and 19% for groups A to C, respectively) compared to non-glacial streams (e.g. only 4% for group F). Trichoptera had higher relative abundance in non-glacial streams (9% for group F).

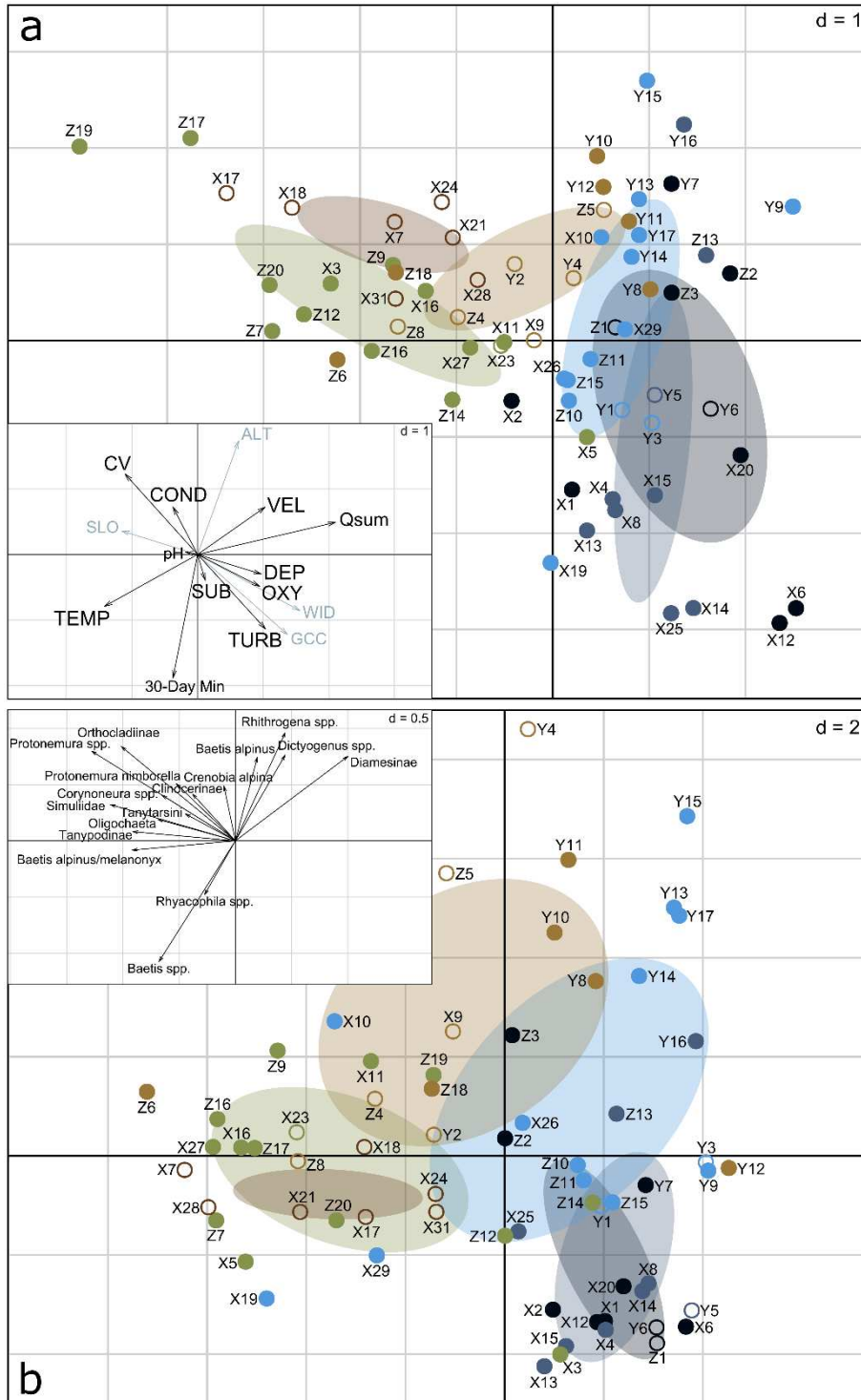


Figure 2: Environmental (a) and biological (b) factorial maps of study sites according to the co-inertia analysis. X, Y, and Z correspond to the Arve, Vanoise, and Arvan catchments, respectively. Ellipses show the groups of sites defined a priori from geographical variables (ellipses regroup 66 % of sites for each group). Empty points correspond to sites projected as supplementary sites due to missing environmental values. The insets show the factorial scores of the environmental variables (a, geographical variables (grey) are projected here as supplementary variables only) and macroinvertebrate taxa (b, only those with scores ≥ 0.4 in absolute value).

3.3. Macroinvertebrate community structure and environmental variables

The CoA revealed a significant co-structure between the environmental and macroinvertebrate matrices ($RV = 0.32$, $p = 0.01$, Figure 2). The Pearson correlation between the two matrices was 0.64 for the first axis and 0.73 for the second axis. The first and second axes of the CoA explained 38% and 28% of the total inertia, respectively. In the biological factorial map of the CoA (Figure 2b), community composition appeared similar within groups A, B, and F compared to other groups, and sites were divided into three clusters. First, groups A and B exhibited similar community compositions, with low total abundance (Figure 2b), associated to high turbidity and summer flow (Figure 2a). Second, groups C and E were associated with higher abundances of Diamesinae, *Rhithrogena* spp., *Dictyogenus* spp., *Baetis alpinus* (Pictet, 1843), and the Tricladida *Crenobia alpina* (Dana, 1766) (Figure 2b). These taxa were associated to high summer flow and flow velocity (Figure 2a). Third, groups D and F were associated with higher abundances of more numerous taxa, including *Baetis alpinus/melanonyx*, Tanypodinae, Simuliidae, *Protonemura* spp., and Orthocladiinae (Figure 2b). These taxa were abundant in sites with high temperature, monthly discharge variability, and conductivity (Figure 2a). In addition, two taxa (*Baetis* spp. and *Rhyacophila* spp.) were associated to high minimum flow 30-day mean and low altitude, along the second axis of the CoA (Figure 2). Except *Rhyacophila* spp., Trichoptera taxa were poorly represented on the two first axes of the CoA. Regressions between the biological and environmental axes per catchment (Figure 3) indicated that the co-structure reflected patterns shared by the three catchments, although this was less evident for the Vanoise catchment where the range of environmental scores was narrower.

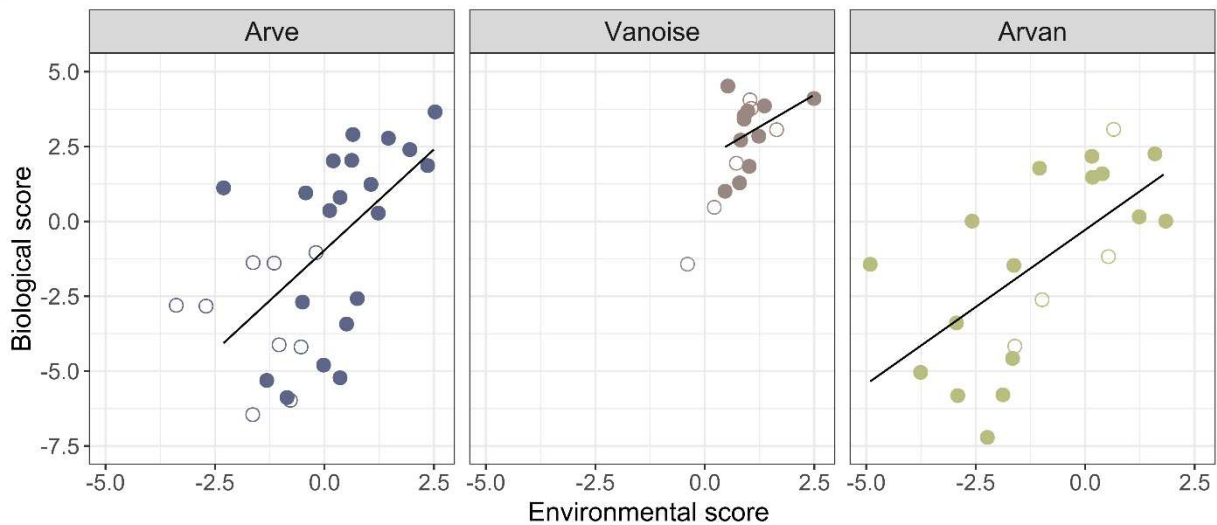


Figure 3: Relationships between biological and environmental scores of sites on the first axes of the CoA for the Arve, Vanoise, and Arvan catchments. Regression lines correspond to linear models performed in each catchment separately ($adj. R^2_{Arve} = 0.22$, $adj. R^2_{Vanoise} = 0.07$, $adj. R^2_{Arvan} = 0.35$). Empty points correspond to sites projected as supplementary sites due to missing values.

3.4. Abundance of individual taxa associated with habitat variables

Based on taxa occurrence, we selected 23 macroinvertebrate taxa for the GLMM.NB models: nine Diptera (mainly identified to sub-family), five Ephemeroptera (including two at the species level), four Plecoptera, *Rhyacophila* spp., Hydracarina, Oligochaeta, *Crenobia alpina*, and Nematoda (Table 2, Figure 4, Figure S1) (Annexe 2). All taxa occurred in the three catchments, except *Rhyacophila* spp. (absent in Vanoise). The marginal R^2 of the 23 models were superior to 0.2, except for *Liponeura* spp. (0.04). Among models, 13%, 48%, 17%, and 17% of marginal R^2 were respectively between 0.2 and 0.3, between 0.3 and 0.4, between 0.4 and 0.5, and larger than 0.5. The maximum marginal R^2 was 0.66 for Nematoda. The conditional R^2 were similar to the marginal R^2 for all models except for two taxa, indicating no (or weak) effect of the catchment. The two exceptions, Simuliidae and *Rhithrogena* spp., had an ICC_{adj} different from 0 (0.21 and 0.09, respectively), unlike other taxa ($ICC_{adj} < 0.01$). Among the 18 cross-validated taxa, we observed significant rank correlation between observed abundances at sites and independent predictions derived from sites of the two other catchments for 13 / 18 taxa (Table 2). The three types of proximate habitat variables (physico-chemical, hydraulics, and hydrology) significantly explained the observed macroinvertebrate abundance. At least one of the five physico-chemical variables was present in 91% of taxon models (i.e. all except *Liponeura* spp. and *Rhithrogena loyolaea* (Navás, 1922)). Turbidity was strongly negatively associated with macroinvertebrate abundance in 83% of models; only *Liponeura* spp., Clinocerinae, Diamesinae, and *Rhithrogena loyolaea* were not influenced. Hydraulics had an important role, with 74% of taxon models including at least one of the three hydraulic variables. In particular, flow velocity was included in 43% of models, with a significant negative effect on nine taxa, including Ceratopogoninae, Clinocerinae, and *Dicranota* spp., and a positive influence on *Rhithrogena* spp.. At least one of the three hydrological variables was included in 70% of taxon models. Summer flow was the most influential hydrological variable, included in 43% of models. Summer flow had significant negative effect on eight taxa, among which four Diptera (Ceratopogoninae, *Liponeura* spp., Orthoclaadiinae, and Tanytarsini). Temperature, conductivity, and water depth were included in 39% of models, with variable effects according to the taxon considered. Variables pH, oxygen concentration, minimum flow 30-day mean, and monthly discharge variability were incorporated in less than 35% of selected models. Substrate size was significantly and positively related to three taxa only: *Baetis alpinus*, *Baetis alpinus/melanonyx*, and *Rhyacophila* spp..

Figure 4 exhibited the model fits for four taxa, illustrating the diversity of macroinvertebrate responses to proximate habitat variables. The four selected taxa were also among the main contributors to community structure in the CoA results, exhibiting contrasting patterns (Figure 2b), with a dominance of Diamesinae and *Rhithrogena* spp. in groups C and E, and a dominance of *Protonemura* spp. and Orthoclaadiinae in groups D and F. These models were also among the most statistically robust, with relative occurrences between 49% (*Rhithrogena* spp.) to 98% (Orthoclaadiinae), and total abundances

between 698 (*Protonemura* spp.) and 6,427 (*Orthoclaadiinae*) individuals. Although some taxa appeared related in CoA (Figure 2b), we observed a high variability in the contribution of each proximate habitat variables for explaining taxa abundance. For example, Diamesinae was more abundant in sites displaying low oxygen concentration, low temperature and high summer flow (marginal $R^2 = 0.34$, Table 2, Figure 4), while *Rhithrogena* spp. appeared more abundant in sites with low pH, high flow velocity and low turbidity (marginal $R^2 = 0.22$). *Orthoclaadiinae* abundance was higher at low conductivity, turbidity and summer flow, and high monthly discharge variability and oxygen concentration (marginal $R^2 = 0.39$). Finally, we observed high abundance of *Protonemura* spp. at low turbidity and summer flow, whereas monthly discharge variability and water depth positively influenced this taxon (marginal $R^2 = 0.50$).

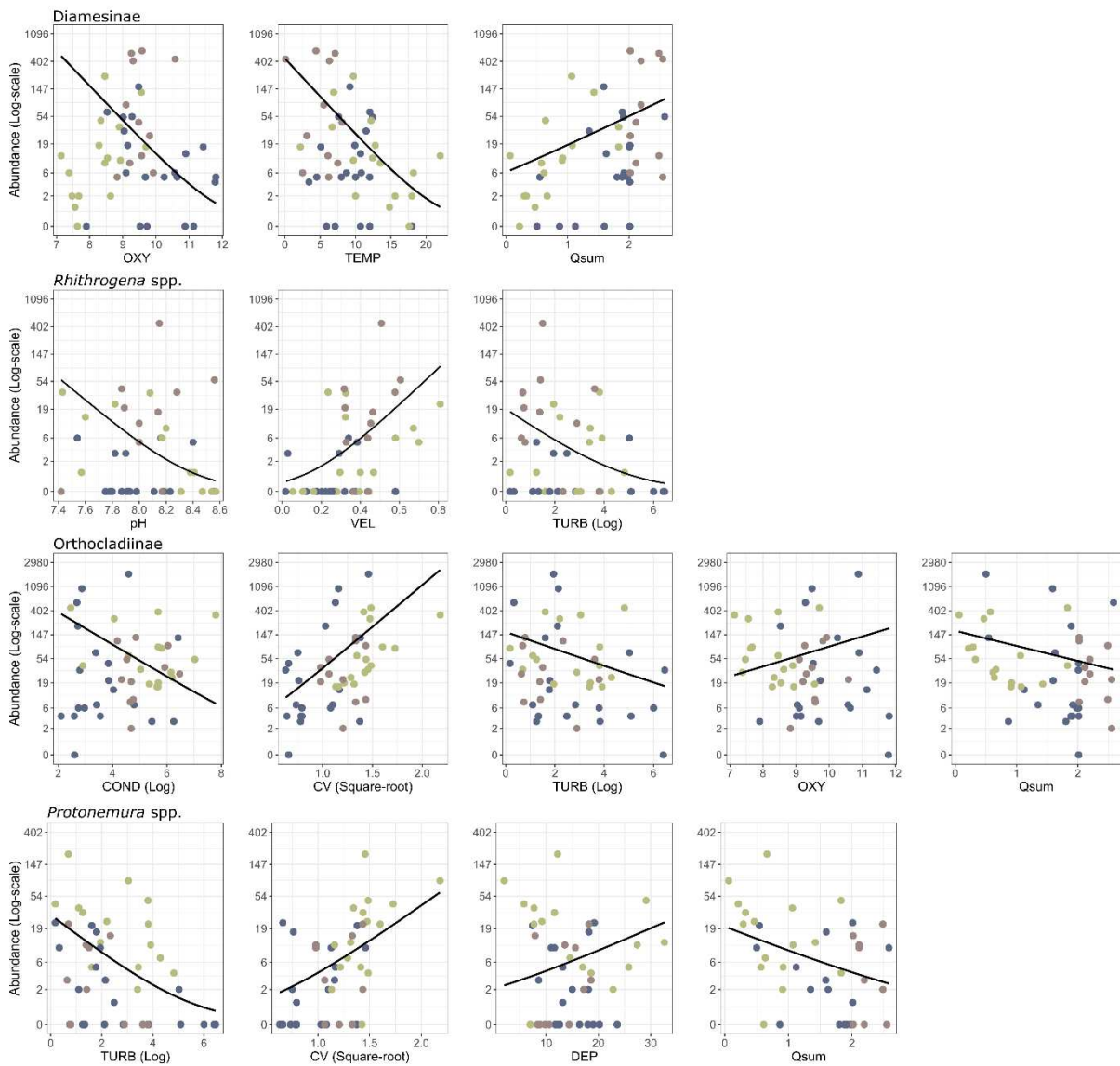


Figure 4: Fits of multivariate GLMM.NB models relating taxa abundance to significant proximate habitat variables, for four selected taxa. Univariate responses to individual environmental variables are shown, with the other environmental variables fixed at their average value. Colour of points correspond to the three different catchments (blue: Arve, brown: Vanoise, green: Arvan). The proximate habitat variables are ordered by increasing p-values.

CHAPITRE 1 PARTIE 1

Table 2: Results of multivariate GLMM.NB models relating taxa abundance to significant proximate habitat variables, for 23 selected taxa. Values correspond to regression slopes \pm standard error. Significance level is (NS): not significant; (.): $0.05 \leq p < 0.1$; (*): $0.01 \leq p < 0.05$; (**): $0.001 \leq p < 0.01$; (***): $p < 0.001$. Negative slopes are in bold.

	pH	TEMP	OXY	COND	TURB	DEP	VEL	SUB	Qsum	CV	30-Day Min	Marginal R ²	Cross-validation
<i>Baetis alpinus</i>	-2.15 * ± 0.89	-0.22 *** ± 0.05		0.79 ** ± 0.26	-0.55 *** ± 0.14			0.02 * ± 0.01				0.43	NS
<i>Baetis alpinus/melanonyx</i>					-0.46 *** ± 0.13		-3.03 * ± 1.18	0.02 * ± 0.01	-1.07 *** ± 0.25			0.39	*
<i>Baetis</i> spp.			1.38 *** ± 0.35		-0.78 *** ± 0.20		-9.20 *** ± 2.00		-4.57 *** ± 0.69	-5.23 *** ± 1.40		0.60	NS
<i>Rhithrogena loyolaea</i>						0.16 *** ± 0.02	-2.83 * ± 1.20				-10.56 *** ± 2.33	0.45	
<i>Rhithrogena</i> spp.	-4.16 ** ± 1.43				-0.62 * ± 0.28		6.76 * ± 2.82					0.22	
<i>Isoperla</i> spp.	2.83 * ± 1.21	0.21 . ± 0.12	1.45 *** ± 0.43		-1.10 *** ± 0.23							0.40	***
<i>Nemoura</i> spp.	-2.85 . ± 1.54			1.42 *** ± 0.30	-0.55 * ± 0.25		-6.30 *** ± 1.87				7.08 ** ± 2.25	0.40	
<i>Protonemura nitida</i>	-6.29 . ± 3.70	0.74 ** ± 0.24	3.08 ** ± 0.96	1.85 ** ± 0.72	-1.59 ** ± 0.55				1.61 * ± 0.70			0.51	**
<i>Protonemura</i> spp.					-0.62 *** ± 0.14	0.07 * ± 0.03			-0.80 * ± 0.33	2.29 *** ± 0.68		0.50	*
<i>Rhyacophila</i> spp.		0.18 * ± 0.07			-0.53 ** ± 0.20			0.03 * ± 0.01			9.69 ** ± 2.94	0.37	
Ceratopogoninae		-0.20 ** ± 0.07			-0.71 *** ± 0.20		-6.83 ** ± 2.13		-1.46 ** ± 0.47			0.38	*
Clinocerinae	-3.55 *** ± 0.97	-0.11 * ± 0.05		1.45 *** ± 0.29			-4.28 ** ± 1.59					0.43	**
<i>Corynoneura</i> spp.			-0.82 *** ± 0.22	-0.77 *** ± 0.19	-0.36 * ± 0.16	-0.11 ** ± 0.04						0.32	**
Diamesinae		-0.28 *** ± 0.08	-1.27 *** ± 0.26						1.08 * ± 0.46			0.34	***

CHAPITRE 1 PARTIE 1

<i>Dicranota</i> spp.		0.36 *	0.57 ***	-0.38 **	0.12 ***	-3.68 **		0.35	*	
		± 0.17	± 0.14	± 0.12	± 0.03	± 1.13				
<i>Liponeura</i> spp.							-1.61 **	0.04	.	
							± 0.55			
Orthoclaadiinae		0.42 *	-0.68 ***	-0.36 **			-0.63 *	3.49 ***	0.39	**
		± 0.20	± 0.14	± 0.11			± 0.30	± 0.75		
Simuliidae				-0.41 **				3.23 **	0.20	
				± 0.16				± 1.16		
Tanytarsini			-1.40 ***	-0.88 ***	-0.09 .		-1.45 **		0.33	***
			± 0.25	± 0.22	± 0.05		± 0.47			
<i>Crenobia alpina</i>	-3.46 **	-0.35 **		-1.30 **	-0.20 **	-7.52 **			0.36	NS
	± 1.18	± 0.12		± 0.45	± 0.06	± 2.73				
Hydracarina	-2.18 *			-0.79 ***	-0.09 *			4.42 *	0.29	NS
	± 0.85			± 0.18	± 0.04			± 1.94		
Nematoda		-0.28 **		-1.07 ***	-0.47 ***	-5.81 .		12.16 ***	0.66	*
		± 0.09		± 0.27	± 0.12	± 3.00		± 3.62		
Oligochaeta			-1.18 ***	-0.77 ***	-0.15 ***		-0.88 *		0.38	*
			± 0.23	± 0.15	± 0.04		± 0.42			

4. Discussion

4.1. Macroinvertebrate community structure among alpine streams is consistently associated with glacial influence and proximate habitat variables

By distinguishing stream reaches using geographical groupings, we identified a global pattern of macroinvertebrate community composition in alpine catchments. Based on our multi-catchment co-inertia analysis, we observed dissimilar macroinvertebrate communities among the different geographical groups. In line with previous studies (Jacobsen et al., 2014), taxonomic richness decreased with increasing glacial influence. Diptera were dominant in all groups except valley sources, which also exhibited higher richness. With a relative occurrence of 98%, Chironomidae sub-family Orthocladiinae was ubiquitous (Milner et al., 2001), whereas Diamesinae were prevalent in glacier-influenced streams (Lods-Crozet et al., 2001; Füreder & Niedrist, 2020). As glacial meltwater contribution decreased, habitat conditions became more favourable for a more diverse community at sites (alpha-diversity) with more abundant Diptera Clinocerinae, *Corynoneura* spp., Simuliidae, Ceratopogoninae, and Tanypodinae. Ephemeroptera and Plecoptera were also observed in all groups, in particular the genera *Baetis*, *Rhithrogena*, and *Protonemura*, consistent with observations by Khamis et al. (2016). However, while *Baetis alpinus* was a generalist species occurring in 61% of stream reaches, *Rhithrogena delphinensis* (Sowa & Degrange, 1987) and *Rhithrogena alpestris* (Eaton, 1885) occurred in our study catchments exclusively in streams with moderate glacial influence ($4\% < \text{GCC} < 16\%$). Although the low occurrence of these species prevented us from developing specific models, these species appeared to specialise in alpine streams with meltwater influence.

We observed homogeneous assemblages among sites within the geographical groupings of high and intermediate glacial influence ($\text{GCC} > 15\%$) and valley sources, but variability was higher in community composition in streams with mixed water source contributions, that is, streams partly fed by glacial meltwater, rainfall, snowmelt, and/or springs. This higher beta-diversity might be due to higher variability in environmental conditions within these geographical groupings, resulting from their mixed water sources (Clarke et al., 2008). For example, turbidity varied between 1.40 to 2,380 NTU, and between 1.20 to 73 NTU within the low glacial influence grouping and the rainfall and/or snowmelt grouping, respectively. On the other hand, the high dissimilarity in community composition among altitude sources may be linked to the strong variability in water temperature within this geographical group, from 2.5°C to 22°C. The coldest altitude sources sheltered cold tolerant taxa like Diamesinae, *Dictyogenus* spp., and *Baetis alpinus*. Our study confirms that geographical descriptors of stream reaches can be relevant for a global description of alpine catchment biodiversity.

Our results showed a strong impact of the proximate habitat variables on community dissimilarity among the six different geographical groups. Similarly to Fornaroli et al. (2019) and Meißner et al. (2019), we highlighted the primary importance of hydrological regimes (synthesized by summer flow, monthly discharge variability, and minimum flow 30-day mean) in explaining macroinvertebrate community structure, although physico-chemistry (turbidity and temperature) also contributed significantly. In particular, the dominance of Orthocladiinae, *Corynoreura* spp., Simuliidae, Tanypodinae, *Baetis alpinus/melanonyx*, and *Protonemura* spp. in valley sources and streams fed by rainfall and/or snowmelt was related to low turbidity, and high temperature and monthly discharge variability. This result supports those of Milner et al. (2001) who observed higher abundances in Orthocladiinae, Simuliidae, Baetidae, and Nouridae at sites with highest maximum temperature. Consistently, Alther et al. (2019) observed that *Baetis* sp. reached its highest numbers in non-glacial alpine streams. Moreover, dominance by Diamesinae in sites with low and intermediate glacial influence was associated with low temperatures and high flow velocity. Accordingly, Lods-Crozet et al. (2001) showed higher densities in Diamesinae at lower temperatures and higher Pfankuch Stability Index values (Pfankuch, 1975), indicating low channel stability. However, in sites with low temperature we observed a dominance of *Baetis alpinus*, *Rhithrogena* spp., and *Dictyogenus* spp. while Castella et al. (2001) observed Perlodidae, Baetidae, and Heptagenidae in warmer sites. This could be due to the different taxonomic levels used between the studies. Indeed, higher taxonomic level blurred the biological responses, as biological traits might differ within genera and families (Gayraud et al., 2003). This underlines the importance of the taxonomic level used to assess the responses of macroinvertebrates to proximate habitat variables. Finally, *Baetis* spp. and *Rhyacophila* spp. appeared to be mainly dominant in stream reaches characterized by high 30-day mean minimum flow, indicating an aversion of these taxa to streams with very low flows (Herbst et al., 2019).

4.2. Taxon responses underpin the relative ecological effects of proximate habitat variables

Our study design with 66 stream reaches across three alpine catchments allowed us to perform robust generalized linear mixed models for 23 taxa (marginal $R^2 > 0.20$), testing the relative contribution of all proximate habitat variables among physico-chemical, hydraulic, and hydrological variables on taxon abundances. Among the 23 selected models, each type of variable had a significant effect on alpine macroinvertebrate distribution. In particular, we showed significant and strong associations with turbidity (83%), summer flow, and flow velocity (43%) while water depth, conductivity, and temperature appeared in 39% of selected models. However, the combination of variables selected varied across taxa. At the extremes, the model for *Liponeura* spp. (Diptera) included only one hydrological variable (negative effect of high summer flow), while *Protonemura nitida* (Pictet, 1835) was associated

with six variables: five physico-chemical variables and summer flow, but no hydraulic variables, exhibiting the sensitivity of this Plecoptera genus to physico-chemical variables more than hydraulic changes.

Turbidity was negatively correlated with 83% of selected taxa. This result supports those of Castella et al. (2001) who showed a significant relationship between suspended sediments and macroinvertebrate densities for 94% of his 16 selected taxa. By reducing light penetration through the water column, turbidity restricts primary production (Bilotta & Brazier, 2008) which may impact scraper macroinvertebrate taxa feeding on autochthonous organic matter, such as *Corynoneura* spp. or *Baetis alpinus* (Schmidt-Kloiber & Hering, 2015). High concentrations of suspended sediments can also affect filter-feeders such as Simuliidae by clogging their filtering apparatus (Cauvy-Fraunié & Dangles, 2019) and reducing the food ingestion rate as their guts fill with inorganic sediment (Jones et al., 2012).

Flow velocity was associated with 11 taxa (43%), with a positive effect on *Rhithrogena* spp., known as a genus of rheophilic crawlers (Tachet et al., 2010; Dolédec et al., 2007). This result is consistent with the study by Forcellini et al. (2022), showing *Rhithrogena* species' preference for fast-flowing microhabitats in small streams to large rivers in Germany and France. However, unlike Forcellini et al. (2022), we observed a decrease in *Baetis* spp., *Nemoura* spp., and *Dicranota* spp. abundances with increasing flow velocity. These discrepancies can be due to taxonomic differences, or might be explained by differences in flow velocity range between the studies. For example, Forcellini et al. (2022) detected an increase in *Nemoura* spp. abundance above 0.8 m/s, while the maximum velocity of our study sites was 0.81 m/s. Spatial scales also differed between the studies: while we examined the relationship between flow velocity and taxon abundance based on a reach-scale average of five measures of velocity (for five Surber samples collected), Forcellini et al. (2022) investigated these relationships at the microhabitat scale (between Surber samples). This might explain the lack of response of some taxa such as *Liponeura* spp. to flow velocity despite their preference for high shear stress conditions observed by Dolédec et al. (2007) and Forcellini et al. (2022). Interpretation of our reach-scale models may also be complicated by correlations among habitat variables illustrated by our CoA factorial maps.

Concerning hydrology, summer flow was selected in 43% of models with negative associations with eight taxa from various orders (e.g. *Baetis* spp., *Protonemura* spp., Ceratopogoninae, Oligochaeta). Similarly, Robinson, Tockner & Burgherr (2004) observed higher drift rates during summer flows in glacier-fed streams, leading to lower macroinvertebrate densities. Nevertheless, two taxa were positively associated with summer flow, including Diamesinae that appeared resistant to high flows (Füreder & Niedrist, 2020).

4.3. Transferability and perspectives

Understanding the relationships between macroinvertebrate communities and taxa, geographical descriptors and proximate habitat variables is essential to predict how macroinvertebrates will be affected by ongoing environmental change in alpine streams. Firstly, rising air temperatures caused by ongoing climate change will generate a significant increase in summer glacier-melt runoff (Huss et al., 2008), higher turbidity and lower temperature in glacier-fed streams, creating hostile habitats for the majority of macroinvertebrates (Jacobsen et al., 2014). Thus, except taxa adapted to high flows and harsh conditions (such as Diamesinae), macroinvertebrate communities might shift downstream (Cauvy-Fraunié et al., 2015a). Secondly, with the complete disappearance of ice, water temperature will increase, concentrations of fine sediment decrease (Milner et al., 2017; Cauvy-Fraunié & Dangles, 2019), and the hydrological regime will shift towards snowmelt and rain-fed streams, with earlier spring peak flows (Milner, Brown & Hannah, 2009) and higher autumn flows due to delayed liquid precipitation (Confortola et al., 2013). Thus, cryophilic and rheophilic taxa are likely to be the losers of glacier disappearance. In addition, some specialist taxa such as *Rhithrogena delphinensis*, exclusively observed in glacier-influenced streams in our study (and observed once in a snowmelt stream, Degrange & Sowa, 1988, Launay et al., 2021) should also be severely impacted by these changes, and be replaced by more diverse local communities (increased alpha-diversity, Brown et al., 2007). Nevertheless, the future spatiotemporal homogenization of stream habitats at the catchment scale linked to the loss of glacial meltwater contribution to alpine streams will lead to reduced variability in community structure among reaches (reduced beta-diversity, Brown et al., 2007; Jacobsen et al., 2012; Cauvy-Fraunié et al., 2015b). In addition, rising air temperatures will also induce hydrological changes in snowmelt streams, with decreasing spring meltwater flow due to the reduction in winter snow accumulation (Matiu et al., 2021). This should enhance recurrent droughts in alpine streams, causing changes in macroinvertebrate community composition and decreases in richness (Piano et al., 2019). For example, decreasing low flows might result in a diminution in abundance of *Nemoura* spp., *Rhyacophila* spp., or hydracarina, associated with high 30-day mean minimum flow in our study catchments. Furthermore, water abstractions for anthropogenic uses (e.g. drinking water, snow production, hydropower) intensify hydrological and physico-chemical (e.g. temperature) alterations caused by climate change (Meier et al., 2003). Indeed, the artificial flow reduction leads to a decrease in flow velocity (Lamouroux, Souchon & Herouin, 1995), unfavourable to *Rhithrogena* spp. Higher temperatures might also increase taxonomic richness but threaten the cold-adapted taxa like *Baetis alpinus* and *Crenobia alpina*.

The co-structure between macroinvertebrate communities and proximate habitat variables was shared in the Arve and Arvan catchments, and to a lesser extent in the Vanoise catchment where the range of environmental scores was narrower and higher. In addition, very low ICC_{adj} of selected models

and significant “leave-one-catchment-out” cross-validations indicated that taxon associations with proximate habitat variables had a good degree of transferability across alpine catchments. Thus, our models can contribute to predicting taxonomic responses to environmental change at the reach scale in alpine streams. Our approach could still be improved, for example by including surveys made in different seasons to account for the temporal variability in community structure and environmental conditions. In particular, although temporal variations in hydrology were accounted by the hydrological model, our measurements of physico-chemical and hydraulic variables were punctual. These measurements were all made in summer, at a comparable flow level in each catchment, but deserve repetitions and corrections for their dependence on discharge. In the same vein, our sampling effort at sites (i.e. five Surber samples) could be increased. However, such a sampling effort captures most taxa (Crabot et al., 2021) and thereby discriminates between our sites, with clearly different richness and community structure. Finally, to refine the estimation of macroinvertebrate responses to flow alteration, more accurate models are needed, based for example on observations at the microhabitat scale and including the effect of flow alteration on the availability of hydraulic microhabitats for macroinvertebrates. Considering both temporal variability and processes at different spatial scales would improve our predictions of aquatic ecosystem responses to hydrological alterations.

Acknowledgments

We thank Anne Dos Santos for her support, Guillaume Le Goff, Julien Barnasson, Michel Brulin, Christel Blot and Soizic Fabre for helping us to sort and identify macroinvertebrates, and for the assistance with sampling and field measurements. We thank Jordi Bolibar for his participation in the J2000 simulation, Laura Plichard for her support in statistical analyses and Alice Ollagnier for site location map. We thank the Vanoise National Park and the Aiguilles Rouges nature reserve for the technical support in the field and for letting us sample in protected areas. This work was supported by the Agence de l’Eau Rhône Méditerranée Corse, the Région Auvergne-Rhône-Alpes (BERGER project grant), the Observatoire des Sciences de l’Univers de Grenoble, the LTSER Zone Atelier Bassin du Rhône, and the EUR H2O’Lyon.

References

Alther, R., Thompson, C., Lods-Crozet, B., & Robinson, C. T. (2019). Macroinvertebrate diversity and rarity in non-glacial Alpine streams. *Aquatic Sciences*, 81, 42. <https://doi.org/10.1007/s00027-019-0642-3>

- Barnett, T. P., Adam, J. C., & Lettenmaier, D. P. (2005). Potential impacts of a warming climate on water availability in snow-dominated regions. *Nature*, 438, 303–309. <https://doi.org/10.1038/nature04141>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Bilotta, G. S., & Brazier, R. E. (2008). Understanding the influence of suspended solids on water quality and aquatic biota. *Water Research*, 42, 2849–2861. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2008.03.018>
- Brown, L. E., Hannah, D. M., & Milner, A. M. (2003). Alpine stream habitat classification: an alternative approach incorporating the role of dynamic water source contributions. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 35, 313–322. [https://doi.org/10.1657/1523-0430\(2003\)035\[0313:ASHCAA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(2003)035[0313:ASHCAA]2.0.CO;2)
- Brown, L. E., Hannah, D. M., & Milner, A. M. (2009). ARISE: a classification tool for Alpine River and Stream Ecosystems. *Freshwater Biology*, 54, 1357–1369. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02161.x>
- Brown, L. E., Hannah, D. M., & Milner, A. M. (2007). Vulnerability of alpine stream biodiversity to shrinking glaciers and snowpacks. *Global Change Biology*, 13, 958–966. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01341.x>
- Calianno, M., Milano, M., & Reynard, E. (2018). Monitoring water use regimes and density in a tourist mountain territory. *Water Resources Management*, 32, 2783–2799. <https://doi.org/10.1007/s11269-018-1958-9>
- Castella, E., Adalsteinsson, H., Brittain, J. E., Gislason, G. M., Lehmann, A., Lencioni, V., ... Snook, D. L. (2001). Macroinvertebrate richness and composition along a latitudinal gradient of European glacier-fed streams. *Freshwater Biology*, 46, 1811–1831. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00860.x>
- Cauvy-Fraunié, S., Andino, P., Espinosa, R., Jacobsen, D., & Dangles, O. (2015). Temporal scaling of high flow effects on benthic fauna: Insights from equatorial glacier-fed streams. *Limnology and Oceanography*, 60, 1836–1847. <https://doi.org/10.1002/lno.10137>
- Cauvy-Fraunié, S., Espinosa, R., Andino, P., Jacobsen, D., & Dangles, O. (2015). Invertebrate metacommunity structure and dynamics in an Andean glacial stream network facing climate change. *PLOS ONE*, 10(8), e0136793. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0136793>
- Cauvy-Fraunié, S., & Dangles, O. (2019). A global synthesis of biodiversity responses to glacier retreat. *Nature Ecology & Evolution*, 3, 1675–1685. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-1042-8>
- Clarke, A., Mac Nally, R., Bond, N., & Lake, P. S. (2008). Macroinvertebrate diversity in headwater streams: a review. *Freshwater Biology*, 53, 1707–1721. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02041.x>

- Confortola, G., Soncini, A., & Bocchiola, D. (2013). Climate change will affect hydrological regimes in the Alps: a case study in Italy. *Revue de géographie alpine*, 101-3. <https://doi.org/10.4000/rga.2176>
- Crabot, J., Polášek, M., Launay, B., Pařil, P., & Datry T. (2021). Drying in newly intermittent rivers leads to higher variability of invertebrate communities. *Freshwater Biology*, 66, 730–744. <https://doi.org/10.1111/fwb.13673>
- Degrange, C., & Sowa, R. (1988). Note complémentaire sur deux espèces de Rhithrogena du groupe alpestris (Ephemeroptera, Heptageniidae) des Alpes françaises. *Polskie Pismo Entomologiczne*, 58, 711-714.
- Dolédec, S., & Chessel, D. (1994). Co-inertia analysis: an alternative method for studying species-environment relationships. *Freshwater Biology*, 31, 277–294. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01741.x>
- Dolédec, S., Lamouroux, N., Fuchs, U., & Méricoux, S. (2007). Modelling the hydraulic preferences of benthic macroinvertebrates in small European streams. *Freshwater Biology*, 52, 145–164. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01663.x>
- Dray, S., Dufour, A. B., Chessel, D. (2007). The ade4 package - II: two-table and K-table methods. *R News*, 7(2), 47–52.
- Forcellini, M., Plichard, L., Dolédec, S., Méricoux, S., Olivier, J. M., Cauvy-Fraunié, S., Lamouroux, N. (2022). Microhabitat selection by macroinvertebrates: generality among rivers and functional interpretation. *Journal of Ecohydraulics*, 1–14. <https://doi.org/10.1080/24705357.2020.1858724>
- Fornaroli, R., Calabrese, S., Marazzi, F., Zaupa, S., & Mezzanotte, V. (2019). The influence of multiple controls on structural and functional characteristics of macroinvertebrate community in a regulated Alpine river: macroinvertebrate community and hydrology. *Ecohydrology*, 12, e2069. <https://doi.org/10.1002/eco.2069>
- Füreder, L., & Niedrist, G. H. (2020). Glacial stream ecology: structural and functional assets. *Water*, 12, 376. <https://doi.org/10.3390/w12020376>
- Füreder, L., Schutz, C., Wallinger, M., & Burger, R. (2001). Physico-chemistry and aquatic insects of a glacier-fed and a spring-fed alpine stream. *Freshwater Biology*, 46, 1673–1690. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00862.x>
- Gabbud, C., & Lane, S. N. (2016). Ecosystem impacts of Alpine water intakes for hydropower: the challenge of sediment management: ecosystem impacts of Alpine water intakes for hydropower. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water*, 3, 41–61. <https://doi.org/10.1002/wat2.1124>
- Gayraud, S., Statzner, B., Bady, P., Haybachp, A., Schöll, F., Usseglio-Polatera, P., Bacchi, M. (2003). Invertebrate traits for the biomonitoring of large European rivers: an initial assessment of alternative metrics: invertebrate traits and human impacts. *Freshwater Biology*, 48, 2045–2064. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01139.x>

- Gottardi, F., Obled, C., Gailhard, J., & Paquet, E. (2012). Statistical reanalysis of precipitation fields based on ground network data and weather patterns: application over French mountains. *Journal of Hydrology*, 432–433, 154–167. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2012.02.014>
- Gupta, H. V., Kling, H., Yilmaz, K. K., & Martinez, G. F. (2009). Decomposition of the mean squared error and NSE performance criteria: implications for improving hydrological modelling. *Journal of Hydrology*, 377, 80–91. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2009.08.003>
- Hannah, D. M., Brown, L. E., Milner, A. M., Gurnell, A. M., McGregor, G. R., Petts, G. E., ... Snook, D. L. (2007). Integrating climate–hydrology–ecology for alpine river systems. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 17, 636–656. <https://doi.org/10.1002/aqc.800>
- Herbst, D. B., Cooper, S. D., Medhurst, R. B., Wiseman, S. W., & Hunsaker, C. T. (2019). Drought ecohydrology alters the structure and function of benthic invertebrate communities in mountain streams. *Freshwater Biology*, 64, 886–902. <https://doi.org/10.1111/fwb.13270>
- Hock, R. (2003). Temperature index melt modelling in mountain areas. *Mountain Hydrology and Water Resources*, 282, 104–115. [https://doi.org/10.1016/S0022-1694\(03\)00257-9](https://doi.org/10.1016/S0022-1694(03)00257-9)
- Huang, J., & Frimpong, E. A. (2016). Limited transferability of stream-fish distribution models among river catchments: reasons and implications. *Freshwater Biology*, 61, 729–744. <https://doi.org/10.1111/fwb.12743>
- Huss, M., Farinotti, D., Bauder, A., & Funk, M. (2008). Modelling runoff from highly glacierized alpine drainage basins in a changing climate. *Hydrological Processes*, 22, 3888–3902. <https://doi.org/10.1002/hyp.7055>
- Jacobsen, D., Cauvy-Fraunié, S., Andino, P., Espinosa, R., Cueva, D., & Dangles, O. (2014). Runoff and the longitudinal distribution of macroinvertebrates in a glacier-fed stream: implications for the effects of global warming. *Freshwater Biology*, 59, 2038–2050. <https://doi.org/10.1111/fwb.12405>
- Jacobsen, D., Milner, A. M., Brown, L. E., & Dangles, O. (2012). Biodiversity under threat in glacier-fed river systems. *Nature Climate Change*, 2, 361–364. <https://doi.org/10.1038/nclimate1435>
- Jones, J. I., Murphy, J. F., Collins, A. L., Sear, D. A., Naden, P. S., & Armitage, P. D. (2012). The impact of fine sediment on macro-invertebrates. *River Research and Applications*, 28, 1055–1071. <https://doi.org/10.1002/rra.1516>
- Khamis, K., Brown, L. E., Hannah, D. M., & Milner, A. M. (2016). Glacier-groundwater stress gradients control alpine river biodiversity. *Ecohydrology*, 9, 1263–1275. <https://doi.org/10.1002/eco.1724>
- Krause, P. (2002). Quantifying the impact of land use changes on the water balance of large catchments using the J2000 model. *Physics and Chemistry of the Earth, Parts A/B/C*, 27, 663–673. [https://doi.org/10.1016/S1474-7065\(02\)00051-7](https://doi.org/10.1016/S1474-7065(02)00051-7)

- Lamouroux, N., Souchon, Y., & Herouin, E. (1995). Predicting velocity frequency distributions in stream reaches. *Water Resources Research*, 31, 2367–2375. <https://doi.org/10.1029/95WR01485>
- Larsen, S., Majone, B., Zulian, P., Stella, E., Bellin, A., Bruno, M. C., & Zolezzi, G. (2021). Combining hydrologic simulations and stream-network models to unveil flow-ecology relationships in a large Alpine catchment. *Water Resources Research*, 57, e2020WR028496. <https://doi.org/10.1029/2020WR028496>
- Launay, B., Barnasson, J., Becquet, J., Brulin, M., Cauvy-Fraunié, S., Forcellini, M. (2021). Découverte d'une nouvelle population de *Rhithrogena delphinensis* Sowa & Degrange, 1987, dans le massif des Arves, et compléments à la description de la larve (Ephemeroptera, Heptageniidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 126, 401–420. https://doi.org/10.32475/bsef_2218
- Lods-Crozet, B., Lencioni, V., Olafsson, J. S., Snook, D. L., Velle, G., Brittain, J. E., ... Rossaro, B. (2001). Chironomid (Diptera: Chironomidae) communities in six European glacier-fed streams. *Freshwater Biology*, 46, 1791–1809. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00859.x>
- Malavoi, J. R., & Souchon, Y. (1989). Méthodologie de description, quantification des variables morphodynamiques d'un cours d'eau à fond caillouteux : exemple d'une station sur la Fillière (Haute-Savoie) / A methodology for the description and the quantification of the morphodynamic variables along a gravel bed river: a reach of the Fillière river (Haute-Savoie) as an example. *Revue de géographie de Lyon*, 64, 252–259. <https://doi.org/10.3406/geoca.1989.5699>
- Matiu, M., Crespi, A., Bertoldi, G., Carmagnola, C. M., Marty, C., Morin, S., ... Weilguni, V. (2021). Observed snow depth trends in the European Alps: 1971 to 2019. *The Cryosphere*, 15, 1343–1382. <https://doi.org/10.5194/tc-15-1343-2021>
- Meier, W., Bonjour, C., Wüest, A., & Reichert, P. (2003). Modeling the effect of water diversion on the temperature of mountain streams. *Journal of Environmental Engineering*, 129, 755–764. [https://doi.org/10.1061/\(ASCE\)0733-9372\(2003\)129:8\(755\)](https://doi.org/10.1061/(ASCE)0733-9372(2003)129:8(755))
- Meißner, T., Sures, B., & Feld, C. K. (2019). Multiple stressors and the role of hydrology on benthic invertebrates in mountainous streams. *Science of The Total Environment*, 663, 841–851. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.01.288>
- Metcalf, J. L. (1989). Biological water quality assessment of running waters based on macroinvertebrate communities: history and present status in Europe. *Environmental Pollution*, 60, 101–139. [https://doi.org/10.1016/0269-7491\(89\)90223-6](https://doi.org/10.1016/0269-7491(89)90223-6)
- Milner, A. M., Brittain, J. E., Castella, E., & Petts, G. E. (2001). Trends of macroinvertebrate community structure in glacier-fed rivers in relation to environmental conditions: a synthesis. *Freshwater Biology*, 46, 1833–1847. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00861.x>
- Milner, A. M., Brown, L. E., & Hannah, D. M. (2009). Hydroecological response of river systems to shrinking glaciers. *Hydrological Processes*, 23, 62–77. <https://doi.org/10.1002/hyp.7197>

- Milner A. M., Khamis, K., Battin, T. J., Brittain, J. E., Barrand, N. E., Füreder, L., ... Brown, L. E. (2017). Glacier shrinkage driving global changes in downstream systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114, 9770–9778. <https://doi.org/10.1073/pnas.1619807114>
- Milner, A. M., & Petts, G. E. (1994). Glacial rivers: physical habitat and ecology. *Freshwater Biology*, 32, 295–307. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01127.x>
- Motta-Díaz, A. J., & Vimos-Lojano, D. J. (2020). Influencia de la variación temporal de los parámetros hidráulicos en la estructura y la función de la comunidad de macroinvertebrados en un río andino. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 44, 606–621. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1023>
- Nakagawa, S., Johnson, P. C. D., & Schielzeth, H. (2017). The coefficient of determination R² and intra-class correlation coefficient from generalized linear mixed-effects models revisited and expanded. *Journal of The Royal Society Interface*, 14, 20170213. <https://doi.org/10.1098/rsif.2017.0213>
- Olden, J. D., & Poff, N. L. (2003). Redundancy and the choice of hydrologic indices for characterizing streamflow regimes. *River Research and Applications*, 19, 101–121. <https://doi.org/10.1002/rra.700>
- Paul, F., Rastner, P., Azzoni, R. S., Diolaiuti, G., Fugazza, D., Le Bris, R., ... Smiraglia, C. (2020). Glacier shrinkage in the Alps continues unabated as revealed by a new glacier inventory from Sentinel-2. *Earth System Science Data*, 12, 1805–1821. <https://doi.org/10.5194/essd-12-1805-2020>
- Petts, G. E., & Bickerton, M. A. (1994). Influence of water abstraction on the macroinvertebrate community gradient within a glacial stream system: La Borgne d’Arolla, Valais, Switzerland. *Freshwater Biology*, 32, 375–386. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01133.x>
- Pfankuch, D. J. (1975). Stream reach inventory and channel stability evaluation. US Department of Agriculture Forest Service. Region 1. Missoula, Montana.
- Piano, E., Doretto, A., Falasco, E., Fenoglio, S., Gruppuso, L., Nizzoli, D., ... Bona, F. (2019). If Alpine streams run dry: the drought memory of benthic communities. *Aquatic Sciences*, 81, 32. <https://doi.org/10.1007/s00027-019-0629-0>
- R Core Team. (2019). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Richter, B., Baumgartner, J., Wigington, R., & Braun, D. (1997). How much water does a river need? *Freshwater Biology*, 37, 231–249. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1997.00153.x>
- Robert, P., & Escoufier, Y. (1976). A unifying tool for linear multivariate statistical methods: the RV-coefficient. *Applied Statistics*, 25, 257. <https://doi.org/10.2307/2347233>
- Robinson, C. T., Tockner, K., & Burgherr, P. (2004). Drift benthos relationships in the seasonal colonization dynamics of alpine streams. *Archiv für Hydrobiologie*, 160, 447–470. <https://doi.org/10.1127/0003-9136/2004/0160-0447>

- Schmidt-Kloiber, A., & Hering, D. (2015). www.freshwaterecology.info – An online tool that unifies, standardises and codifies more than 20,000 European freshwater organisms and their ecological preferences. *Ecological Indicators*, 53, 271–282. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.02.007>
- Scotti, A., Füreder, L., Marsoner, T., Tappeiner, U., Stawinoga, A. E., & Bottarin, R. (2019). Effects of land cover type on community structure and functional traits of alpine stream benthic macroinvertebrates. *Freshwater Biology*, 65, 524–539. <https://doi.org/10.1111/fwb.13448>
- Statzner, B., Gore, J. A., & Resh, V. H. (1988). Hydraulic stream ecology: Observed patterns and potential applications. *Journal of the North American Benthological Society*, 7, 307–360. <https://doi.org/10.2307/1467296>
- Tachet, H., Richoux, P., Bournaud, M., Usseglio-Polatera, P. (2010). Invertébrés d'eau douce : systématique, biologie, écologie. Paris : CNRS éditions.
- Vander Vorste, R., McElmurray, P., Bell, S., Eliason, K., & Brown, B. (2017). Does stream size really explain biodiversity patterns in lotic systems? A call for mechanistic explanations. *Diversity*, 9, 26. <https://doi.org/10.3390/d9030026>
- Vanham, D., Fleischhacker, E., & Rauch, W. (2009). Impact of snowmaking on alpine water resources management under present and climate change conditions. *Water Science and Technology*, 59, 1793–1801. <https://doi.org/10.2166/wst.2009.211>
- Vaudor, L., Lamouroux, N., & Olivier, J. M. (2011). Comparing distribution models for small samples of overdispersed counts of freshwater fish. *Acta Oecologica*, 37, 170–178. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2011.01.010>
- Viviroli, D., Archer, D. R., Buytaert, W., Fowler, H. J., Greenwood, G. B., Hamlet, A. F., ... Woods, R. (2011). Climate change and mountain water resources: overview and recommendations for research, management and policy. *Hydrology and Earth System Sciences*, 15, 471–504. <https://doi.org/10.5194/hess-15-471-2011>
- Wallace, J. B., & Webster, J. R. (1996). The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. *Annual Review of Entomology*, 41, 115–139. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.41.010196.000555>
- Ward, J. V. (1994). Ecology of alpine streams. *Freshwater Biology*, 32, 277–294. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01126.x>

PARTIE 2

Découverte d'une nouvelle population de *Rhithrogena delphinensis* Sowa & Degrange, 1987, dans le massif des Arves, et compléments à la description de la larve (Ephemeroptera, Heptageniidae)

Bertrand LAUNAY¹, Julien BARNASSON², Juliette BECQUET^{1,3},
Michel BRULIN⁴, Sophie CAUVY-FRAUNIE¹ & Maxence FORCELLINI¹

¹ INRAE – UR RIVERLY – EcoFlowS, F – 69625 Villeurbanne, France

<bertrand.launay@inrae.fr> <juliette.becquet@inrae.fr> <sophie.cauvy-fraunie@inrae.fr> <maxence.forcellini@inrae.fr>

² Observatoire Rhodanien sur les Invertébrés Aquatiques (ORIA), F – 69003 Lyon, France <julien.barnasson@free.fr>

³ TERE0, 427 rue Thomas-Edison, F – 73800 Sainte-Hélène-du-Lac, France

⁴ OPIE-Benthos, B.P. 30, F – 78041 Guyancourt cedex, France <mb2@invfmr.org>

(Accepté le 6.X.2021 ; publié le 7.XII.2021)

Résumé. – *Rhithrogena delphinensis*, espèce des Alpes occidentales connue au sud du massif des Arves et en bordure nord du massif des Écrins par seulement quatre larves, n'avait jamais été revue depuis 1986. Elle a récemment été découverte dans l'Arvan, bassin versant situé entre le massif des Grandes Rousses et le nord-ouest du massif des Arves. La population semble abondante, l'espèce présente des exigences écologiques particulières en se montrant notamment dépendante d'une influence hydrologique glaciaire ou nivale. Les caractéristiques morphologiques de la larve sont détaillées, amendées par des clichés photographiques, la variabilité de certains critères d'identification est discutée, et une clé d'identification des espèces de *Rhithrogena* du groupe *alpestris* des Alpes occidentales, auquel elle appartient, est proposée. Enfin, une portion de 658 paires de bases du gène COI de *R. delphinensis* est pour la première fois séquencée et comparée aux données existantes sur le groupe *alpestris* des Alpes occidentales.

Abstract. – **Discovery of a new population of *Rhithrogena delphinensis* Sowa & Degrange, 1987, in the Arves Massif, and additions to the morphological description of the larva (Ephemeroptera, Heptageniidae).** *Rhithrogena delphinensis*, described originally on the basis of four larvae from the Western Alps, south of the Arves Massif and from the northern flank of the Ecrins Massif, had not been captured again since 1986. Here, we report the discovery of a new population from river Arvan, whose drainage basin is located between the Grandes Rousses Massif and the northern flank of the Arves Massif. This newly discovered population seems abundant in numbers, and reveals the particular ecological requirements of the species as well as its dependence on glacier fed or nival streams. The morphological characteristics of the larvae are described in detail, and illustrated by photographs. The variability of some of the proposed identification criteria is discussed, and a key to the identification of the *Rhithrogena* species from the *alpestris* group of the Western Alps, to which *R. delphinensis* belongs, is provided. Finally, a portion of 658 base pairs of the COI gene of *R. delphinensis* is sequenced for the first time and compared to already existing data on the *alpestris* group in the Western Alps.

Keywords. – Alps, glacial stream, orophilic species, *alpestris* group, barcoding.

Avec une distribution principalement holarctique et 157 espèces décrites à ce jour, le genre *Rhithrogena* Eaton, 1881, est l'un des plus diversifiés chez les Ephéméroptères (BARBER JAMES *et al.*, 2013 ; GBIF SECRETARIAT, 2021). La plus grande diversité spécifique est observée dans les massifs montagneux (SOLDÁN & LANDA, 1999), en particulier dans les Alpes, où plus de 30 espèces de *Rhithrogena* sont connues (VUATAZ *et al.*, 2016). Hormis quelques espèces potamiques plus thermophiles, ce sont essentiellement des sténothermes d'eau froide présentes du crénal à l'hyporhithral (BUFFAGNI *et al.*, 2021), la plupart colonisant les sources, les torrents d'altitude et dans une moindre mesure les rivières de piedmont. Elles sont alors un élément essentiel de la biodiversité aquatique alpine, comme certains Plécoptères des genres *Protonemura* Kempny, 1898, ou *Leuctra* Stephens, 1836. On retrouve ainsi des espèces de *Rhithrogena*

inféodées aux milieux courants du crénel bien au-dessus de 2000 m d'altitude comme *Rhithrogena loyolaea* Navás, 1922, et *R. nivata* (Eaton, 1871), alors que d'autres sont des représentantes typiques de torrents de moyenne altitude (épi- à métarhithral) comme *R. alpestris* Eaton, 1885, *R. degrangei* Sowa, 1969 (SARTORI & LANDOLT, 1999 ; ROBINSON *et al.*, 2010) ou encore *R. delphinensis* Sowa & Degrange, 1987 (BAUERNFEIND & SOLDÁN, 2012).

Les récentes campagnes d'échantillonnage d'invertébrés aquatiques menées par l'INRAE dans les Alpes occidentales ont permis la collecte d'espèces du genre *Rhithrogena*, dont *R. delphinensis*, qui a été observée pour la première fois sur le bassin versant de l'Arvan, entre le massif des Grandes Rousses et le nord-est du massif des Arves (Savoie).

Probablement endémique des Alpes occidentales et très localisée autour du massif des Arves, *R. delphinensis* montre une affinité pour les cours d'eau à régime glaciaire ou nival (DEGRANGE & SOWA, 1988). Elle fut décrite uniquement à l'état larvaire à la fin des années 80, d'un torrent en limite du massif des Ecrins, la Romanche, et de son tributaire issu du massif des Arves, le torrent du Gâ (DEGRANGE & SOWA, 1988). Seulement quatre individus étaient alors connus et l'espèce n'a plus jamais été revue depuis sa description en 1987 (OPIE-BENTHOS, 2021).

Ce travail a donc pour objectif de compléter les caractères anatomiques larvaires disponibles (SOWA & DEGRANGE, 1987 ; DEGRANGE & SOWA, 1988), de définir leur variabilité et ainsi mieux aider à l'identification de cette espèce peu connue. Une clé de détermination des espèces de *Rhithrogena* du groupe *alpestris* des Alpes occidentales est également proposée. Afin de parfaire l'approche taxonomique et d'aborder le problème de la place de cette espèce dans la systématique du genre *Rhithrogena*, nous présentons les résultats d'une approche moléculaire, basée sur une portion du gène mitochondrial codant pour la Cytochrome Oxydase I (COI). Enfin, sont apportés quelques éléments sur son écologie, sa phénologie et sa répartition géographique.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Contexte et sites d'étude. – Ces recherches s'inscrivent dans le cadre d'un projet d'étude de la distribution des communautés benthiques en cours d'eau alpins sous influence glaciaire. L'amont de quatre bassins versants a été suivi entre 2018 et 2020 : l'Arve (massif du Mont Blanc, Haute-Savoie), le Doron des Allues et le Doron de Chavière (massif de la Vanoise, Savoie), l'Arvan (massif des Grandes Rousses/massif des Arves, Savoie) et le torrent de Saint-Pierre (massif des Écrins, Hautes-Alpes) (fig. 1).

Sur les bassins versants du Doron des Allues, de l'Arvan et de l'Arve, respectivement 17, 20 et 30 stations ont été sélectionnées de façon à couvrir l'ensemble de la variabilité spatiale et morphologique des biotopes d'eau courante : cours principal, sources, ruisseaux, torrents en incluant plusieurs types d'alimentation hydrologique (eau de fonte glaciaire, nivale, pluviale, source, mixtes). Sur le torrent de Saint-Pierre, cinq stations ont été sélectionnées sur le cours principal et deux affluents.

À chacune de ces stations, cinq prélèvements quantitatifs répartis aléatoirement ont été réalisés à l'aide d'un filet Surber de surface 0,05 m² et de maille 250 µm. Les échantillons ont été conservés dans l'éthanol 96 % jusqu'à leur identification au laboratoire.

De plus, un suivi temporel quantitatif des communautés benthiques aux stations 10 et 11 de l'Arvan (fig. 2) a été réalisé en V.2018, X.2018, V.2019, VII.2019, XII.2019, III.2020, V.2020 et XI.2020.

En septembre 2019, un échantillonnage quantitatif spatialement plus intense (30 prélèvements par station), accompagné d'une description fine des microhabitats hydrauliques à chaque point de prélèvement (vitesse moyenne de la colonne d'eau, contraintes au fond, profondeur, taille du substrat), a été réalisé en deux stations du bassin de l'Arve et trois stations du bassin de l'Arvan : stations 9, 10 et 11 (fig. 2-3).

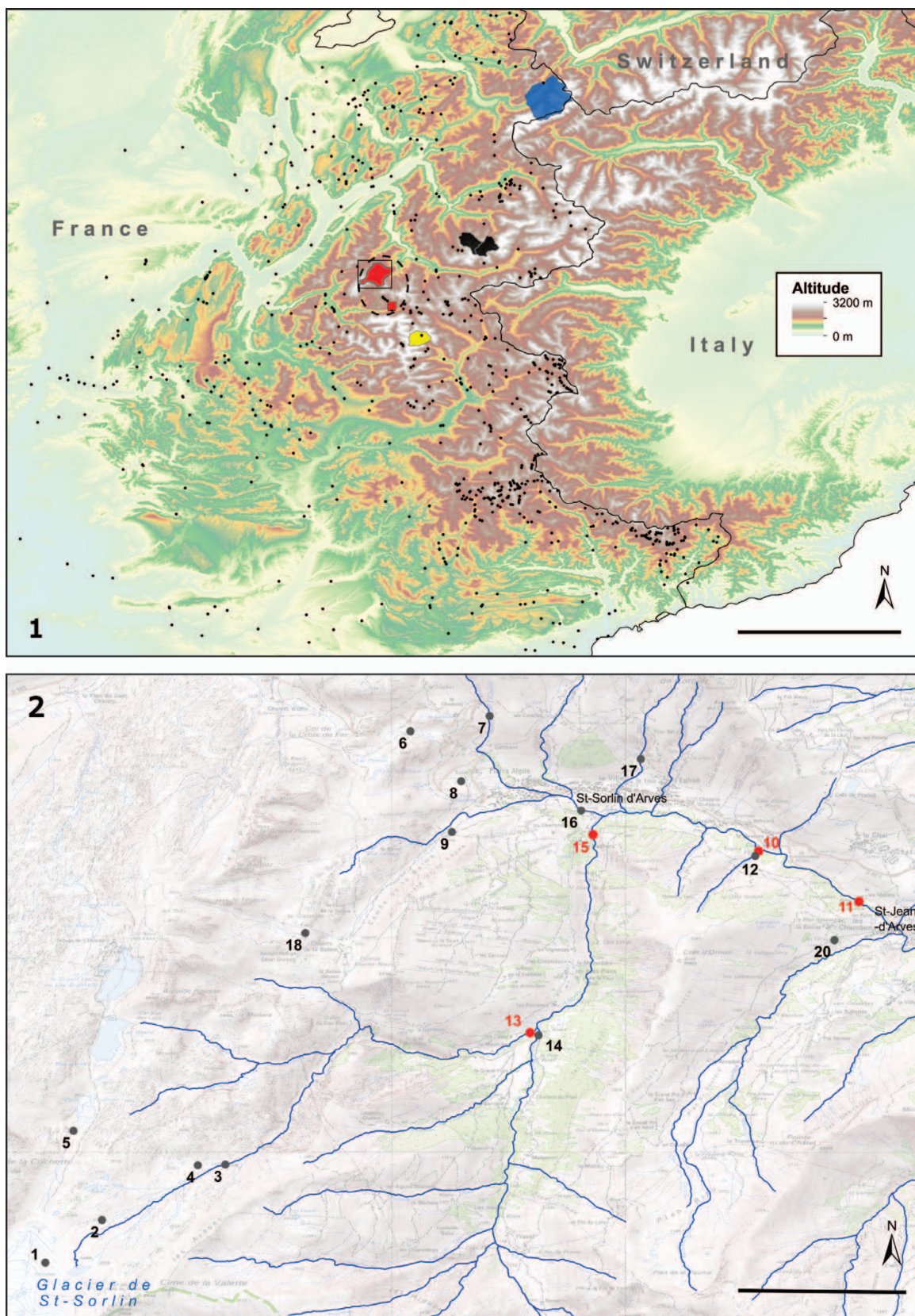


Fig. 1-2. – 1, Localisation des cours d'eau étudiés dans les Alpes occidentales. – Rouge : Arvan ; noir : Doron des Allues et Doron de Chavière ; jaune : torrent de Saint-Pierre ; bleu : Arve. – Carré rouge : localité-type de *Rhithrogena delphinensis* Sowa & Degrange ; points noirs : stations de collecte de l'inventaire INFMR Opie-benthos 2000-2020 prospectées entre mai et octobre ; cercle noir : aire de répartition connue de *R. delphinensis* ; rectangle noir : zoom de la figure 2 (échelle = 80 km). – 2, Localisation des stations d'échantillonnage sur le bassin versant de l'Arvan (rouge : stations avec présence de *R. delphinensis* Sowa & Degrange, échelle = 3 km).

Lors de chaque campagne de prélèvement, des échantillonnages qualitatifs (larves matures et adultes) ont également été réalisés afin d'affiner la connaissance des communautés aquatiques. De plus, deux campagnes de capture ciblées sur *Rhithrogena delphinensis* ont été réalisées les 17.VII.2019 et 27.VIII.2019 aux stations 10 et 11 de l'Arvan, ainsi qu'une visite à la localité-type le 27.V.2020 (torrent du Gâ, Hautes-Alpes, fig. 4).

Enfin, les résultats des collectes de l'inventaire national des Éphéméroptères (INVFMR, OPIE-benthos) menées depuis 2000 en période estivale dans 743 stations des Alpes Françaises ont été pris en compte pour l'évaluation de la répartition géographique de *R. delphinensis* (fig. 1).



Fig. 3-4. – 3, L'Arvan à Saint-Sorlin-d'Arves (massif des Arves, Savoie), station 10, 26.VIII.2019. – 4, Le torrent du Gâ à Le Chazelet (massif des Arves, Hautes-Alpes), localité-type de *Rhithrogena delphinensis* Sowa & Degrange, 27.V.2020.

Méthodologie. – L'identification de tous les invertébrés collectés lors de cette étude a été réalisée au laboratoire avec une résolution taxonomique fine, le maximum de taxons étant identifié à l'espèce, notamment chez les Ephéméroptères, Plécoptères et Trichoptères. Tous les individus sont conservés dans les collections de l'INRAE, de l'OPIE-benthos et du Musée cantonal de zoologie de Lausanne (Suisse).

Des mesures biométriques ont été réalisées sous loupe binoculaire à l'aide d'une règle micrométrique (unité : 100 µm). Ainsi, la taille mesurée correspond à la longueur de la tête, du thorax et de l'abdomen réunis, sans prise en compte des cerques et du paracerque.

La terminologie suit celle de STUDEMANN *et al.* (1992), BRULIN (2004) et BAUERNFEIND & SOLDÁN (2012).

Les clichés photographiques ont été pris à l'aide d'un capteur Leica DMC 5400 monté sur une loupe binoculaire M 205C motorisée. L'acquisition et la compilation (stacking) ont été réalisées à l'aide du logiciel LAS X (version 3.0.11.20652) et les clichés microscopiques à l'aide d'un boîtier Canon EOS 70D monté sur un microscope Leica DM 5000B puis compilés avec le logiciel Helicon (version 7.6.4).

Le cliché in situ a été pris à l'aide d'un boîtier Lumix GX-9 micro 4/3 et d'un objectif Olympus macro 60 mm.

Les cartes ont été générées avec le logiciel Arcgis (version 10.8.0.12790) en utilisant les fonds EU-DEM, IGN SCAN 25® topographique et BD TOPAGE®.

Données physico-chimiques. – Afin de caractériser l'habitat et le microhabitat de *Rhithrogena delphinensis*, lors de chaque campagne et à l'ensemble des stations, la température de l'eau (°C), le pH, l'oxygène dissous (mg.l⁻¹ et % de saturation) et la turbidité (uTN) ont été mesurés. Chaque échantillon quantitatif est caractérisé par sa vitesse, sa profondeur, le type et la taille du substrat. L'altitude (m), la pente (%) et l'influence glaciaire (GC) caractérisée par le pourcentage du glacier dans le bassin versant (superficie du glacier divisé par la superficie du bassin versant en amont de la station) ont également été mesurées à chaque station.

Pour la campagne de septembre 2019, une description plus fine du microhabitat hydraulique a été réalisée sur les 30 échantillons des cinq stations de l'Arve et de l'Arvan avec des mesures, à chaque point de prélèvement, de la vitesse moyenne de la colonne d'eau (m.s⁻¹), de la profondeur (cm), des contraintes au fond estimées par la méthode des "hémisphères-FST" (HFST, STATZNER & MÜLLER, 1989) et de la taille du substrat.

Analyses moléculaires. – Afin de séquencer une portion du gène mitochondrial codant pour la COI, cinq individus de *Rhithrogena delphinensis* collectés le 17.VII.2019 à la station 10 et deux individus de *R. alpestris* collectés dans l'Arvan (station 10) et le Doron des Allues (Ecrins) ont été conservés en éthanol 96 % à -20 °C.

L'ADN des individus a été extrait à partir d'une patte métathoracique, plongée dans 150 µL de Chelex à 7 % (WALSH *et al.*, 1991) et 10 µL de protéinase K, puis incubée à 50°C (2 h), 90°C (15 min) et 15°C (5 min). L'amplification du gène mitochondrial codant pour la cytochrome oxydase I (COI) a été réalisée par PCR à l'aide de 2 µL des amorces 5' et 3' (FOLMER *et al.*, 1994) inclus dans un mix contenant : 17 µL d'eau, 2,5 µL de solution tampon standard 10 X (avec 30 mM de MgCl₂), 0,25 µL de BSA 100 X (Biolabs B9001S 10 mg/mL), 1 µL de dNTP (Eurogenetec NU-0010-100 20 mM) et 0,25 µL de Taq polymérase (Eurobiotaq DNA pol 5 U/µL). Cette solution a été placée 3 min à 95°C puis soumise 40 fois au cycle thermique suivant : 20 s à 95°C, puis 30 s à 51°C et 45 s à 72°C. La PCR a été finalisée par 5 min à 72°C.

Les produits de la PCR ont alors été contrôlés sur gel d'agarose à 1,3 % avec du TAE 1 X, 1,1 µL de ladder (échelle ADN) et 5 µL de bleu GelRed.

Le séquençage des deux brins (5'-3' et 3'-5') a ensuite été réalisé par le laboratoire Biofidal (Vaulx-en-Velin) par la méthode Sanger (SANGER *et al.*, 1977).

Le traitement des chromatogrammes a été exécuté manuellement à l'aide du logiciel Finch-TV Version 1.4.0 (Geospiza Inc.©, 2004-2006). Le logiciel Seaview version 4.7 (GOUY *et al.*, 2010) a permis l'alignement des séquences avec la méthode Clustalo (SIEVERS *et al.*, 2011) et la réalisation des séquences consensus. Les cinq séquences consensus de *R. delphinensis* et les deux séquences consensus de *R. alpestris* ont été déposées sur la base de données génétiques GenBank de NCBI (NCBI RESOURCE COORDINATORS, 2018) et des séquences complémentaires de *Rhithrogena* du groupe *alpestris* et de *R. nivata* (Eaton, 1871) en tant qu'“outgroup” ont été téléchargées sur cette même base et ajoutées pour les analyses phylogénétiques (tableau I).

Tableau I. – Détails et origine des séquences du marqueur mitochondrial COI utilisées.

Espèce	Localité	Auteurs	Numéros d'accension
<i>Rhithrogena alpestris</i> Eaton, 1885	Suisse (Valais)	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	LN868543.1
<i>R. alpestris</i> Eaton, 1885	Allemagne (Bavière)	MORINIÈRE <i>et al.</i> , 2017	KY261445.1
<i>R. alpestris</i> Eaton, 1885	France (Arvan)	LAUNAY <i>et al.</i> , 2021	MW509736
<i>R. alpestris</i> Eaton, 1885	France (Ecrins)	LAUNAY <i>et al.</i> , 2021	MW509735
<i>R. sp.</i> 27 LV-2010	France (Haute-Savoie)	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	HM480899.1
<i>R. sp.</i> 27 LV-2010	France (Haute-Savoie)	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	HM480898.1
<i>R. sp.</i> 27 LV-2010	Italie (Frioule-Vénétie)	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	HM481120.1
<i>R. sp.</i> 27 LV-2010	Autriche (Carinthie)	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	HM481119.1
<i>R. sp.</i> 27 LV-2010	Slovénie (Goriska)	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	HM481117.1
<i>R. sp.</i> 27 LV-2010	Slovénie (Haute-Carniole)	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	HM481115.1
<i>R. sp.</i> 27 LV-2010	Italie (Frioule-Vénétie)	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	HM481114.1
<i>R. sp.</i> 27 LV-2010	Italie (Frioule-Vénétie)	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	HM481113.1
<i>R. sp.</i> 27 LV-2010	Italie (Frioule-Vénétie)	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	HM481112.1
<i>R. sp.</i> 27 LV-2010	Autriche (Vorarlberg)	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	HM481111.1
<i>R. sp.</i> 27 LV-2010	Autriche (Vorarlberg)	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	HM481101.1
<i>R. sp.</i> 27 LV-2010	Autriche (Tyrol)	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	HM481009.1
<i>R. sp.</i> 27 LV-2010	Suisse (Vaud)	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	HM480982.1
<i>R. sp.</i> 27 LV-2010	Suisse (Vaud)	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	HM480981.1
<i>R. sp.</i> 27 LV-2010	Suisse (Uri)	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	HM480940.1
<i>R. sp.</i> 27 LV-2010	Suisse (Uri)	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	HM480939.1
<i>R. sp.</i> 27 LV-2010	Autriche (Tyrol)	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	HM480920.1
<i>R. sp.</i> 27 LV-2010	Autriche (Tyrol)	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	HM480893.1
<i>R. landai</i> Sowa & Soldán, 1984	Allemagne (Bavière)	MORINIÈRE <i>et al.</i> , 2017	KY261434.1
<i>R. landai</i> Sowa & Soldán, 1984	Allemagne (Bavière)	MORINIÈRE <i>et al.</i> , 2017	KY261673.1
<i>R. landai</i> Sowa & Soldán, 1984	Allemagne (Bavière)	MORINIÈRE <i>et al.</i> , 2017	KY262538.1
<i>R. landai</i> Sowa & Soldán, 1984	Allemagne (Bavière)	MORINIÈRE <i>et al.</i> , 2017	KY262414.1
<i>R. landai</i> Sowa & Soldán, 1984	Allemagne (Bavière)	MORINIÈRE <i>et al.</i> , 2017	KY261494.1
<i>R. landai</i> Sowa & Soldán, 1984	Allemagne (Bavière)	MORINIÈRE <i>et al.</i> , 2017	KY261988.1
<i>R. landai</i> Sowa & Soldán, 1984	Allemagne (Bavière)	MORINIÈRE <i>et al.</i> , 2017	KY261579.1
<i>R. landai</i> Sowa & Soldán, 1984	Allemagne (Bavière)	MORINIÈRE <i>et al.</i> , 2017	KY261196.1
<i>R. allobrogica</i> Sowa & Degrange, 1987	Allemagne (Bavière)	MORINIÈRE <i>et al.</i> , 2017	KY262308.1
<i>R. allobrogica</i> Sowa & Degrange, 1987	Allemagne (Bavière)	MORINIÈRE <i>et al.</i> , 2017	KY262221.1
<i>R. allobrogica</i> Sowa & Degrange, 1987	Allemagne (Bavière)	MORINIÈRE <i>et al.</i> , 2017	KY261765.1
<i>R. allobrogica</i> Sowa & Degrange, 1987	Allemagne (Bavière)	MORINIÈRE <i>et al.</i> , 2017	KY261364.1
<i>R. allobrogica</i> Sowa & Degrange, 1987	Allemagne (Bavière)	MORINIÈRE <i>et al.</i> , 2017	KY261133.1
<i>R. delphinensis</i> Sowa & Degrange, 1987	France (Arvan)	LAUNAY <i>et al.</i> , 2021	MW518057
<i>R. delphinensis</i> Sowa & Degrange, 1987	France (Arvan)	LAUNAY <i>et al.</i> , 2021	MW518058
<i>R. delphinensis</i> Sowa & Degrange, 1987	France (Arvan)	LAUNAY <i>et al.</i> , 2021	MW518059
<i>R. delphinensis</i> Sowa & Degrange, 1987	France (Arvan)	LAUNAY <i>et al.</i> , 2021	MW518060
<i>R. delphinensis</i> Sowa & Degrange, 1987	France (Arvan)	LAUNAY <i>et al.</i> , 2021	MW518061
<i>R. nivata</i> (Eaton, 1871)	Italie	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	LN868541.1

Les analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel Mega-X version 10.2.2 (KUMAR *et al.*, 2018). L'arbre et les distances génétiques ont été calculés suivant la méthode du maximum de vraisemblance (Maximum Likelihood Method), en utilisant le modèle évolutif Tamura à 3 paramètres (TAMURA, 1992). La robustesse des nœuds a été évaluée par le test non-paramétrique des bootstraps avec 1000 répliques (FELSENSTEIN, 1985).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Au total, 72 stations ont été suivies lors de 15 campagnes d'échantillonnage ; 73 821 individus ont été collectés, dont 13 espèces d'Ephéméroptères réparties dans les familles des Baetidae et des Heptageniidae. Quatre espèces de *Rhithrogena*, typiques des milieux d'altitude alpins, ont ainsi été collectées : *Rhithrogena hybrida* Eaton, 1885, *R. loyolaea*, *R. nivata* et *R. alpestris*. À cela s'ajoutent les résultats de collectes des 743 stations de l'OPIE-benthos. En dépit de cet important effort d'échantillonnage, *R. delphinensis* n'a été capturée que dans le massif des Arves et en limite du massif des Grandes Rousses, uniquement sur le cours principal de l'Arvan qui est l'exutoire du glacier de Saint-Sorlin (fig. 2, tableau II).

Depuis le front glaciaire à 2680 m d'altitude jusqu'à 12 km en aval, *R. delphinensis* n'a été observée qu'à partir de la station 13, à 6 km du glacier et à une altitude de 1600 m (GC = 15 %). Elle a ensuite été collectée aux stations 15 (GC = 6 %), 10 et 11 (GC = 4 %) (tableau II). Ainsi, dans l'Arvan, *R. delphinensis* est connue uniquement à des stations avec une influence glaciaire modérée, liées à un mélange d'eau de fonte glaciaire et non glaciaire (nivale, pluviale, de source). Dans ce bassin versant, elle ne semble pas coloniser les secteurs sans influence glaciaire (station 14 par exemple) ou ceux à influence glaciaire dominante comme aux stations 2 et 3, où seulement quelques espèces de *Rhithrogena* semblent être capables de s'établir (*R. hybrida*, *R. loyolaea* et *R. nivata*). La station 1 ne semble héberger aucune espèce d'Ephéméroptère (tableau II). À titre indicatif, l'ensemble du cortège d'Ephéméroptères identifié sur le bassin versant de l'Arvan est détaillé dans le tableau II.

La visite à la localité-type (torrent du Gâ, Hautes-Alpes) du 27.V.2020 n'a pas permis de retrouver *R. delphinensis*, mais les conditions hydrologiques rendaient difficiles les prospections. En revanche, deux autres espèces y ont été collectées en faible abondance : *R. hybrida* et *R. alpestris*.

Matériel collecté. – Le tableau III donne les caractéristiques géographiques des quatre stations de collectes de *Rhithrogena delphinensis* et le détail du matériel récolté. Au total, 146 larves de différents stades ont été identifiées : larvules (3,5-5 mm), intermédiaires (5-7 mm) et matures (>7 mm). 70 ont été mesurées et 65 d'entre elles ont été montées pour l'observation microscopique des pièces buccales.

Identification morphologique de la larve de *Rhithrogena delphinensis*. – La description originale de *Rhithrogena delphinensis* ne fut réalisée qu'à partir d'une unique larve capturée 30 ans plus tôt dans un torrent des Hautes-Alpes, au sud du massif des Arves : « *Holotype larve âgée, provenance : torrent du Gâ à le Chazelet (département des Hautes-Alpes, France), altitude 1700 m, 27.VII.1959 (leg. Ch. Degrange)* » (SOWA & DEGRANGE, 1987). L'espèce est décrite comme très proche de *R. alpestris* et différenciable de cette dernière par « *la forme de la tête et du labre, le nombre de dents des crêtes maxillaires et aussi par la coloration imaginale sous exuviale très nette de l'abdomen* ». Puis les auteurs ont entrepris, en 1986, des collectes complémentaires dans le ruisseau du Gâ et la Romanche près de La Grave (Hautes-Alpes), en capturant trois nouveaux individus. Ainsi, DEGRANGE & SOWA (1988) apportent des compléments à la description de la larve de stade intermédiaire et à partir d'individus plus récents que l'holotype. Ils complètent alors, d'une manière essentielle, la première description en apportant des critères d'identification plus discriminants face à *R. alpestris*, basés notamment sur la coloration.

Tableau II. – Ephéméroptères capturées dans l'Arvan en présence/absence. Principaux paramètres physico-chimiques des stations : valeurs issues de mesures ponctuelles réalisées entre le 11.VII.2018 et le 5.VIII.2018. Stations grisées : présence de *Rhithrogena delphinensis*.

Espèces \ Stations	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Alainites muticus</i> (Linnaeus, 1758)				X		X	X		X									X		
<i>Baetis alpinus</i> (Pictet, 1843)			X	X	X	X	X		X	X	X		X	X	X	X		X		X
<i>Baetis melanonyx</i> (Pictet, 1843)						X		X		X	X					X	X			X
<i>Baetis rhodani</i> (Pictet, 1843)								X	X	X							X			X
<i>Baetis vernus</i> Curtis, 1834							X	X									X			
<i>Baetis</i> spp. Leach, 1815		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X
<i>Ecdyonurus helveticus</i> Eaton, 1883						X		X	X	X										
<i>Ecdyonurus cf.parahelveticus</i> Hefti, Tomka & Zurwerra, 1986				X				X	X											
<i>Ecdyonurus</i> spp. Eaton, 1868				X	X	X		X	X							X		X		
<i>Epeorus alpicola</i> (Eaton, 1871)						X	X		X											
<i>Rhithrogena alpestris</i> Eaton, 1885										X										
<i>Rhithrogena delphinensis</i> Sowa & Degrange, 1987										X	X		X		X					
<i>Rhithrogena hybrida</i> Eaton, 1885		X	X							X	X									
<i>Rhithrogena loyolaea</i> Navás, 1922			X		X								X							
<i>Rhithrogena nivata</i> (Eaton, 1871)			X		X								X							
<i>Rhithrogena</i> spp. Eaton, 1881		X	X	X	X	X		X	X	X	X		X		X		X			X
Paramètres \ Stations	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Richesse spécifique Ephéméroptères	0	2	4	4	4	6	4	6	7	7	4	1	4	1	3	3	4	3	1	4
Richesse taxonomique totale	1	13	22	38	35	48	31	36	39	16	20	14	18	9	11	32	26	24	19	19
Température (°C.)	1,3	2,2	6,7	11,5	4	14,8	15,6	13,1	10	12,4	9,7	18,2	6,9	12,2	12,8	13,5	17,6	9,7	22	18
GC (%)	63,7	48,3	37,5	0	0	0	0	0	0	4,4	4,2	0	15,8	0	6,2	0	0	0	0	0
Turbidité (uTN)	103	124	45	2,6	3	9	45,5	1	2	31	30	18	7	73	50	5	1,2	3	21	3,5
Altitude (m)	2667	2633	2393	2455	2509	1959	1862	1722	1732	1467	1430	1475	1602	1607	1506	1496	1566	2206	1601	1461
Pente (%)	12	3	25	10	5	19	14	15	12	5	6	9	1	2	1	3	16	11	16	5
Largeur mouillée (m)	0,83	5	5,97	2,55	2	0,85	0,59	0,56	3,24	9,22	5,5	0,74	6	4,77	7,39	2,17	1,25	0,77	0,69	1,83

Tableau III. – Larves de *Rhithrogena delphinensis* Sowa & Degrange collectées sur le bassin versant de l'Arvan et coordonnées des stations. Les abondances (Nombre) sont issues d'échantillonnages qualitatifs sauf celles suivies de * qui correspondent à des échantillonnages quantitatifs au filet Surber. Les parenthèses se réfèrent aux individus ayant servi à la biométrie et aux montages microscopiques, et les crochets aux individus utilisés pour l'analyse moléculaire. Les coordonnées GPS sont en WGS 84.

Cours d'eau	Station	Commune	Altitude	Longitude	Latitude	Date	Nombre	Leg.
Rieu Froid	13	Saint-Sorlin-d'Arves	1606 m	6.222569	45.193584	11.VII.2018	(9)*	S. Cauvy-Fraunié
Arvan	15	Saint-Sorlin-d'Arves	1502 m	6.228385	45.218926	11.VII.2018	(6)*	S. Cauvy-Fraunié
Arvan	10	Saint-Sorlin-d'Arves	1467 m	6.248599	45.214293	11.VII.2018	2*	S. Cauvy-Fraunié
						3.X.2018	(2)	S. Cauvy-Fraunié
						17.VII.2019	(12) 27 [5]	B. Launay
						27.VIII.2019	(16)*15*	S. Cauvy-Fraunié
						27.VIII.2019	(10) 12	M. Forcellini
						5.XII.2019	(5)	S. Cauvy-Fraunié
Arvan	11	Saint-Sorlin-d'Arves	1377 m	6.26005	45.208537	3.III.2020	(1)	S. Cauvy-Fraunié
						25.V.2018	(2)*	S. Cauvy-Fraunié
						9.VII.2018	4*	S. Cauvy-Fraunié
						17.VII.2019	(2)	S. Cauvy-Fraunié
						27.VIII.2019	(5)*	S. Cauvy-Fraunié
						27.VIII.2019	11	M. Forcellini

L'aire de répartition de *R. delphinensis* étant particulièrement restreinte, cette espèce est rarement citée dans les ouvrages de détermination. Les critères permettant son identification ne sont alors détaillés que dans les publications de SOWA & DEGRANGE (1987) et DEGRANGE & SOWA (1988) puis repris dans les synthèses de TOMKA & RASCH (1993), SOLDÁN & LANDA (1999) et BAUERNFEIND & SOLDÁN (2012). Pour les détails, il faut donc se reporter aux deux premières publications. Afin de compléter sa description par des clichés photographiques et de préciser la variabilité des critères, nous donnons ici les caractéristiques principales de la larve de *R. delphinensis* de l'Arvan, validées par l'observation des 146 individus.

Rhithrogena delphinensis appartient au groupe *alpestris sensu* SOWA (1984), dont cinq espèces sont connues dans les Alpes occidentales : *R. delphinensis*, *R. alpestris*, *R. allobrogica* Sowa & Degrange, 1987, *R. vaillantii* Sowa & Degrange, 1987 et *R. landai* Sowa & Soldán, 1984 (BAUERNFEIND & SOLDÁN, 2012). Elles possèdent toutes des soies sur la marge antérieure des fémurs prothoraciques (BAUERNFEIND & SOLDÁN, 2012) ainsi que les sclérites latéraux du premier sternite abdominal trapézoïdaux et à largeur supérieure à l'espace les séparant (SOWA & DEGRANGE, 1987).

Caractères diagnostiques. – La diagnose suivante synthétise les principaux critères d'identification de la larve de *Rhithrogena delphinensis* qui sont valables, sauf précision dans le texte, pour des larves comprises entre 5 et 9 mm.

– *Rhithrogena delphinensis* est une espèce de petite taille, le dernier stade mesurant de 7,6 à 8,7 mm pour les mâles et 7,9 à 8,9 mm pour les femelles.

– Les larves présentent des tons roux sur la tête, le thorax et les pattes (fig. 5-6).

– En vue dorsale, la tête présente un aspect très anguleux, les angles latéraux-postérieurs sont pratiquement droits (fig. 7, flèche).

– Le labre est trapézoïdal, les bords ont un apex plus ou moins anguleux mais jamais droits (fig. 8, flèche).



Fig. 5. – Larve de *Rhithrogena delphinensis* Sowa & Degrange dans l'Arvan, station 10, 17.VII.2019.

épaisse bande blanchâtre (fig. 5-6). Cette marge fait partie intégrante du tergite et est différenciée de la membrane blanche située entre les tergites. Les larves de dernier stade peuvent cependant présenter, surtout sur les tergites 1 à 4, une marge blanchâtre plus large pouvant mesurer jusqu'à la moitié de la longueur du tergite.

– Les sternites 2 à 9 sont clairs avec des marques transversales antérieure et postérieure sombres reliées en leur centre par une ligne foncée formant ainsi une lettre I majuscule (fig. 12, flèche) et laissant apparaître une ligne centrale continue sur l'abdomen. La chaîne ganglionnaire n'est cependant pas visible par transparence à travers la cuticule.

– Les branchies sont présentes par paires sur les segments 1 à 7, leurs marges sont toutes densément festonnées (fig. 12). La première paire, réniforme, ne possède pas de plica sur sa face dorsale, mais présente un épaississement dans sa partie distale (vue dorsale). Les branchies 2 à 6 possèdent sur leur face ventrale une marque violacée en forme de "1" ou de virgule allongée (fig. 12), similaire à celle présente sur les branchies de *R. nivata*.

Variabilité. – Suite à nos observations, deux caractères diagnostiques doivent être considérés comme variables.

– Le nombre de dents sur les peignes 3 à 5 des lacinias varie de 8 à 15, pour une moyenne de 12. Ce critère ne permet aucunement de séparer *Rhithrogena alpestris* de *R. delphinensis*, contrairement à ce qu'affirmaient SOWA & DEGRANGE (1987) qui mentionnaient, pour cette dernière, 8 à 10 dents. La gamme mesurée ici recoupe totalement celle de *R. alpestris* (11 à 14 selon BAUERNFEIND & SOLDÁN, 2012).

– Les lacinias possèdent en général 7 peignes. Les peignes 3 à 5 (le premier étant le plus externe) portent de 8 à 15 dents, pour une moyenne de 12 (fig. 9).

– Les fémurs pro- à métathoraciques possèdent une rangée de longues soies sur leurs marges antérieure et postérieure (fig. 10). Sur les fémurs métathoraciques, les soies de la marge antérieure mesurent au minimum les trois quarts de celles de la marge postérieure et sont de densité similaire (fig. 10a), contrairement à *R. alpestris* chez qui elles sont plus courtes et beaucoup moins denses (fig. 11a).

– La face dorsale des fémurs ne présente pas de tache centrale foncée. Elle possède quelques rares soies écailleuses longues, à l'apex arrondi et aux bords parallèles, et sont majoritairement localisées dans la partie proximale (fig. 10b).

– Les griffes tarsales sont dépourvues de dents.

– Les tergites abdominaux possèdent une coloration typique et permettent une identification rapide même sur des larves vivantes. Ils sont de couleur brune à rougeâtre sur la totalité du tergite et contrastent très fortement avec la marge postérieure qui se présente comme une

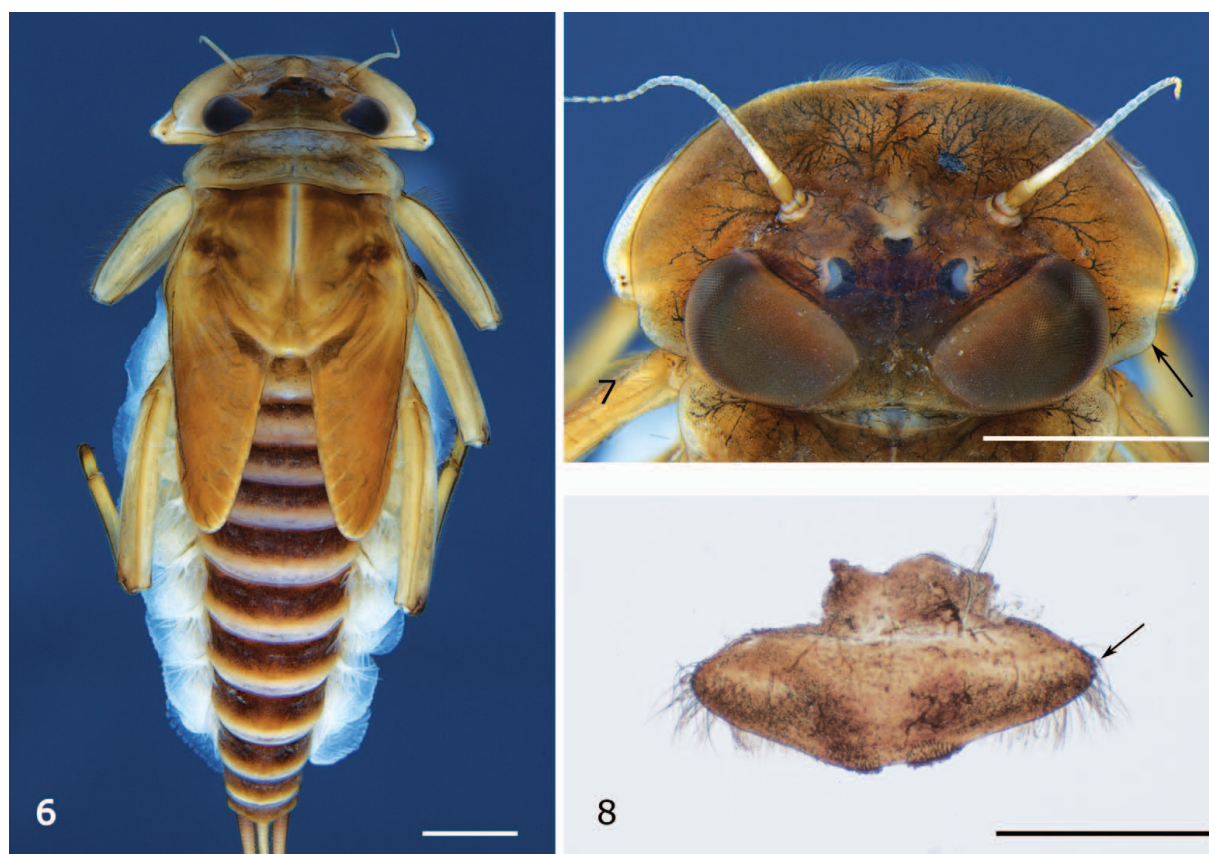


Fig. 6-8. – *Rhithrogena delphinensis* Sowa & Degrange, larves, vue dorsale. – 6, Larve femelle mature. – 7, Tête d'une larve mâle mature (échelle : 1 mm) – 8, Labre (échelle : 0,5 mm).

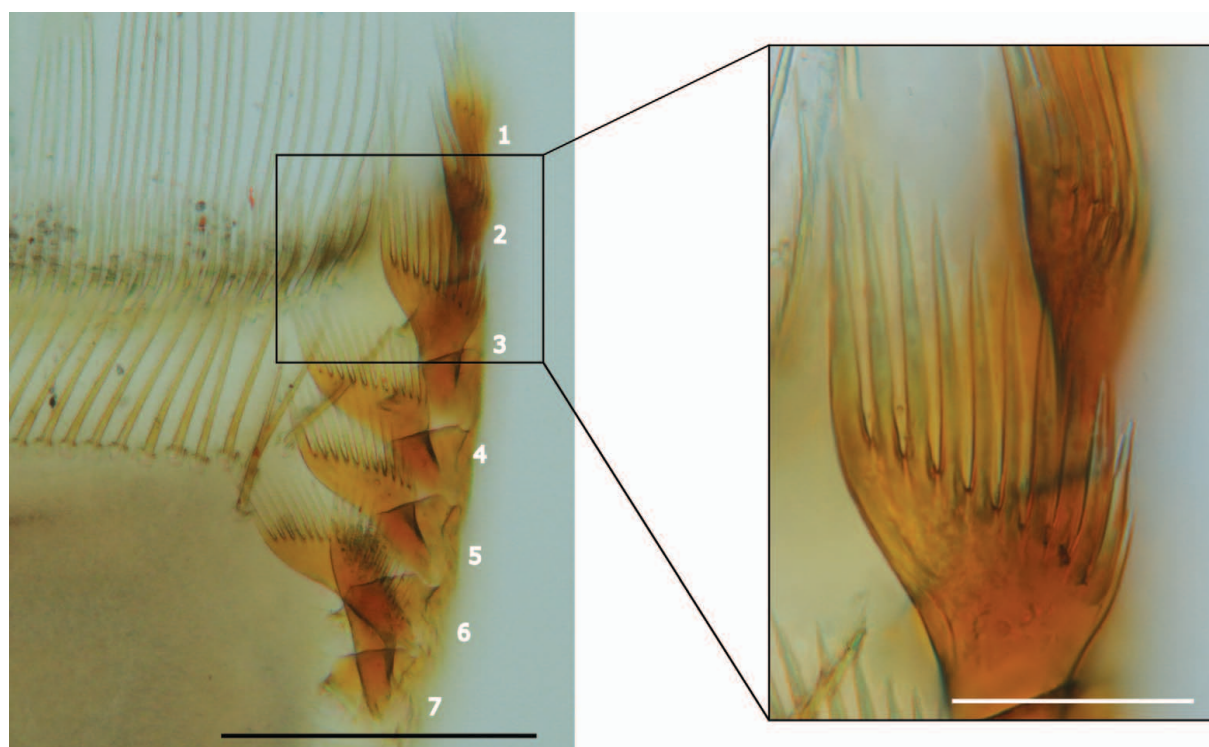


Fig. 9. – *Rhithrogena delphinensis* Sowa & Degrange, larve, lacinia, peignes 1-7, vue dorsale (échelle : 0,25 mm); zoom sur le peigne 3 (échelle : 0,1 mm).

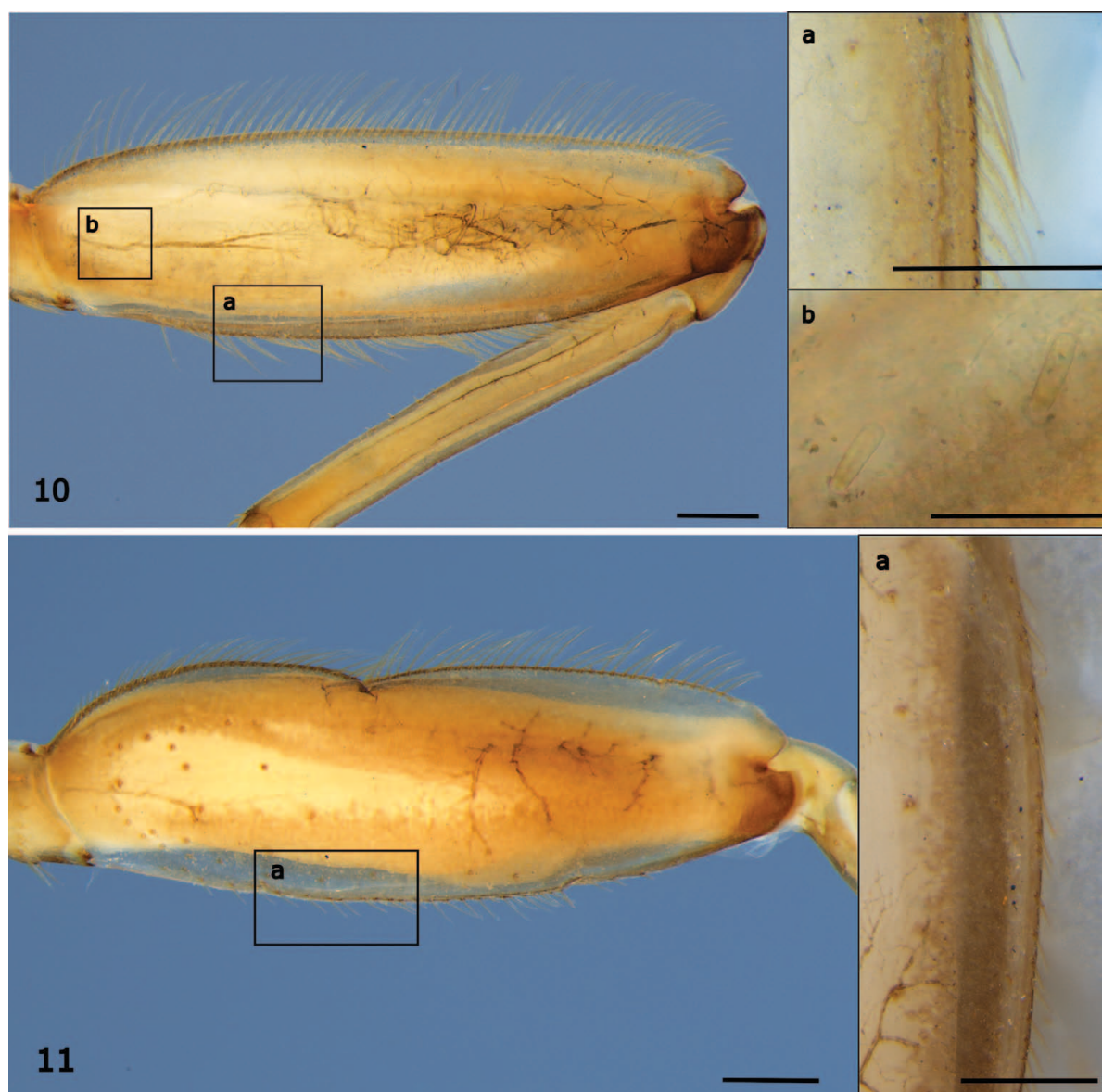


Fig. 10-11. – *Rhithrogena* spp. – **10**, *R. delphinensis* Sowa & Degrange, larve, fémur métathoracique, face dorsale, vue dorsale (échelle : 0,25 mm) : a, marge antérieure (échelle : 0,25 mm) ; b, soies en écailles (échelle : 0,1 mm). – **11**, *R. alpestris* Eaton, larve, Arvan, fémur métathoracique, face dorsale, vue dorsale (échelle : 0,25 mm) : a, marge antérieure (échelle : 0,1 mm).

– La marque violacée sur la face ventrale des branchies 2 à 6 est présente sur la totalité des individus de 4 à 9 mm mais elle tend parfois à se dissiper après conservation dans l'éthanol, ce phénomène étant déjà observable après 6 à 8 mois de conservation. Dans ce cas, seule subsiste une légère marque translucide peu visible, très similaire à celle présente sur les branchies de *R. alpestris* (fig. 13, flèche). En revanche, la coloration des tergites ne semble pas s'altérer à long terme (SOWA & DEGRANGE, 1987) et pour des individus typiques, la différence de coloration des tergites permet la séparation avec *R. alpestris* (fig. 14).

L'identification des jeunes stades mesurant moins de 5 mm est difficile et requiert, au préalable, une bonne connaissance de la faune étudiée ainsi qu'une confirmation par la collecte d'individus plus âgés sur le même site.

Pour des larvules de *R. delphinensis* inférieures à 3,5 mm, seule l'affiliation au groupe *alpestris* est certaine, grâce à la présence de soies clairsemées sur la marge inférieure des fémurs des trois paires de pattes. Néanmoins, la coloration foncée et homogène des tergites abdominaux caractéristique (fig. 15a) permet, dans certains cas, l'identification au niveau spécifique.

Les larves comprises entre 3,5 et 5 mm sont plus aisément identifiables grâce à la présence de soies longues mais parfois clairsemées à la marge inférieure des fémurs métathoraciques, et à la coloration plus nette et typique des tergites abdominaux (fig. 15b, c). La confusion est possible avec des jeunes larves de *R. alpestris*, mais ces dernières ont soit une coloration tergale très caractéristique avec un dessin central plus ou moins triangulaire laissant les bords latéraux

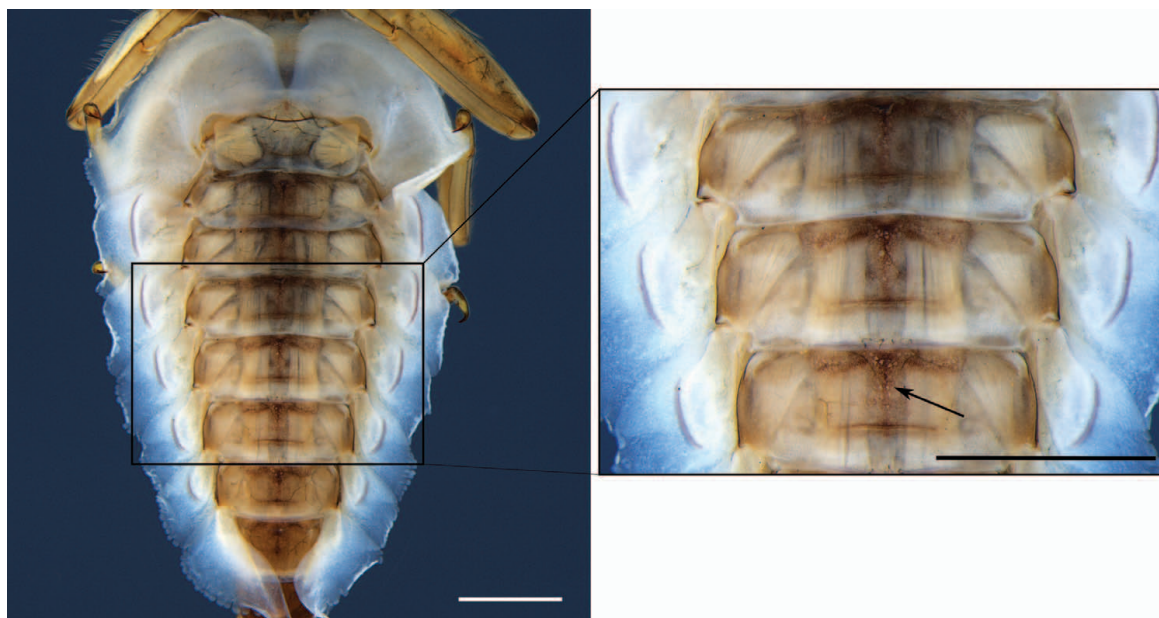


Fig. 12. – *Rhithrogena delphinensis* Sowa & Degrange, larve mature, abdomen, vue ventrale ; zoom sur les sternites 4-6 (échelle : 1 mm).



Fig. 13-14. – *Rhithrogena alpestris* Eaton, larve mature, Arvan. – 13, vv. – 14, vd (échelle : 1 mm).

des tergites plus clairs (fig. 16, a), soit des tergites plus foncés et homogènes, notamment à partir du 7^e (fig. 16b). Leur coloration diffère néanmoins de ceux de *R. delphinensis*.

À noter que les marques violacées sur les branchies 2-6 de *R. delphinensis* apparaissent sur les stades de 3,5 à 4 mm.

Affinités morphologiques avec les espèces des Alpes occidentales. – *Rhithrogena delphinensis* se distingue aisément au sein du groupe *alpestris*, et notamment de *R. alpestris*, morphologiquement et écologiquement proche, que l'on peut d'ailleurs retrouver en sympatrie dans les mêmes biotopes (tableau II).

Le plus souvent, la présence d'un dessin caractéristique sur la face ventrale des branchies 2 à 6 distingue *R. delphinensis* des autres espèces de *Rhithrogena*, à l'exception de *R. nivata*. Elle se sépare de cette dernière par la présence de soies longues sur les marges antérieure et postérieure des fémurs de toutes les paires de pattes et l'absence de plica sur la face ventrale de la première paire de branchies. Cependant, les critères de coloration pouvant être variables dans le temps et entre individus, il est judicieux de retenir des caractères complémentaires. La clé suivante permet de distinguer *R. delphinensis* des espèces du groupe *alpestris* des Alpes occidentales. Elle est construite à partir de nos observations*, des deux publications de SOWA & DEGRANGE (1987) et DEGRANGE & SOWA (1988)^a, celle de SOLDÁN & LANDA (1999)^b et des ouvrages de BAUERNFEIND & SOLDÁN (2012)^c et STUDEMANN *et al.* (1992)^d.

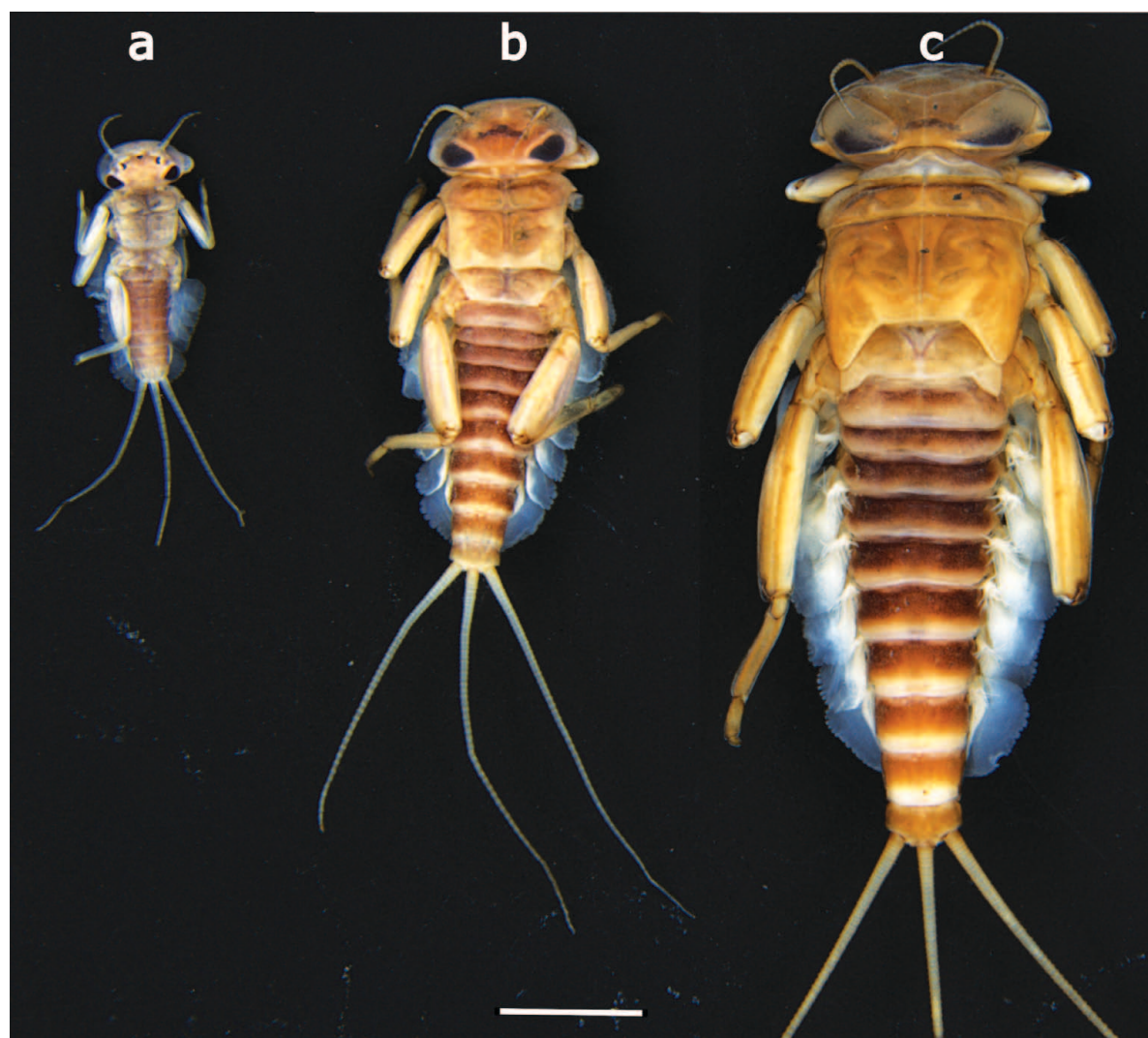


Fig. 15. – *Rhithrogena delphinensis* Sowa & Degrange, larves, vue dorsale. Longueurs : a = 1,7 mm ; b = 3,5 mm ; c = 6 mm (échelle : 1 mm).

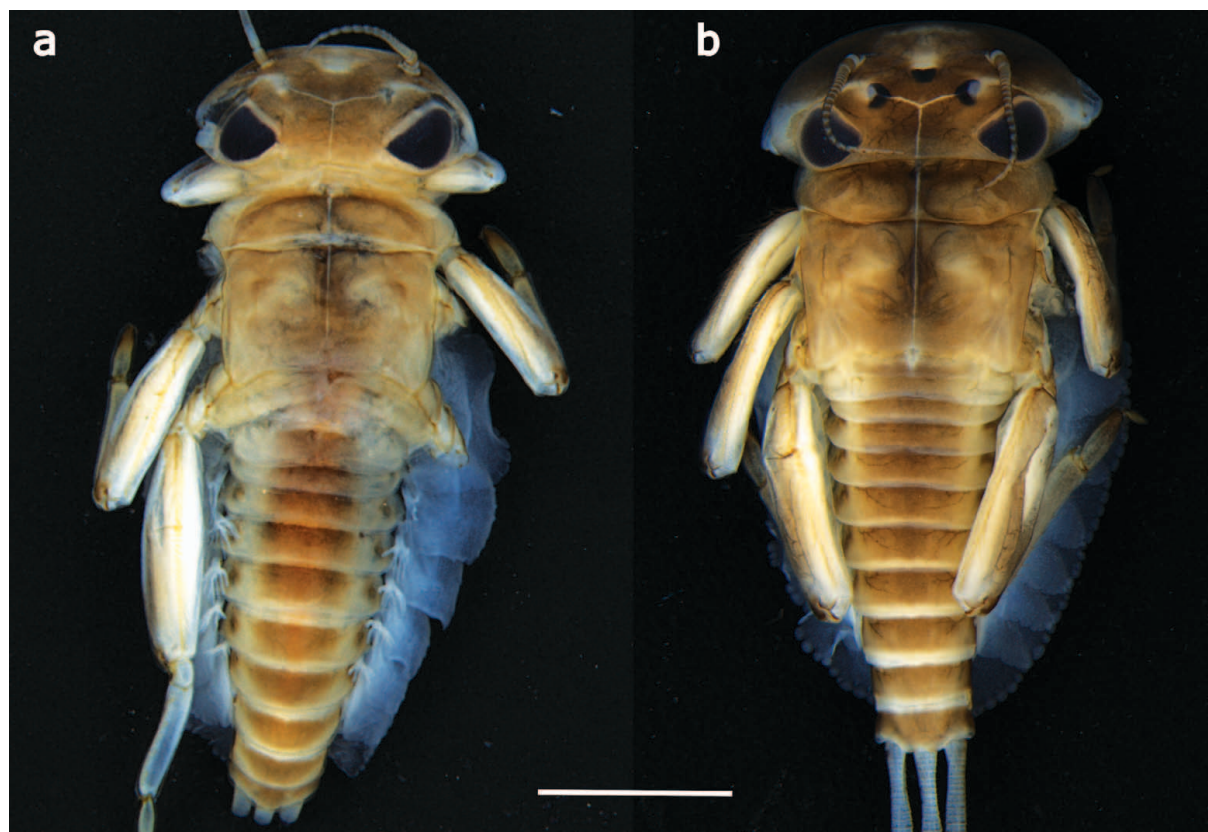


Fig. 16. – *Rhithrogena alpestris* Sowa & Degrange, larvules de 4 mm, vd (échelle : 1 mm).

Clé des larves matures de *Rhithrogena* du groupe *alpestris* des Alpes occidentales

1. Présence de soies longues sur la marge antérieure et postérieure des fémurs de toutes les paires de pattes^{b,c} 2
 - Présence de soies longues sur la marge antérieure et postérieure des fémurs des pattes prothoraciques seulement^{b,c}, quelques rares soies isolées peuvent être présentes sur la marge antérieure des pattes méso- et métathoraciques^b 3
2. Soies de la marge antérieure des pattes métathoraciques mesurant environ $\frac{1}{4}$ à $\frac{1}{2}$ de celles de la marge postérieure et de densité plus faible^{a,b} (fig. 11, a), coloration des tergites parfois typique avec un dessin central en triangle plus foncé que les bords des tergites^c (fig. 14), branchies 2-6 sans marques violacées (fig. 13)^c *R. alpestris* Eaton
 - Soies de la marge antérieure des pattes métathoraciques mesurant au minimum $\frac{3}{4}$ de celles de la marge postérieure et de densité similaire^a (fig. 10, a), coloration des tergites foncée, brun rougeâtre avec la marge postérieure blanchâtre^a (fig. 5-6), généralement présence de marques violacées en “1” sur la face ventrale des branchies 2 à 6^{a,c} (fig. 12) *R. delphinensis* Sowa & Degrange
3. Griffes tarsales avec 2-(3) dents (observation microscopique), labre triangulaire aux lobes latéraux arrondis^{a,b,d}, peignes 3 à 5 des lacinias portant de 5 à 7 dents^c *R. allobrogica* Sowa & Degrange
 - Griffes tarsales généralement sans dents, labre trapézoïdal large aux lobes latéraux anguleux^c 4
4. Peignes 3 à 5 des lacinias avec 10 à 14 dents^{a,b}, soies écailleuses de la face dorsale des fémurs longues (3× plus longues que larges)^b *R. vaillantii* Sowa & Degrange
 - Peignes 3 à 5 des lacinias avec 6-8 dents^{a,b,c}, soies écailleuses de la face dorsale des fémurs courtes et ovales (2× plus longues que larges)^b *R. landai* Sowa & Soldán
 - Peignes 3 à 5 des lacinias avec 9 dents en moyenne¹ autres formes du complexe *R. landai/vaillantii*

¹ André Wagner (comm. pers.) et d’après les observations de Stefan Koch. Les cas intermédiaires semblent fréquents et afin de limiter les erreurs d’identification, il apparaît plus prudent de les identifier au complexe *landai/vaillantii*.

Caractérisation moléculaire de *Rhithrogena delphinensis*. – L'analyse moléculaire a permis la caractérisation de la portion du gène COI de *Rhithrogena delphinensis* et d'inclure cette espèce dans la base de données GenBank de NCBI (tableau I).

L'arbre phylogénétique (fig. 17) contient quatre clades nettement distincts correspondant aux individus de *R. delphinensis*, *R. alpestris*, *R. allobrogica* et du complexe *R. landai/vaillantii*. Ce complexe contient de vrais *R. vaillantii* et *R. landai* qui présentent toutes deux un statut valide mais renferme également des formes intermédiaires (André Wagner, comm. pers.). Elles ne montrent cependant pas autant de différences génétiques, du point de vue du COI, que les

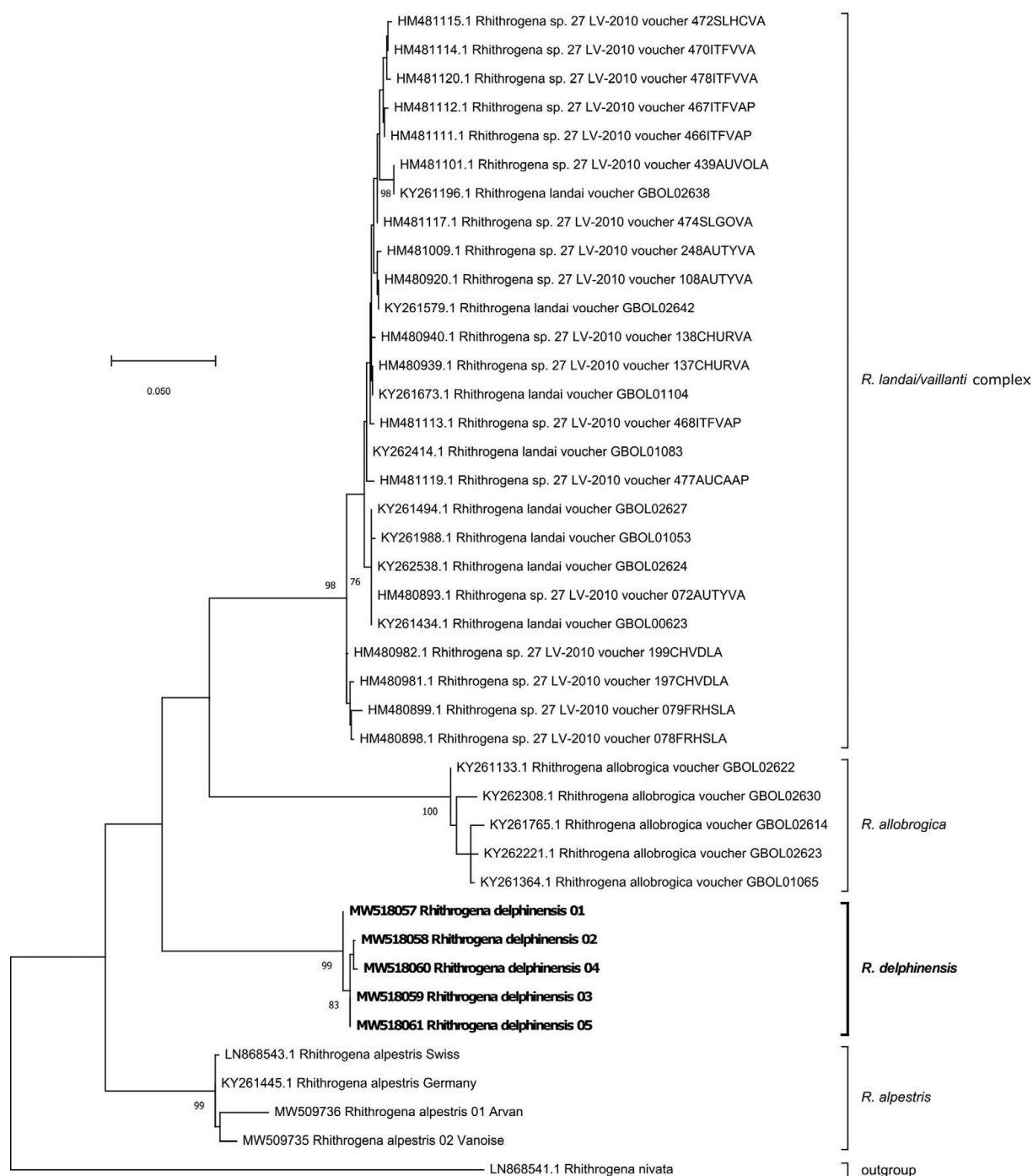


Fig. 17. – Arbre phylogénétique des espèces de *Rhithrogena* du groupe *alpestris* des Alpes occidentales, basé sur 658 pb du COI. Méthode maximum de vraisemblance (ML), modèle évolutif Tamura à trois paramètres. Les valeurs devant les nœuds correspondent aux résultats de 1000 bootstraps (%), seules les valeurs >70 % sont affichées.

autres espèces du groupe *alpestris*. De futurs travaux taxonomiques et moléculaires sont donc nécessaires afin d'affiner les connaissances sur ce complexe.

Néanmoins, ces résultats corroborent la séparation morphologique de *R. delphinensis* dans le groupe *alpestris* des Alpes occidentales. Les distances génétiques sont particulièrement élevées entre *R. delphinensis* et les trois autres clades : *R. alpestris*, *R. landai/vaillanti* et *R. allobrogica*, respectivement de 12,5 %, 12,5 % et 13 %. Ces valeurs, supportées par des bootstraps particulièrement robustes de 98 à 100 %, sont alors amplement supérieures à la limite spécifique des 3 % fixée par HEBERT *et al.* (2003) et ne laissent aucun doute sur la validité de *R. delphinensis*.

Il existe cependant une légère variabilité intraspécifique dans les cinq séquences de *R. delphinensis* qui présentent un taux de divergence moyen de 0,27 %.

Écologie. – Les biotopes sélectionnés dans l'Arvan confirment les observations de DEGRANGE & SOWA (1988) : torrents de moyenne altitude au régime nival (Gâ) ou glaciaire (Arvan et Romanche), entre 1400 et 1700 m.

La pente est généralement moyenne, de 1 à 10 %, la largeur mouillée moyenne à l'étiage est comprise entre 6 et 10 m (fig. 3-4, tableau II) et ces milieux sont caractérisés par une grande mobilité et dynamique sédimentaire. Lors de la fonte nivale printanière, l'Arvan et le Gâ charrient d'importantes quantités de particules fines.

Le cortège de *Rhithrogena* collecté aux stations à *R. delphinensis* est sensiblement le même sur l'Arvan que sur le torrent du Gâ et la Romanche, à savoir un cortège typiquement orophile : *R. nivata*, *R. loyolaea*, *R. hybrida* et *R. alpestris* (DEGRANGE & SOWA, 1988).

Les densités observées pendant les trois années aux stations 10 et 11 de l'Arvan laissent à penser que cette population est particulièrement bien structurée et pourrait se trouver dans son optimum écologique. Elle paraît ici dépendante d'une influence glaciaire modérée.

Quel que soit le stade de développement, les larves colonisent des substrats minéraux de type galets/blocs, nettement dominants dans ces cours d'eau. Avec 0,8 m.s⁻¹ en moyenne et des valeurs comprises entre 0,03 et 1,7 m.s⁻¹, les gammes de vitesses sélectionnées par *R. delphinensis* sont fortes. Les contraintes hydrauliques mesurées sur les points d'échantillonnage peuvent donc se révéler particulièrement importantes : HFST moyenne de 13 (soit 15,9 dyn.cm⁻²) avec des valeurs comprises entre 6 et 20. *R. delphinensis* est donc une espèce rhéophile, à l'image de la majorité des *Rhithrogena* connues à ce jour (BUFFAGNI *et al.*, 2021).

Phénologie. – Le stade imaginal est encore inconnu mais au vu des captures de larves de dernier stade, les émergences devraient avoir lieu en fin de période estivale, probablement au mois d'août et jusqu'en septembre-octobre dans les secteurs les plus en altitude.

Dans l'état actuel des connaissances, il est impossible de connaître son cycle biologique. Néanmoins, les trois années d'échantillonnages quantitatifs confirment la présence de deux cohortes larvaires en période estivale : les premières larvules identifiables (1,5-3,7 mm) ne sont visibles qu'à partir du mois d'août et cohabitent avec la cohorte de larves de derniers stades (7-9 mm). Au printemps suivant, seules des larves de stades intermédiaires (5-7 mm) sont présentes dans le milieu avec un grand nombre de larvules inférieures à 1,5 mm et attribuées à *Rhithrogena spp.*

Répartition. – D'après DEGRANGE & SOWA (1988), *Rhithrogena delphinensis* est très rare dans les Alpes. Elle n'est effectivement connue, pour le moment, que des deux stations citées en 1988 (Gâ et Romanche) et du bassin versant de l'Arvan. L'important effort d'échantillonnage sur les 72 stations étudiées par l'INRAE et les 743 stations de l'INVFMR (fig. 1), n'ont permis de découvrir qu'une seule nouvelle population, sans confirmer le maintien de celles du torrent du Gâ et de la Romanche. Même si le nord-ouest des Écrins, le massif de Belledonne et l'ouest de la Vanoise restent lacunaires en terme de prospections entomologiques, dans l'état actuel des connaissances, *R. delphinensis* est inféodée au massif des Arves et aux bordures nord-est des Grandes Rousses et nord des Écrins, entre les aiguilles d'Arves et le pic de l'Étendard.

CONCLUSION

Ce travail a permis de compléter la description de la phase larvaire de *Rhithrogena delphinensis* tout en soutenant les caractères diagnostiques connus (SOWA & DEGRANGE, 1987 ; DEGRANGE & SOWA, 1988). Il a également montré leur variabilité en replaçant cette dernière parmi les espèces du groupe *alpestris*. Cette position taxonomique a, de plus, été confirmée par l'approche moléculaire. Désormais, la base de données GenBank rend possible l'affiliation de *R. delphinensis* à partir du gène mitochondrial COI et sa détection lors d'inventaires faunistiques grâce à l'ADN environnemental ou le métabarcoding.

Rhithrogena delphinensis a été observée majoritairement dans des zones à fortes vitesses de torrents alpins de moyennes altitudes (1400-1700 m), alimentés par des eaux de fonte glaciaire et/ou nivale. Il s'agit d'une espèce rare, uniquement recensée dans le massif des Arves, le massif des Grandes Rousses et en bordure nord des Écrins. Il semble alors nécessaire d'affiner les connaissances sur sa répartition, par de nouvelles prospections en période estivale (juin-août) dans le massif des Arves et des Grandes Rousses, sur la localité-type, le nord des Écrins et dans les massifs alentours (nord-ouest des Écrins, est de Belledonne et ouest de la Vanoise). Ces nouvelles données permettront de mettre à jour les connaissances sur la répartition et l'écologie de l'espèce. Un véritable bilan sur l'état des populations permettra, à terme, de fixer son statut sur la liste rouge des Ephéméroptères de France métropolitaine (UICN FRANCE, MNHN & OPIE, 2018), qui est actuellement DD (données insuffisantes). À titre d'exemple, la majorité des espèces de *Rhithrogena* avec lesquelles *R. delphinensis* cohabite sont pour la plupart quasi menacées (NT) comme *R. hybrida* et *R. alpestris*, voire en danger (EN) comme *R. nivata* (UICN FRANCE, MNHN & OPIE, 2018), alors même que leur aire de répartition est bien plus étendue dans les Alpes.

En tout état de cause, sa rareté et ses exigences écologiques font de *R. delphinensis* une espèce particulièrement fragile face aux pressions anthropiques. Dans la région concernée, les activités humaines sont essentiellement concentrées autour du tourisme hivernal (sports d'hiver) et estival (randonnée). Une intensification des pratiques pourrait se traduire par l'augmentation de la charge polluante dans les systèmes de traitement des eaux usées et l'augmentation des prélèvements quantitatifs pour l'eau potable ou la fabrication de neige artificielle. Il existe également une microcentrale hydroélectrique à Saint-Jean-d'Arves, entre les stations 10 et 11, qui court-circuite alors un tronçon de l'Arvan.

L'augmentation des pollutions ou l'altération des débits sont alors susceptibles de nuire aux rares populations de *R. delphinensis*. Sa dépendance à un régime glaciaire ou nival et la tendance au réchauffement climatique, d'autant plus marqué en moyenne altitude, la rendent de ce fait extrêmement vulnérable.

REMERCIEMENTS. – Nos remerciements vont tout d'abord aux financeurs ayant permis la réalisation des différents projets : l'Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse, le bureau d'étude TERE0, la Zone Atelier Bassin du Rhône (ZABR) et la Région Auvergne-Rhône-Alpes. Un grand merci aux Parc nationaux des Écrins et de la Vanoise pour l'aide à l'accès sur le terrain. Ensuite, que soient remerciés ici tous ceux qui ont contribué, directement ou indirectement, à la réalisation de ce projet : Jean Paul G. Reding pour la relecture et l'amélioration du manuscrit ; l'OPIE-benthos pour son travail titanesque dans la réalisation de l'INVFMR et tous les observateurs de ce programme ; André Wagner (Musée cantonal de zoologie de Lausanne) pour son aide précieuse concernant les données génétiques et l'identification morphologique des espèces du groupe *alpestris*, et enfin Stefan Koch, Michel Sartori et Laurent Vuataz pour leur immense travail sur la morphologie et la phylogénie des *Rhithrogena* alpines. Michel Sartori et Laurent Vuataz sont ici doublement remerciés pour leur lecture et les améliorations constructives qu'ils ont apportées au manuscrit. Merci également à Guillaume Le Goff (Inrae), Soisic Fabre et Christel Blot pour le tri et l'identification d'échantillons benthiques de l'Arvan et de l'Arve.

AUTEURS CITÉS

- BARBER-JAMES H., SARTORI M., GATTOLLIAT J.-L. & WEBB J., 2013. – World checklist of freshwater Ephemeroptera species. World Wide Web electronic publication. <http://fada.biodiversity.be/group/show/35> [accédé le 30.VIII.2021]
- BAUERNFEIND E. & SOLDÁN T., 2012. – *The Mayflies of Europe (Ephemeroptera)*. Ollerup : Apollo Books, 781 p.
- BRULIN M., 2004. – Description complémentaire de la larve de *Rhithrogena strenua* Thomas, 1982 et données écologiques (Ephemeroptera, Heptageniidae). *Ephemera*, **5** (1) : 1-9.
- BUFFAGNI A., ARMANINI D.G., CAZZOLA M., ALBA-TERCEDOR J., LÓPEZ-RODRÍGUEZ M.J., MURPHY J., SANDIN L. & SCHMIDT-KLOIBER A., 2021. – Dataset “Ephemeroptera”. www.freshwaterecology.info - the taxa and autecology database for freshwater organisms, version 7.0 (accédé le 14.IV.2021).
- DEGRANGE C. & SOWA R., 1988. – Note complémentaire sur deux espèces de *Rhithrogena* du groupe *alpestris* (Ephemeroptera, Heptageniidae) des Alpes françaises. *Polskie Pismo Entomologiczne*, **58** : 711-714.
- FELSENSTEIN J., 1985. – Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution*, **39** (4) : 783-791. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1985.tb00420.x>
- FOLMER O., BLACK M., HOEH W., LUTZ R. & VRIJENHOEK R., 1994. – DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, **3** : 294-299.
- GBIF SECRETARIAT, 2021. – GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset. <https://doi.org/10.15468/39omei> [accédé le 14.IV.2021].
- GOUY M., GUINDON S. & GASCUEL O., 2010. – SeaView version 4 : a multiplatform graphical user interface for sequence alignment and phylogenetic tree building. *Molecular Biology and Evolution*, **27** (2) : 221-224. <https://doi.org/10.1093/molbev/msp259>
- HEBERT P. D. N., RATNASINGHAM S. & DEWAARD J. R., 2003. – Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences*, **270** : S96-S99. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2003.0025>
- KUMAR S., STECHER G., LI M., KNYAZ C. & TAMURA K., 2018. – MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution*, **35** : 1547-1549. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>
- MORINIÈRE J., HENDRICH L., BALKE M., BEERMANN A. J., KÖNIG T., HESS M., KOCH S., MÜLLER R., LEESE F., HEBERT P. D. N., HAUSMANN A., SCHUBART C. D. & HASZPRUNAR G., 2017. – A DNA barcode library for Germany's mayflies, stoneflies and caddisflies (Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera). *Molecular Ecology Resources*, **17** (6) : 1293-1307. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12683>
- NCBI RESOURCE COORDINATORS, 2018. – Database resources of the National Center for Biotechnology Information. *Nucleic Acids Research*, **46** (D1) : D8-D13. <https://doi.org/10.1093/nar/gkx1095>
- OPIE-BENTHOS, 2021. – <http://www.opie-benthos.fr/opie/monde-des-insectes.html>
- ROBINSON C. T., KAWECKA B., FÜREDER L. & PETER A., 2010. – Biodiversity of Flora and Fauna in Alpine Waters (p. 193-223). In : Bundi U. (éds), Alpine Waters. *The Handbook of Environmental Chemistry, volume 6*. Berlin, Heidelberg : Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-540-88275-6_10
- SANGER F., NICKLEN S. & COULSON A. R., 1977. – DNA sequencing with chain-terminating inhibitors. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **74** : 5463-5467. <https://doi.org/10.1073/pnas.74.12.5463>
- SARTORI M. & LANDOLT P., 1999. – Atlas de distribution des éphémères de Suisse (Insecta, Ephemeroptera). *Fauna Helvetica*, **3** : 214 p.
- SIEVERS F., WILM A., DINEEN D., GIBSON T. J., KARPLUS K., LI W., LOPEZ R., MCWILLIAM H., REMMERT M., SÖDING J., THOMPSON J. D. & HIGGINS D. G., 2011. – Fast, scalable generation of high-quality protein multiple sequence alignments using Clustal Omega. *Molecular Systems Biology*, **7** (1) : 539-544. <https://doi.org/10.1038/msb.2011.75>
- SOLDÁN T. & LANDA V., 1999. – A key to the Central European species of the genus *Rhithrogena* (Ephemeroptera: Heptageniidae). *Klapalekiana*, **38** : 25-37.

- SOWA R., 1984. – Contribution à la connaissance des espèces Européennes de *Rhithrogena* Eaton (Ephemeroptera, Heptageniidae) avec le rapport particulier aux espèces des Alpes et des Carpates (p. 37-52). In : Landa V., Soldán T. & Tonner M. (éds), *Proceeding of the fourth international conference on Ephemeroptera, Bechyne, 4-10 septembre 1983*. Cseske Budejovice : Czechoslovak Academy of Science.
- SOWA R. & DEGRANGE C., 1987. – Taxinomie et répartition des *Rhithrogena* Eaton du groupe *alpestris* (Ephemeroptera: Heptageniidae) des Alpes et des Carpates. *Polskie Pismo Entomologiczne*, **57** (3) : 475-493.
- STATZNER B. & MÜLLER R., 1989. – Standard hemispheres as indicators of flow characteristics in lotic benthos research. *Freshwater Biology*, **21** (3) : 445-459. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1989.tb01377.x>
- STUDEMANN D., LANDOLT P., SARTORI M., HEFTI D., & TOMKA I., 1992. – Ephemeroptera, *Insecta Helvetica Fauna*, **9** : 175 p.
- TAMURA K., 1992. – Estimation of the number of nucleotide substitutions when there are strong transition-transversion and G + C-content biases. *Molecular Biology and Evolution*, **9** : 678-687. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a040752>
- TOMKA I. & RASCH P., 1993. – Beitrag zur Kenntnis der europäischen *Rhithrogena*-Arten (Ephemeroptera, Heptageniidae): *R. intermedia* Metzler, Tomka et Zurwerra, 1987 eine Art der *alpestris*-Gruppe sowie ergänzende Beschreibungen zu fünf weiteren *Rhithrogena*-Arten. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, **66** : 255-281.
- UICN FRANCE, MNHN & OPIE, 2018. – *La Liste rouge des espèces menacées en France – Ephémères de France métropolitaine*. Paris.
- VUATAZ L., RUTSCHMANN S., MONAGHAN M. T. & SARTORI M., 2016. – Molecular phylogeny and timing of diversification in Alpine *Rhithrogena* (Ephemeroptera: Heptageniidae). *BMC Evolutionary Biology*, **16** : 194. <https://doi.org/10.1186/s12862-016-0758-1>
- VUATAZ L., SARTORI M., WAGNER A. & MONAGHAN M. T., 2011. – Toward a DNA taxonomy of Alpine *Rhithrogena* (Ephemeroptera: Heptageniidae) using a mixed Yule-coalescent analysis of mitochondrial and nuclear DNA. *PloS One*, **6** (5) : e19728. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019728>
- WALSH P. S., METZGER D. A. & HIGUCHI R., 1991. – Chelex 100 as a medium for simple extraction of DNA for PCR-based typing from forensic material. *Biotechniques*, **10** (4) : 506-513. <https://doi.org/10.2144/000114018>
-

CHAPITRE 2

Modelling macroinvertebrate hydraulic preferences in alpine streams

Juliette BECQUET^{1,2}, Nicolas LAMOUREUX¹, Maxence FORCELLINI¹, Sophie CAUVY-FRAUNIE¹

¹ INRAE – UR RIVERLY – EcoFlowS, F-69100 Villeurbanne, France

² TERE0, 73800 Sainte-Hélène-du-Lac, France

Keywords: Benthic macroinvertebrates, Glacial rivers, Hydraulic variables, Hydraulic preference models, Mixed-effect models

Abstract

Alpine streams face rapid hydrological changes due to the effects of global warming, glacier melting, and increased water uses such as small hydropower. Defining environmental flows (e-flow) is thus crucial to mitigate the ecological impacts of flow alterations. Among e-flow assessment methods, hydraulic habitat models predict changes in habitat suitability for aquatic species under different flow scenarios. They couple hydraulic models of stream reaches with biological models relating the abundance of taxa to microhabitat hydraulics. Biological models lack in alpine, often fishless streams. In this study, we develop biological models for dominant macroinvertebrate taxa in alpine streams and compare their responses to hydraulics with those published in lowland streams. Using data collected in 150 microhabitats of five alpine streams, we performed generalized linear mixed models relating macroinvertebrate abundance to microhabitat hydraulics (shear stress, flow velocity, Froude number and water depth). We developed biological models for 41 taxa, of which 18, 20, 21, and 11 had a significant microhabitat selection for shear stress, velocity, Froude number, and depth, respectively. Most of them had consistent responses across studied alpine streams, with shear stress and velocity as the main hydraulic drivers. For common taxa, our results were comparable with those observed in lowland streams. Nevertheless, we identified preferences for slightly lower shear stress in alpine streams compared to lowland streams. We also observed differences for taxa feeding on autochthonous organic matter, probably due to high fine sediment and oxygen concentrations in alpine streams. At least 23% of the most abundant species are rheophilic in alpine streams, thereby threatened by flow reduction, including the glacial stream specialists Diamesinae and *Rhithrogena delphinensis* which will be also affected by glacier retreat. Combined with hydraulic models, our biological models will enable assessing e-flows to reduce the impacts of flow alterations on alpine aquatic ecosystems.

1. Introduction

Flow alteration has been identified as a major pressure on river ecosystems with many direct and indirect effects (Allan, Castillo, & Capps, 2021). In particular, alpine environments face rapid hydrological changes due to the combined effects of global warming and increased water abstractions linked to growing water demand. Increased air temperature and associated snow cover reduction affect both the quantity and the timing of snow meltwater flow, occurring earlier in spring (Confortola, Soncini, & Bocchiola, 2013; Matiu et al., 2021). After a first increase in glacial meltwater, glacier shrinkage will lead to significant glacier runoff reduction, especially in summer, until complete ice disappearance (Huss, Farinotti, Bauder, & Funk, 2008). In addition, there are more and more water intakes for irrigation, drinking water, artificial snow production in touristic areas (Calianno, Milano, & Reynard, 2018; Vanham, Fleischhacker, & Rauch, 2009), and a growing number of altitude small hydropower plants in the current political context of greenhouse gas reduction (Zarfl et al., 2015; Lange et al., 2018). All these changes modify the hydrological regime of alpine streams (Barnett, Adam, & Lettenmaier, 2005; Viviroli et al., 2011), and consequently their hydraulic conditions (Consoli, Lepori, Robinson, & Bruder, 2021), sediment regimes, morphologies (Baker, Bledsoe, Albano, & Poff, 2011; Bunn & Arthington, 2002), and physico-chemical conditions (Meier, Bonjour, Wüest, & Reichert, 2003). In turn, modifications in local habitat conditions induce changes in aquatic biodiversity. For example, Jesús, Formigo, Santos, & Tavares (2004) observed reduced macroinvertebrate richness downstream a small hydropower plant due hydrological regime alteration, and Quadroni et al. (2016) highlighted an alteration of benthic communities after sediment flushing from a small alpine reservoir. In this context, tools are needed for predicting biological responses to habitat modifications and mitigating ecological impacts.

Impacts of flow alteration can be mitigated by implementing environmental flows (e-flow), defined as the quantity, timing and quality of water flows required to sustain river ecosystems while satisfying societal needs (Arthington et al., 2018). A large number of e-flow assessment methodologies are recorded worldwide, which can be classified into hydrological, hydraulic rating, hydraulic habitat models and holistic approaches (Tharme, 2003). Hydraulic habitat models couple hydraulic models of stream reaches with biological models. Coupling both components allows predicting change in habitat suitability for aquatic taxa under different flow scenarios. Firstly, the hydraulic component predicts the frequency distributions of microhabitat hydraulic conditions at various discharge rates. Microhabitat refers here to a spatial scale small enough for reflecting the current hydraulic environment of aquatic organisms. The hydraulic component can be a hydrodynamic numerical model that provides spatially explicit description of within-reach hydraulic variability (Sinha, Sotiropoulos, & Odgaard, 1998). Hydrodynamic models are costly but particularly useful to assess the effects of morphological

restoration on habitats, to conduct behavioural studies, or to study the effects of hydropeaking on habitats (Lamouroux, Hauer, Stewardson, & LeRoy Poff, 2017). Statistical habitat models have also been proposed as alternative to numerical ones (Lamouroux & Capra, 2002; Wilding, Bledsoe, Poff, & Sanderson, 2014). This simplified approach, which provides estimate of statistical distributions of within-reach hydraulics but does not provide spatially explicit results, can be applied in complex stream morphologies where numerical approaches are challenging (Girard, Lamouroux, & Mons, 2014). Secondly, the biological component (hereafter called hydraulic preference models) describes the variation of taxon abundance with microhabitat hydraulic conditions (e.g. water depth, flow velocity, near-bed shear stress; Forcellini et al. 2022), based on repeated field observations at the microhabitat scale (Jowett, 2003; Shearer, Hayes, Jowett, & Olsen, 2015). Hydraulic preferences can vary according to the environmental context (Leftwich, Angermeier, & Dolloff, 1997; Rempel, Richardson, & Healey, 2000). Nevertheless, hydraulic preference models of many aquatic taxa exhibit a high degree of transferability across streams and dates and are thereby particularly suited for e-flow assessment (Lamouroux, Mérioux, Dolédec, & Snelder, 2013; Plichard et al. 2020; Forcellini et al. 2022).

Transferable hydraulic preference models have been developed for dozens of fish (Dunbar, Alfredsen, & Harby, 2012; Plichard et al., 2020) and macroinvertebrate taxa in European lowland streams and rivers (Dolédec, Lamouroux, Fuchs, & Mérioux, 2007; Forcellini et al., 2022; Mérioux, Lamouroux, Olivier, & Dolédec, 2009). However, preference models still lack in the specific context of alpine environments. The complex morphologies of alpine streams, due to steep slope and heterogeneous substratum, generate particular hydraulic habitats (e.g. torrential flow with high relative roughness; Rickenmann & Recking, 2011). Vertical velocity profiles can differ from conventional ones in alpine streams, suggesting that bed shear stress could be more relevant than water column velocity for describing the microhabitat selection of benthic macroinvertebrates (Statzner & Müller, 1989). In addition, compared to lowland streams, alpine streams are generally colder, with less organic matter, higher concentrations of dissolved oxygen due to turbulent flows, and higher turbidity when glacier-fed (Füreder, Schutz, Wallinger, & Burger, 2001). Finally, alpine streams are often fishless and exhibit specific macroinvertebrate communities (Becquet et al., in press). Therefore, it is urgent to develop new biological models for alpine organisms to assess the impact of flow alteration on alpine aquatic communities.

In this study, we used benthic macroinvertebrates, particularly suited to assess the impacts of flow alterations in alpine stream biodiversity, as they dominate the macrofauna of alpine streams and display a wide range of habitat requirements and biological traits (Wallace & Webster, 1996). We aimed to (1) develop hydraulic preference models for dominant macroinvertebrate taxa in alpine streams, (2) test whether responses to hydraulics varied among alpine streams, particularly between streams with or without glacial influence, (3) identify the hydraulic variables that best explain microhabitat selection by

alpine taxa, (4) compare hydraulic responses with those obtained in lowland streams, and (5) assess which taxa are the most sensitive to hydrological alterations. For this purpose, we analysed a database of 150 macroinvertebrate samples (30 microhabitats \times five alpine stream reaches). Following the approach of Forcellini et al. (2022), microhabitats were characterized by four hydraulic variables: bed shear stress, water column velocity, water depth and Froude number.

2. Materials and methods

2.1. Study sites and their environmental characteristics

Our study was conducted in five stream sites with contrasted glacial influence and located between 1,193 and 1,732 m a.s.l. in two catchments in the French Alps. These sites (see names and general characteristics in Table 1) were selected from Becquet et al. (in press), where detailed maps are available (we used the same acronyms here). Sites Z9, Z10, and Z11 were located in the Arvan catchment in the Grandes Rousses massif and sites X15 and X29 in the Arve catchment in the Mont-Blanc massif. Their general environmental characteristics (Table 1) were derived from Becquet et al. (in press) as well as additional point physico-chemical measurements made during repeated field surveys for this study or others (Table 1). Sites Z10, Z11, and X15 were glacier-influenced, with respectively 4.4%, 4.2%, and 27.6% of glacier cover in the catchment (GCC, calculated by dividing the glacier area in 2015; Paul et al., 2020). These glacier-influenced sites were characterised by low slopes (between 1 and 6°) and high mean turbidity (e.g. 353 NTU for Z11, Table 1). They also exhibited high temporal variability in both turbidity (e.g. SD = 794 NTU for Z11) and temperature (e.g. SD = 4.0°C for Z11). The two remaining sites, Z9 and X29, were not glacier-influenced, had steeper slope (12° and 14° respectively) and lower mean turbidity (≤ 7.3 NTU). They exhibited lower temporal variability in both turbidity (e.g. SD = 2.0 NTU for X29) and temperature (e.g. SD = 1.1°C for X29). Dissolved oxygen concentrations of the five sites were always higher than 8.5 mg L⁻¹, with a maximum value of 11.5 mg L⁻¹ (Z11, 03/03/2020). Note that X29 was not considered as a glacier-influenced stream due to a very small glacier area (0.04 km² in 2015; Paul et al. (2020), a low GCC (1.3%), and the presence of a lake below the glacier buffering the environmental conditions associated with glacial influence (Hieber, Robinson, Uehlinger, & Ward, 2002).

Table 1: Environmental characteristics of the study sites. Z9, Z10, and Z11 were located in the Arvan catchment in the Grandes Rousses massif, and sites X15 and X29 in the Arve catchment in the Mont-Blanc massif. Physico-chemical variables were measured on several occasions since 2018 ($n = 13$ for Z10 and Z11, $n = 5$ for Z9, X15, and X29; see Becquet et al. (in press) for methods). Hydraulic variables were measured on the biological sampling dates. For physico-chemical (temporal repetitions) and hydraulic microhabitat variables (spatial repetitions on sampling dates), the first line corresponds to the average and standard deviation of point values and the second line corresponds to the minimum and maximum values.

Site codes	Z9	Z10	Z11	X15	X29
General characteristics (Becquet et al., in press)					
Catchment	Arvan	Arvan	Arvan	Arve	Arve
GCC (%)	0.0	4.4	4.2	27.6	1.3
Altitude (m a.s.l.)	1,732	1,467	1,430	1,193	1,203
Slope (°)	12	5	6	1	14
Physico-chemical characteristics					
Temperature (°C)	7.0 ± 2.3 [4.3 – 10.0]	7.9 ± 3.5 [1.2 – 12.4]	8.1 ± 4.0 [0.8 – 13.4]	8.1 ± 1.5 [6.2 – 10.1]	6.7 ± 1.1 [5.5 – 8.1]
Turbidity (NTU)	7.3 ± 5.0 [2.0 – 15.5]	177 ± 255 [5.0 – 795]	353 ± 794 [5.8 – 2,842]	21.8 ± 14.2 [10.0 – 45.0]	2.4 ± 2.0 [1.0 – 5.9]
Oxygen (mg L ⁻¹)	9.5 ± 0.5 [8.6 – 10.0]	9.7 ± 0.8 [8.5 – 11.3]	9.7 ± 1.0 [8.6 – 11.5]	10.1 ± 0.6 [9.3 – 10.6]	10.4 ± 0.5 [9.8 – 11.1]
Hydraulic microhabitat variables					
Shear stress (HFST)	7.3 ± 3.7 [0 – 13]	10.6 ± 5.5 [0 – 20]	8.8 ± 5.4 [0 – 19]	9.9 ± 5.6 [1 – 20]	10.7 ± 4.8 [2 – 20]
Flow velocity (m s ⁻¹)	0.29 ± 0.23 [-0.04 – 0.71]	0.57 ± 0.52 [-0.05 – 1.77]	0.46 ± 0.37 [-0.02 – 1.29]	0.52 ± 0.48 [-0.07 – 1.48]	0.50 ± 0.42 [0.00 – 1.80]
Froude number (-)	0.29 ± 0.21 [0.00 – 0.71]	0.44 ± 0.42 [0.00 – 1.46]	0.39 ± 0.33 [0.01 – 1.27]	0.38 ± 0.33 [0.01 – 1.13]	0.44 ± 0.36 [0.00 – 1.28]
Water depth (cm)	11.4 ± 3.2 [7 – 24]	20.7 ± 9.7 [9 – 42]	17.4 ± 9.8 [8 – 47]	21.5 ± 7.4 [11 – 37]	14.6 ± 5.8 [6 – 28]

2.2 Biological data

Biological and hydraulic data collection was performed in late August and early September 2019. At each site, we sampled 30 microhabitats with a Surber net (0.05 m², mesh size 250 µm). Microhabitats were selected regularly along a gradient of hydraulic conditions. Samples were preserved in the field in 96% ethanol. In the laboratory, samples were rinsed through 250 µm, 500 µm, and 2 mm sieves and sorted thoroughly by hand in a standardized manner, under a binocular magnifier (Leica MZ 125). Macroinvertebrates were identified under a binocular microscope (Leica M 205C, magnification 160X). Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, and Coleoptera orders were identified by genus or

species when possible, while the majority of Diptera were identified by family or subfamily. The list of references used for identification is available in Supporting Information (Appendix S1) (Annexe 3). To run models on a consistent dataset, we removed taxa determined at the order or higher taxonomic level (12 taxa removed, e.g. Cyclopoida, Nematoda, and Oligochaeta). In addition, when within a family some individuals were identified at the genus or species level and others at the family level (e.g. first instars or damaged individuals), the former were retained but two options were considered for the latter: 1) when the individuals identified at the family level represented less than 50% of the total abundance, they were removed from the dataset (eight taxa removed); 2) otherwise, an additional family-level taxon was created, grouping all individuals belonging to the family (two families concerned). For these, the suffix “tot” was added to family name (Chloroperlidae tot and Limnephilidae tot). Similarly, when within a genus some individuals were identified at the species level and others at the genus level, the former were retained, and for the latter an additional genus-level taxon was created grouping all individuals belonging to the genus (12 genus concerned). For these, the suffix “tot” was added to genus name (e.g. *Nemoura* spp. tot). Thus, for the genus *Nemoura*, *Nemoura mortoni* (Ris, 1902) included all individuals identified at this species level, *Nemoura* spp. included all individuals identified only until the genus level, and *Nemoura* spp. tot included all individuals identified at both species and genus levels (i.e. *Nemoura* spp. plus *Nemoura mortoni*). In addition, to compare hydraulic preferences between different life stages of the genus *Baetis*, we created the taxon *Baetis* spp. juv including exclusively the first instars. Note also that taxa Capniidae/Leuctridae, Brachyptera/Rhabdiopteryx, and *Baetis alpinus/melanonyx* included individuals of the two mentioned families, genus, and species, respectively, as individuals were too small to identify them more precisely. After these groupings, for the numerical convergence of models, we considered only taxa with a total abundance higher than 30 individuals in the data set. Then, we considered only taxon \times site combinations with at least five individuals of the taxon in each site, and at least two sites where this condition was respected. With these filtering, a total of 41 taxa were considered for the analyses.

2.3 Hydraulic variables

At each microhabitat ($n = 150$), we measured water depth (D , cm) and flow velocity at 40% of the water depth above the bed (V_{40} , $m\ s^{-1}$), with a flow meter (Marsh McBirney Flo-Mate 2000, HACH, Loveland, CO, United States). This velocity V_{40} theoretically corresponds to the average water column velocity when the velocity profile is logarithmic. Similarly to many previous studies (Consoli, Lepori, Robinson, & Bruder, 2021; Dolédec, Lamouroux, Fuchs, & Mériçoux, 2007; Lorenz & Wolter, 2019; Mériçoux, Lamouroux, Olivier, Dolédec, 2009), we measured near-bed shear stress (HFST, dimensionless) using “Fließwasserstammtisch-hemispheres” (HFST hemispheres), developed by Statzner & Müller (1989). These numbered hemispheres (HFST = 0 to 24) of similar shape but different

densities are sequentially put on a plate on the riverbed, and the heaviest hemisphere moved by the flow is used to estimate shear stress (from 0.77 to 712 N m⁻²). Finally, we calculated the Froude number (Fr, dimensionless) as:

$$Fr = \frac{V^{40}}{\sqrt{gD}}$$

with g is the acceleration of gravity (9.81 m s⁻²). This variable discriminates tranquil vs. torrential flows and habitats such as pools, runs and riffles. To describe the hydraulic patterns in our alpine study streams, we examined the correlation among each hydraulic variable with Ranged Major Axis (RMA, Model II) linear regressions (Legendre & Legendre, 1998) using random permutations (N = 999, significance threshold $p = 0.05$), adapted to our data where estimates of variables have comparable variance of errors compared to their means.

2.4 Microhabitat selection models

2.4.1 Model description

Following the approach of Plichard et al. (2020) for fish and Forcellini et al. (2022) for macroinvertebrates, we used generalized linear mixed models (GLMM) to model macroinvertebrate abundance responses to microhabitat hydraulics, involving B-spline transformations of the hydraulic variable (enabling non-linear responses) and assuming a negative binomial distribution of macroinvertebrate counts (accounting for abundance overdispersion). As variations in average abundance among sites can be due to many factors other than hydraulics (e.g. biogeography, temperature, water quality; Hart & Finelli, 1999), all our GLMM considered the site as a random factor and were used to assess the effects of hydraulics on abundance within sites (Dolédéc, Lamouroux, Fuchs, & Mérioux, 2007).

We performed four nested models with increasing complexity (M1, M2, M2g, and M3) on the 41 selected taxa. The basic M1 model assumed that abundance does not depend on hydraulics. The “average” model M2 considered that abundance depends on hydraulics (transformed using a spline function), with a similar non-linear influence on abundance among all sites. The “by-stream type” model M2g was similar to M2 but the influence of hydraulics could differ between the two groups of sites with or without glacial influence (considered here as a binary presence/absence factor). Note that M2g has only been performed on taxa occurring in the two stream types ($n = 23$). Finally, the “by-site” model M3 considered that abundance depends on hydraulics and that the influence of hydraulics can vary at each site. In detail, models assumed:

$$y_{ij} \sim NB(\mu_{ij}, \theta)$$

where y_{ij} is the abundance of a given taxon in microhabitat i of site j , μ_{ij} its expected mean value, NB is the negative binomial probability density function, and θ its taxon-specific dispersion parameter. Relations between the expected abundance μ_{ij} and hydraulic variables varied across models as:

$$\text{M1 (no microhabitat selection): } \log(\mu_{ij}) = \beta_0 + u_{0j}$$

$$\text{M2 ("average" microhabitat selection): } \log(\mu_{ij}) = \beta_0 + u_{0j} + f(x_{ij})$$

$$\text{M2g ("by-stream type" microhabitat selection): } \log(\mu_{ij}) = \beta_0 + u_{0j} + u_{1g} x_{ig} + f(x_{ij})$$

$$\text{M3 ("by-site" microhabitat selection): } \log(\mu_{ij}) = \beta_0 + u_{0j} + u_{1j} x_{ij} + f(x_{ij})$$

where β_0 is the fixed component of the intercept, u_{0j} is a site-level random intercept, u_{1g} is a stream-type-level random slope, and u_{1j} is a site-level random slope. In M1, M2, and M2g, u_{0j} follows a normal distribution. In M3, (u_{0j}, u_{1j}) follows a bivariate normal distribution among sites. Finally, $f(x)$ is a spline transformation of the hydraulic variable x .

In practice, we fitted M2, M2g, and M3 using the `glmer.nb` function of the `lme4` package (Bates, Mächler, Bolker, & Walker, 2015) combined with spline functions (R Development Core Team 2018). To avoid overparametrisation, and because more flexible site-specific models were not very convincing in previous studies on fish (Plichard et al., 2020), we used splines with two degrees of freedom only (with a single knot positioned at the median x value). M1 was fitted using the `glmadmb` function (Fournier et al., 2012), due to numerical difficulties with the function `glmer.nb` when estimating site-level random effects with low standard deviations.

2.4.2 Model evaluation metrics

The mixed-effects modelling approach enabled us to compare models without microhabitat selection (M1), models with a similar microhabitat selection among sites (M2), models with variable selection between stream-types (M2g), and models with variable selection between sites (M3). We used likelihood ratio tests (LRT, comparing M2, M2g, and M3 with M1) to assess if taxa abundance response to microhabitat hydraulics was statistically significant. Then, following Plichard et al. (2020), we used the non-parametric Spearman Rho rank correlation (Spearman, 1904) for describing fits. This statistical parameter indicates how hydraulic preference models explained the ranks of observed abundance, which is an intuitive statistic for strongly overdispersed data with very high abundance values in a few samples. We noted Rho_{M1} , Rho_{M2} , Rho_{M2g} , and Rho_{M3} the rank correlations between fitted and observed abundance values (for the corresponding model), and defined five summary statistics to describe the explanatory power ("gain") of the models:

$$M2_{Gain} = (\text{Rho}_{M2} - \text{Rho}_{M1}) / (1 - \text{Rho}_{M1})$$

$$M2g_{Gain} = (\text{Rho}_{M2g} - \text{Rho}_{M1}) / (1 - \text{Rho}_{M1})$$

$$M3_{Gain} = (\text{Rho}_{M3} - \text{Rho}_{M1}) / (1 - \text{Rho}_{M1})$$

$$M2_{Proportion} = M2_{Gain} / M3_{Gain}$$

$$M2g_{Proportion} = M2g_{Gain} / M3_{Gain}$$

where $M2_{Gain}$, $M2g_{Gain}$, and $M3_{Gain}$ respectively reflected how the “average”, “by-stream type”, and “by-site” models explained observed abundance variations within sites (additional gain relative to M1). $M2_{Proportion}$ and $M2g_{Proportion}$ are bounded between 0 and 1 and indicate the gain of M2 and M2g relative to M3. We considered that taxa had significant microhabitat selection when M3 significantly improved M1 ($p < 0.05$ according to LRT) and explained a minimum of abundance variability ($M3_{Gain} \geq 0.05$, following Forcellini et al. (2022)). Among taxa with significant microhabitat selection, we considered that taxa presented relevant “average” and “by-stream type” models when M2 and M2g were significantly better than M1 ($p < 0.05$ according to LRT) and explained most of the observed abundance ranks ($M2_{Proportion} \geq 0.5$, and $M2g_{Proportion} \geq 0.5$). We considered that M2g provided a better prediction of macroinvertebrate abundances than M2 when M2g was relevant and the gain of M2g compared to M3 was greater than M2 ($M2g_{Proportion} > M2_{Proportion}$).

2.4.3 Model outputs

For taxa with relevant “average” microhabitat selection among sites (relevant M2: significant LRT for M2 and $M2_{Proportion} \geq 0.5$), we developed an operational preference model. Due to the log-link in M2 formulation, abundance was modelled as proportional to $\exp[f(x)]$, with thereby $\exp[f(x)]$ equivalent to a habitat suitability index or preference curve (Nestler, Milhous, Payne, & Smith, 2019). As previous studies on microhabitat modelling (e.g. Consoli, Lepori, Robinson, & Bruder, 2021; Dolédec, Lamouroux, Fuchs, & Mérioux, 2007), we rescaled this index between 0 and 1, by dividing it by its maximum value over a fixed range of the hydraulic variable x (e.g. [0 – 20] for HFST; Appendix S2) (Annexe 3). For some taxa (6/17 relevant M2 for HFST, 5/19 for V40, 4/20 for Fr, and 2/6 for D), M2 fits had undesirable edge effects, corresponding to unsatisfactory spline extrapolations for extreme hydraulic values. In such cases, we proposed expert modifications of the numerical results and reported these changes.

To obtain an average hydraulic preference of taxa with similar microhabitat selection among sites (relevant M2) and facilitate comparisons with other studies, we defined AVG_HFST as the average of HFST values weighted by their habitat suitability index. Thus, AVG_HFST summarized the hydraulic preference of the taxa and corresponded to the average HFST that would be used if all HFST values were equally available in a site. Similarly, we calculated AVG_V40, AVG_Fr, and AVG_D.

2.4.4 Comparisons of hydraulic responses

To identify which hydraulic variables best explained microhabitat selection by alpine taxa, we compared the metrics $M3_{\text{Gain}}$ and $M2_{\text{Proportion}}$ between the four hydraulic variables, including all modelled taxa with significant LRT for M3 and $M3_{\text{Gain}} \geq 0.05$. In addition, we compared $M3_{\text{Gain}}$ and $M2_{\text{Proportion}}$ between the three hydraulic variables HFST, V40, and Fr, including only the taxa with significant microhabitat selection for these three hydraulic variables. To assess whether responses to HFST and V40 were less similar in alpine streams due to complex vertical velocity profiles, we compared AVG_HFST and AVG_V40 with RMA regression.

To assess the consistency of macroinvertebrate response to hydraulics between lowland and alpine streams for common taxa, we compared our results with those of Forcellini et al. (2022). Thus, for taxa with significant microhabitat selection (significant LRT for M3 and $M3_{\text{Gain}} \geq 0.05$), we compared the AVG_HFST between lowland and alpine streams using RMA regression. This test was made using AVG_HFST only to reduce the number of analyses, and because we obtained higher $M3_{\text{Gain}}$ for HFST in both studies.

3. Results

3.1 Dataset characteristics

In total, our dataset was composed by 31,130 macroinvertebrate individuals, belonging to 114 taxa from 12 different orders. After selection and grouping, we considered 41 taxa among which 10 were clustered taxa either at the family or the genus level (see Methods). Diptera were predominant in the final dataset (26% of the total abundance, of which 48% of Chironomidae). Ephemeroptera was the second more abundant order (18%), followed by Plecoptera (8%), Tricladida (3%), and Trichoptera (2%). Our dataset covered a large range of hydraulic conditions (Table 1), with HFST values ranging from 0 to 20, V40 from 0 to 1.8 m s⁻¹, Fr from 0 to 1.5, and D from 6 to 47 cm. We observed significant correlations between HFST, V40, and Fr (RMA, R^2 between 0.72 and 0.92, $p < 10^{-3}$, Appendix S3) (Annexe 3), but not with D (RMA, R^2 below 0.03).

CHAPITRE 2

Table 2: Summary of modelling results for the 41 taxon models that converged for each hydraulic variable (except one taxon for D) and comparison with lowland streams (Forcellini et al., 2022). Grey: relevant M3 (significant LRT for M3 and M3Gain ≥ 0.05); light grey: relevant M2 (significant LRT for M2 and M2Proportion ≥ 0.5); dark grey: improvement by M2g (significant LRT for M2g, M2gProportion ≥ 0.5 , and M2gProportion > M2Proportion); blank: no significant M3; “-”: no model; “↗”: positive relation; “↘”: negative relation; “∩”: bell shape.

Stream type	Taxa	HFST				V40				Fr				D			
		M3	M2	M2g	Low land	M3	M2	M2g	Low land	M3	M2	M2g	Low land	M3	M2	M2g	Low land
Glacial	Diamesinae		↗	-	-		↗	-	-		↗		-			-	-
	<i>Rhithrogena delphinensis</i>		↗	-	-		↗	-	-		↗		-			-	-
No glacial	Ceratopogoninae			-				-								-	
	<i>Crenobia alpina</i>			-	-			-	-				-			-	-
	Drusinae			-	-		↘	-	-		↘		-			-	-
	<i>Ecdyonurus</i> spp.			-	-			-	-				-			-	-
	<i>Epeorus alpicola</i>		↗	-	↗		∩	-	∩		↗		∩			-	-
	<i>Isoperla</i> spp.			-	-			-	-				-			-	-
	<i>Isoperla</i> spp. tot			-	↗			-	-				-			-	-
	Limnephilinae		↘	-			↘	-			↘			-	-	-	
	<i>Nemoura mortoni</i>			-	-			-	-				-			-	-
	<i>Nemoura</i> spp.			-	-			-	-				-			-	-
	<i>Nemoura</i> spp. tot			-	↗			-	↗				↗			-	
	<i>Philopotamus</i> spp.			-	-		↗	-	-		↗		-			-	-
	<i>Philopotamus</i> spp. tot			-	↗		↗	-	-		↗		-			-	-
	<i>Protonemura nitida</i>			-	↗			-	-				-			-	-
	<i>Rhyacophila tristis</i>			-	↗			-	-				-			↘	-
	Tanytarsini		↘	-	↘			-	↘							-	
Both	<i>Baetis alpinus</i>		↗		↗		∩		-		↗		-		↘		-
	<i>Baetis alpinus/melanonyx</i>				-		∩		-		↗		-				-
	<i>Baetis</i> spp. juv				-				-				-				-
	<i>Baetis</i> spp. tot		↗		↗		∩		∩		↗		↗		↘		

CHAPITRE 2

Brachyptera/Rhabdiopteryx				-				-	↗		-			-
Capniidae/Leuctridae				-				-			-			-
Clinocerinae														
<i>Corynoneura</i> spp.	↘	↘		-	↘	↘	↘	-			-	↘		-
<i>Dicranota</i> spp.	↘	↘		↘	↘	↘	↘	↘	↘			↘		
<i>Ecdyonurus</i> spp. tot	↘	↘		↘	↘	↘	↘	↘	↘					
<i>Leuctra</i> spp.				-				-			-			-
<i>Leuctra</i> spp. tot				↗				↗			↗			
Limnephilidae tot	↘	↘		-	↘	↘	↘	-	↘		-			-
<i>Liponeura</i> spp.	↗	↗		↗	↗	↗	↗	-	↗		-			-
Orthocladinae				∩				∩			∩		-	
<i>Protonemura</i> spp.	↗	↗		-	↗	↗	↗	-	↗		-			-
<i>Protonemura</i> spp. tot	↗	↗		↗	↗	↗	↗		↗		-			
Psychodidae				∩									-	
<i>Rhithrogena</i> spp.				-				-			-			-
<i>Rhithrogena</i> spp. tot				↗				↗			↗	↘		∩
<i>Rhyacophila</i> spp.	↗	↗		-	∩	∩	∩	-	↗		-	↘		-
<i>Rhyacophila</i> spp. tot	↗	↗		↗	∩	∩	∩	↗	↗		↗	↘		∩
Simuliidae	↗	↗		↗	↗	↗	↗	↗	↗		↗			

3.2 Microhabitat selection models in alpine streams

3.2.1 Macroinvertebrate responses to hydraulics (based on M2 and M3)

Among the 41 modelled taxa, 18, 20, 21, and 11 taxa had significant microhabitat selection (significant LRT for M3 and $M3_{\text{Gain}} \geq 0.05$) for HFST, V40, Fr, and D, respectively. For HFST, $M3_{\text{Gain}}$ ranged from 0.07 to 0.52, with an average of 0.25 (± 0.12), and 10/18 values of $M2_{\text{Proportion}}$ reached 1, for an average of 0.85 (± 0.23). For V40, $M3_{\text{Gain}}$ ranged from 0.07 to 0.59, with an average of 0.23 (± 0.13), and 16/20 values of $M2_{\text{Proportion}}$ reached 1, for an average of 0.93 (± 0.23). Most taxa exhibiting a significant microhabitat selection also presented a comparable response to hydraulic across sites (Table 2). Indeed, 17/18, 19/20, 20/21, and 6/11 taxa had a relevant M2 (significant LRT for M2 and $M2_{\text{Proportion}} \geq 0.5$) for HFST, V40, Fr, and D, respectively. The abundance of these taxa increased with HFST for 11/17 taxa and decreased for 6/17. For V40, the abundance increased for 8/19 taxa, decreased for 5/19, and had a bell-shaped response for 6/19. Finally, the abundance of the six taxa with relevant M2 decreased with D. Our results showed that macroinvertebrate responses to hydraulics varied greatly across taxa (results detailed in Appendices S2 and S4). For example, we found that HFST had no effect on *Baetis* spp. juv, a negative effect on Limnephilidae tot, and a positive effect on Diamesinae and *Baetis alpinus* (Pictet, 1843) (Figure 1). For few taxa, the response to hydraulic was significant but varied across sites (no significant LRT for M2 and/or $M2_{\text{Proportion}} < 0.5$). For example, Orthocladiinae had a significant response to hydraulic but exhibited different responses across sites for HFST, Fr, and D (Table 2). The same was observed for *Corynoneura* spp. with V40 and D and for Clinocerinae, *Dicranota* spp., and Tanytarsini with D.

3.2.2 Improved predictions by including stream type

A total of 18 taxa were present in a single type of streams, of which two exclusively in glacier-influenced streams (Diamesinae and *Rhithrogena delphinensis* (Sowa & Degrange, 1987)). For the 23 other taxa, all M2g models numerically converged for HFST, V40, and Fr, except two for D (Table 2). For HFST, M2g improved the preference models of only 2/23 taxa: $M2g_{\text{Gain}}$ was 50% higher than $M2_{\text{Gain}}$ for *Ecdyonurus* spp. tot and 7% higher for Limnephilidae tot (Figure 1). Similarly, for Fr, M2g improved the model of 2/23 taxa, *Rhyacophila* spp. tot and *Liponeura* spp., with $M2g_{\text{Gain}}$ 20% and 8% higher than $M2_{\text{Gain}}$, respectively. For these taxa, with relevant M2g (significant LRT for M2g and $M2g_{\text{Proportion}} \geq 0.5$), the shape of the preference model remained comparable between M2 and M2g. In addition, for V40, M2g was relevant for *Corynoneura* spp unlike M2, as well as for Orthocladiinae for Fr. For D, M2g did not improve any model.

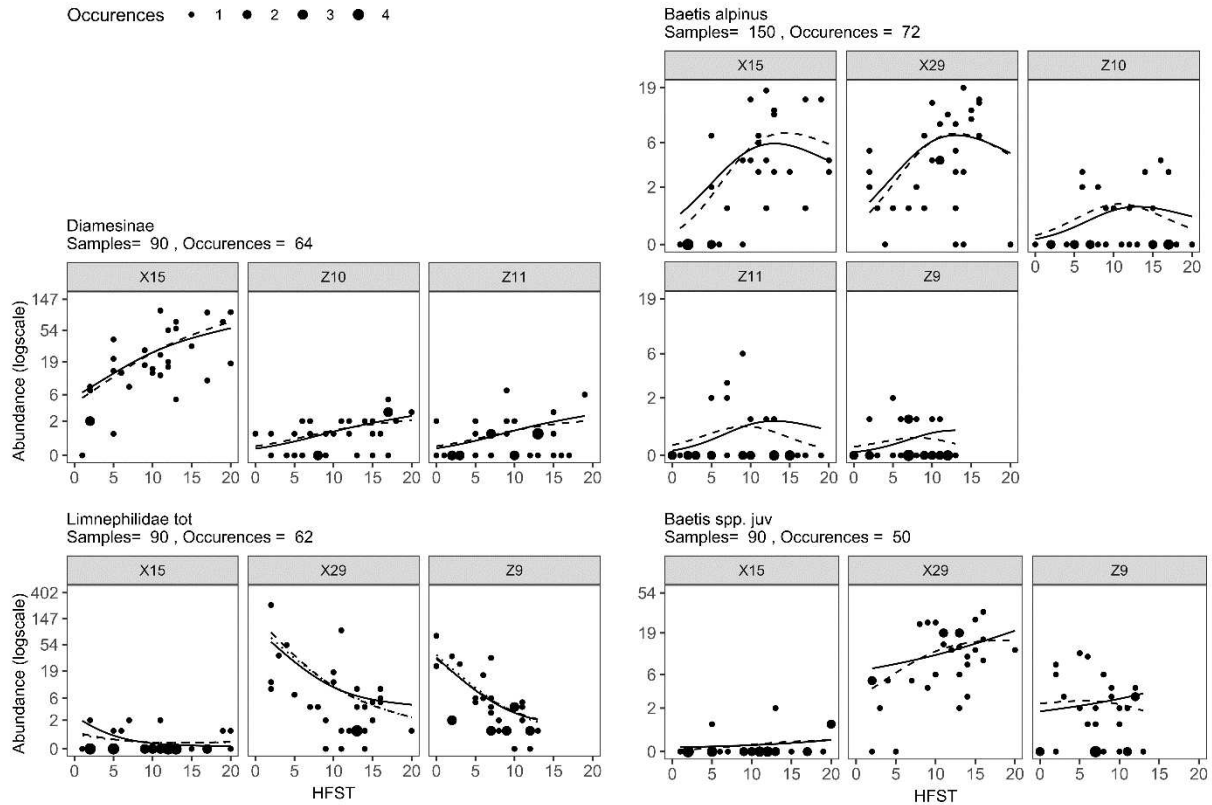


Figure 1: Examples of conditional M2 (black line), M2g (dotted line, for Limnephilidae only), and M3 (dashed line) fits with shear stress (HFST) to the observed abundances, for four taxa sampled in different sites. Diamesinae, Baetis alpinus, and Limnephilidae have significant microhabitat selection (significant LRT for M3 and $M3_{Gain} \geq 0.05$) and relevant M2 (significant LRT for M2 and $M2_{Proportion} \geq 0.5$). Baetis spp. juv do not have significant microhabitat selection for HFST.

3.3 Comparisons of hydraulic responses...

3.3.1 ... between hydraulic variables in alpine streams

Results described above indicate that the number of significant microhabitat selection models (significant LRT for M3 and $M3_{Gain} \geq 0.05$) were high and comparable for HFST, V40 and Fr, while lower for D (Table 2). In addition, when considering all taxa with significant microhabitat selection, $M3_{Gain}$ and $M2_{Proportion}$ were higher for HFST, V40 and Fr than for D (Figure 2). The highest median of $M3_{Gain}$ was for HFST (0.24), followed by V40 (0.22), Fr (0.20), and D (0.13). Taking into account only the 15 common taxa in HFST, V40 and Fr models, the highest median of $M3_{Gain}$ was also for HFST (0.26), followed by V40 and Fr (0.23; Figure 2, blue dots). Finally, for the 16 common taxa in HFST and V40 models, we observed a significant correlation between AVG_HFST and AVG_V40 (RMA, $R^2 = 0.86$, $p < 10^{-3}$, Appendix S5) (Annexe 3).

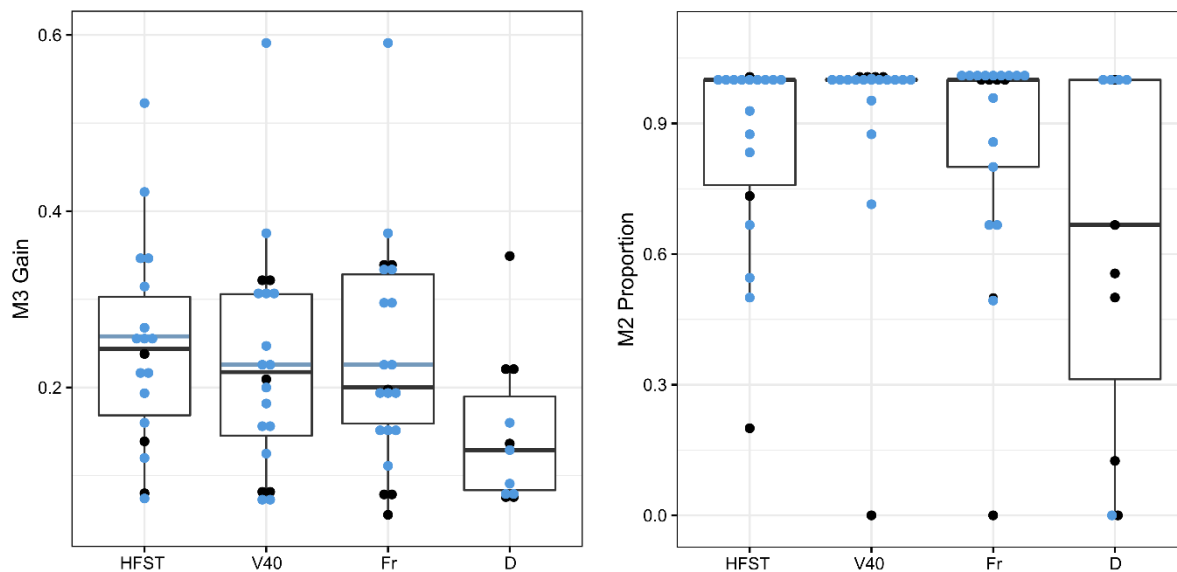


Figure 2: Comparison of median and quantiles (25% and 75%) of $M3_{\text{Gain}}$ and $M2_{\text{Proportion}}$ values among taxa with significant microhabitat selection (significant LRT for M3 and $M3_{\text{Gain}} \geq 0.05$), for the four predictors HFST ($n = 18$), V40 ($n = 20$), Fr ($n = 21$), and D ($n = 11$). Blue dots correspond to the 15 common taxa between HFST, V40, and Fr.

3.3.2 ... between lowland and alpine streams for HFST

As we obtained the highest $M3_{\text{Gain}}$ for HFST (Figure 2), we detailed the comparison between the results of Forcellini et al. (2022) and of our study for HFST only. Among the 41 models converging for HFST in this study, 22 taxa were common with Forcellini et al. (2022). Among them, 9/22 presented significant microhabitat selection (significant LRT for M3 and $M3_{\text{Gain}} \geq 0.05$) in lowland streams only, while 1/22, Limnephilinae, in alpine streams only. Clinocerinae had no significant microhabitat selection (no significant LRT for M3 and/or $M3_{\text{Gain}} < 0.05$) in both studies (Table 2). The remaining 11/22 taxa had significant microhabitat selection in both studies, among which eight presented a relevant M2 (significant LRT for M2 and $M2_{\text{Proportion}} \geq 0.5$) in both studies and three in only one study, Table 2). The AVG_HFST of the 11 common taxa were significantly correlated between lowland and alpine streams, although slightly but systematically lower in alpine streams (RMA, $R^2 = 0.89$, $p < 10^{-3}$, Figure 3a). The magnitude of the average preference model M2, reflected by $M2_{\text{Gain}}$, were higher in lowland streams except for three taxa (Figure 3b). For the eight common taxa with significant microhabitat selection and relevant M2 in both studies, taxon responses to HFST had comparable shapes between both studies (Figure 4), except for *Baetis alpinus* whose hydraulic preference curve in alpine streams reached a maximum at HFST = 13 in alpine streams but HFST = 19 in lowland streams.

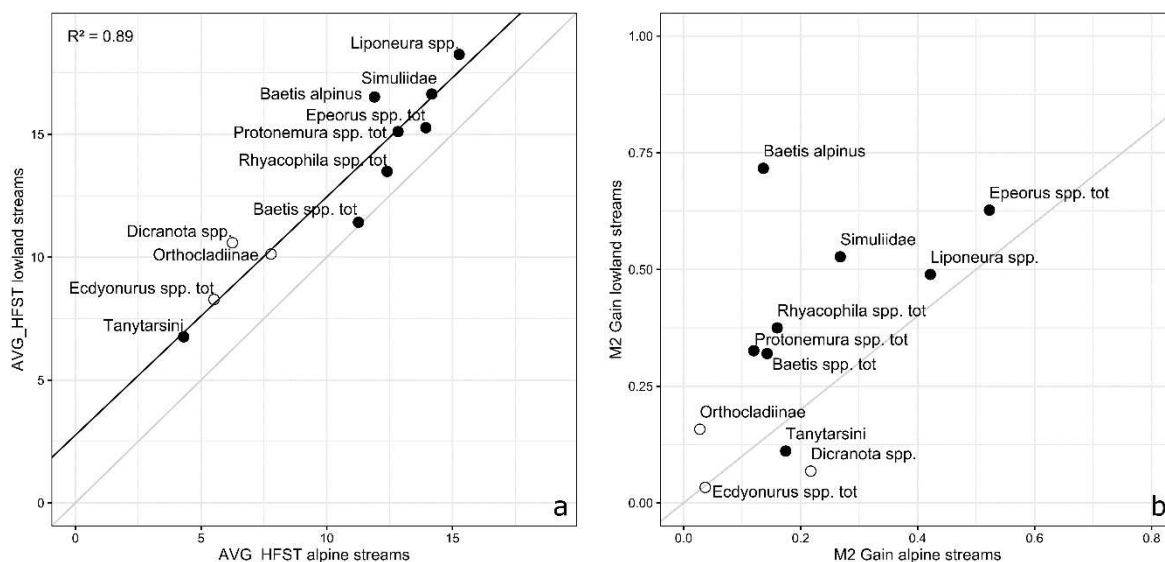


Figure 3: (a) Ranged Major Axis regression ($p < 10^{-3}$; black line) of the average preferred hemisphere number *AVG_HFST* (corresponding to model M2) of eleven common taxa between lowland (Forcellini et al., 2022) and alpine streams (this study) presenting significant microhabitat selection (significant *LRT* for M3 and $M3Gain \geq 0.05$), (b) Corresponding *M2Gain*. Grey lines corresponds to the $y = x$ lines. Empty dots correspond to taxa for which M3 was relevant but not M2 (*M2Proportion* < 0.5) in one of the two studies.

4. Discussion

4.1. A significant selection of microhabitat hydraulics

In this study, based on five stream sites in the Arve and Arvan catchments, 63% of the modelled taxa (26/41) exhibited significant microhabitat selection for at least one of the four hydraulic variables tested. As Forcellini et al. (2022), we obtained comparable explanatory powers for models with shear stress, flow velocity, and Froude number (Figure 2), although we expected stronger responses to benthic shear stress than average water column velocity for benthic species (Statzner & Müller, 1989). This result could be explained by the high correlation obtained between the three hydraulic variables (Appendix S3) (Annexe 3). Indeed, although we hypothesized that these hydraulic variables would be less correlated in torrential alpine streams due to their complex morphologies (Statzner, Gore, & Resh, 1988), this was not observed here. A possible explanation is that vertical velocity profiles in our alpine study sites did not differ strongly from those observed in lowland streams, due to moderate slopes, grain sizes, and consequently low *Fr* values (generally below 1) indicating tranquil flows (Table 1).

For 44% (18/41) of modelled taxa, we obtained a significant microhabitat selection to shear stress, among which most (17/18) presented a consistent response across sites, indicating a high degree of transferability of microhabitat selection to shear stress among alpine streams (Lamouroux, Mériçoux, Dolédec, & Snelder, 2013). For most taxa, the integration of the glacial influence did not improve the

prediction of the models. In addition, 8/17 taxa with consistent microhabitat selection to shear stress had a similar response between our alpine study sites and the lowland sites studied by Forcellini et al. (2022), indicating a good degree of transferability of microhabitat selection to hydraulics among all types of streams.

Finally, only 27% (11/41) of modelled taxa presented a significant response to depth, among which six had a consistent response across sites. Depth models also had a lower explanatory power (Figure 2) than models for other variables. This might be because benthic macroinvertebrates make little use of the entire water column (Fenoglio, Bo, Gallina, & Cucco, 2004; Walton, 1980) and because water depths were too shallow to exert hydrostatic pressure affecting biological functions (e.g. rate of CO₂ elimination; Miron, 1973). Nevertheless, *Rhyacophila tristis* (Pictet, 1834) was exclusively affected by water depth in our study, as well as Clinocerinae in both our and Forcellini et al. (2022) studies. The predation efficiency of these two predator taxa (Tachet et al., 2010) may be affected by water depth, changing their behaviour. In the same vein, Meissner et al. (2009) observed an adaptation of *Rhyacophila* predation at different flow velocities.

However, 37% (15/41) of modelled taxa showed no significant microhabitat selection for hydraulics. This result could be first partly explained by variations in hydraulic preferences during the life cycle, as demonstrated for fish species (Capra et al., 2017; Plichard et al., 2020), because most of our modelled taxa included multiple instars (except *Baetis* spp. juv). For example, we observed that the first instar of *Baetis* (*Baetis* spp. juv), probably mostly composed by *Baetis alpinus* species, did not have significant microhabitat selection for hydraulics, contrary to the taxon *Baetis alpinus* including only advanced instar larvae (Figure 1). Indeed, first instar larvae of benthic macroinvertebrates generally use the hyporheic zone for growing (Bruno et al., 2020), as their small size allows them to penetrate further down into the substrate (Jacobi & Cary, 1996). Furthermore, for taxa identified at either genus or family level (e.g. Ceratopogoninae), detection of hydraulic preferences could also be blurred by the low taxonomic resolution (Monk et al., 2012) as biological traits might differ among species within genus and family (Gayraud et al., 2003). On the contrary, for certain taxa, hydraulic preferences could be shared within the family. For example, at least seven species of Simuliidae exhibit a preference for high shear stresses (Dolédéc, Lamouroux, Fuchs, & Méricoux, 2007) mainly linked to their feeding habit (filter feeders; Consoli, Lepori, Robinson, & Bruder, 2021). Finally, the reduced number of taxa with significant microhabitat selection in our study might also be linked to our limited number of samples (150 vs. 2,158 in Forcellini et al., 2022), reducing statistical power (Vaudor, Lamouroux, Olivier, & Forcellini, 2015).

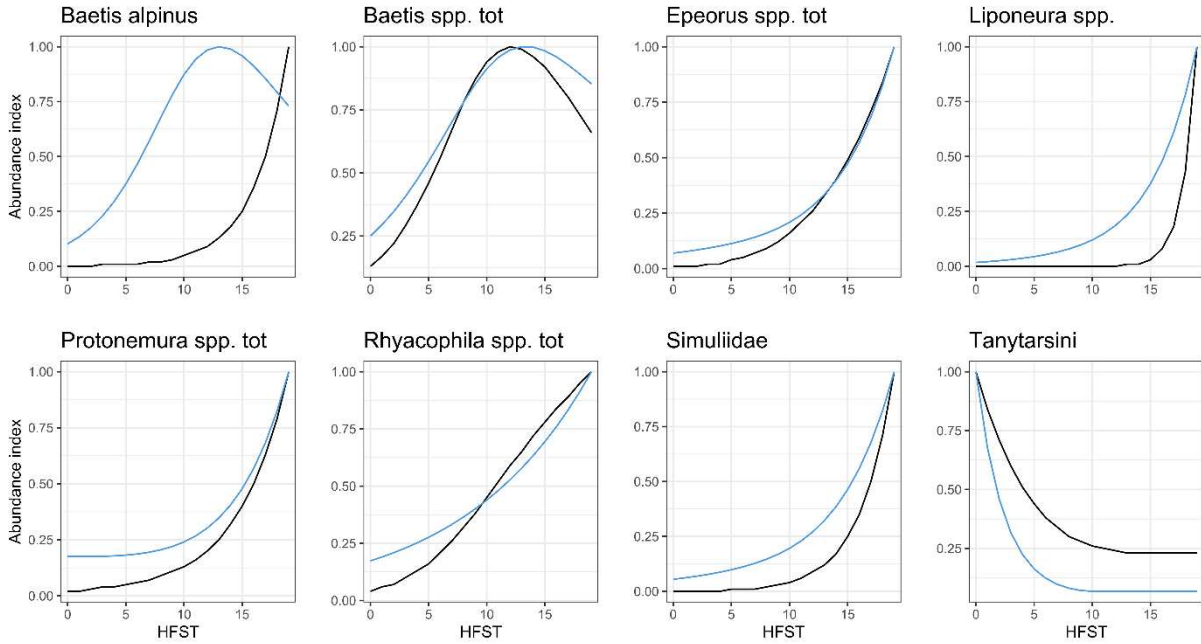


Figure 4: Hydraulic preference models (M2 fits rescaled between 0 and 1) for shear stress (HFST) and for eight common taxa with a relevant M2 in lowland (Forcellini et al., 2022; black line) and alpine streams (this study; blue line).

4.2 Specificities of alpine streams

Although we validated a good degree of transferability of hydraulic microhabitat selection among all types of streams for eight taxa (Figure 3), our results also highlighted specific macroinvertebrate responses in alpine streams. Unlike Forcellini et al. (2022), we observed that Limnephilinae selected low shear stress, flow velocity and Froude number, significantly and consistently across sites. This might be because this Trichoptera sub-family does not include the same species in lowland and alpine streams (Graf et al, 2022). Conversely, Forcellini et. al (2022) reported a significant shear stress selection of nine taxa, including four Plecoptera (*Isoperla* spp. tot, *Nemoura* spp. tot, *Protonemura nitida* (Pictet, 1835), and *Leuctra* spp. tot), two Trichoptera (*Philopotamus* spp. tot and *Rhyacophila tristis*), two Diptera (Ceratopogoninae and Psychodidae), and *Rhithrogena* spp. tot., while we did not. This could be related to the particular environmental conditions of alpine streams. First, macroinvertebrate microhabitat selection may be explained by other variables correlated with hydraulics. For example, *Rhithrogena* spp., requiring highly oxygenated conditions (Lorenz & Wolter, 2019), might select turbulent microhabitats in warmer lowland streams for finding higher dissolved oxygen concentration (Rajwa-Kuligiewicz, Bialik, & Rowiński, 2015), while oxygen concentration did not appear as a limiting factor in our streams (average of $9.8 \text{ mg L}^{-1} \pm 0.8 \text{ mg L}^{-1}$; Davis, 1975) and generally in cold and fast flow streams (Hynes, 1970). Second, macroinvertebrate microhabitat selection might be affected by more important covariables. In particular, taxa feeding on autochthonous organic matter such as *Isoperla* spp. tot, *Nemoura* spp. tot, *Protonemura nitida*, and *Leuctra* spp. tot (Tachet et

al., 2010), may select less turbulent microhabitats with stable substrate in alpine streams, where biofilm can grow (Lorenz & Wolter, 2019) and the abrasion risk associated with the high concentration in fine sediments is reduced (Francoeur & Biggs, 2006).

The glacial influence improved the abundance prediction of a few taxa according to hydraulics; *Ecdyonurus* spp. tot and Limnephilidae tot for shear stress, *Corynoneura* spp. for flow velocity, and *Liponeura* spp., Orthocladiinae, and *Rhyacophila* spp. tot for Froude number. For the taxa feeding on autochthonous organic matter (e.g. *Ecdyonurus* spp. tot and Orthocladiinae, Tachet et al., 2010), this effect may be due to the specific environmental conditions of glacier-fed streams (i.e. low temperatures, high turbidity; Milner & Petts, 1994), as primary production is reduced in cold (Hall et al., 2015) and turbid waters that diminishes light penetration through the water column (Bilotta & Brazier, 2008). In addition, turbidity may influence the behaviour of predator taxa (limiting visual predation), thereby their microhabitat selection (Cauvy-Fraunié & Dangles, 2019).

Finally, the slightly lower average shear stress preference systematically observed in our alpine streams compared to lowland streams for common taxa (Figure 3a) may also be explained by the environmental characteristics of alpine streams, including the extreme conditions of glacier-fed streams (e.g. turbidity up to 2,842 NTU in our streams, high variability in discharge; Becquet et al., in press; Cauvy-Fraunié et al., 2015; Milner, Brittain, Castella, & Petts, 2001). In particular, in alpine streams, risks associated with high concentrations of fine sediments (i.e. abrasion, drift, filter apparatus clogging; Cauvy-Fraunié & Dangles, 2019; Gibbins, Batalla, & Vericat, 2010) may explain that rheophilic species select slower microhabitats, where they still find high oxygen concentrations.

4.3 Impacts of hydrological alterations and model applications

Our models allowed detecting a significant selection of microhabitats with high shear stress in alpine streams, independently of the study sites, for 11 taxa, including four Ephemeroptera (*Rhithrogena delphinensis*, *Epeorus alpicola* (Eaton, 1871), *Baetis alpinus*, *Baetis* spp. tot), three Diptera (Diamesinae, *Liponeura* spp., and Simuliidae), two Plecoptera of *Protonemura* genus, and two Trichoptera of *Rhyacophila* genus. These results support the study by Consoli, Lepori, Robinson, & Bruder (2021) who showed higher abundances of *Baetis alpinus*, *Protonemura* spp., *Rhyacophila* spp., and Simuliidae at high shear stress, and Snook & Milner (2002) who showed that temporarily attached macroinvertebrates (such as Simuliidae) resisted in high shear stress conditions. Consequently, stream flow reduction due to both water abstraction and glacier retreat (Milner, Brown, & Hannah, 2009) will, by reducing velocities and water depths in microhabitats (Dewson, James, & Death, 2007), undoubtedly impact these rheophilic taxa, representing 25% of the total abundance of alpine macroinvertebrate

community observed in 66 alpine stream sites by Becquet et al. (in press). In particular, specialist taxa such as Diamesinae or *Rhithrogena delphinensis*, exclusively observed in glacier-influenced streams in our study (and once in a snowmelt stream (Degrange & Sowa, 1988; Launay et al., 2021), would be even more impacted by these changes and deserve special attention for biodiversity conservation purposes. On the contrary, flow reduction in alpine streams could favour six limnophilic taxa that preferred lower shear stress, such as Limnephilinae and *Ecdyonurus* spp. tot (Consoli, Lepori, Robinson, & Bruder, 2021; Dolédec, Lamouroux, Fuchs, & Méricoux, 2007).

When combined with available hydraulic models that predict changes in microhabitat hydraulics with discharge (e.g. Lamouroux et al., 1992, for shear stress or Girard, Lamouroux, & Mons, 2014, for velocity and depth), our biological models would be an effective tool to assess e-flows in alpine regions. Among the dominant taxa in alpine community (i.e. 39 taxa with total abundance higher than 100 individuals in Becquet et al., in press), 21% exhibit no significant microhabitat selection for hydraulics and should therefore not be used for e-flow assessment in alpine streams. On the contrary, 31% present a significant microhabitat selection for at least one of the four hydraulic variables tested, and 23% present rheophilic response to at least one of the three velocity-related variables. Considering shear stress, 8% of the dominant taxa in alpine community exhibit significant shear stress microhabitat selection with consistent response among sites in both our alpine streams and lowland streams studied by Forcellini et al. (2022). For these taxa the lowland models can thus be used for e-flow assessment. Finally, 15% of the dominant taxa in alpine community present significant microhabitat selection with consistent response among alpine streams but were not modelled in lowland streams (Forcellini et al., 2022). Thus, for these taxa, our models should be used for e-flow assessment in alpine catchments. Our new models will enable assessing e-flows in alpine streams, where the increase in water needs and hydropower projects requires adapted tools for environmental impact assessments.

Acknowledgements

We thank Anne Dos Santos for her support, Bertrand Launay, Julien Barnasson, and Guillaume Le Goff for their help in the field and macroinvertebrate identification, and Laura Plichard for her advice on statistical analyses. This work was supported by the Agence de l'Eau Rhône Méditerranée Corse, the Région Auvergne-Rhône-Alpes (BERGER project grant), the Observatoire des Sciences de l'Univers de Grenoble, the LTSER Zone Atelier Bassin du Rhône, and the EUR H2O'Lyons.

References

- Allan, J. D., Castillo, M. M., & Capps, K. A. (Eds.). (2021). Stream ecology: Structure and function of running waters (Third edition). *Cham, Switzerland: Springer*. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-61286-3>
- Arthington, A. H., Bhaduri, A., Bunn, S. E., Jackson, S. E., Tharme, R. E., Tickner, D., ... Ward, S. (2018). The Brisbane Declaration and global action agenda on environmental flows (2018). *Frontiers in Environmental Science*, *6*, 45. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2018.00045>
- Baker, D. W., Bledsoe, B. P., Albano, C. M., & Poff, N. L. (2011). Downstream effects of diversion dams on sediment and hydraulic conditions of Rocky Mountain streams. *River Research and Applications*, *27*(3), 388–401. <https://doi.org/10.1002/rra.1376>
- Barnett, T. P., Adam, J. C., & Lettenmaier, D. P. (2005). Potential impacts of a warming climate on water availability in snow-dominated regions. *Nature*, *438*(7066), 303–309. <https://doi.org/10.1038/nature04141>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, *67*(1). <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Becquet, J., Lamouroux, N., Condom, T., Gouttevin, I., Forcellini, M., Launay, B., ... Cauvy-Fraunié, S. (in press). Macroinvertebrate distribution associated with environmental variables in alpine streams. *Freshwater Biology*.
- Bilotta, G. S., & Brazier, R. E. (2008). Understanding the influence of suspended solids on water quality and aquatic biota. *Water Research*, *42*(12), 2849–2861. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2008.03.018>
- Bruno, M. C., Doretto, A., Boano, F., Ridolfi, L., & Fenoglio, S. (2020). Role of the hyporheic zone in increasing the resilience of mountain streams facing intermittency. *Water*, *12*(7), 2034. <https://doi.org/10.3390/w12072034>
- Bunn, S. E., & Arthington, A. H. (2002). Basic principles and ecological consequences of altered flow regimes for aquatic biodiversity. *Environmental Management*, *30*(4), 492–507. <https://doi.org/10.1007/s00267-002-2737-0>
- Calianno, M., Milano, M., & Reynard, E. (2018). Monitoring water use regimes and density in a tourist mountain territory. *Water Resources Management*, *32*(8), 2783–2799. <https://doi.org/10.1007/s11269-018-1958-9>
- Capra, H., Plichard, L., Bergé, J., Pella, H., Ovidio, M., McNeil, E., & Lamouroux, N. (2017). Fish habitat selection in a large hydropeaking river: Strong individual and temporal variations revealed by telemetry. *Science of The Total Environment*, *578*, 109–120. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.10.155>

- Cauvy-Fraunié, S., Andino, P., Espinosa, R., Jacobsen, D., & Dangles, O. (2015). Temporal scaling of high flow effects on benthic fauna: Insights from equatorial glacier-fed streams. *Limnology and Oceanography*, *60*(5), 1836–1847. <https://doi.org/10.1002/lno.10137>
- Cauvy-Fraunié, S., & Dangles, O. (2019). A global synthesis of biodiversity responses to glacier retreat. *Nat Ecol Evol* *3*, 1675–1685. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-1042-8>
- Confortola, G., Soncini, A., & Bocchiola, D. (2013). Climate change will affect hydrological regimes in the Alps: A case study in Italy. *Revue de Géographie Alpine*, (101–3). <https://doi.org/10.4000/rga.2176>
- Consoli, G., Lepori, F., Robinson, C. T., & Bruder, A. (2021). Predicting macroinvertebrate responses to water abstraction in alpine streams. *Water*, *13*(15), 2121. <https://doi.org/10.3390/w13152121>
- Davis, J. C. (1975). Minimal dissolved oxygen requirements of aquatic life with emphasis on Canadian species: A review. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, *32*(12), 2295–2332. <https://doi.org/10.1139/f75-268>
- Degrange, C., & Sowa, R. (1988). Note complémentaire sur deux espèces de Rhithrogena du groupe alpestris (Ephemeroptera, Heptageniidae) des Alpes françaises. *Polskie Pismo Entomologiczne*, *58*, 711-714.
- Dewson, Z. S., James, A. B. W., & Death, R. G. (2007). A review of the consequences of decreased flow for instream habitat and macroinvertebrates. *Journal of the North American Benthological Society*, *26*(3), 401–415. <https://doi.org/10.1899/06-110.1>
- Dolédec, S., Lamouroux, N., Fuchs, U., & Méricoux, S. (2007). Modelling the hydraulic preferences of benthic macroinvertebrates in small European streams. *Freshwater Biology*, *52*(1), 145–164. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01663.x>
- Dunbar, M. J., Alfredsen, K., & Harby, A. (2012). Hydraulic-habitat modelling for setting environmental river flow needs for salmonids. *Fisheries Management and Ecology*, *19*(6), 500–517. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2011.00825.x>
- Fenoglio, S., Bo, T., Gallina, G., & Cucco, M. (2004). Vertical distribution in the water column of drifting stream macroinvertebrates. *Journal of Freshwater Ecology*, *19*(3), 485–492. <https://doi.org/10.1080/02705060.2004.9664923>
- Forcellini, M., Plichard, L., Dolédec, S., Méricoux, S., Olivier, J. M., Cauvy-Fraunié, S., & Lamouroux, N. (2022). Microhabitat selection by macroinvertebrates: Generality among rivers and functional interpretation. *Journal of Ecohydraulics*, *7*(28–41). <https://doi.org/10.1080/24705357.2020.1858724>
- Fournier, D. A., Skaug, H. J., Ancheta, J., Ianelli, J., Magnusson, A., Maunder, M. N., ... Sibert, J. (2012). AD Model Builder: Using automatic differentiation for statistical inference of highly parameterized complex nonlinear models. *Optimization Methods and Software*, *27*(2), 233–249. <https://doi.org/10.1080/10556788.2011.597854>

- Francoeur, S. N., & Biggs, B. J. F. (2006). Short-term effects of elevated velocity and sediment abrasion on benthic algal communities. *Hydrobiologia*, 561(1), 59–69. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-1604-4>
- Füreder, L., Schutz, C., Wallinger, M., & Burger, R. (2001). Physico-chemistry and aquatic insects of a glacier-fed and a spring-fed alpine stream. *Freshwater Biology*, 46(12), 1673–1690. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00862.x>
- Gayraud, S., Statzner, B., Bady, P., Haybachp, A., Schöll, F., Usseglio-Polatera, P., & Bacchi, M. (2003). Invertebrate traits for the biomonitoring of large European rivers: An initial assessment of alternative metrics. *Freshwater Biology*, 48(11), 2045–2064. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01139.x>
- Gibbins, C., Batalla, R. J., & Vericat, D. (2010). Invertebrate drift and benthic exhaustion during disturbance: Response of mayflies (Ephemeroptera) to increasing shear stress and river-bed instability. *River Research and Applications*, 26(4), 499–511. <https://doi.org/10.1002/rra.1282>
- Girard, V., Lamouroux, N., & Mons, R. (2014). Modeling point velocity and depth statistical distributions in steep tropical and alpine stream reaches. *Water Resources Research*, 50(1), 427–439. <https://doi.org/10.1002/2013WR013894>
- Graf, W., Murphy, J., Dahl, J., Zamora-Munoz, C., Lopez-Rodriguez M.J. & Schmidt-Kloiber., A.: Dataset "Trichoptera". www.freshwaterecology.info - the taxa and autecology database for freshwater organisms, version 8.0 (accessed on 26.04.2022).
- Hall, R. O., Yackulic, C. B., Kennedy, T. A., Yard, M. D., Rosi-Marshall, E. J., Voichick, N., & Behn, K. E. (2015). Turbidity, light, temperature, and hydropeaking control primary productivity in the Colorado River, Grand Canyon: Semimechanistic modeling of daily GPP. *Limnology and Oceanography*, 60(2), 512–526. <https://doi.org/10.1002/lno.10031>
- Hart, D. D., & Finelli, C. M. (1999). Physical-biological coupling in streams: The pervasive effects of flow on benthic organisms. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 30(1), 363–395. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.30.1.363>
- Hieber, M., Robinson, C. T., Uehlinger, U., & Ward, J. V. (2002). Are alpine lake outlets less harsh than other alpine streams? *Fundamental and Applied Limnology*, 154(2), 199–223. <https://doi.org/10.1127/archiv-hydrobiol/154/2002/199>
- Huss, M., Farinotti, D., Bauder, A., & Funk, M. (2008). Modelling runoff from highly glacierized alpine drainage basins in a changing climate. *Hydrological Processes*, 22(19), 3888–3902. <https://doi.org/10.1002/hyp.7055>
- Hynes, H. B. N. (1970). *The ecology of running waters*. Toronto: University of Toronto Press.
- Jacobi, G. Z., & Cary, S. J. (1996). Winter stoneflies (Plecoptera) in seasonal habitats in New Mexico, USA. *Journal of the North American Benthological Society*, 15(4), 690–699. <https://doi.org/10.2307/1467816>

- Jesús, T., Formigo, N., Santos, P., & Tavares, G. R. (2004). Impact evaluation of the Vila Viçosa small hydroelectric power plant (Portugal) on the water quality and on the dynamics of the benthic macroinvertebrate communities of the Ardena river. *Limnetica*, 23(2), 241–256. <https://doi.org/10.23818/limn.23.21>
- Jowett, I. G. (2003). Hydraulic constraints on habitat suitability for benthic invertebrates in gravel-bed rivers. *River Research and Applications*, 19(5–6), 495–507. <https://doi.org/10.1002/rra.734>
- Lamouroux, N., Mérioux, S., Dolédec, S., & Snelder, T. H. (2013). Transferability of hydraulic preference models for aquatic macroinvertebrates. *River Research and Applications*, 29(7), 933–937. <https://doi.org/10.1002/rra.2578>
- Lamouroux, N., & Capra, H. (2002). Simple predictions of instream habitat model outputs for target fish populations. *Freshwater Biology*, 47(8), 1543–1556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00879.x>
- Lamouroux, N., Hauer, C., Stewardson, M. J., & LeRoy Poff, N. (2017). Physical habitat modeling and ecohydrological tools. *Water for the Environment*, 265–285. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803907-6.00013-9>
- Lamouroux, N., Statzner, B., Fuchs, U., Kohmann, F., & Schmedtje, U. (1992). An unconventional approach to modeling spatial and temporal variability of local shear stress in stream segments. *Water Resources Research*, 28(12), 3251–3258. <https://doi.org/10.1029/92WR01761>
- Lange, K., Meier, P., Trautwein, C., Schmid, M., Robinson, C. T., Weber, C., & Brodersen, J. (2018). Basin-scale effects of small hydropower on biodiversity dynamics. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 16(7), 397–404. <https://doi.org/10.1002/fee.1823>
- Launay, B., Barnasson, J., Becquet, J., Brulin, M., Cauvy-Fraunié, S., & Forcellini, M. (2021). Découverte d'une nouvelle population de *Rhithrogena delphinensis* Sowa & Degrange, 1987, dans le massif des Arves, et compléments à la description de la larve (Ephemeroptera, Heptageniidae). *Bulletin de La Société Entomologique de France*, 126(4), 401–420. https://doi.org/10.32475/bsef_2218
- Leftwich, K. N., Angermeier, P. L., & Dolloff, C. A. (1997). Factors influencing behavior and transferability of habitat models for a benthic stream fish. *Transactions of the American Fisheries Society*, 126(5), 725–734. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1997\)126<0725:FIBATO>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1997)126<0725:FIBATO>2.3.CO;2)
- Legendre, P., & Legendre, L. (1998). *Numerical ecology* (2nd English ed). Amsterdam; New York: Elsevier.
- Lorenz, S., & Wolter, C. (2019). Quantitative response of riverine benthic invertebrates to sediment grain size and shear stress. *Hydrobiologia*, 834(1), 47–61. <https://doi.org/10.1007/s10750-019-3908-9>

- Matiu, M., Crespi, A., Bertoldi, G., Carmagnola, C. M., Marty, C., Morin, S., ... Weilguni, V. (2021). Observed snow depth trends in the European Alps: 1971 to 2019. *The Cryosphere*, 15(3), 1343–1382. <https://doi.org/10.5194/tc-15-1343-2021>
- Meier, W., Bonjour, C., Wüest, A., & Reichert, P. (2003). Modeling the effect of water diversion on the temperature of mountain streams. *Journal of Environmental Engineering*, 129(8), 755–764. [https://doi.org/10.1061/\(ASCE\)0733-9372\(2003\)129:8\(755\)](https://doi.org/10.1061/(ASCE)0733-9372(2003)129:8(755))
- Meissner, K., Juntunen, A., Malmqvist, B., & Muotka, T. (2009). Predator—prey interactions in a variable environment: responses of a caddis larva and its blackfly prey to variations in stream flow. *Annales Zoologici Fennici*, 46(3), 193–204. <https://doi.org/10.5735/086.046.0304>
- Mérigoux, S., Lamouroux, N., Olivier, J.-M., & Dolédec, S. (2009). Invertebrate hydraulic preferences and predicted impacts of changes in discharge in a large river. *Freshwater Biology*, 54(6), 1343–1356. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02160.x>
- Milner, A. M., Brittain, J. E., Castella, E., & Petts, G. E. (2001). Trends of macroinvertebrate community structure in glacier-fed rivers in relation to environmental conditions: A synthesis. *Freshwater Biology*, 46(12), 1833–1847. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00861.x>
- Milner, A. M., Brown, L. E., & Hannah, D. M. (2009). Hydroecological response of river systems to shrinking glaciers. *Hydrological Processes*, 23(1), 62–77. <https://doi.org/10.1002/hyp.7197>
- Milner, A. M., & Petts, G. E. (1994). Glacial rivers: physical habitat and ecology. *Freshwater Biology*, 32(2), 295–307. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01127.x>
- Miron, I. (1973). Réponse des larves de Perla burmeisteriana Claassen (Plecoptera) aux variations de la pression hydrostatique. *Hydrobiologia*, 42(2), 345–354. <https://doi.org/10.1007/BF00014121>
- Monk, W. A., Wood, P. J., Hannah, D. M., Extence, C. A., Chadd, R. P., & Dunbar, M. J. (2012). How does macroinvertebrate taxonomic resolution influence ecohydrological relationships in riverine ecosystems. *Ecohydrology*, 5(1), 36–45. <https://doi.org/10.1002/eco.192>
- Nestler, J. M., Milhous, R. T., Payne, T. R., & Smith, D. L. (2019). History and review of the habitat suitability criteria curve in applied aquatic ecology. *River Research and Applications*, 35(8), 1155–1180. <https://doi.org/10.1002/rra.3509>
- Paul, F., Rastner, P., Azzoni, R. S., Diolaiuti, G., Fugazza, D., Le Bris, R., ... Smiraglia, C. (2020). Glacier shrinkage in the Alps continues unabated as revealed by a new glacier inventory from Sentinel-2. *Earth System Science Data*, 12(3), 1805–1821. <https://doi.org/10.5194/essd-12-1805-2020>
- Plichard, L., Forcellini, M., Le Coarer, Y., Capra, H., Carrel, G., Ecochard, R., & Lamouroux, N. (2020). Predictive models of fish microhabitat selection in multiple sites accounting for abundance overdispersion. *River Research and Applications*, 36(7), 1056–1075. <https://doi.org/10.1002/rra.3631>

- Quadroni, S., Brignoli, M. L., Crosa, G., Gentili, G., Salmaso, F., Zaccara, S., & Espa, P. (2016). Effects of sediment flushing from a small Alpine reservoir on downstream aquatic fauna. *Ecohydrology*, 9(7), 1276–1288. <https://doi.org/10.1002/eco.1725>
- Rajwa-Kuligiewicz, A., Bialik, R. J., & Rowiński, P. M. (2015). Dissolved oxygen and water temperature dynamics in lowland rivers over various timescales. *Journal of Hydrology and Hydromechanics*, 63(4), 353–363. <https://doi.org/10.1515/johh-2015-0041>
- Rempel, L. L., Richardson, J. S., & Healey, M. C. (2000). Macroinvertebrate community structure along gradients of hydraulic and sedimentary conditions in a large gravel-bed river: Hydraulic and sediment conditions related to invertebrates. *Freshwater Biology*, 45(1), 57–73. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2000.00617.x>
- Rickenmann, D., & Recking, A. (2011). Evaluation of flow resistance in gravel-bed rivers through a large field data set. *Water Resources Research*, 47(7). <https://doi.org/10.1029/2010WR009793>
- Shearer, K., Hayes, J., Jowett, I., & Olsen, D. (2015). Habitat suitability curves for benthic macroinvertebrates from a small New Zealand river. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 49(2), 178–191. <https://doi.org/10.1080/00288330.2014.988632>
- Sinha, S. K., Sotiropoulos, F., & Odgaard, A. J. (1998). Three-dimensional numerical model for flow through natural rivers. *Journal of Hydraulic Engineering*, 124(1), 13–24. [https://doi.org/10.1061/\(ASCE\)0733-9429\(1998\)124:1\(13\)](https://doi.org/10.1061/(ASCE)0733-9429(1998)124:1(13))
- Snook, D. L., & Milner, A. M. (2002). Biological traits of macroinvertebrates and hydraulic conditions in a glacier-fed catchment (French Pyrénées). *Fundamental and Applied Limnology*, 153(2), 245–271. <https://doi.org/10.1127/archiv-hydrobiol/153/2002/245>
- Spearman, C. (1904). The proof and measurement of association between two things. *The American Journal of Psychology*, 15(1), 72. <https://doi.org/10.2307/1412159>
- Statzner, B., & Müller, R. (1989). Standard hemispheres as indicators of flow characteristics in lotic benthos research. *Freshwater Biology*, 21(3), 445–459.
- Statzner, B., Gore, J. A., & Resh, V. H. (1988). Hydraulic stream ecology: Observed patterns and potential applications. *Journal of the North American Benthological Society*, 7(4), 307–360. <https://doi.org/10.2307/1467296>
- Tachet, H., Richoux, P., Bournaud, M., Usseglio-Polatera, P. (2010). *Invertébrés d'eau douce : systématique, biologie, écologie*. Paris : CNRS éditions.
- Tharme, R. E. (2003). A global perspective on environmental flow assessment: Emerging trends in the development and application of environmental flow methodologies for rivers. *River Research and Applications*, 19(5–6), 397–441. <https://doi.org/10.1002/rra.736>
- Vanham, D., Fleischhacker, E., & Rauch, W. (2009). Impact of snowmaking on alpine water resources management under present and climate change conditions. *Water Science and Technology*, 59(9), 1793–1801. <https://doi.org/10.2166/wst.2009.211>

- Vaudor, L., Lamouroux, N., Olivier, J. M., & Forcellini, M. (2015). How sampling influences the statistical power to detect changes in abundance: An application to river restoration. *Freshwater Biology*, 60(6), 1192–1207. <https://doi.org/10.1111/fwb.12513>
- Viviroli, D., Archer, D. R., Buytaert, W., Fowler, H. J., Greenwood, G. B., Hamlet, A. F., ... Woods, R. (2011). Climate change and mountain water resources: Overview and recommendations for research, management and policy. *Hydrology and Earth System Sciences*, 15(2), 471–504. <https://doi.org/10.5194/hess-15-471-2011>
- Wallace, J. B., & Webster, J. R. (1996). The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. *Annual Review of Entomology*, 41(1), 115–139. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.41.010196.000555>
- Walton, O. E. (1980). Active entry of stream benthic macroinvertebrates into the water column. *Hydrobiologia*, 74(2), 129–139. <https://doi.org/10.1007/BF00014564>
- Wilding, T. K., Bledsoe, B., Poff, N. L., & Sanderson, J. (2014). Predicting habitat response to flow using generalized habitat models for trout in Rocky Mountain streams. *River Research and Applications*, 30(7), 805–824. <https://doi.org/10.1002/rra.2678>
- Zarfl, C., Lumsdon, A. E., Berlekamp, J., Tydecks, L., & Tockner, K. (2015). A global boom in hydropower dam construction. *Aquatic Sciences*, 77(1), 161–170. <https://doi.org/10.1007/s00027-014-0377-0>

CHAPITRE 3

Modélisation de l'habitat hydraulique des macroinvertébrés en cours d'eau alpin : nouveaux modèles et application sur le torrent de l'Arvan

Juliette BECQUET^{1,2}, Sophie CAUVY-FRAUNIE¹, Anthony LEMOINE^{1,3}, Nils DUMARSKI¹, Isabelle GOUTTEVIN⁴, Nicolas LAMOUREUX¹

¹ INRAE – UR RIVERLY – EcoFlowS, F-69100 Villeurbanne, France

² TERE0, 73800 Sainte-Hélène-du-Lac, France

³ Univ. Grenoble Alpes, IRD, CNRS, Grenoble INP, IGE, 38000 Grenoble, France

⁴ Univ. Grenoble Alpes, Univ. de Toulouse, Météo-France, CNRS, CNRM, Centre d'Etudes de la Neige, 38000 Grenoble, France

Mots clefs : Rivière alpine, Macroinvertébrés, Modèles d'habitats hydrauliques, Petite centrale hydroélectrique, Débit réservé

Résumé

Parmi les méthodes de définition de débits écologiques, les modèles d'habitats hydrauliques sont couramment utilisés par les gestionnaires et permettent d'estimer la disponibilité en habitats hydrauliques pour les organismes aquatiques suivant différents scénarios hydrologiques. Des modèles d'habitats hydrauliques ont récemment été développés sur les macroinvertébrés des cours d'eau alpins, et sont donc particulièrement adaptés aux rivières apiscicoles, comme c'est souvent le cas en altitude. Le principal objectif de cette étude est d'illustrer la mise en œuvre de ces nouveaux modèles. Un objectif secondaire est d'évaluer la part de l'habitat hydraulique dans l'explication des changements de communautés benthiques observées pendant trois ans, avant et après la mise en service d'une petite centrale hydroélectrique d'altitude sur le torrent de l'Arvan (Savoie). Cet article propose une application des nouveaux modèles d'habitats hydrauliques sur les macroinvertébrés alpins à partir de mesures de terrain peu coûteuses réalisées à deux débits différents. Concernant le cas de l'Arvan, les changements d'habitats hydrauliques peuvent en partie expliquer des faibles abondances de macroinvertébrés observées dans le tronçon court-circuité après la mise en service de la centrale. Néanmoins, des effets probables des travaux avant la mise en service ainsi que de fortes variations temporelles liées à des facteurs environnementaux rendent l'interprétation complexe. Ce retour d'expérience confirme qu'une compréhension complète des effets des aménagements ou restauration des débits nécessite des suivis de long terme et fortement anticipés.

1. Introduction

Le changement climatique auquel nous faisons face aujourd'hui est amplifié en milieux alpins (Mountain Research Initiative EDW Working Group, 2015), induisant de fortes modifications hydrologiques dans les rivières d'altitude, liées à la diminution de la couverture neigeuse (Matiu et al., 2021) et au retrait glaciaire (Milner et al., 2017 ; Huss & Hock, 2018). L'augmentation des températures exacerbe également les tensions liées aux usages de l'eau en montagne, comme la production de neige artificielle pour le tourisme hivernal (Vanham, Fleischhacker & Rauch, 2009) ou la construction de petites centrales hydroélectriques, qui connaît un nouvel essor dans le contexte politique actuel de réduction des gaz à effets de serre (Zarfl et al., 2015). La gestion de la ressource en eau est cruciale en montagne dans ce contexte où l'ensemble des prélèvements constitue une menace pour le maintien de la fonctionnalité des écosystèmes alpins, particulièrement rares et fragiles. Les rivières alpines présentent une grande diversité de conditions environnementales (Khamis et al., 2016), avec des caractéristiques hydrologiques, morphologiques et physico-chimiques extrêmement variables selon l'origine de l'eau (fonte glaciaire ou nivale, pluie, source). Par rapport aux cours d'eau de plaine, les cours d'eau alpins sont généralement plus froids, contiennent moins de matière organique, présentent des concentrations plus élevées d'oxygène dissous en raison des écoulements turbulents, et sont plus turbides lorsqu'ils sont alimentés par la fonte des glaciers (Füreder et al., 2001). Ils abritent une macrofaune aquatique adaptée à ces conditions particulières dominée en abondance par les macroinvertébrés benthiques (Becquet et al., in press ; Hannah et al., 2007). Ces organismes constituent la clé de voûte du fonctionnement des rivières en étant la proie de nombreux prédateurs et en recyclant la matière organique (Wallace & Webster, 1996 ; Merritt, Cummins & Berg, 2017). La diversité de leurs traits fonctionnels et préférences écologiques en font également d'excellents indicateurs de la qualité des rivières (Khamis et al., 2014). Il est donc important de prendre en compte les macroinvertébrés pour la gestion des cours d'eau alpins.

Le maintien de débits écologiques permet d'atténuer l'impact des prélèvements d'eau : ces débits correspondent à des régimes hydrologiques dont les caractéristiques (amplitude, fréquence et durée, variations et saisonnalité) permettent de répondre à la fois aux besoins des écosystèmes d'eau douce et aux besoins des hommes qui en dépendent (Arthington et al., 2018). Plus de 200 méthodes ont été développées à travers le monde pour estimer les débits écologiques (Tharme, 2003), pouvant être classées en plusieurs types d'approches telles que les méthodes hydrologiques (Richter et al., 1996), ou les modèles d'habitats hydrauliques. Ces derniers permettent d'estimer la disponibilité en habitats hydrauliques pour les organismes aquatiques suivant différents scénarios hydrologiques, et ont l'avantage de prendre en compte les exigences environnementales des espèces en place (Lamouroux et al., 2018).

Le principe des modèles d'habitats hydrauliques est de coupler une description hydraulique des tronçons de rivière avec des modèles (biologiques) de préférences hydrauliques des organismes aquatiques. D'une part, le modèle hydraulique prédit la distribution des habitats hydrauliques à différents débits. Il peut être numérique (Ginot, 1998), nécessitant des données de topographie du lit en trois dimensions et une calibration hydraulique experte, et étant utile pour mener des études comportementales ou évaluer les effets de la restauration morphologique sur les habitats. Il peut aussi être statistique (Lamouroux et al., 2018) : cette approche simplifiée permet d'estimer les distributions statistiques des variables hydrauliques dans le tronçon, s'applique aux écoulements complexes (Girard, Lamouroux & Mons, 2014), mais ne permet la cartographie des habitats hydrauliques. D'autre part, le modèle de préférences hydrauliques décrit la variation d'abondance des organismes en fonction des habitats hydrauliques, en se basant sur des observations de terrain à l'échelle du microhabitat (i.e. une échelle suffisamment petite pour refléter l'environnement hydraulique de l'individu ; Jowett, 2003 ; Shearer et al., 2015). Plus précisément, il attribue à chaque taxon, groupe de taxons ou stade de vie, une valeur d'habitat qui dépend des caractéristiques hydrauliques au sein de chaque maille du modèle hydraulique. Les préférences hydrauliques des organismes aquatiques varient en fonction du contexte environnemental (Leftwich, Angermeier & Dolloff, 1997 ; Rempel, Richardson & Healey, 2000), mais présentent néanmoins un bon degré de transférabilité spatiotemporelle (Lamouroux et al., 2013 ; Plichard et al. 2020 ; Forcellini et al. 2022). Des modèles de préférences hydrauliques ont été développés pour des dizaines de taxons de poissons (Dunbar, Alfredsen & Harby, 2012 ; Plichard et al., 2020) et de macroinvertébrés dans les cours d'eau de basse altitude (Dolédec et al., 2007 ; Mérigoux et al., 2009 ; Dunbar et al., 2012 ; Forcellini et al., 2022). Ces modèles faisaient défaut dans les cours d'eau alpins, souvent apiscicoles, et présentant des conditions environnementales particulières. Pour pallier ce manque, Becquet et al. (under review) ont développé des modèles de préférences hydrauliques sur les taxons dominants des cours d'eau alpins. En particulier, 17 taxons répondaient significativement à la contrainte au fond et avaient des réponses cohérentes entre les différents types de rivières alpines (i.e. avec et sans influence glaciaire). Ces modèles de préférences hydrauliques développés sur les macroinvertébrés alpins sont particulièrement intéressants pour faciliter l'estimation des débits écologiques en rivière apiscicole.

Par ailleurs, les retours d'expérience concernant les effets écologiques des réductions des débits liés aux prélèvements (Dewson, James & Death, 2007 ; Kuriqi et al., 2021) et/ou de restauration des débits écologiques dans les cours d'eau (Lamouroux et al., 2015a) sont rares, notamment en raison de l'absence généralisée de description des états initiaux et du besoin d'efforts d'échantillonnages sur le long terme. Par exemple, Jesús et al. (2004) ont observé une réduction de la richesse en macroinvertébrés à l'aval d'une petite centrale hydroélectrique en raison d'une modification du régime hydrologique, et Quadroni et al. (2016) ont mis en évidence une altération des communautés benthiques après les vidanges des sédiments d'une centrale alpine. Il est néanmoins difficile de tirer des leçons générales des

quelques retours d'expérience, notamment en raison de l'absence de description des changements hydrauliques dans la plupart des études de cas (Gillespie et al., 2015).

Dans ce contexte, les cours d'eau alpins sont à la fois concernés par le manque de modèles d'habitats hydrauliques spécifiques et le manque de retours d'expérience sur les effets des modifications de débits. L'objectif principal de cette étude est d'illustrer la mise en œuvre de nouveaux modèles d'habitats hydrauliques spécifiques aux cours d'eau alpins. Un objectif secondaire est d'évaluer la part de l'habitat hydraulique dans l'explication des changements de communautés observées pendant trois ans, avant et après la mise en place d'une petite centrale hydroélectrique d'altitude sur le torrent de l'Arvan (Savoie). Ainsi, et avec toutes les réserves d'un suivi couvrant une courte période, cette étude contribue également à enrichir les retours d'expérience sur les impacts écologiques des petites centrales hydroélectriques.

2. Méthodes

2.1. Site d'application de l'Arvan : aménagement hydroélectrique et sites d'échantillonnages biologiques

La petite centrale hydroélectrique de Saint-Jean-d'Arves se situe sur le torrent de l'Arvan, dans le massif des Grandes Rousses, en Savoie, dont le bassin-versant culmine à 3,465 m d'altitude au pic de l'Étendard. Les travaux de construction de l'ouvrage ont débuté en 2017, pour une mise en service en mars 2019. Avec une prise d'eau située à 1,423 m d'altitude et une restitution située à 1,292 m d'altitude, cette centrale de haute-chute présente un dénivelé de 131 m, avec une conduite forcée de 3.1 km. Le débit réservé dans le tronçon court-circuité par la prise d'eau est modulé sur l'année : il est de $0.16 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ de mai à août, et de $0.27 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ de septembre à avril. Le débit d'équipement (maximum prélevé) est de $3 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$, et le débit d'armement est de $0.15 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$. Nous avons étudié deux sites localisés 800 m à l'amont (AMONT_Z10) et 550 m à l'aval (AVAL_Z11, dans le tronçon court-circuité) de la prise d'eau (Figure 1), dont les superficies de bassins-versants sont de 47.1 km^2 et 49.5 km^2 , respectivement. Les sites étudiés sont caractérisés par des températures faibles (e.g. moyenne de $7.9^\circ\text{C} \pm 3.5^\circ\text{C}$ pour AMONT_Z10), une forte turbidité (e.g. moyenne de $353 \text{ NTU} \pm 794 \text{ NTU}$ pour AVAL_Z11), ainsi que des fortes concentrations en oxygène dissous (Tableau 1).

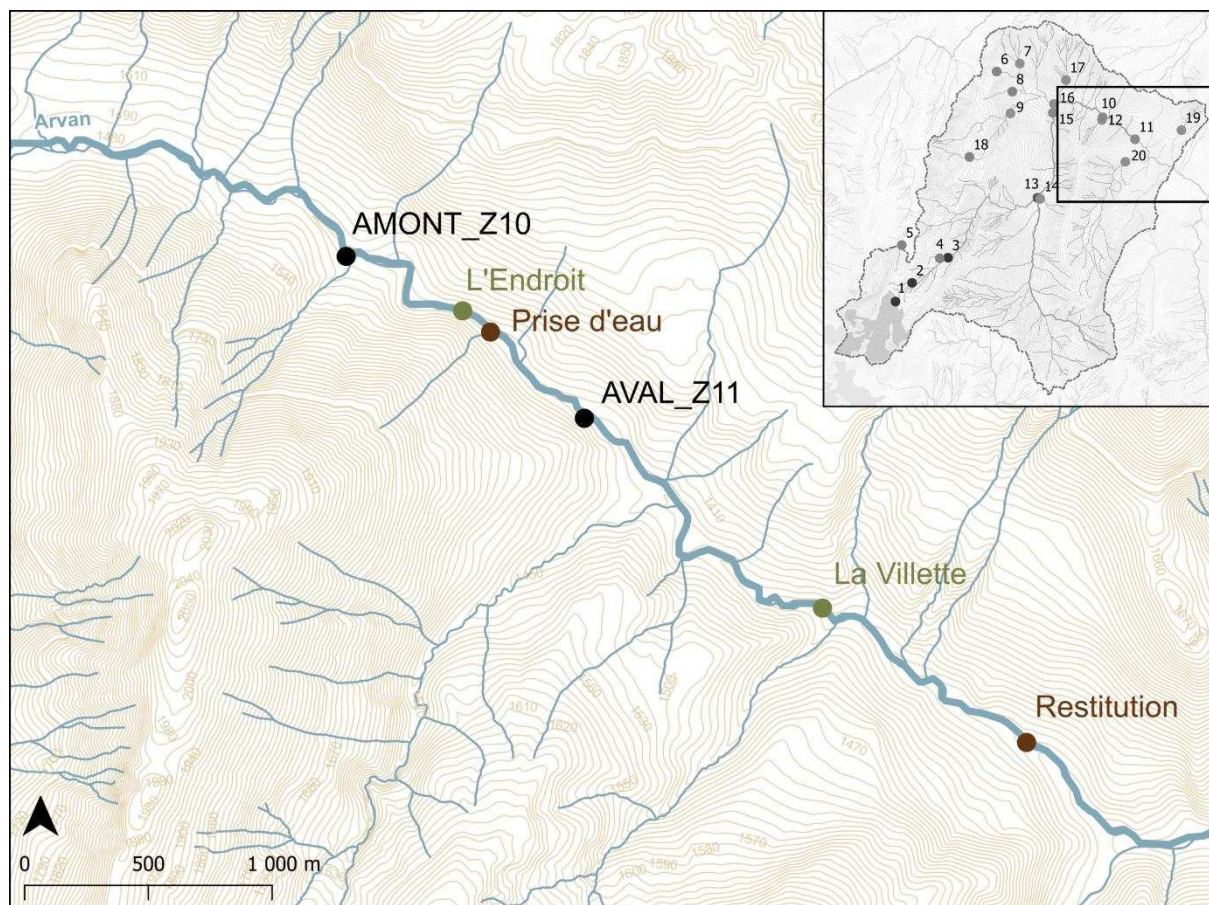


Figure 1 : Localisation de la centrale hydroélectrique de Saint-Jean-d'Arves (prise d'eau et restitution), des deux sites d'échantillonnages biologiques AMONT_Z10 et AVAL_Z11, et des deux stations hydrologiques La Vilette et L'Endroit, le long du torrent de l'Arvan. La carte du bassin-versant est issue de Becquet et al., in press.

2.2. Échantillonnages des macroinvertébrés

Afin de caractériser l'évolution des communautés de macroinvertébrés à l'amont et à l'aval de la prise d'eau, 13 campagnes d'échantillonnages (trois avant la date de mise en service de la centrale, et 10 après) ont eu lieu au niveau des deux sites AMONT_Z10 et AVAL_Z11 entre le 25/05/2018 et le 20/09/2021 à différentes saisons (Figure 2b). À chaque campagne et au niveau de chaque site, cinq prélèvements Surbers (0.05 m², taille de maille 250 µm) ont été réalisés à intervalles réguliers le long d'un tronçon de 100 m. Les échantillons ont été fixés et conservés dans de l'éthanol à 96%. Au laboratoire, les échantillons ont été rincés à travers des tamis de 2 mm, 500 µm et 250 µm, puis ils ont été triés manuellement sous une loupe binoculaire (Leica MZ 125). Les macroinvertébrés ont été identifiés sous une loupe binoculaire à fort grossissement (Leica M 205C, grossissement 160X). La majorité des individus appartenant aux ordres Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera et Coleoptera ont été identifiés au genre ou à l'espèce, tandis que la majorité des individus appartenant à l'ordre Diptera ont été identifiés à la famille ou à la sous-famille. Quelques taxons, tels que Cyclopoida, Nematoda ou

Oligochaeta, n'ont pas été précisément identifiés. La liste des références utilisées pour l'identification des macroinvertébrés est disponible en Appendice S1 (Annexe 4).

Tableau 1 : Caractéristiques environnementales des sites étudiés. Les valeurs de pentes et de pourcentages de couverture glaciaire dans le bassin-versant (GCC) sont issues de Becquet et al., in press. La physico-chimie de l'eau a été mesurée à chaque campagne (n = 13) et au niveau de chaque site. Les appareils de mesure sont indiqués dans Becquet et al., in press.

Sites	GCC (%)	Pente (°)	Température (°C)	Turbidity (NTU)	Oxygène (mg L ⁻¹)	Conductivité (µS/cm ²)	pH (-)
AMONT_Z10	4.4	5	7.9 ± 3.5 [1.2 – 12.4]	177 ± 255 [5.0 – 795]	9.7 ± 0.8 [8.5 – 11.3]	380 ± 151 [43.2 – 559]	8.1 ± 0.4 [7.3 – 8.6]
AVAL_Z11	4.2	6	8.1 ± 4.0 [0.8 – 13.4]	353 ± 794 [5.8 – 2,842]	9.7 ± 1.0 [8.6 – 11.5]	411 ± 108 [269 – 554]	8.1 ± 0.4 [7.3 – 8.7]

2.3. Modèles d'habitat hydraulique : principe et mesures sur l'Arvan

Afin d'évaluer l'impact attendu de l'aménagement sur les habitats hydrauliques disponibles pour les macroinvertébrés dans le tronçon court-circuité, nous avons utilisé le modèle d'habitat statistique FSTress (<https://ecoflows.inrae.fr/software>). Parmi les modèles d'habitats statistiques disponibles, le logiciel FSTress modélise la distribution en fréquence, au sein du tronçon de cours d'eau considéré, des contraintes au fond locales (i.e. des forces exercées par l'eau au fond du lit) en fonction du débit. Le couplage de cette information hydraulique avec des modèles de préférences biologiques des taxons pour la contrainte au fond locale permet d'associer à chaque débit × taxon une valeur d'habitat hydraulique (VH, note entre 0 et 1 ; Lamouroux et al., 1992 ; Méricoux et al., 2015). La contrainte au fond est la variable hydraulique qui explique généralement le mieux la sélection des microhabitats hydrauliques par les macroinvertébrés (Statzner & Müller, 1989 ; Becquet et al., under review ; Forcellini et al., 2022), c'est pourquoi nous avons utilisé cette variable.

Afin d'obtenir les données d'entrées nécessaires à l'application de FSTress sur l'Arvan (i.e. débit, largeur mouillée et hauteur d'eau moyennes du tronçon à deux débits différents ; Lamouroux et al., 1992 ; voir les valeurs dans le Tableau 2), deux campagnes de mesures ont été réalisées : le 03/10/2018 et le 27/05/2019. À chaque campagne et au niveau de chaque site, des largeurs mouillées ont été mesurées sur 10 transects régulièrement répartis le long du tronçon, et des hauteurs d'eau régulièrement espacées le long des transects ont été mesurées sur un total de 113 à 233 points, suivant le protocole du logiciel Estimhab couramment utilisé pour l'estimation de débits écologiques (<https://ecoflows.inrae.fr/estimhab>).

Tableau 2 : Débits mesurés (jaugeages) et données d'entrées pour le modèle d'habitat hydraulique FSTress.

	03/10/2018			27/05/2019		
Sites	Débit (m ³ s ⁻¹)	Largeur moyenne (m)	Hauteur moyenne (m)	Débit (m ³ s ⁻¹)	Largeur moyenne (m)	Hauteur moyenne (m)
AMONT_Z10	0.25	8.25	0.15	2.89	10.73	0.35
AVAL_Z11	0.14	5.50	0.20	4.47	8.85	0.40

2.4. Caractérisation hydrologique des sites d'échantillonnages biologiques de l'Arvan

2.4.1. Débits observés aux stations hydrologiques

Afin de caractériser le régime hydrologique de l'Arvan, nous disposons de débits mesurés au niveau de deux stations hydrologiques (Figure 1). Pour la première (La Villette à Saint-Jean-d'Arves, W1055020), située à l'aval de la prise d'eau (i.e. dans le tronçon court-circuité actuel), nous avons utilisé une chronique disponible de débits journaliers mesurés avant aménagement, allant du 20/07/2000 au 19/01/2016 (débits notés *Q_villette_obs* ci-après), qui contient des données manquantes et des incertitudes de mesures (<https://hydro.eaufrance.fr>), notamment en période de gel (typiquement de décembre à février). Pour la deuxième station (L'Endroit, W1055030), située à l'amont de la prise d'eau, nous disposons d'une chronique de débits journaliers mesurés du 01/02/2020 au 22/05/2022 (*Q_endroit_obs*), sans données manquantes.

2.4.2. Simulations hydrologiques au niveau des stations hydrologiques

Le modèle hydrologique semi-distribué J2000 (Krause, 2002 ; Nepal et al., 2014) a été mis en œuvre sur l'ensemble du bassin-versant de l'Arvan pour estimer les débits journaliers au niveau des deux stations hydrologiques La Villette et L'Endroit pour l'ensemble de la période allant du 01/01/1995 au 31/07/2020 (*Q_villette_mod* et *Q_endroit_mod*). Ce modèle hydrologique s'appuie sur un maillage irrégulier composé d'unités de réponse hydrologique (HRU) délimitées par la superposition de données d'altitude, de pente, de relief, d'occupation du sol, de type de sol, d'hydrogéologie et de sous bassins-versants. L'introduction des forçages météorologiques issus de la réanalyse SPAZM d'EDF (Électricité de France) (e.g. température de l'air, précipitations ; Gottardi et al., 2012) et de l'évapotranspiration potentielle journalière (calcul avec la formule de Penmann-Monteith) dans le modèle hydrologique

permet ensuite de quantifier le débit dans une HRU donnée et dans chaque tronçon de rivière. Le modèle J2000 prend en compte la dynamique des glaciers (module ALPGM, Bolibar et al., 2020) et les processus d'accumulation, de stockage et de fonte de la neige. La fonte de la neige repose sur une approche en degrés-jours et un paramètre associé (Hock, 2003). Dans les simulations utilisées dans cette étude, un paramètre de degré-jour pour la neige et la glace a été calibré en utilisant le débit observé à l'exutoire du bassin-versant considéré dans notre étude, c'est-à-dire au niveau de la station de La Villette (Figure 1). Pour la calibration et l'évaluation du modèle, nous avons utilisé les scores d'efficacité de Kling-Gupta (KGE ; Gupta et al., 2009). Les meilleures performances en matière de débits journaliers ont été obtenues avec un facteur degrés-jours de 2.66 mm/°C/d pour la neige et 4 mm/°C/d pour la glace (KGE = 0.7 pour l'année 2011 à La Villette).

Afin de valider les simulations hydrologiques issues du modèle J2000, nous avons utilisé les données d'observation disponibles (bien qu'incertaines) pour nous assurer que le modèle hydrologique reproduit correctement les courbes de débits classés observées sur l'Arvan. Pour cette vérification, nous avons pris en compte l'ensemble des dates pour lesquelles des observations étaient disponibles. Plus précisément, nous avons comparé d'une part les courbes de débits classés de $Q_{\text{villette_mod}}$ et $Q_{\text{villette_obs}}$ du 20/07/2000 au 19/01/2016 avec des données manquantes, et d'autre part les courbes de débits classés de $Q_{\text{endroit_mod}}$ et $Q_{\text{endroit_obs}}$ du 01/02/2020 au 31/07/2020 sans données manquantes.

2.4.3. Débits classés utilisés pour les modèles d'habitats hydrauliques

La structure des communautés de macroinvertébrés observées dans un tronçon de rivière ne résulte pas uniquement du débit du jour d'échantillonnage, mais également de l'historique hydrologique de ce tronçon et de la dynamique des populations. Ainsi, afin de caractériser l'habitat hydraulique disponible pour les macroinvertébrés, nous avons utilisé des débits classés sur une ou plusieurs années. En particulier, les quantiles de bas débits présents plusieurs semaines par an, tels que le Q95 (débit journalier dépassé 95% du temps) ou le Q80 (débit journalier dépassé 80% du temps), ont été utilisés avec succès pour modéliser l'habitat hydraulique des espèces à bas débits et expliquer des impacts écologiques liés aux aménagements (Lamouroux et al., 1999 ; Lamouroux & Olivier, 2015b ; Méricoux et al., 2015). Dans cette étude, nous avons utilisé le Q95, comme dans l'étude de Miguel et al. (2016) concernant les modifications d'habitat des poissons du bassin-versant de la Seine.

Afin de décrire l'hydrologie interannuelle typique des deux sites AMONT_Z10 et AVAL_Z11, avec et sans aménagement, nous avons utilisé les Q95 interannuels calculés sur la plus longue période possible. Pour cela, nous avons utilisé les simulations hydrologiques issues du modèle J2000 (du

01/01/1995 au 31/12/2019), les seules à couvrir une longue période et sans données manquantes. Pour la situation sans aménagement (Q95_naturel), nous avons considéré que : $Q_{\text{endroit_mod}} = Q_{\text{AMONT_Z10}} = Q_{\text{AVAL_Z11}}$, car il n'y a pas d'apports hydrologiques significatifs entre les deux sites AMONT_Z10 et AVAL_Z11. Pour la situation avec aménagement (Q95_influencé), la courbe de débits classés au site AVAL_Z11 a été reconstituée au vu du cahier des charges de la centrale.

Par ailleurs, afin de vérifier si l'hydrologie des périodes d'échantillonnages des macroinvertébrés était particulière, ce qui pourrait également expliquer des différences de structure des communautés observées, nous avons calculé les Q95 à partir des simulations hydrologiques d'une année correspondant à la période d'échantillonnages biologiques (du 01/11/2017 au 31/10/2018 pour les échantillonnages réalisés avant la mise en service de la centrale hydroélectrique (Q95_avant), et du 01/05/2019 au 30/04/2020 pour les échantillonnages réalisés après la mise en service (Q95_après)). Les dates de début et de fin de ces périodes ont été fixées pour couvrir une année entière, tout en prenant en compte la disponibilité des simulations J2000 disponibles (allant jusqu'au 31/07/2020), la date de la mise en service de l'aménagement (03/2019) et les dates d'échantillonnages (Figure 2b).

2.5. Valeurs d'habitats hydrauliques : effet aménagement et différences entre sites

Les VH du site AVAL_Z11 ont été calculées aux Q95_naturel (VH_naturel) et Q95_influencé (VH_influencé) afin d'estimer l'effet attendu de l'aménagement. Par ailleurs, les VH du site AMONT_Z10 ont été calculées au Q95_naturel (VH_AMONT) et comparées avec celles du site AVAL_Z11 (VH_naturel) pour discuter des différences inter-sites. Ces calculs ont été réalisés pour les taxons dont l'abondance totale (toutes dates confondues) était supérieure ou égale à 10 individus, et pour lesquels un modèle de préférences hydrauliques a été développé par Becquet et al. (under review) en cours d'eau alpins ou par Forcellini et al. (2022) dans les cours d'eau de plus basse altitude. Les variations de VH dans le tronçon court-circuité liées à l'aménagement ($\Delta VH_{\text{aménagement}}$) ont été exprimées en variations relatives pour chaque taxon, calculées par :

$$\Delta VH_{\text{aménagement}} = 100 \times \left(1 - \frac{VH_{\text{influencé}}}{VH_{\text{naturel}}} \right).$$

Les taxons modélisés ont ensuite été distingués en trois guildes d'habitat en se basant sur les résultats du site AVAL_Z11 : les rhéophiles+ (ceux dont l'habitat hydraulique est fortement défavorisé par la mise en débit réservé : $\Delta VH_{\text{aménagement}} < -15\%$), les rhéophiles ($0\% > \Delta VH_{\text{aménagement}} \geq -15\%$) et les limnophiles ($\Delta VH_{\text{aménagement}} \geq 0\%$). De la même façon, les variations de VH entre les deux sites au Q95_naturel (ΔVH_{site}) ont été exprimées par :

$$\Delta VH_{\text{site}} = 100 \times \left(1 - \frac{VH_{\text{AMONT}}}{VH_{\text{naturel}}} \right).$$

2.6. Communautés observées sur les sites avant et après aménagement

Afin de caractériser l'évolution des communautés de macroinvertébrés avant et après la mise en service de la centrale hydroélectrique, ainsi que les différences de structure des communautés entre sites, nous avons réalisé une analyse en composantes principales (ACP) d'un tableau des abondances observées des taxons de macroinvertébrés (en colonnes) lors des 26 campagnes (13 dates \times 2 sites, en lignes). Les abondances des taxons par site ont été préalablement transformées en log-abondance ($\log(1+\text{abondance})$), pour se rapprocher de distributions normales. Sur la carte factorielle de l'ACP, les campagnes ont été distinguées en quatre groupes : amont/avant, amont/après, aval/avant, et aval/après, afin de visualiser les effets de l'aménagement et les différences entre sites. Par ailleurs, des graphes montrant les scores des campagnes des quatre groupes au cours du temps ont été établis afin de détecter d'éventuelles synchronies entre les deux sites, suggérant des influences environnementales similaires (effet Moran ; Moran, 1953).

Afin d'apprécier si les variations d'habitats hydrauliques expliquent les effets de l'aménagement et les différences entre sites, les taxons appartenant aux guildes d'habitat rhéophiles+, rhéophiles ou limnophiles ont été identifiés sur la carte factorielle. Par ailleurs, des graphes montrant la moyenne des log-abondances des taxons rhéophiles+, rhéophiles ou limnophiles au cours du temps et entre sites ont été réalisés afin d'apprécier comment les densités de ces guildes ont été affectées par l'aménagement. L'ensemble des analyses ont été effectuées avec le logiciel R (version 3.6.1, R Core Team, 2019), et le package ade4 (Dray, Dufour & Chessel, 2007).

3. Résultats

3.1. Caractérisation hydrologique

3.1.1. Validation des simulations hydrologiques issues du modèle J2000 et régime hydrologique de l'Arvan

Sur l'ensemble des données disponibles (du 20/07/2000 au 19/01/2016, avec données manquantes), les débits simulés par J2000 et ceux observés au niveau de la station hydrologique de la Villette étaient comparables (Appendice S2, Annexe 4), par exemple en termes de débit moyen ($Q_{\text{villette_mod}} = 2.00 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$; $Q_{\text{villette_obs}} = 1.88 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$) ainsi que de quantile de bas débit ($Q95_{\text{villette_mod}} = 0.49 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$; $Q95_{\text{villette_obs}} = 0.41 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$). Il en est de même pour la station de L'Endroit malgré une période d'observation plus courte (Appendice S3, Annexe 4 ; débit moyen

$Q_{\text{endroit_mod}} = 3.19 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$; débit moyen $Q_{\text{endroit_obs}} = 2.79 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$; $Q95_{\text{endroit_mod}} = 1.22 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$; $Q95_{\text{endroit_obs}} = 1.02 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$).

Bien qu'alimenté en partie par l'eau de fonte du glacier de Saint-Sorlin, le torrent de l'Arvan présente, au niveau des sites étudiés, un régime hydrologique dominant de type pluvio-nival, avec une augmentation des débits au printemps (fonte des neiges) et à l'automne (précipitations). À titre d'exemples, des hydrogrammes sont disponibles pour l'année 2013 à La Villette (Appendice S2) (Annexe 4) et pour la période du 01/05/2018 au 01/01/2022 à L'Endroit (Figure 2a). Le débit moyen modélisé du 01/01/1995 au 31/12/2019 au niveau de la station de l'Endroit était de $1.86 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$, avec une forte variabilité journalière (min = $0.24 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$, max = $21.81 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$), à laquelle s'ajoutent des variations infra-journalières liées à la fonte des neiges au printemps et l'influence glaciaire en été, avec des débits pouvant plus que doubler entre le matin et l'après-midi. Par exemple, le 23/05/2020, la station hydrologique de L'Endroit a enregistré un débit passant de $4.07 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ à 7 h, à $9.95 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ à 17 h.

3.1.2. Débits classés utilisés pour les modèles d'habitats hydrauliques

Le $Q95$ interannuel calculé par J2000 sur le plus grand nombre d'années possible (du 01/01/1995 au 31/12/2019) était de $0.40 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$, valeur supérieure aux débits réservés fixés par la centrale hydroélectrique (0.16 ou $0.27 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$, suivant la période de l'année). Avec l'aménagement, l'hydrologie au niveau du site AVAL_Z11 (dans le tronçon court-circuité) est fortement modifiée, comme le montre la courbe des débits classés interannuelle basée sur les simulations du 01/01/1995 au 31/12/2019 (Figure 3, ligne bleue). Le $Q95_{\text{influencé}}$ est égal au débit réservé le plus bas, de $0.16 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$.

La courbe des débits classés pendant la période d'échantillonnages biologiques avant la mise en service de la centrale hydroélectrique (du 01/11/2017 au 31/10/2018) était proche de la courbe des débits classés interannuelle ($Q95_{\text{avant}} = 0.36 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$; Figure 3). En revanche, la courbe des débits classés pendant la période d'échantillonnages après la mise en service de la centrale s'éloigne de la courbe des débits classés interannuelle, avec notamment des débits d'étiage beaucoup plus élevés ($Q95_{\text{après}} = 0.91 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$). Les cinq premières campagnes d'échantillonnages réalisées après la mise en service de la centrale ont donc été réalisées pendant une année globalement plus humide que la moyenne. Néanmoins, les débits restent largement plus faibles dans le tronçon court-circuité que naturellement (Figure 3).

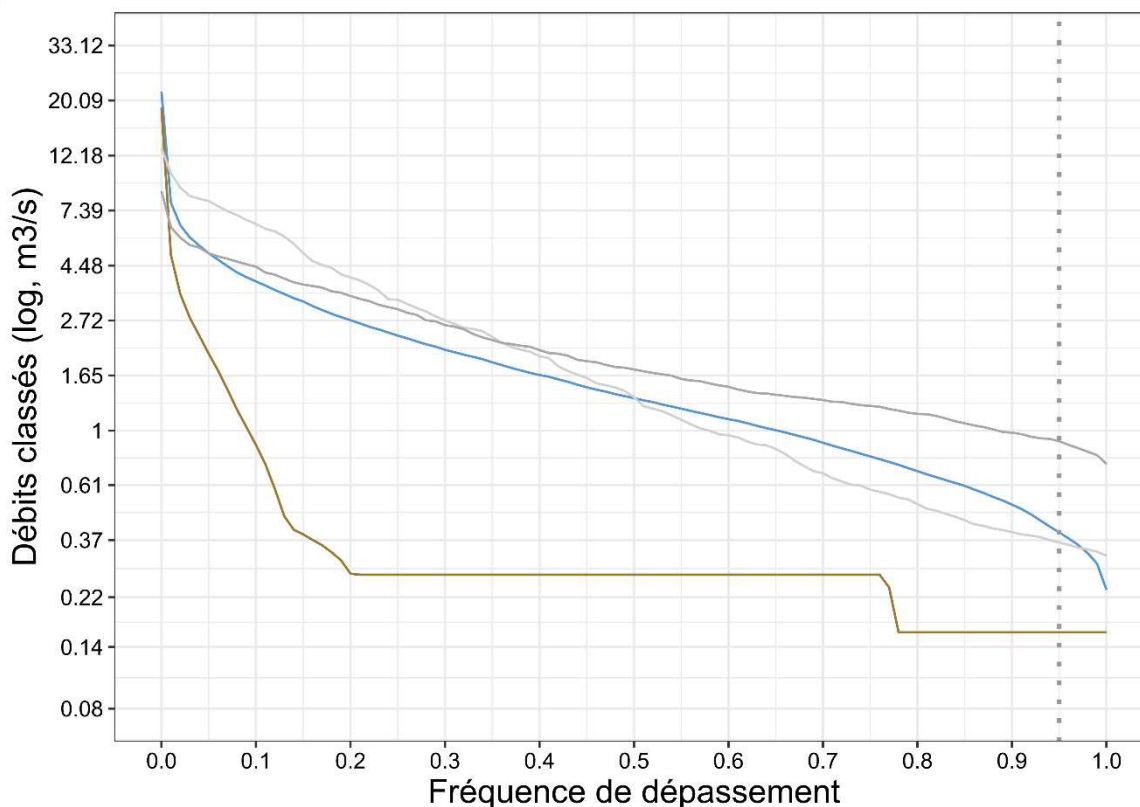


Figure 3 : Comparaison des courbes de débits classés basées sur les simulations issues du modèle hydrologique J2000. En bleu : courbe des débits classés interannuelle (du 01/01/1995 au 31/12/2019) sans aménagement ($Q_{\text{endroit_mod}} = Q_{\text{AMONT_Z10}} = Q_{\text{AVAL_Z11}}$). En marron : courbe des débits classés interannuelle (du 01/01/1995 au 31/12/2019) reconstituée avec aménagement ($Q_{\text{AVAL_Z11}}$). En gris clair : courbe de débits classés sur la période avant mise en service de la centrale hydroélectrique (du 01/11/2017 au 31/10/2018). En gris foncé : courbe de débits classés sur la période après mise en service de la centrale hydroélectrique (du 01/05/2019 au 30/04/2020). Barre verticale : Q_{95} .

3.2. Valeurs d'habitats hydrauliques : effet aménagement et différences entre sites

Au $Q_{95_naturel}$, la vitesse moyenne du tronçon prédite au niveau du site AMONT_Z10 (0.27 m s^{-1}) était légèrement supérieure à celle prédite au niveau du site AVAL_Z11 (0.25 m s^{-1}), et la hauteur moyenne prédite du site AMONT_Z10 (17 cm) était inférieure à celle du site AVAL_Z11 (25 cm). Au $Q_{95_influencé}$, la vitesse moyenne du site AVAL_Z11 baisse à 0.14 m s^{-1} , et sa hauteur moyenne baisse à 21 cm.

Des modèles d'habitats hydrauliques FSTress ont été réalisés sur 16 taxons de macroinvertébrés présents dans le tronçon court-circuité (Tableau 3). Parmi eux, 10 sont basés sur les modèles biologiques de préférences hydrauliques spécifiques des milieux alpins développés par Becquet et al. (under review), et six utilisent par défaut les modèles développés par Forcellini et al. (2022). L'utilisation par défaut des modèles de Forcellini et al. (2022) se justifie par une bonne transférabilité, en général, des modèles de

préférences entre types de cours d'eau (Becquet et al., under review). Néanmoins, les modèles de Forcellini et al. (2022) développés au genre ou à un niveau taxonomique supérieur n'ont pas été nécessairement développés avec les mêmes espèces que celles échantillonnées ici.

Au niveau du site AVAL_Z11, les VH au Q95_naturel étaient comprises entre 0.02 (*Nemoura* spp.) et 0.79 (Orthocladiinae) (moyenne de $0.32 \pm$ écart-type de 0.22). Les variations de VH liées à l'aménagement ($\Delta VH_{\text{aménagement}}$) étaient comprises entre -33.80% et 39.08% (Tableau 3). Sept taxons appartenait à la guildes rhéophiles+ ($\Delta VH_{\text{aménagement}} \leq -15\%$), dont trois Ephemeroptera (*Baetis alpinus* (Pictet, 1843), *Rhithrogena delphinensis* (Sowa & Degrange, 1987) et *Rhithrogena* spp.), trois Diptera (Diamesinae, *Liponeura* spp. et Simuliidae) et *Nemoura* spp. (Plecoptera) (Figure 4, Tableau 3). Cinq taxons appartenait à la guildes rhéophiles ($0\% > \Delta VH_{\text{aménagement}} \geq -15\%$), dont deux Plecoptera (*Leuctra* spp. et *Protonemura* spp.), deux Diptera (Orthocladiinae et Psychodidae) et *Rhyacophila* spp. (Trichoptera). Enfin, les quatre taxons appartenant à la guildes limnophiles ($\Delta VH_{\text{aménagement}} \geq 0\%$) étaient des Diptera (*Corynoneura* spp., *Dicranota* spp., Eriopterini et Tanytarsini).

Tableau 3 : Résultats du modèle d'habitat hydraulique FSTress pour 16 taxons de macroinvertébrés : pertes de VH dans le tronçon court-circuité liées à l'aménagement ($\Delta VH_{\text{aménagement}}$), et variations de VH liées aux sites (ΔVH_{site}). * : modèle de préférences hydrauliques issus de Forcellini et al. (2022).

Guildes d'habitat	Taxons	$\Delta VH_{\text{aménagement}}$ (%)	ΔVH_{site} (%)
Rhéophiles+	<i>Baetis alpinus</i>	-20,38	-10,90
	Diamesinae	-17,96	-9,99
	<i>Liponeura</i> spp.	-23,49	-14,11
	<i>Nemoura</i> spp. *	-33,80	-21,71
	<i>Rhithrogena delphinensis</i>	-32,12	-18,97
	<i>Rhithrogena</i> spp. *	-27,00	-15,82
	Simuliidae	-17,85	-10,41
Rhéophiles	<i>Leuctra</i> spp. *	-12,81	-6,93
	Orthocladiinae *	-8,63	-4,35
	<i>Protonemura</i> spp.	-7,33	-4,80
	Psychodidae *	-12,63	-5,52
	<i>Rhyacophila</i> spp.	-13,23	-7,50
Limnophiles	<i>Corynoneura</i> spp.	20,34	10,25
	<i>Dicranota</i> spp.	20,66	10,36
	Eriopterini *	39,08	19,28
	Tanytarsini	30,66	15,15

Au niveau du site AMONT_Z10, les VH au Q95_naturel étaient comprises entre 0.02 (*Nemoura* spp.) et 0.82 (Orthocladiinae) (moyenne de 0.33 ± 0.22). Les variations de VH liées au site (ΔVH_{site} ; Tableau 3) sont négatives pour les taxons rhéophiles, ce qui indique que ces taxons ont des VH plus fortes dans le site AMONT_Z10. C'est l'inverse pour les espèces limnophiles. Néanmoins, en valeur absolue, les changements de VH liées à l'aménagement atteignent 39% alors que les différences de VH entre sites restent inférieures à 22%.

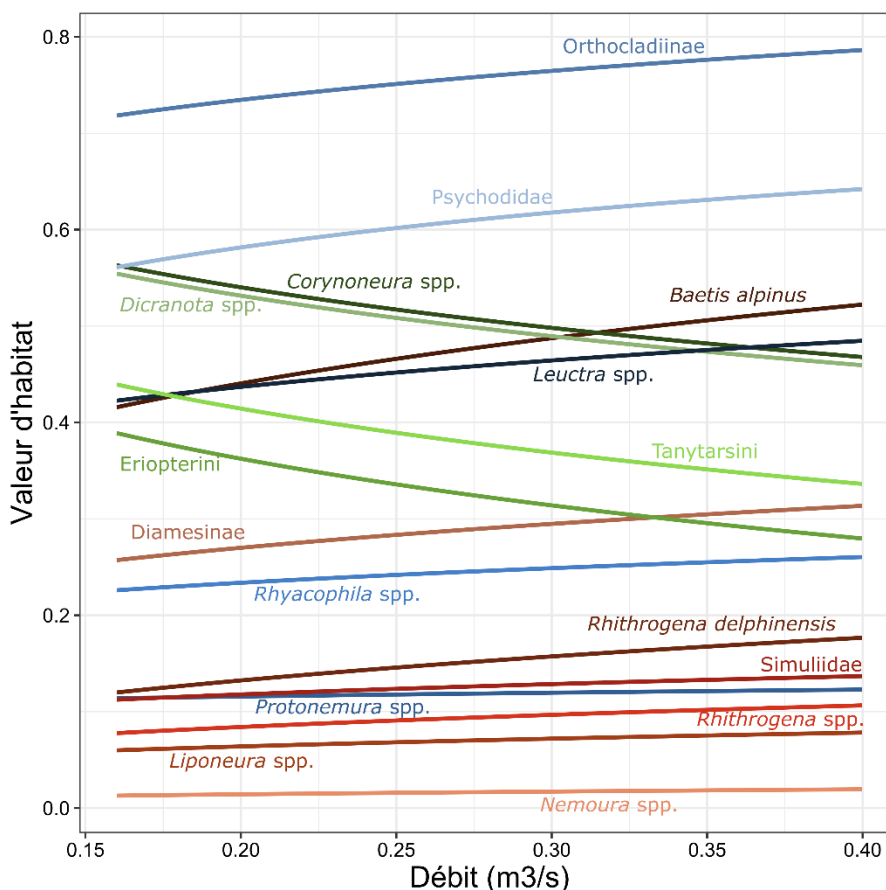


Figure 4 : Résultats issus du modèle d'habitat hydraulique FSTress au niveau du site AVAL_Z11. Évolution des valeurs d'habitats hydrauliques (VH) entre le Q95_influencé et le Q95_naturel pour 16 taxons de macroinvertébrés, distingués en trois guildes d'habitat (rouge : rhéophiles+, bleu : rhéophiles, vert : limnophiles).

3.3. Communautés observées sur les sites avant et après aménagement

Sur les 26 campagnes, 3,297 individus de macroinvertébrés ont été identifiés, appartenant à 97 taxons de 10 ordres différents. L'ordre Diptera était dominant (75% de l'abondance totale, dont 86% de Chironomidae), suivi des ordres Plecoptera (12%), Ephemeroptera (11%) et Trichoptera (0.9%).

Le premier axe de l'ACP explique 32% de la variabilité des communautés observées. Les taxons ont tous des scores négatifs sur l'axe 1 (Figure 5b), indiquant que cet axe reflète essentiellement des différences d'abondances totales entre campagnes (Figure 5a). On observe sur cet axe des différences entre sites et entre avant et après la mise en service de la centrale hydroélectrique. Les abondances observées dans le site AVAL_Z11 (Figure 5a, ellipses marrons) sont plus faibles que dans le site AMONT_Z10 (ellipses bleues), que ce soit avant ou après la mise en service de la centrale. D'autre part, les abondances sont plus faibles après la mise en service de la centrale (Figure 5a, ellipses claires) qu'avant (ellipses foncées), que ce soit dans le site AMONT_Z10 ou AVAL_Z11. Les variations temporelles des scores des sites AMONT_Z10 et AVAL_Z11 sur ce premier axe (Figure 2b) semblent synchrones, et peu liées aux saisons (e.g. les échantillonnages en mai peuvent avoir des scores très différents). Les moyennes de log-abondances par guildes (rhéophiles+, rhéophiles ou limnophiles) sur les sites AMONT_Z10 (Figure 2c) et AVAL_Z11 (Figure 2d) confirment une synchronie partagée par les deux sites, liée en particulier aux variations d'abondances (également synchrones) des guildes rhéophiles+ et rhéophiles. On note également que les taxons rhéophiles sont moins abondants que les autres, en particulier dans le site AMONT_Z10 (Figure 2c).

Le deuxième axe de l'ACP explique 13.7% de la variabilité des communautés observées. Contrairement à l'axe 1, cet axe ne sépare pas les deux sites amont/aval ni les périodes avant/après mise en service de la centrale (Figure 5a), et reflète donc des différences de structure des communautés temporelles, entre campagnes. Les campagnes avec des scores positifs ont des abondances plus fortes de Simuliidae et *Rhithrogena* spp. et moins fortes de Diamesinae et *Leuctra* spp., et inversement pour les campagnes avec des scores négatifs. Les variations temporelles des scores des sites AMONT_Z10 et AVAL_Z11 sur ce deuxième axe (Figure 2e) semblent également synchrones, mais, pour cet axe, sont influencées par les saisons (e.g. scores plutôt négatifs pour les campagnes d'hiver, et positifs pour les campagnes d'été).

Les taxons appartenant à la guildes rhéophiles+ (en rouge sur les Figures 4 et 5b), rhéophiles (en bleu) ou limnophiles (en vert) ont été identifiés sur la carte factorielle de l'ACP (Figure 5b). Les trois guildes contribuent aux variations d'abondances globales décrites par l'axe 1, avec un poids moindre de la guildes des limnophiles. En revanche, ce sont surtout les taxons rhéophiles+, puis les rhéophiles, qui influencent les variations sur le second axe. Néanmoins, les scores de ces taxons sur l'axe 2 peuvent être opposés, à l'image des scores opposés des taxons Diamesinae et Simuliidae, qui appartiennent tous les deux à la guildes rhéophiles+.

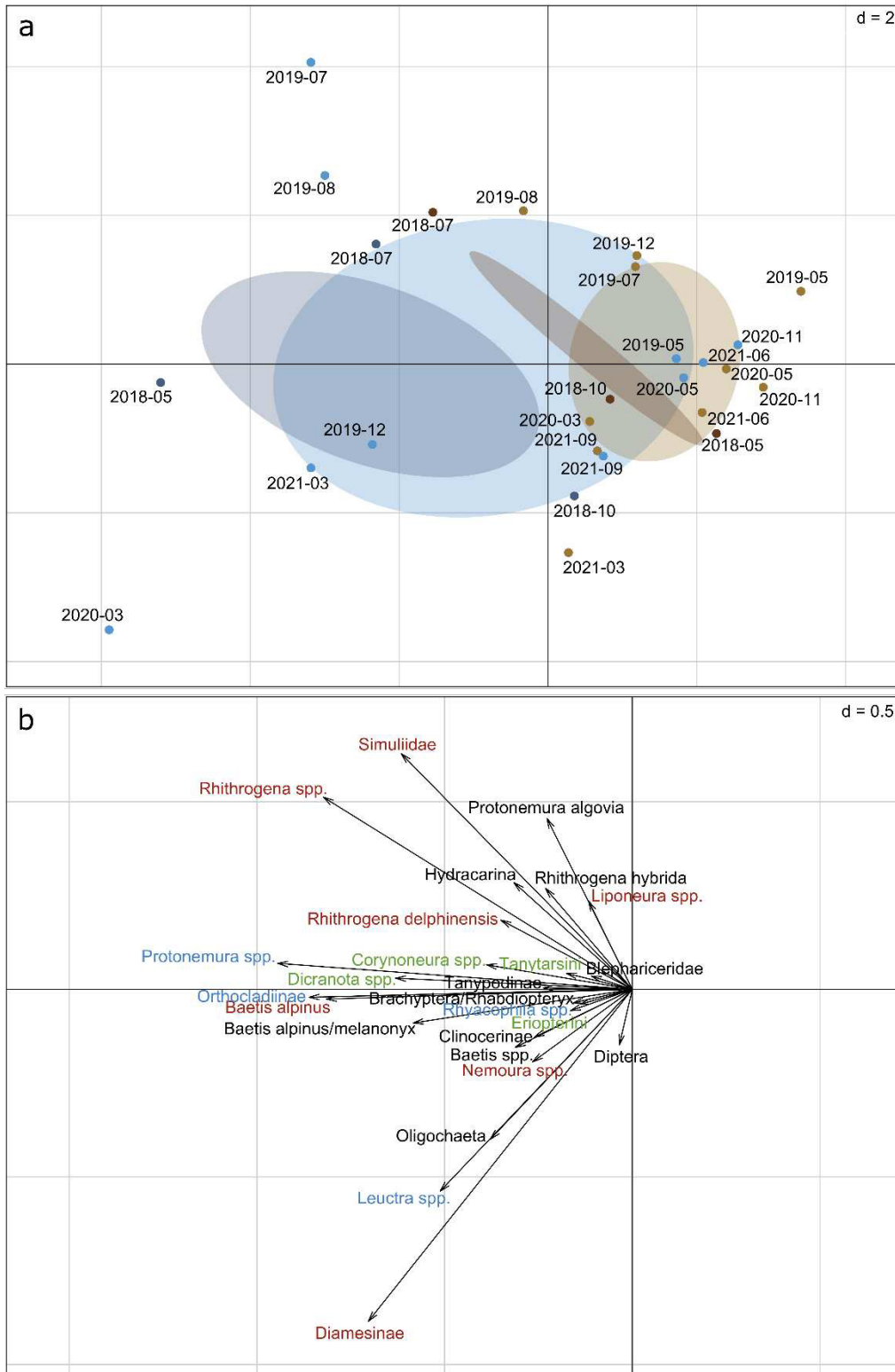


Figure 5 : Résultats de l'ACP. (a) Carte factorielle des campagnes avec ellipses par groupes amont/avant (bleu foncé), amont/après (bleu clair), aval/avant (marron foncé) et aval/après (marron clair). (b) Carte factorielle des taxons de macroinvertébrés dont la valeur absolue des scores est supérieure ou égale à 0.1 sur au moins un axe. La couleur des taxons indique leur guildes d'habitat (rouge : rhéophiles+, bleu : rhéophiles, vert : limnophiles).

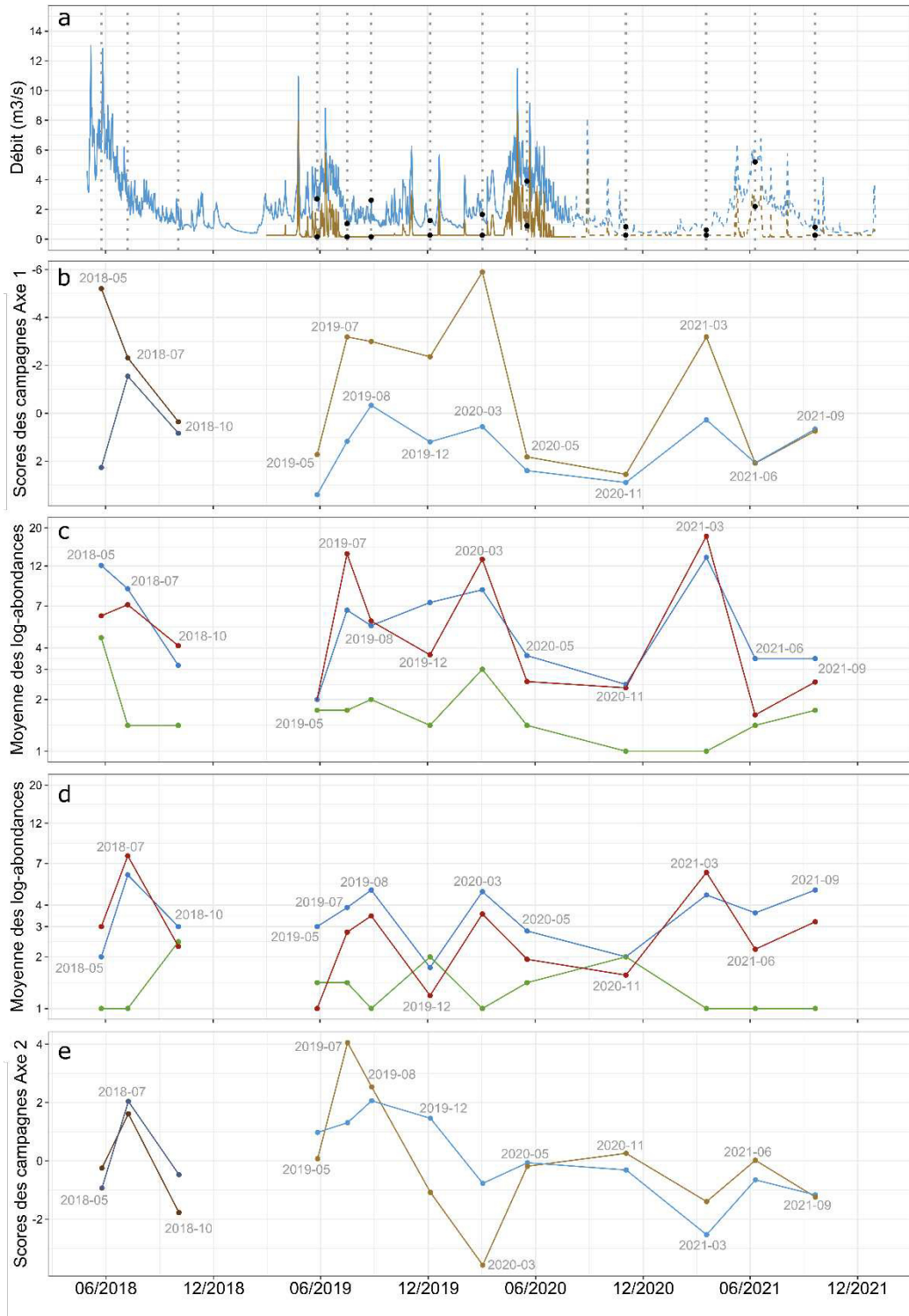


Figure 2 : (a) Hydrogramme des simulations issues du modèle hydrologique J2000 (ligne bleue pleine, $Q_{\text{endroit_mod}}$, du 01/05/2018 au 31/07/2020) et des débits observés au niveau de la station hydrologique de L'Endroit (ligne bleue en pointillés, $Q_{\text{endroit_obs}}$, du 31/07/2020 au 01/01/2022). Lignes marron : hydrologie influencée correspondante reconstituée dans la station aval. Les barres verticales indiquent les dates d'échantillonnages, et les points noirs les débits associés. (b) Scores des campagnes sur l'axe 1 de l'ACP en fonction du temps ; les couleurs correspondent aux groupes de campagnes (bleu foncé : amont/avant, bleu clair : amont/après, marron foncé : aval/avant, marron clair : aval/après). Les scores sur cet axe ont été inversés, afin que les scores positifs correspondent aux abondances fortes. (c) et (d) Moyennes des log-abondances par guildes d'habitat (rouge : rhéophiles+, bleu : rhéophiles, vert : limnophiles) au cours du temps au niveau des sites AMONT_Z10 (c) et AVAL_Z11 (d). (e) Scores des campagnes sur l'axe 2 de l'ACP en fonction du temps, avec les mêmes codes couleurs que pour l'axe 1.

4. Discussion

4.1. Synthèse

Cette étude illustre la mise en œuvre de nouveaux modèles d'habitats hydrauliques spécifiques aux cours d'eau alpins. L'application du modèle d'habitat statistique FSTress, qui modélise les distributions de contraintes au fond à différents débits sur le tronçon, avec les modèles biologiques alpins de Becquet et al. (under review), peut être faite avec des mesures de terrain peu coûteuses réalisées à deux débits différents. Ces modélisations d'habitats hydrauliques permettent de prendre en compte les exigences d'habitats des espèces aquatiques dans les études d'impact environnemental liées aux ouvrages et/ou aux modifications de débits, et de mieux interpréter les retours d'expérience d'aménagements ou de restaurations.

Sur l'étude de cas de l'Arvan, l'analyse de la structure des communautés met en évidence, par ordre d'importance, (1) une abondance totale plus faible dans la station aval (située dans le tronçon court-circuité) quelle que soit la période (avant ou après la mise en service de la centrale hydroélectrique), (2) des variations temporelles synchrones entre l'amont et l'aval de la prise d'eau, et (3) une baisse relative des abondances dans les deux sites étudiés, après la mise en service de l'aménagement.

L'application des modèles d'habitats hydrauliques sur le torrent alpin de l'Arvan indique que les différences liées à la mise en débit réservé sont modérées (variations d'habitats entre 0 et 39% suivant les taxons), mais supérieures aux différences observées entre sites. Ainsi, les variations hydrauliques peuvent expliquer les plus faibles abondances dans la station aval après la mise en service de la centrale, mais pas celles observées avant la mise en service. Les guildes d'habitat rhéophiles pèsent de façon synchrone dans les variations d'abondances totales associées au premier axe de l'ACP, mais pas dans les changements de structure associés au second axe.

4.2. Des différences entre sites inexplicables : a-t-on un vrai « avant » ?

Les différences claires d'abondances entre les deux sites étudiés, aussi bien avant qu'après la mise en service de la centrale, ne peuvent pas être expliquées par des différences d'habitats hydrauliques entre les sites. En effet, les différences d'habitats hydrauliques entre sites sont moins importantes que celles liées à l'aménagement. À débit comparable, l'écoulement est un peu plus rapide et moins profond dans le site amont, pouvant expliquer par exemple que c'est en particulier dans le site amont que les

taxons rhéophiles sont plus abondants que les limnophiles (Figure 2c, 2d). Néanmoins, ces différences restent faibles.

Les différences d'abondances entre sites avant la mise en service de la centrale sont probablement expliquées par un effet des travaux, qui ont commencé en 2017, soit avant l'ensemble des échantillonnages biologiques. Bien que temporaires, les travaux de construction de la centrale ont pu engendrer des perturbations directes (engins de chantier) et indirectes (transport solide, variations de débits) perturbant les communautés benthiques de la station aval. Par exemple, les fortes concentrations en sédiments fins induisent une turbidité de l'eau importante, qui est généralement défavorable pour l'ensemble des espèces de macroinvertébrés (Becquet et al., in press ; Castella et al., 2001).

4.3. Des différences entre sites probablement dues à la centrale

Concernant les différences d'abondances entre les deux sites après mise en service de la centrale, il est probable qu'elles soient en partie dues à la réduction des débits. En effet, la réduction concerne particulièrement les guildes rhéophiles (Figure 2b, 2c). Néanmoins les limnophiles ne semblent pas être favorisés. Ainsi, un effet temporaire des travaux encore visible après la mise en service de la centrale n'est pas à exclure. Cette difficulté de trancher n'est pas propre à l'étude de cas de l'Arvan, car les suivis d'aménagement ou de restauration sont souvent caractérisés par un manque d'anticipation (Morandi et al., 2014 ; Lamouroux et al., 2015a) et un nombre de campagnes insuffisant avant et après restauration (manque général de suivis long-terme). La poursuite des suivis sur l'Arvan pourra permettre de mieux identifier la part des effets transitoires liés aux travaux, par rapport à la part des effets liés à la réduction des débits.

Par ailleurs, d'autres facteurs que l'hydraulique pourraient également contribuer aux baisses de densités à l'aval après la mise en service de la centrale, comme les altérations du régime thermique (Olden & Naiman, 2010) ou les opérations d'entretien de la centrale. Bien que ponctuelles, ces opérations peuvent avoir des conséquences importantes sur la biodiversité aquatique (Quadroni et al., 2016 ; Gabbud et al., 2019). La poursuite des suivis pourrait également permettre de mieux identifier ces effets.

4.4. Des variations temporelles synchrones entre campagnes : effets probables de l'environnement

Au-delà des différences de communautés observées entre sites et entre périodes (avant/après), de fortes variations temporelles dans la structure des communautés de macroinvertébrés sont observées entre les campagnes. Ces variations semblent synchrones entre les sites amont et aval, suggérant des effets environnementaux communs (Moran, 1953). Bien que le nombre réduit de campagnes ne permette pas, à ce stade, d'identifier précisément les causes de ces variations, il est probable que les caractéristiques hydrologiques et thermiques pendant ou précédent les campagnes soient responsables de ces variations.

Les variations sur le premier axe de l'ACP correspondent à des variations d'abondances globales qui semblent particulièrement synchrones avec les variations d'abondances des guildes rhéophiles, et ne sont pas saisonnières. Ainsi, elles ont probablement une origine hydrologique dont les détails restent à approfondir. Par ailleurs, les variations sur le second axe de l'ACP semblent liées aux saisons, avec des abondances plus grandes de *Diamesinae* et *Leuctra* spp. en hiver, et plus faibles de *Simuliidae* et *Rhithrogena* spp.. Les deux premiers taxons étant inféodés aux eaux plus froides, cela suggère un effet des variations du régime thermique.

L'importance des variations temporelles liées à l'environnement renforce également la nécessité d'avoir des chroniques de suivis sur le long-terme, afin de bien identifier les effets des aménagements ou de restauration (Cauvy-Fraunié et al., 2020). Elle rappelle plus généralement l'importance d'étudier, en plus des variations de bas débits, l'ensemble des variations de régimes hydrologiques et thermiques dans les études de débits écologiques (Lamouroux et al., 2018). Néanmoins, dans le cas présent de l'Arvan, le régime de hautes eaux et la température de l'eau sont probablement peu influencés par l'aménagement.

4.5. Applications et perspectives

Cette étude est la première à mettre en œuvre des modèles d'habitats hydrauliques spécifiques aux rivières alpines, en se basant sur les macroinvertébrés et les contraintes au fond de leurs microhabitats. Les modèles hydrauliques utilisés ici ont été validés sur une large gamme de cours d'eau de 1 m à 30 m de large. De même, les modèles biologiques utilisés ici sont transférables sur une large gamme de cours d'eau alpins ou de basse altitude. Enfin, les modèles seront rapidement diffusés avec le logiciel d'habitats HABBY (<https://habby.wiki.inrae.fr/>), dont une prise en main est proposée lors des

formations annuelles organisées par l'Office Français de la Biodiversité et INRAE sur le thème des débits écologiques. Ainsi, notre approche est applicable sur l'ensemble des cours d'eau alpins et pourra faciliter l'estimation des débits écologiques en rivière apiscicole. Ces nouveaux modèles d'habitats hydrauliques pourront également être utilisés afin de prévoir les effets attendus du changement climatique (et des modifications hydrologiques associées) sur la quantité et qualité des habitats hydrauliques disponibles pour la faune benthique. Ce dernier point permettra ainsi d'intégrer les effets du changement climatique dans les scénarios de gestion des petites centrales hydroélectriques d'altitude.

Remerciements

Nous remercions Anne Dos Santos pour son soutien, et Bertrand Launay, Julien Barnasson et Guillaume Le Goff pour leur aide sur le terrain et pour l'identification des macroinvertébrés. Cette étude a été soutenue par l'Agence de l'Eau Rhône Méditerranée Corse, la Région Auvergne-Rhône-Alpes (projet BERGER), l'Observatoire des Sciences de l'Univers de Grenoble, la LTSER Zone Atelier Bassin du Rhône, et l'EUR H2O Lyon.

Références

- Arthington A.H., Bhaduri A., Bunn S.E., Jackson S.E., Tharme R.E., Tickner D., et al. (2018). The Brisbane Declaration and global action agenda on environmental flows (2018). *Frontiers in Environmental Science* 6, 45. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2018.00045>
- Becquet J., Lamouroux N., Condom T., Gouttevin I., Forcellini M., Launay, B., et al. (in press). Macroinvertebrate distribution associated with environmental variables in alpine streams. *Freshwater Biology*.
- Becquet J., Lamouroux N., Forcellini M., Cauvy-Fraunié S. (under review). Modelling macroinvertebrate hydraulic preferences in alpine streams.
- Bolibar J., Rabatel A., Gouttevin I., Galiez C., Condom T. & Sauquet E. (2020). Deep learning applied to glacier evolution modelling. *The Cryosphere* 14, 565–584. <https://doi.org/10.5194/tc-14-565-2020>
- Castella E., Adalsteinsson H., Brittain J.E., Gislason G.M., Lehmann A., Lencioni V., et al. (2001). Macrobenthic invertebrate richness and composition along a latitudinal gradient of European glacier-fed streams. *Freshwater Biology* 46, 1811–1831. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00860.x>

- Cauvy-Fraunié S., Trenkel V.M., Daufresne M., Maire A., Capra H., Olivier J.-M., et al. (2020). Interpretation of interannual variability in long-term aquatic ecological surveys. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 77, 894–903. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2019-0146>
- Dewson Z.S., James A.B.W. & Death R.G. (2007). A review of the consequences of decreased flow for instream habitat and macroinvertebrates. *Journal of the North American Benthological Society* 26, 401–415. <https://doi.org/10.1899/06-110.1>
- Dolédec S., Lamouroux N., Fuchs U. & Méricoux S. (2007). Modelling the hydraulic preferences of benthic macroinvertebrates in small European streams. *Freshwater Biology* 52, 145–164. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01663.x>
- Dray S., Dufour A.B., Chessel D. (2007). The ade4 package - II: two-table and K-table methods. *R News* 7, 47–52.
- Dunbar M.J., Alfredsen K. & Harby A. (2012). Hydraulic-habitat modelling for setting environmental river flow needs for salmonids. *Fisheries Management and Ecology* 19, 500–517. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2011.00825.x>
- Forcellini M., Plichard L., Dolédec S., Méricoux S., Olivier J.-M., Cauvy-Fraunié S., et al. (2022). Microhabitat selection by macroinvertebrates: generality among rivers and functional interpretation. *Journal of Ecohydraulics* 7, 28–41. <https://doi.org/10.1080/24705357.2020.1858724>
- Füreder L., Schutz C., Wallinger M. & Burger R. (2001). Physico-chemistry and aquatic insects of a glacier-fed and a spring-fed alpine stream. *Freshwater Biology* 46, 1673–1690. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00862.x>
- Gabbud C., Bakker M., Cléménçon M. & Lane S.N. (2019). Hydropower flushing events cause severe loss of macrozoobenthos in alpine streams. *Water Resources Research* 55, 10056–10081. <https://doi.org/10.1029/2019WR024758>
- Gillespie B.R., Desmet S., Kay P., Tillotson M.R. & Brown L.E. (2015). A critical analysis of regulated river ecosystem responses to managed environmental flows from reservoirs. *Freshwater Biology* 60, 410–425. <https://doi.org/10.1111/fwb.12506>
- Ginot V. (1998). Logiciel EVHA. Evaluation de l’habitat physique des poissons en rivière (version2.0). Cemagref Lyon et Ministère de l’Aménagement du Territoire et de l’Environnement, Direction de l’Eau, Paris, France.
- Girard V., Lamouroux N. & Mons R. (2014). Modeling point velocity and depth statistical distributions in steep tropical and alpine stream reaches. *Water Resources Research* 50, 427–439. <https://doi.org/10.1002/2013WR013894>
- Gottardi F., Obléd C., Gailhard J. & Paquet E. (2012). Statistical reanalysis of precipitation fields based on ground network data and weather patterns: Application over French mountains. *Journal of Hydrology* 432–433, 154–167. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2012.02.014>

- Gupta H.V., Kling H., Yilmaz K.K. & Martinez G.F. (2009). Decomposition of the mean squared error and NSE performance criteria: Implications for improving hydrological modelling. *Journal of Hydrology* 377, 80–91. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2009.08.003>
- Hannah D.M., Brown L.E., Milner A.M., Gurnell A.M., McGregor G.R., Petts G.E., et al. (2007). Integrating climate–hydrology–ecology for alpine river systems. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 17, 636–656. <https://doi.org/10.1002/aqc.800>
- Hock R. (2003). Temperature index melt modelling in mountain areas. *Mountain Hydrology and Water Resources* 282, 104–115. [https://doi.org/10.1016/S0022-1694\(03\)00257-9](https://doi.org/10.1016/S0022-1694(03)00257-9)
- Huss M. & Hock R. (2018). Global-scale hydrological response to future glacier mass loss. *Nature Climate Change* 8, 135–140. <https://doi.org/10.1038/s41558-017-0049-x>
- Jesús T., Formigo N., Santos P. & Tavares G.R. (2004). Impact evaluation of the Vila Viçosa small hydroelectric power plant (Portugal) on the water quality and on the dynamics of the benthic macroinvertebrate communities of the Ardena river. *Limnetica* 23, 241–256. <https://doi.org/10.23818/limn.23.21>
- Jowett I.G. (2003). Hydraulic constraints on habitat suitability for benthic invertebrates in gravel-bed rivers. *River Research and Applications* 19, 495–507. <https://doi.org/10.1002/rra.734>
- Khamis K., Brown L.E., Hannah D.M. & Milner A.M. (2016). Glacier-groundwater stress gradients control alpine river biodiversity. *Ecohydrology* 9, 1263–1275. <https://doi.org/10.1002/eco.1724>
- Khamis K., Hannah D.M., Brown L.E., Tiberti R. & Milner A.M. (2014). The use of invertebrates as indicators of environmental change in alpine rivers and lakes. *Science of The Total Environment* 493, 1242–1254. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.02.126>
- Krause P. (2002). Quantifying the impact of land use changes on the water balance of large catchments using the J2000 model. *Physics and Chemistry of the Earth, Parts A/B/C* 27, 663–673. [https://doi.org/10.1016/S1474-7065\(02\)00051-7](https://doi.org/10.1016/S1474-7065(02)00051-7)
- Kuriqi A., Pinheiro A.N., Sordo-Ward A., Bejarano M.D. & Garrote L. (2021). Ecological impacts of run-of-river hydropower plants—Current status and future prospects on the brink of energy transition. *Renewable and Sustainable Energy Reviews* 142, 110833. <https://doi.org/10.1016/j.rser.2021.110833>
- Lamouroux N., Augeard B., Baran P., Capra H., Le Coarer Y., Girard V., et al. (2018). Débits écologiques : la place des modèles d’habitat hydraulique dans une démarche intégrée. *Hydroécologie Appliquée* 20, 1–27. <https://doi.org/10.1051/hydro/2016004>
- Lamouroux N., Gore J.A., Lepori F. & Statzner B. (2015a). The ecological restoration of large rivers needs science-based, predictive tools meeting public expectations: an overview of the Rhône project. *Freshwater Biology* 60, 1069–1084. <https://doi.org/10.1111/fwb.12553>
- Lamouroux N., Mérigoux S., Dolédec S., & Snelder T. H. (2013). Transferability of hydraulic preference models for aquatic macroinvertebrates. *River Research and Applications* 29, 933–937. <https://doi.org/10.1002/rra.2578>

- Lamouroux N. & Olivier J.-M. (2015b). Testing predictions of changes in fish abundance and community structure after flow restoration in four reaches of a large river (French Rhône). *Freshwater Biology* 60, 1118–1130. <https://doi.org/10.1111/fwb.12324>
- Lamouroux N., Olivier J.-M., Persat H., Pouilly M., Souchon Y. & Statzner B. (1999). Predicting community characteristics from habitat conditions: fluvial fish and hydraulics: Fish communities and hydraulics. *Freshwater Biology* 42, 275–299. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1999.444498.x>
- Lamouroux N., Statzner B., Fuchs U., Kohmann F. & Schmedtje U. (1992). An unconventional approach to modeling spatial and temporal variability of local shear stress in stream segments. *Water Resources Research* 28, 3251–3258. <https://doi.org/10.1029/92WR01761>
- Leftwich K.N., Angermeier P.L. & Dolloff C.A. (1997). Factors influencing behavior and transferability of habitat models for a benthic stream fish. *Transactions of the American Fisheries Society* 126, 725–734. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1997\)126<0725:FIBATO>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1997)126<0725:FIBATO>2.3.CO;2)
- Matiu M., Crespi A., Bertoldi G., Carmagnola C.M., Marty C., Morin S., et al. (2021). Observed snow depth trends in the European Alps: 1971 to 2019. *The Cryosphere* 15, 1343–1382. <https://doi.org/10.5194/tc-15-1343-2021>
- Mérigoux S., Forcellini M., Dessaix J., Fruget J.-F., Lamouroux N. & Statzner B. (2015). Testing predictions of changes in benthic invertebrate abundance and community structure after flow restoration in a large river (French Rhône). *Freshwater Biology* 60, 1104–1117. <https://doi.org/10.1111/fwb.12422>
- Mérigoux S., Lamouroux N., Olivier J.-M. & Dolédec S. (2009). Invertebrate hydraulic preferences and predicted impacts of changes in discharge in a large river. *Freshwater Biology* 54, 1343–1356. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02160.x>
- Merritt R.W., Cummins K.W. & Berg M.B. (2017). Trophic Relationships of Macroinvertebrates. In: *Methods in Stream Ecology, Volume 1*. pp. 413–433. Elsevier.
- Miguel C., Lamouroux N., Pella H., Labarthe B., Flipo N., Akopian M., et al. (2016). Altération d’habitat hydraulique à l’échelle des bassins versants: impacts des prélèvements en nappe du bassin Seine-Normandie. *La Houille Blanche* 102, 65–74. <https://doi.org/10.1051/lhb/2016032>
- Milner A.M., Khamis K., Battin T.J., Brittain J.E., Barrand N.E., Füreder L., et al. (2017). Glacier shrinkage driving global changes in downstream systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114, 9770–9778. <https://doi.org/10.1073/pnas.1619807114>
- Moran P. (1953). The statistical analysis of the Canadian Lynx cycle. *Australian Journal of Zoology* 1, 291. <https://doi.org/10.1071/ZO9530291>
- Morandi B., Piégay H., Lamouroux N. & Vaudor L. (2014). How is success or failure in river restoration projects evaluated? Feedback from French restoration projects. *Journal of Environmental Management* 137, 178–188. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2014.02.010>

- Mountain Research Initiative EDW Working Group (2015). Elevation-dependent warming in mountain regions of the world. *Nature Climate Change* 5, 424–430. <https://doi.org/10.1038/nclimate2563>
- Nepal S., Krause P., Flügel W.-A., Fink M. & Fischer C. (2014). Understanding the hydrological system dynamics of a glaciated alpine catchment in the Himalayan region using the J2000 hydrological model. *Hydrological Processes* 28, 1329–1344. <https://doi.org/10.1002/hyp.9627>
- Olden J.D. & Naiman R.J. (2010). Incorporating thermal regimes into environmental flows assessments: modifying dam operations to restore freshwater ecosystem integrity. *Freshwater Biology* 55, 86–107. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02179.x>
- Plichard L., Forcellini M., Le Coarer Y., Capra H., Carrel G., Ecochard R., et al. (2020). Predictive models of fish microhabitat selection in multiple sites accounting for abundance overdispersion. *River Research and Applications* 36, 1056–1075. <https://doi.org/10.1002/rra.3631>
- Quadroni S., Brignoli M.L., Crosa G., Gentili G., Salmaso F., Zaccara S., et al. (2016). Effects of sediment flushing from a small Alpine reservoir on downstream aquatic fauna. *Ecohydrology* 9, 1276–1288. <https://doi.org/10.1002/eco.1725>
- Rempel L.L., Richardson J.S. & Healey M.C. (2000). Macroinvertebrate community structure along gradients of hydraulic and sedimentary conditions in a large gravel-bed river. *Freshwater Biology* 45, 57–73. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2000.00617.x>
- Richter B.D., Baumgartner J.V., Powell J. & Braun D.P. (1996). A method for assessing hydrologic alteration within ecosystems. *Conservation Biology* 10, 1163–1174. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1996.10041163.x>
- Shearer K., Hayes J., Jowett I. & Olsen D. (2015). Habitat suitability curves for benthic macroinvertebrates from a small New Zealand river. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 49, 178–191. <https://doi.org/10.1080/00288330.2014.988632>
- Statzner, B., & Müller, R. (1989). Standard hemispheres as indicators of flow characteristics in lotic benthos research. *Freshwater Biology* 21, 445–459.
- Tharme R.E. (2003). A global perspective on environmental flow assessment: emerging trends in the development and application of environmental flow methodologies for rivers. *River Research and Applications* 19, 397–441. <https://doi.org/10.1002/rra.736>
- Vanham D., Fleischhacker E. & Rauch W. (2009). Impact of snowmaking on alpine water resources management under present and climate change conditions. *Water Science and Technology* 59, 1793–1801. <https://doi.org/10.2166/wst.2009.211>
- Wallace J.B. & Webster J.R. (1996). The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. *Annual Review of Entomology* 41, 115–139. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.41.010196.000555>
- Zarfl C., Lumsdon A.E., Berlekamp J., Tydecks L. & Tockner K. (2015). A global boom in hydropower dam construction. *Aquatic Sciences* 77, 161–170. <https://doi.org/10.1007/s00027-014-0377-0>

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES



Figure 1 : Torrent de l'Arvan (par drone), Saint-Jean-d'Arves, Savoie, 07/12/2019 (F. Chevreux)

1. Les cours d'eau alpins : des écosystèmes particuliers

1.1. Communautés alpines de macroinvertébrés et principaux facteurs de contrôle

Précédemment, les nombreuses études analysant la distribution des communautés alpines de macroinvertébrés en fonction des conditions environnementales se sont basées sur des descripteurs géographiques (e.g. influence glaciaire, altitude ; Jacobsen et al., 2014 ; Scotti et al., 2019), qui intègrent plusieurs variables descriptives de l'habitat local (e.g. turbidité, température). Ainsi, contrairement aux effets indirects des descripteurs géographiques plus larges, la compréhension des effets directs des variables descriptives de l'habitat local sur les macroinvertébrés est essentielle pour prédire leurs réponses aux altérations hydrologiques (Statzner, Gore & Resh, 1988 ; Huang & Frimpong, 2016). C'est pourquoi ma thèse vise à comprendre plus finement les processus qui structurent la distribution spatiale des communautés benthiques à travers l'analyse des variables descriptives de l'habitat local et du microhabitat.

Néanmoins, la première étude de ma thèse (Chapitre 1 partie 1), réalisée à la fois à grande échelle (trois bassins-versants) et forte résolution spatiale (66 sites) a permis de corroborer les résultats des études précédentes, en identifiant des patterns communs de distribution des communautés de macroinvertébrés entre les trois bassins-versants alpins bien qu'avec des couvertures glaciaires différentes (entre 3.3% et 30.4% de couverture glaciaire). Ainsi, nous avons mis en évidence le même pattern longitudinal le long des rivières glaciaires, que ce soit sous des petits (e.g. glaciers du Génepy (1.4 km² en 2015 ; Paul et al., 2020) ou de la Masse (0.2 km²), Vanoise) ou des grands glaciers (e.g. Mer de Glace (29 km²), Arve), qu'observé précédemment, à savoir une augmentation de la richesse taxonomique au fur et à mesure qu'on s'éloigne du glacier (Milner, 1987 ; Milner & Petts, 1994). Conformément au modèle de Milner et al. (2001) (cf. Introduction partie 1.3.2.1.), la sous-famille des Diamesinae (Diptera) a été identifiée comme dominante en sortie de glaciers où les rivières présentent des températures très faibles, des débits estivaux élevés ainsi que des fortes vitesses d'écoulement (Lods-Crozet et al., 2001 ; Füreder & Niedrist, 2020). En s'éloignant du glacier, les taxons *Dictyogenus* spp. (Plecoptera), *Rhithrogena* spp. et *Baetis alpinus* (Pictet, 1843) apparaissent, également associés à ces conditions environnementales typiques des eaux de fonte glaciaire. Encore plus en aval, les conditions environnementales deviennent favorables à la présence de communautés plus diversifiées (augmentation de l' α -diversité), notamment en raison d'une plus faible turbidité, de températures plus élevées et d'une diminution des variations mensuelles de débits. Cela induit une abondance plus élevée des taxons Clinocerinae, *Corynoneura* spp., Simuliidae, Ceratopogoninae et Tanypodinae (Diptera). Par ailleurs, dans les trois bassins-versants que nous avons étudiés, la sous-famille des Orthocladiinae (Diptera) était généralement très abondante quel que soit le type de cours d'eau (glaciaire, pluvio-nival ou source). Les genres *Baetis*, *Rhithrogena* (Ephemeroptera) et *Protonemura* (Plecoptera), ont également été observés dans tous les types de cours d'eau (Khamis et al., 2016). À l'inverse, nous avons aussi identifié des espèces spécialistes, inféodées, dans notre étude, aux eaux de fonte, comme *Rhithrogena delphinensis* (Sowa & Degrange, 1987) et *Rhithrogena alpestris* (Eaton, 1885).

Cette étude est la première à analyser simultanément des variables hydrologiques, hydrauliques et physico-chimiques pour expliquer la structure des communautés de macroinvertébrés en se basant sur trois bassins-versants alpins sous influence glaciaire et 66 rivières présentant un gradient de conditions environnementales si prononcé. Cela nous a permis de tester la contribution relative de chacune des 11 variables environnementales mesurées pour expliquer l'abondance des taxons, afin de mieux comprendre les processus par lesquels les communautés benthiques se structurent à l'échelle d'un bassin-versant de montagne. Il s'avère que des variables de chaque type (hydrologiques, hydrauliques et physico-chimiques) jouent un rôle important dans la composition des communautés. En particulier, nous avons montré un rôle prépondérant de la turbidité de l'eau, qui impactait négativement 83% des taxons modélisés. Ce résultat confirme ceux d'études précédentes (Castella et al., 2001) et indique un effet négatif de la matière en suspension (MES) sur la faune benthique, qui, en réduisant la pénétration

de la lumière dans la colonne d'eau, limite la production primaire (Bilotta & Brazier, 2008) et impacte donc négativement les macroinvertébrés qui se nourrissent de biofilms comme *Baetis alpinus* (Schmidt-Kloiber & Hering, 2015). De plus, les fortes concentrations de MES affectent également les organismes filtreurs tels que les Simuliidae en obstruant leurs organes filtrant (Cauvy-Fraunié & Dangles, 2019). Par ailleurs, nous avons également identifié la vitesse d'écoulement et le débit estival comme étant les deux autres facteurs environnementaux les plus structurant (impactant négativement ou positivement 43% des taxons modélisés), montrant l'importance des régimes hydrologiques et des habitats hydrauliques (cf. partie 1.3.) pour expliquer la structure des communautés benthiques à l'échelle du bassin-versant (Fornaroli et al., 2019 ; Meißner, Sures & Feld, 2019). Enfin, la température de l'eau joue également un rôle important dans la structure des communautés benthiques alpines, influençant l'abondance de 39% des taxons modélisés (dont 26% de taxons cryophiles).

Nous savons à présent que la turbidité, le débit estival, la vitesse d'écoulement et la température sont parmi les variables les plus structurantes du peuplement benthique dans les bassins-versants de montagne. Néanmoins, nous pourrions aussi tester l'effet d'autres variables descriptives de l'habitat local, afin d'élargir encore la recherche des processus structurant les communautés à l'échelle du bassin-versant. En particulier, la matière organique autochtone constituant une ressource essentielle pour les macroinvertébrés des cours d'eau alpins, notamment au-dessus de la limite des arbres (Fenoglio et al., 2014) et d'autant plus dans les rivières glaciaires où la végétation riveraine est limitée (McKernan, Cooper & Schweiger, 2018), il serait intéressant d'analyser l'effet de la concentration en matière organique sur ces mêmes taxons afin de le comparer à celui des autres variables étudiées. Cela permettrait notamment de tester si les taxons négativement impactés par la turbidité le sont en raison d'une diminution de la production primaire (donc de quantité de nourriture disponible), ou plutôt en raison de l'abrasion par les sédiments fins, ou de l'obstruction de leur organe de filtration (respiratoire ou digestif).

1.2. Importance de l'identification taxonomique

Comme illustré dans la deuxième étude de ma thèse (Launay et al., 2021 ; Chapitre 1 partie 2), l'identification morphologique précise des macroinvertébrés est, pour la plupart des espèces, longue et fastidieuse en raison d'une taxonomie potentiellement compliquée liée à des critères morphologiques bien précis. En particulier, l'identification de certains critères nécessite une loupe binoculaire à fort grossissement (au moins 160X), voire un montage de tout ou une partie de l'individu entre lame et lamelle pour son observation au microscope (grossissement 200X). Un autre exemple que *Rhithrogena*, la différenciation entre les espèces *Baetis alpinus* et *Baetis melanonyx* (Pictet, 1843), toutes deux présentes dans les cours d'eau alpins, nécessite une observation de la tête de chaque individu au

microscope afin de compter le nombre d'épines présentes à l'extrémité des palpes maxillaires (Figure 2 ; Eiseler, 2005). De plus, les clés de détermination sont en évolution permanente, ce qui nécessite de veiller à ce que les critères que nous utilisons soient à jour par rapport à ceux décrits dans la littérature.

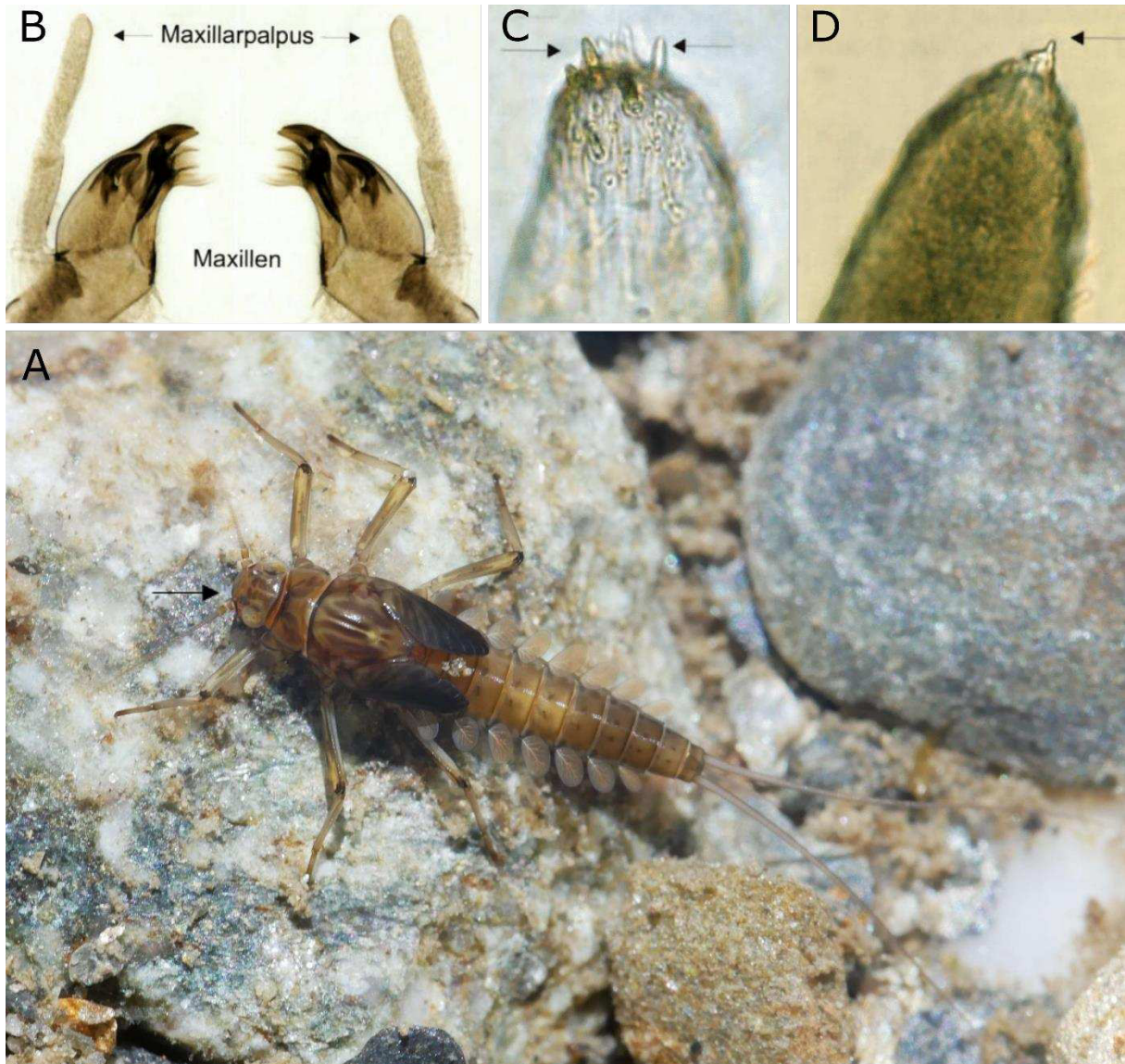


Figure 2 : (A) Individu entier de *Baetis alpinus* dans son milieu naturel (B. Launay), (B) Maxillaires et palpes maxillaires de *Baetis* spp., (C) Extrémité d'un palpe maxillaire de *Baetis alpinus*, (D) Extrémité d'un palpe maxillaire de *Baetis melanonyx* (Eiseler, 2005 ; grossissements non précisés)

L'identification taxonomique des macroinvertébrés constitue la base des études écologiques qui analysent le peuplement benthique. Mais, à cause de ces difficultés, l'identification à l'espèce est malheureusement rarement réaliste/réalisée, ce qui complexifie la comparaison de résultats entre plusieurs études présentant des différences de résolution taxonomique. Les préférences environnementales peuvent varier entre les espèces d'un même genre ou d'une même famille. Par exemple, dans le deuxième chapitre de ma thèse, une résolution taxonomique supérieure à l'espèce peut

être à l'origine de non détection de préférences hydrauliques significatives, comme c'est le cas pour Orthocladinae. Dans la première étude (Chapitre 1 partie 1), cette sous-famille a également été observée dans tous les types de cours d'eau, mais il est possible que nous trouvions des patterns différents en identifiant ces individus à l'espèce. De la même façon, le genre *Rhithrogena* spp. a été observé dans tous les types de cours d'eau alpins, alors que l'espèce *Rhithrogena delphinensis* n'a été observée qu'en cours d'eau à influence nivale ou glaciaire modérée. D'un point de vue opérationnel, cela souligne également des failles dans les outils utilisés, notamment pour évaluer la qualité des cours d'eau sur la base d'indices biologiques tels que l'IBGN ou l'I2M2 (cf. Introduction partie 1.3.2.2.), qui ne nécessitent pas une identification à l'espèce. Ainsi, dans le cas de la petite centrale hydroélectrique de Saint-Jean-d'Arves (Chapitre 3), l'étude d'impact environnemental n'a pas permis d'identifier l'espèce *Rhithrogena delphinensis* avant la construction de l'ouvrage, alors que nous l'avons identifiée comme (1) rare puisque uniquement recensée dans le massif des Arves, le massif des Grandes Rousses et en bordure nord des Écrins (Chapitre 1 partie 2), et (2) très rhéophile et donc négativement impactée par des changements d'habitats hydrauliques liés à la diminution des débits (Chapitres 2 et 3). Ainsi, il est crucial de ne pas négliger le temps et l'argent alloué à l'identification taxonomique précise des macroinvertébrés, qui constitue la base de toutes les analyses et interprétations qui s'en suivent, et plus généralement, participe à la conservation de la biodiversité dont l'enjeu est primordial dans le contexte actuel d'effondrement de la biodiversité (IPBES, 2019).

1.3. Préférences hydrauliques des macroinvertébrés alpins

Comme l'a montré la première étude de ma thèse (Chapitre 1 partie 1), les variables hydrauliques jouent un rôle important dans la structure des communautés alpines de macroinvertébrés à l'échelle du bassin-versant. En se focalisant sur l'échelle du microhabitat, le chapitre 2 de ma thèse a permis de montrer que 63% des 41 taxons modélisés présentent effectivement une réponse significative à au moins une des quatre variables hydrauliques testées (vitesse d'écoulement, contrainte au fond, nombre de Froude et hauteur d'eau), ce qui représente 31% des 39 taxons dominants dans les rivières alpines (i.e. avec une abondance totale supérieure à 100 individus dans la première étude, Chapitre 1 partie 1). Grâce aux prélèvements de macroinvertébrés et mesures hydrauliques (Figure 3) réalisés dans 150 microhabitats parmi 5 rivières alpines présentant des conditions environnementales variées, cette étude est la première à avoir adapté les courbes de préférences hydrauliques des macroinvertébrés aux cours d'eau alpins pour les taxons communs à ceux observés à plus basse altitude, et développé des courbes de préférences hydrauliques pour les taxons clés rencontrés uniquement dans les rivières alpines.

Comme observé par Forcellini et al. (2022) en cours d'eau de plaine, nous avons montré que la contrainte au fond et la vitesse d'écoulement sont les variables hydrauliques présentant les meilleurs pouvoirs explicatifs de l'abondance des macroinvertébrés. En particulier, 44% des 41 taxons modélisés sélectionnent la contrainte au fond de leur microhabitat de façon à la fois significative et cohérente entre les différents types de cours d'eau alpins, indiquant un bon degré de transférabilité de ces préférences hydrauliques (Lamouroux et al., 2013). Ce résultat est confirmé par la faible amélioration des modèles de préférences hydrauliques en intégrant l'influence glaciaire dans les modèles, ainsi que par la similarité des réponses à la contrainte au fond observées entre les rivières alpines et de plaine (Forcellini et al., 2022) pour les taxons communs. Ainsi, le chapitre 2 de ma thèse confirme aussi le bon degré de transférabilité de la sélection du microhabitat hydraulique par les macroinvertébrés entre tous les types de cours d'eau, pour les taxons communs.

Néanmoins, les résultats de cette étude montrent aussi quelques différences dans la réponse des macroinvertébrés à l'hydraulique en cours d'eau alpin, par rapport aux cours d'eau de plus basse altitude. D'une part, à taxons communs, nous avons obtenu des préférences moyennes pour la contrainte au fond légèrement (mais régulièrement) plus faibles que dans les cours d'eau de plaine, ce qui s'explique probablement par les caractéristiques environnementales particulières des rivières alpines, notamment des rivières glaciaires associées à des fortes concentrations en MES. Ces dernières pouvant abraser les individus, les faire dériver, ou colmater leurs organes de filtration (Milner et al., 2001 ; Gibbins, Batalla & Vericat, 2010 ; Cauvy-Fraunié et al., 2015), les taxons rhéophiles pourraient ainsi sélectionner des microhabitats plus lents. D'autre part, pour 9 taxons, nous n'avons pas mis en évidence de réponses significatives à la contrainte au fond, contrairement à ce qui a été observé en plaine. Mis à part des différences liées à la résolution taxonomique comme évoqué précédemment (cf. 1.2.), cela peut s'expliquer par le fait que certains taxons, tels que *Rhithrogena* spp., pourraient, en plaine, sélectionner des microhabitats turbulents en fonction d'autres variables que l'hydraulique, telles que la concentration en oxygène dissous (Lorenz & Wolter, 2019). Cette dernière n'étant généralement pas limitante dans les cours d'eau alpins, ces taxons n'auraient donc plus besoin de sélectionner des habitats turbulents. La non détection de réponse significative à l'hydraulique en cours d'eau alpins peut aussi s'expliquer par une affectation de la sélection du microhabitat hydraulique par des covariables plus importantes, telles qu'une forte concentration en MES. Cette dernière peut en effet empêcher le développement de biofilms par abrasion (Francoeur & Biggs, 2006), privant ainsi de nourriture les macroinvertébrés qui se nourrissent de matière organique autochtone tels que *Isoperla* spp., *Nemoura* spp., *Protonemura nitida* (Pictet, 1835) ou *Leuctra* spp. (Tachet et al., 2010).

Ainsi, les chapitres 1 et 2 de ma thèse ont permis de caractériser les liens entre les conditions environnementales et la structure des communautés de macroinvertébrés dans les bassins-versants alpins, ainsi que de mieux comprendre les processus par lesquels les taxons sélectionnent un habitat (ou

microhabitat) plutôt qu'un autre. La généralité des résultats entre bassins-versants (notamment en termes de sélection d'habitats physiques) nous permet à présent de prévoir comment les altérations hydrologiques engendrées par le changement climatique (cf. Introduction partie 2.1.) et les prélèvements d'eau (cf. Introduction partie 2.2.) impactent le peuplement benthique dans l'ensemble des cours d'eau de bassins-versants alpins.



Figure 3 : (A) et (B) Mesure de la contrainte au fond en utilisant des « Fliesswasserstammtisch-hemispheres » (hémisphères HFST), développées par Statzner & Müller (1989). Ces hémisphères, numérotées de 0 à 24, présentant des formes identiques mais des densités différentes, sont tour à tour positionnées sur une plaque en métal disposée à l'horizontal au fond du lit de la rivière. Le numéro de l'hémisphère la plus dense déplacée par le courant est utilisé pour estimer la contrainte au fond (de 0.77 à 712 N.m⁻²). (C) Prélèvements de macroinvertébrés sur le torrent de l'Arvan, 28/08/2019. (D) Arve, site X15, 10/09/2019.

2. Impacts des altérations hydrologiques

Une des perspectives majeures de ma thèse est de contribuer aux estimations des impacts écologiques du changement climatique. Dans les Alpes européennes, on prévoit une réduction de la couverture neigeuse entre 10 et 40% à l'horizon 2050, et entre 30 et 80% à la fin du siècle, selon les scénarios climatiques (IPCC, 2022). De même, il est prévu que 76 à 97% du volume actuel des glaciers alpins disparaisse au cours de ce siècle (Beniston et al., 2018). Le retrait glaciaire engendré par le changement climatique induit une diminution de l'écoulement annuel des eaux de fonte glaciaire. Dans le bassin-versant de l'Arve, la superficie totale des glaciers diminuera de 44% (selon le scénario d'émission de gaz à effet de serre RCP8.5 que l'on peut qualifier de pessimiste ; IPCC, 2022) entre 2004 et 2100, et il est prévu une réduction du débit estival de l'Arve d'environ 40% d'ici à 2100 (Laurent et al., 2020). Dans le bassin-versant de l'Arvan, où la couverture glaciaire est plus faible, la superficie du glacier de Saint-Sorlin a diminué de 42% entre 1952 et 2015, et diminuera encore de 50% d'ici à 2035, or la contribution en eau de fonte glaciaire au débit annuel de l'Arvan étant estimée entre 20 et 35%, et les glaciologues observent déjà une diminution de la fonte moyenne estivale pour l'ensemble de la surface du glacier de Saint-Sorlin au cours de la période 1996-2012 (Cauvy-Fraunié et al., 2022).

Afin d'illustrer l'impact qu'aura le changement climatique sur l'hydrologie, les habitats hydrauliques et les communautés de macroinvertébrés dans les cours d'eau alpins pendant les prochaines décennies, nous avons réalisé des simulations hydrologiques préliminaires au niveau de trois sites du bassin-versant de l'Arvan (Z3 forte influence glaciaire, Z10 faible influence glaciaire (et amont de la prise d'eau de la centrale hydroélectrique de Saint-Jean-d'Arves, Chapitre 3), et Z16 pluvio-nival ; voir localisation des sites dans le chapitre 1 partie 1) pour la période 1995 - 2100. Ces simulations ont été réalisées à partir du modèle hydrologique semi-distribué J2000 (Krause, 2002 ; Nepal et al., 2014) et en utilisant des projections climatiques à l'horizon 2100. Pour cela, la même méthodologie que celle décrite dans le chapitre 3 a été appliquée, avec les mêmes partenaires scientifiques, en utilisant les projections climatiques de température et de précipitation issues du modèle GCM-RCM CLMcom-CCLM4-8-17_CNRM-CERFACS-CNRM-CM5 (i.e. le modèle le plus proche de la moyenne de l'ensemble des modèles GCM-RCM) et le scénario climatique RCP8.5 ; disponible dans le jeu de données ADAMONT ; Cauvy-Fraunié et al., 2022 ; Verfaillie et al., 2017).

À partir des chroniques de débits couvrant la période 1995 - 2100, nous avons considéré deux périodes : actuelle (2005 - 2025) et future (2080 - 2100). Pour ces deux périodes, les moyennes (sur 20 ans) des débits journaliers ont été calculées afin d'estimer un régime hydrologique « moyen » pour chaque période et cours d'eau (Figure 4). Suivant la démarche de définition de débits écologiques préconisée au niveau national (Lamouroux et al., 2018), nous avons commencé par regarder l'ensemble

des altérations hydrologiques prévues sur chacun des sites. Dans un second temps, en ce qui concerne les habitats hydrauliques disponibles pour les macroinvertébrés à bas débits (cf. Chapitre 3) pour chaque période × site, nous avons utilisé le modèle d'habitat statistique FSTress, qui modélise au sein du tronçon de cours d'eau considéré la distribution (fréquence) des contraintes au fond locales en fonction du débit. Le couplage de ce modèle d'habitat hydraulique avec des modèles de préférences biologiques des taxons pour la contrainte au fond locale (Chapitre 2) permet d'associer à chaque débit × taxon une valeur d'habitat hydraulique (VH ; Lamouroux et al., 1992 ; Mérigoux et al., 2015). Similairement à la méthode utilisée dans le chapitre 3, les VH actuelles et futures ont été calculées aux Q95 (débit journalier dépassé 95% du temps) actuels et futurs. Les taxons de macroinvertébrés considérés sont ceux dont l'abondance était supérieure ou égale à 10 individus le jour de l'échantillonnage réalisé dans le cadre de la première étude de ma thèse (Chapitre 1 partie 1), et pour lesquels nous disposons d'un modèle de préférences hydrauliques (issu de Becquet et al., under review ou Forcellini et al., 2022).

Les résultats préliminaires sont spectaculaires concernant l'altération des régimes hydrologiques, fortement modifiés entre la période actuelle (2005 - 2025) et future (2080 - 2100), quels que soit le type de cours d'eau (Figure 4). En effet, le modèle hydrologique prévoit une disparition totale de la contribution en eau de fonte glaciaire à partir de 2074, ce qui signifie que la période future (2080 - 2100) correspond à une période sans influence glaciaire. Pour les cours d'eau actuellement à forte influence glaciaire, comme Z3 dans le bassin-versant de l'Arvan, la disparition de l'apport en eau de fonte glaciaire va engendrer des modifications significatives du régime hydrologique. En effet, le module du site Z3 varie de 0.68 à 0.53 m³ s⁻¹ entre les deux périodes, et nous observons une diminution drastique du débit estival ainsi qu'une hausse du débit hivernal (Figure 4A). De plus, nous observons un avancement de la date de l'augmentation des débits printaniers liée à la fonte nivale (de mai à avril). Entre les périodes actuelle et future, la valeur du Q95 est similaire (0.03 m³ s⁻¹), néanmoins le débit d'étiage le plus faible n'a plus lieu l'hiver mais l'été. Cela induit des changements importants dans la saisonnalité des débits d'étiages, bien que non reflétés en termes de valeur de Q95, et donc valeurs d'habitats associées (modélisées pour 6 taxons).

Au niveau du site Z10 à faible influence glaciaire (Figure 4B), nous observons des modifications hydrologiques entre les périodes actuelle et future similaires à celle observées pour le site Z3 à forte influence glaciaire, à savoir une diminution du débit estival (bien que moins marquée) et une augmentation du débit hivernal (bien que plus forte). De même, le débit d'étiage le plus faible n'a plus lieu l'hiver mais l'été. Nous observons aussi une réduction marquée des débits printaniers de fonte nivale (entre mai et juillet). Entre 2015 et 2090, le module a varié de 1.67 à 1.51 m³ s⁻¹ et le Q95 a diminué de 54%. Cette réduction du Q95 (de 0,18 à 0.09 m³ s⁻¹) entraîne pour ces débits une réduction de 0.06 m s⁻¹ de vitesse moyenne dans le tronçon et de 3 cm de hauteur d'eau moyenne. En termes d'habitats hydrauliques, au Q95, nous modélisons une diminution de valeurs d'habitats hydrauliques de 8.3% en

moyenne (3 taxons modélisés : Orthoclaadiinae, Diamesinae et *Rhithrogena* spp.). À titre de comparaison, notre étude de cas sur l'Arvan (Chapitre 3) montrait que la mise en débit réservé entraînait une diminution de 22.8% en moyenne pour ces mêmes taxons. Ainsi, il est probable que le changement climatique génère des changements d'habitats hydrauliques un peu moindre que ceux du barrage, mais généralisés sur le bassin-versant. Par ailleurs, les modifications hydrologiques liées au changement climatique vont impacter la production d'hydroélectricité dans les prochaines décennies (IPCC, 2022). Au niveau de la centrale hydroélectrique de Saint-Jean-d'Arves, en soustrayant la part de la contribution en eau de fonte glaciaire (modélisée avec J2000) au débit de l'Arvan et au vue du cahier des charges de la centrale (Chapitre 3), la production en énergie sera fortement affectée de mai à novembre (Cauvy-Fraunié et al., 2022).

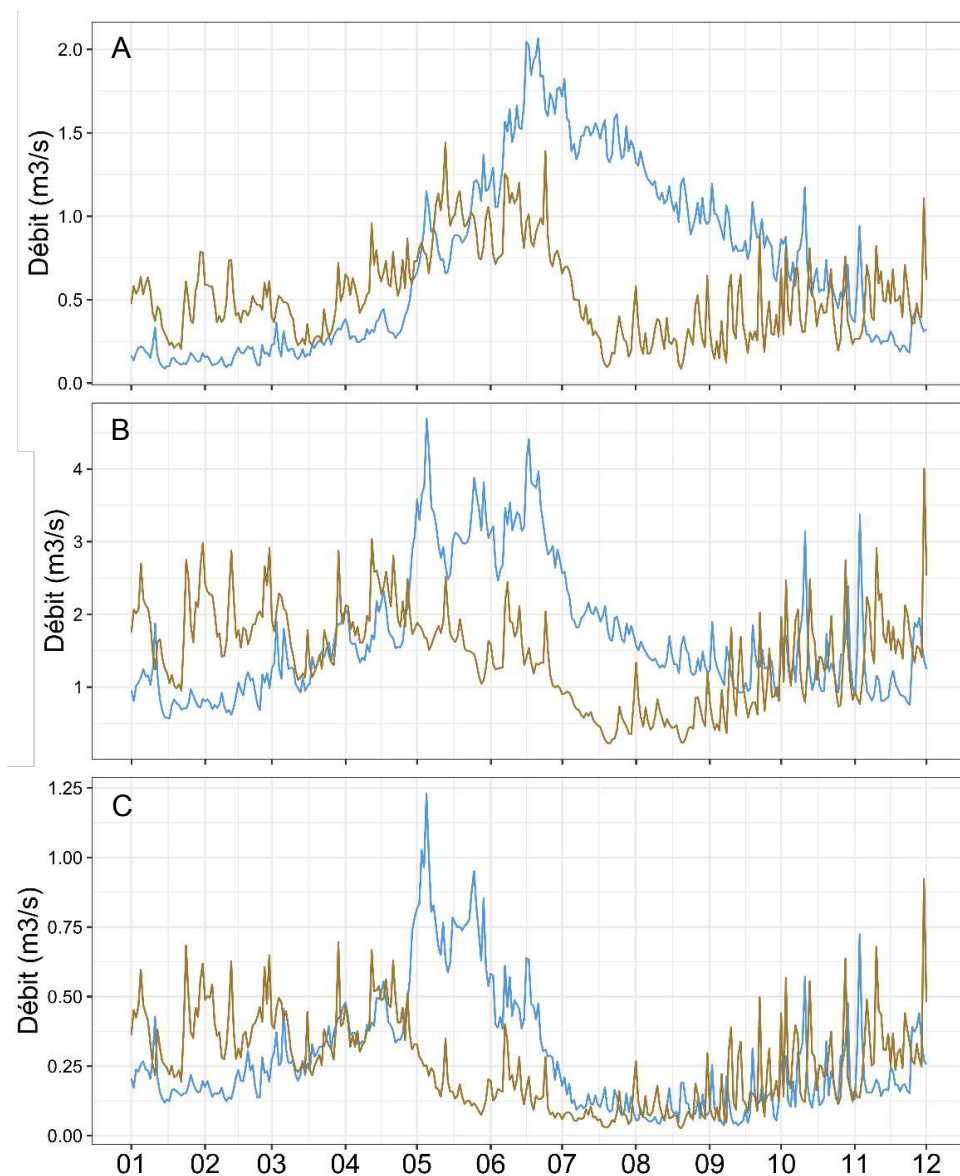


Figure 4 : Débits journaliers moyens de trois sites du bassin-versant de l'Arvan simulés avec le modèle hydrologique J2000 (A. Lemoine) pour deux périodes de 20 ans : période actuelle (2005-2025 en bleu) et période future (2080-2100 en marron). (A) site Z3 actuellement à forte influence glaciaire, (B) site Z10 à faible influence glaciaire, (C) site Z16 pluvio-nival.

Pour le site pluvio-nival Z16 (Figure 4C), le module diminue également, de $0.28 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ en 2015 à $0.27 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$, lié majoritairement à une forte diminution des débits de fonte nivale au printemps (Confortola, Soncini & Bocchiola, 2013). Comme actuellement, le débit d'étiage reste pendant l'été, mais diminue de 41% (Q95). En termes d'habitats hydrauliques, nous modélisons une diminution de valeur d'habitats hydrauliques de 5.0% en moyenne (7 taxons modélisés : Orthoclaadiinae, Simuliidae, *Liponeura* spp., *Baetis alpinus*, *Protonemura* spp., Diamesinae et *Baetis* spp.).

Ainsi, à l'horizon 2100, les impacts du changement climatique sur les régimes hydrologiques des cours d'eau de montagne sont significatifs. Nous observons globalement une diminution du débit moyen (de 3.6 à 22% selon le type de cours d'eau considéré), une diminution des débits printaniers, des étiages estivaux plus marqués, ainsi qu'une augmentation des débits hivernaux. Enfin, pour les cours d'eau (anciennement glaciaires), on observe une diminution des débits les plus forts, et un changement de date de l'étiage qui devient estival. Ces modifications hydrologiques risquent d'avoir de nombreux effets sur les communautés aquatiques.

Premièrement, la diminution du débit (global et à certaines périodes) se traduit par des changements d'habitats hydrauliques, se répercutant sur les communautés alpines de macroinvertébrés. Les modèles de préférences hydrauliques développés dans le chapitre 2 permettent de préciser les effets d'une partie seulement de ces changements : ceux liés aux modifications de débits d'étiages. Les taxons les plus affectés seront les 23% des 39 taxons de macroinvertébrés dominants dans les cours d'eau alpins qui ont une réponse à l'hydraulique significative et rhéophile (Chapitre 2). Parmi eux, nous retrouvons *Rhithrogena delphinensis*, *Epeorus alpicola* (Eaton, 1871), *Baetis alpinus*, Diamesinae, *Liponeura* spp., Simuliidae, *Protonemura* spp. et *Rhyacophila* spp. Ainsi, la réduction des débits d'étiages liée à la modification de la contribution en eau de fonte (due au retrait glaciaire et à la modification de la couverture de neige ; Matiu et al., 2021) risque d'impacter négativement ces taxons via une diminution des vitesses d'écoulement et des profondeurs d'eau dans les microhabitats (Dewson, James & Death, 2007). Les mêmes taxons sont également affectés par la réduction des débits liée aux prélèvements d'eau. À l'inverse, les taxons limnophiles tels que les Limnephilinae, *Corynoneura* spp., *Dicranota* spp. ou Tanytarsini (Chapitre 2 ; Dolédec et al., 2007 ; Consoli et al., 2021) pourraient être favorisés. Néanmoins, bien qu'une légère diminution des valeurs d'habitats hydrauliques entre 2015 et 2090 soit modélisée pour les sites Z16 (pluvio-nival) et Z10 (faible influence glaciaire), les changements d'habitats hydrauliques modélisés sur des Q95 interannuels ne seront probablement pas les plus impactant pour les macroinvertébrés.

Globalement, les inversements de régimes hydrologiques et les modifications thermiques auront probablement des impacts écologiques plus forts que les seuls les changements d'habitats hydrauliques liés à la modification des débits d'étiages. Si ces impacts restent à évaluer et discuter au vue du cycle de

vie des espèces, la première étude de ma thèse (Chapitre 1 partie 1) peut nous aider à les cerner. En effet, nos analyses montrent d'une part que l'abondance de 2 taxons (Diamesinae et *Protonemura nitida*) est positivement corrélée aux forts débits estivaux ; ces taxons seront donc négativement impactés par la diminution du débit estival. D'autre part, la diminution des bas débits pourrait entraîner une diminution de l'abondance des taxons *Nemoura* spp., *Rhyacophila* spp. et hydracarina, que nous avons trouvés associés à des VCN30 élevés (débit minimum moyen sur 30 jours consécutifs). La diminution des bas débits risque également d'accentuer les phénomènes d'intermittence voire d'assèchement (Paillex et al., 2020), entraînant des changements dans la composition des communautés de macroinvertébrés et une diminution de la richesse taxonomique (Piano et al., 2019). Par ailleurs, les modifications hydrologiques induites par le changement climatique vont également générer une augmentation des températures de l'eau liée à la diminution de la contribution en eau de fonte (glaciaire et/ou nivale) et à la diminution du débit (particulièrement en période d'été). Par exemple, dans des rivières glaciaires et non glaciaires des Alpes autrichiennes, Niedrist & Füreder (2021) ont estimé l'augmentation des températures des cours d'eau à 2.5°C/décennie. Ainsi, les taxons cryophiles tels que *Baetis alpinus*, Ceratopogoninae, Clinocerinae, Diamesinae et *Crenobia alpina* (Chapitre 1 partie 1), sont susceptibles d'être négativement impactés par le retrait glaciaire (Milner, Brown & Hannah, 2009). Aux plus hautes altitudes, certaines rivières pluvio-nivales et sources, présentant des températures froides, pourront constituer à court terme un refuge thermique pour ces espèces cryophiles, et en particulier les espèces inféodées aux rivières glaciaires, lorsque la glace aura complètement disparue (Muhlfeld et al., 2020). Enfin, les modifications hydrologiques induites par le changement climatique induiront probablement une modification de la morphologie des cours d'eau liée à la diminution de la fréquence des crues morphogènes et des concentrations de sédiments fins (Milner et al., 2017 ; Cauvy-Fraunié & Dangles, 2019).

Plus généralement, la perte de l'apport en eau de fonte glaciaire dans les rivières d'altitude entraîne l'apparition de communautés souvent plus diversifiées localement (augmentation de l' α -diversité ; Brown, Hannah & Milner, 2007), et composées de taxons plus généralistes (Jacobsen et al., 2012). Ainsi, les taxons inféodés aux rivières glaciaires devront faire face à l'arrivée de nouvelles espèces, en plus de subir des changements d'habitats (Cauvy-Fraunié et al., 2014). Les taxons à la fois rhéophiles et inféodés aux cours d'eau glaciaires (e.g. Diamesinae, *Rhithrogena delphinensis*) seront donc doublement impactés et méritent une attention particulière pour répondre aux enjeux de conservation de la biodiversité (IPBES, 2019). À l'échelle du bassin-versant, l'homogénéisation spatio-temporelle des habitats risque d'induire une diminution de la variabilité de la composition des communautés benthiques entre les cours d'eau (réduction de la β -diversité ; Cauvy-Fraunié et al., 2014).



Figure 5 : Glacier de Saint-Sorlin, Savoie, 07/2018 (S. Cauvy-Fraunié)

Aux effets du changement climatique s'ajoutent les effets des prélèvements d'eau pour l'hydroélectricité, l'eau potable ou la production de neige artificielle. Ces derniers intensifient les modifications hydrologiques, physico-chimiques, hydrauliques et biologiques engendrées par le changement climatique (Meier et al., 2003). En effet, la diminution artificielle des débits dans un tronçon de cours d'eau entraîne une diminution de la vitesse moyenne d'écoulement (Chapitre 3 ; Lamouroux, Souchon & Herouin, 1995), qui défavorise ainsi les taxons rhéophiles, dont certains sont probablement déjà défavorisés par le retrait glaciaire. De même, le changement de régime thermique engendré par la diminution artificielle de débit (Olden & Naiman, 2010) est susceptible de défavoriser les taxons cryophiles, eux aussi déjà défavorisés par les effets du changement climatique (retrait glaciaire et modification de la couverture neigeuse). Enfin, la présence de plusieurs aménagements dans le même bassin-versant constitue une accumulation d'obstacles à la continuité écologique, et fragmente les habitats aquatiques à plus large échelle (Monaghan et al., 2005). Ainsi, il serait intéressant d'analyser les processus de dispersion des espèces de macroinvertébrés, y compris aux stades adultes, à l'échelle du bassin-versant, afin de mieux comprendre l'impact écologique que peut engendrer la présence de plusieurs aménagements dans le même bassin-versant sur la métacommunauté (cf. Introduction partie 1.3.1.).

3. Le modèle d'habitats hydrauliques comme outils d'atténuation des impacts

Comme évoqué en introduction (cf. Introduction partie 3.2.), l'estimation de débits écologiques (ou de débits minimums biologiques dans le cas de la réglementation française) permet d'encadrer l'utilisation de la ressource en eau et de trouver les meilleurs compromis usages/milieux. D'une part, les modèles hydrauliques disponibles permettent de traduire des changements hydrologiques en modifications des conditions hydrauliques des microhabitats (e.g. Lamouroux et al. (1992) pour la contrainte au fond, ou Girard, Lamouroux & Mons (2014) pour la vitesse d'écoulement et la hauteur d'eau), et ont été validés sur une large gamme de cours d'eau de 1 m à 30 m de large. D'autre part, les modèles de préférences hydrauliques développés dans le deuxième chapitre de ma thèse présentent un bon degré de transférabilité entre cours d'eau alpins ainsi qu'avec les cours d'eau de basse altitude (pour les taxons en commun). Ainsi, le couplage des modèles hydrauliques avec les courbes de préférences hydrauliques des macroinvertébrés constitue un outils simple et efficace pour estimer les débits écologiques dans les cours d'eau alpins.

En effet, nous avons montré qu'au moins 31% des taxons dominants de macroinvertébrés dans les rivières alpines présentent une sélection significative du microhabitat pour au moins une des quatre variables hydrauliques testées (contrainte au fond, vitesse d'écoulement, nombre de Froude, hauteur d'eau). En particulier, 8% des taxons dominants dans les rivières alpines répondent significativement à la contrainte au fond, de manière cohérente entre les rivières alpines, et avec les rivières de plus basse altitude étudiées par Forcellini et al. (2022). Pour ces taxons, les courbes de préférences hydrauliques de Forcellini et al. (2022) peuvent être utilisées pour l'estimation des débits écologiques (ou débits minimums biologiques dans le cas des études d'impact environnemental). À l'inverse, 15% des taxons dominants des communautés alpines de macroinvertébrés répondent significativement à la contrainte au fond, de manière cohérente entre les rivières alpines, mais n'ont pas été modélisés dans les cours d'eau de plaine (Forcellini et al., 2022). Ainsi, pour ces taxons spécifiquement alpins, les courbes de préférences hydrauliques développées dans le chapitre 2 doivent être utilisées pour l'estimation des débits écologiques dans les rivières alpines, notamment apiscicoles. La mise en œuvre des modèles d'habitats hydrauliques spécifiques aux rivières alpines, en se basant sur les macroinvertébrés et les contraintes au fond de leurs microhabitats, est illustrée par le chapitre 3 de ma thèse. Ils seront bientôt diffusés avec le logiciel d'habitats HABBY (<https://habby.wiki.inrae.fr/>), dont une prise en main est proposée lors des formations annuelles organisées par l'Office Français de la Biodiversité et INRAE sur le thème des débits écologiques.

Par ailleurs, de la même façon qu'au niveau de la petite centrale hydroélectrique de Saint-Jean-d'Arve, un échantillonnage régulier des communautés de macroinvertébrés a été réalisé depuis 2019 à l'amont et à l'aval des prises d'eau de deux autres petites centrales hydroélectriques (illustrées dans la Figure 10 de l'introduction). La première est située sur le torrent de Taconnaz (Haute-Savoie), uniquement alimenté par l'eau de fonte du glacier de Taconnaz et qui présente un substrat très mobile notamment en raison des avalanches particulièrement considérables et fréquentes dans cette vallée. La deuxième est située sur le torrent de Crévoux (Hautes-Alpes) non alimenté par de l'eau de fonte glaciaire et dont les communautés benthiques diffèrent légèrement de celles observées dans les bassins-versants étudiés en Haute-Savoie et Savoie (Dumarski, 2021). Il serait ainsi intéressant d'appliquer les nouveaux modèles d'habitats hydrauliques spécifiques aux cours d'eau alpin au niveau de ces deux petites centrales hydroélectriques et de tester leur pertinence dans des contextes très différents de celui de l'Arvan.

L'utilisation des modèles d'habitats hydrauliques sur les macroinvertébrés dans les rivières alpines permettra de confronter les changements d'habitats hydrauliques disponibles pour la faune benthique liés au changement climatique avec ceux liés aux prélèvements d'eau, et ainsi d'intégrer les effets du changement climatique dans les scénarios de gestion des petites centrales hydroélectriques d'altitude (Bombelli et al., 2019 ; Lemoine, 2021). Par exemple, nous pourrions favoriser l'installation d'ouvrages hydroélectriques dans les types de cours d'eau où la proportion de taxons cryophiles et/ou rhéophiles est susceptible d'être la moins importante. Plus généralement, la meilleure compréhension des impacts des altérations hydrologiques sur les communautés de macroinvertébrés dans les cours d'eau alpins permettra une meilleure gestion de la ressource en eau en montagne afin de trouver les meilleurs compromis entre les différents usages et la protection des écosystèmes aquatiques.



Figure 6 : Prise d'eau de la centrale hydroélectrique de Saint-Jean-d'Arves (par drone), Savoie, 07/12/2019 (F. Chevreux)

Références

- Becquet J., Lamouroux N., Forcellini M., Cauvy-Fraunié S. (under review). Modelling macroinvertebrate hydraulic preferences in alpine streams.
- Beniston M., Farinotti D., Stoffel M., Andreassen L.M., Coppola E., Eckert N., et al. (2018). The European mountain cryosphere: a review of its current state, trends, and future challenges. *The Cryosphere* **12**, 759–794. <https://doi.org/10.5194/tc-12-759-2018>
- Bilotta G.S. & Brazier R.E. (2008). Understanding the influence of suspended solids on water quality and aquatic biota. *Water Research* **42**, 2849–2861. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2008.03.018>
- Bombelli G.M., Soncini A., Bianchi A. & Bocchiola D. (2019). Potentially modified hydropower production under climate change in the Italian Alps. *Hydrological Processes* **33**, 2355–2372. <https://doi.org/10.1002/hyp.13473>
- Brown L.E., Hannah D.M. & Milner A.M. (2007). Vulnerability of alpine stream biodiversity to shrinking glaciers and snowpacks. *Global Change Biology* **13**, 958–966. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01341.x>

- Castella E., Adalsteinsson H., Brittain J.E., Gislason G.M., Lehmann A., Lencioni V., et al. (2001). Macroinvertebrate richness and composition along a latitudinal gradient of European glacier-fed streams. *Freshwater Biology* **46**, 1811–1831. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00860.x>
- Cauvy-Fraunié S., Andino P., Espinosa R., Jacobsen D. & Dangles O. (2015). Temporal scaling of high flow effects on benthic fauna: Insights from equatorial glacier-fed streams. *Limnology and Oceanography* **60**, 1836–1847. <https://doi.org/10.1002/lno.10137>
- Cauvy-Fraunié S. & Dangles O. (2019). A global synthesis of biodiversity responses to glacier retreat. *Nature Ecology & Evolution* **3**, 1675–1685
- Cauvy-Fraunié S., Espinosa R., Andino P., Dangles O. & Jacobsen D. (2014). Relationships between stream macroinvertebrate communities and new flood-based indices of glacial influence. *Freshwater Biology* **59**, 1916–1925. <https://doi.org/10.1111/fwb.12395>
- Cauvy-Fraunié S., Lamouroux N., Forcellini M., Becquet J., Launay B., Gouttevin I., Condom T., Rabatel A., Bolibar J., Lemoine A., Malard F. (2022). Évolution des écosystèmes aquatiques alpins dans un contexte de changement climatique et d’augmentation des pressions anthropiques. Zone Atelier Bassin du Rhône, Agence de l’eau Rhône Méditerranée Corse.
- Confortola G., Soncini A. & Bocchiola D. (2013). Climate change will affect hydrological regimes in the Alps: A case study in Italy. *Revue de géographie alpine*. <https://doi.org/10.4000/rga.2176>
- Consoli G., Lepori F., Robinson C.T. & Bruder A. (2021). Predicting macroinvertebrate responses to water abstraction in alpine streams. *Water* **13**, 2121. <https://doi.org/10.3390/w13152121>
- Dewson Z.S., James A.B.W. & Death R.G. (2007). A review of the consequences of decreased flow for instream habitat and macroinvertebrates. *Journal of the North American Benthological Society* **26**, 401–415. <https://doi.org/10.1899/06-110.1>
- Dolédec S., Lamouroux N., Fuchs U. & Méricoux S. (2007). Modelling the hydraulic preferences of benthic macroinvertebrates in small European streams. *Freshwater Biology* **52**, 145–164. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01663.x>
- Dumarski N. (2021). Caractérisation de la réponse des communautés de macroinvertébrés benthiques à l’installation de deux microcentrales hydroélectriques en cours d’eau alpins.
- Eiseler B. (2005). Bildbestimmungsschlüssel für die Eintagsfliegenlarven der deutschen Mittelgebirge und des Tieflandes. *Lauterbornia* **53**, 1–112.
- Fenoglio S., Bo T., Cammarata M., López-Rodríguez M.J. & Tierno de Figueroa J.M. (2014). Seasonal variation of allochthonous and autochthonous energy inputs in an alpine stream. *Journal of Limnology* **73**. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2014.1082>
- Forcellini M., Plichard L., Dolédec S., Méricoux S., Olivier J.-M., Cauvy-Fraunié S., et al. (2022). Microhabitat selection by macroinvertebrates: generality among rivers and functional interpretation. *Journal of Ecohydraulics* **7**, 28–41. <https://doi.org/10.1080/24705357.2020.1858724>

- Fornaroli R., Calabrese S., Marazzi F., Zaupa S. & Mezzanotte V. (2019). The influence of multiple controls on structural and functional characteristics of macroinvertebrate community in a regulated Alpine river. *Ecohydrology* **12**, e2069. <https://doi.org/10.1002/eco.2069>
- Francoeur S.N. & Biggs B.J.F. (2006). Short-term effects of elevated velocity and sediment abrasion on benthic algal communities. *Hydrobiologia* **561**, 59–69. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-1604-4>
- Füreder L. & Niedrist G.H. (2020). Glacial stream ecology: Structural and functional assets. *Water* **12**, 376. <https://doi.org/10.3390/w12020376>
- Gibbins C., Batalla R.J. & Vericat D. (2010). Invertebrate drift and benthic exhaustion during disturbance: Response of mayflies (Ephemeroptera) to increasing shear stress and river-bed instability. *River Research and Applications* **26**, 499–511. <https://doi.org/10.1002/rra.1282>
- Girard V., Lamouroux N. & Mons R. (2014). Modeling point velocity and depth statistical distributions in steep tropical and alpine stream reaches. *Water Resources Research* **50**, 427–439. <https://doi.org/10.1002/2013WR013894>
- Huang J. & Frimpong E.A. (2016). Limited transferability of stream-fish distribution models among river catchments: reasons and implications. *Freshwater Biology* **61**, 729–744. <https://doi.org/10.1111/fwb.12743>
- IPBES (2019). Global assessment report of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, Brondízio, E. S., Settele, J., Díaz, S., Ngo, H. T. (eds). IPBES secretariat, Bonn, Germany. 1144 pages. ISBN: 978-3-947851-20-1
- IPCC (2022). *Climate Change 2022: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. (Eds H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, M. Tignor, E.S. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, et al.), Cambridge University Press, Cambridge.
- Jacobsen D., Cauvy-Fraunie S., Andino P., Espinosa R., Cueva D. & Dangles O. (2014). Runoff and the longitudinal distribution of macroinvertebrates in a glacier-fed stream: implications for the effects of global warming. *Freshwater Biology* **59**, 2038–2050. <https://doi.org/10.1111/fwb.12405>
- Jacobsen D., Milner A.M., Brown L.E. & Dangles O. (2012). Biodiversity under threat in glacier-fed river systems. *Nature Climate Change* **2**, 361–364. <https://doi.org/10.1038/nclimate1435>
- Khamis K., Brown L.E., Hannah D.M. & Milner A.M. (2016). Glacier-groundwater stress gradients control alpine river biodiversity. *Ecohydrology* **9**, 1263–1275. <https://doi.org/10.1002/eco.1724>
- Krause P. (2002). Quantifying the impact of land use changes on the water balance of large catchments using the J2000 model. *Physics and Chemistry of the Earth, Parts A/B/C* **27**, 663–673. [https://doi.org/10.1016/S1474-7065\(02\)00051-7](https://doi.org/10.1016/S1474-7065(02)00051-7)

- Lamouroux N., Augeard B., Baran P., Capra H., Le Coarer Y., Girard V., et al. (2018). Débits écologiques: la place des modèles d'habitat hydraulique dans une démarche intégrée. *Hydroécologie Appliquée* **20**, 1–27. <https://doi.org/10.1051/hydro/2016004>
- Lamouroux N., Méricoux S., Dolédec S., & Snelder T. H. (2013). Transferability of hydraulic preference models for aquatic macroinvertebrates. *River Research and Applications* **29**, 933–937. <https://doi.org/10.1002/rra.2578>
- Lamouroux N., Souchon Y. & Herouin E. (1995). Predicting velocity frequency distributions in stream reaches. *Water Resources Research* **31**, 2367–2375. <https://doi.org/10.1029/95WR01485>
- Lamouroux N., Statzner B., Fuchs U., Kohmann F. & Schmedtje U. (1992). An unconventional approach to modeling spatial and temporal variability of local shear stress in stream segments. *Water Resources Research* **28**, 3251–3258. <https://doi.org/10.1029/92WR01761>
- Launay B., Barnasson J., Becquet J., Brulin M., Cauvy-Fraunie S. & Forcellini M. (2021). Découverte d'une nouvelle population de *Rhithrogena delphinensis* Sowa & Degrange, 1987, dans le massif des Arves, et compléments à la description de la larve (Ephemeroptera, Heptageniidae). *Bulletin de la Société entomologique de France* **126**, 401–420. https://doi.org/10.32475/bsef_2218
- Laurent L., Buoncristiani J.-F., Pohl B., Zekollari H., Farinotti D., Huss M., et al. (2020). The impact of climate change and glacier mass loss on the hydrology in the Mont-Blanc massif. *Scientific Reports* **10**, 10420. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-67379-7>
- Lemoine A. (2021) Indicateurs d'impacts des changements hydroclimatiques sur la gestion des réservoirs hydroélectriques. Milieux et Changements globaux. Sorbonne Université.
- Lods-Crozet B., Lencioni V., Olafsson J.S., Snook D.L., Velle G., Brittain J.E., et al. (2001). Chironomid (Diptera: Chironomidae) communities in six European glacier-fed streams. *Freshwater Biology* **46**, 1791–1809. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00859.x>
- Lorenz S. & Wolter C. (2019). Quantitative response of riverine benthic invertebrates to sediment grain size and shear stress. *Hydrobiologia* **834**, 47–61. <https://doi.org/10.1007/s10750-019-3908-9>
- Matiu M., Crespi A., Bertoldi G., Carmagnola C.M., Marty C., Morin S., et al. (2021). Observed snow depth trends in the European Alps: 1971 to 2019. *The Cryosphere* **15**, 1343–1382. <https://doi.org/10.5194/tc-15-1343-2021>
- McKernan C., Cooper D.J. & Schweiger E.W. (2018). Glacial loss and its effect on riparian vegetation of alpine streams. *Freshwater Biology* **63**, 518–529. <https://doi.org/10.1111/fwb.13088>
- Meier W., Bonjour C., Wüest A. & Reichert P. (2003). Modeling the effect of water diversion on the temperature of mountain streams. *Journal of Environmental Engineering* **129**, 755–764. [https://doi.org/10.1061/\(ASCE\)0733-9372\(2003\)129:8\(755\)](https://doi.org/10.1061/(ASCE)0733-9372(2003)129:8(755))
- Meißner T., Sures B. & Feld C.K. (2019). Multiple stressors and the role of hydrology on benthic invertebrates in mountainous streams. *Science of The Total Environment* **663**, 841–851. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.01.288>

- Mérigoux S., Forcellini M., Dessaix J., Fruget J.-F., Lamouroux N. & Statzner B. (2015). Testing predictions of changes in benthic invertebrate abundance and community structure after flow restoration in a large river (French Rhône). *Freshwater Biology* **60**, 1104–1117. <https://doi.org/10.1111/fwb.12422>
- Milner A.M. (1987). Colonization and ecological development of new streams in Glacier Bay National Park, Alaska. *Freshwater Biology* **18**, 53–70. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1987.tb01295.x>
- Milner A.M., Brittain J.E., Castella E. & Petts G.E. (2001). Trends of macroinvertebrate community structure in glacier-fed rivers in relation to environmental conditions: a synthesis: Conceptual model for glacier-fed rivers. *Freshwater Biology* **46**, 1833–1847. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00861.x>
- Milner A.M., Brown L.E. & Hannah D.M. (2009). Hydroecological response of river systems to shrinking glaciers. *Hydrological Processes* **23**, 62–77. <https://doi.org/10.1002/hyp.7197>
- Milner A.M., Khamis K., Battin T.J., Brittain J.E., Barrand N.E., Füreder L., et al. (2017). Glacier shrinkage driving global changes in downstream systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **114**, 9770–9778. <https://doi.org/10.1073/pnas.1619807114>
- Milner A.M. & Petts G.E. (1994). Glacial rivers: physical habitat and ecology. *Freshwater Biology* **32**, 295–307. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01127.x>
- Monaghan M.T., Robinson C.T., Spaak P. & Ward J.V. (2005). Macroinvertebrate diversity in fragmented Alpine streams: implications for freshwater conservation. *Aquatic Sciences* **67**, 454–464. <https://doi.org/10.1007/s00027-005-0787-0>
- Muhlfeld C.C., Cline T.J., Giersch J.J., Peitzsch E., Florentine C., Jacobsen D., et al. (2020). Specialized meltwater biodiversity persists despite widespread deglaciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **117**, 12208–12214. <https://doi.org/10.1073/pnas.2001697117>
- Nepal S., Krause P., Flügel W.-A., Fink M. & Fischer C. (2014). Understanding the hydrological system dynamics of a glaciated alpine catchment in the Himalayan region using the J2000 hydrological model. *Hydrological Processes* **28**, 1329–1344. <https://doi.org/10.1002/hyp.9627>
- Niedrist G.H. & Füreder L. (2021). Real-time warming of Alpine streams: (re)defining invertebrates' temperature preferences. *River Research and Applications* **37**, 283–293. <https://doi.org/10.1002/rra.3638>
- Olden J.D. & Naiman R.J. (2010). Incorporating thermal regimes into environmental flows assessments: modifying dam operations to restore freshwater ecosystem integrity. *Freshwater Biology* **55**, 86–107. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02179.x>
- Paillex A., Siebers A.R., Ebi C., Mesman J. & Robinson C.T. (2020). High stream intermittency in an alpine fluvial network: Val Roseg, Switzerland. *Limnology and Oceanography* **65**, 557–568. <https://doi.org/10.1002/lno.11324>

- Paul F., Rastner P., Azzoni R.S., Diolaiuti G., Fugazza D., Le Bris R., et al. (2020). Glacier shrinkage in the Alps continues unabated as revealed by a new glacier inventory from Sentinel-2. *Earth System Science Data* **12**, 1805–1821. <https://doi.org/10.5194/essd-12-1805-2020>
- Piano E., Doretto A., Falasco E., Fenoglio S., Gruppuso L., Nizzoli D., et al. (2019). If Alpine streams run dry: the drought memory of benthic communities. *Aquatic Sciences* **81**. <https://doi.org/10.1007/s00027-019-0629-0>
- Schmidt-Kloiber A. & Hering D. (2015). www.freshwaterecology.info – An online tool that unifies, standardises and codifies more than 20,000 European freshwater organisms and their ecological preferences. *Ecological Indicators* **53**, 271–282. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.02.007>
- Scotti A., Füreder L., Marsoner T., Tappeiner U., Stawinoga A.E. & Bottarin R. (2019). Effects of land cover type on community structure and functional traits of alpine stream benthic macroinvertebrates. *Freshwater Biology* **65**, 524–539. <https://doi.org/10.1111/fwb.13448>
- Statzner B., Gore J.A. & Resh V.H. (1988). Hydraulic stream ecology: Observed patterns and potential applications. *Journal of the North American Benthological Society* **7**, 307–360. <https://doi.org/10.2307/1467296>
- Statzner B., & Müller R. (1989). Standard hemispheres as indicators of flow characteristics in lotic benthos research. *Freshwater Biology*, *21*(3), 445–459.
- Tachet, H., Richoux, P., Bournaud, M., Usseglio-Polatera, P. (2010). Invertébrés d'eau douce : systématique, biologie, écologie. Paris : CNRS éditions.
- Verfaillie D., Déqué M., Morin S. & Lafaysse M. (2017). The method ADAMONT v1.0 for statistical adjustment of climate projections applicable to energy balance land surface models. *Geoscientific Model Development* **10**, 4257–4283. <https://doi.org/10.5194/gmd-10-4257-2017>

ANNEXES

Annexe 1

Poster I.S.Rivers

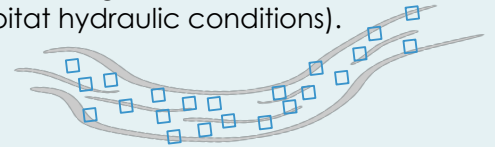
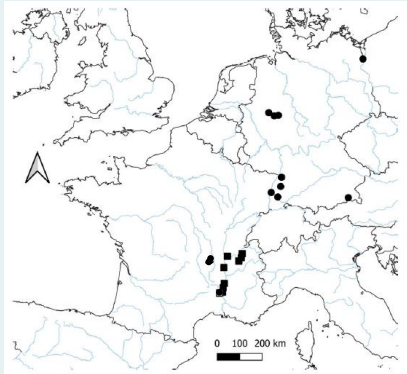
Forcellini, M., Plichard, L., Dolédec, S., Mérigoux, S., Olivier, J. M., Cauvy-Fraunié, S., **Becquet, J.**, Lamouroux, N., Lecoarer, Y. (July 4 – 8th, 2022). Modelling macroinvertebrate microhabitat selection for e-flow assessment. *I.S.Rivers*, Lyon. Poster.

Modelling macroinvertebrate microhabitat selection for e-flow assessment

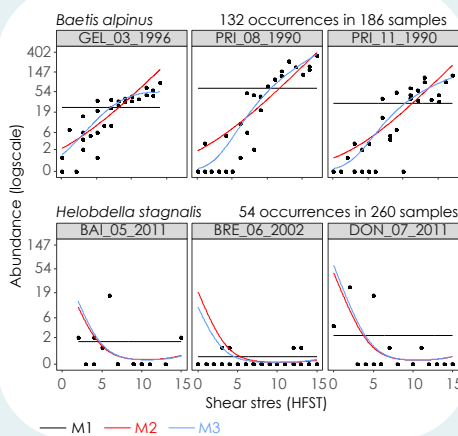
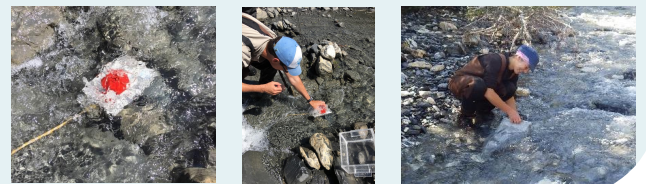
Among e-flow assessment methods, hydraulic habitat models predict changes in habitat suitability for aquatic species under different flow scenarios, combining hydraulic models (predicting microhabitat hydraulic conditions at various discharges) with biological models of microhabitat selection (predicting species abundances at various microhabitat hydraulic conditions).

Objectives:

1. update macroinvertebrate microhabitat models
2. quantify their transferability
3. compare hydraulic predictors

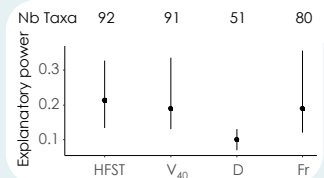


Hydraulic predictors: shear stress (HFST), flow velocity (V_{40}), depth (D), Froude ($Fr = V_{40} \sqrt{gD}$)

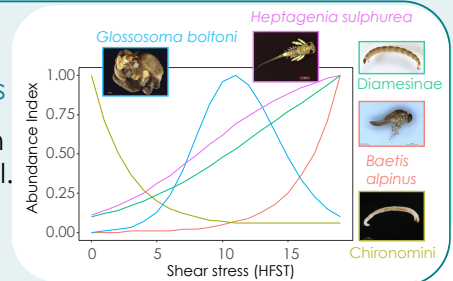


Microhabitat selection models
 M1 → no microhabitat selection
 M2 → 'average' microhabitat selection
 M3 → 'by survey' microhabitat selection

Among 258 taxa sampled,
 ○ 78 % with significant hydraulic response (M3)
 ○ 72 % with relevant transferability (M2)

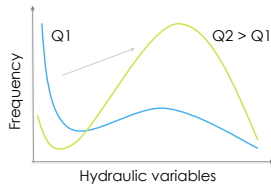


- 144 NEW macroinvertebrate microhabitat selection models
- New adaption in alpine (often fishless) streams (Becquet et al. in review)



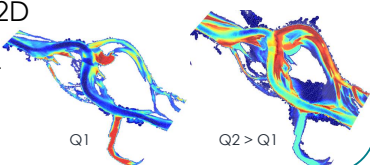
Statistical hydraulic Models

Stathab
 Stathab-steep
 FSTress
 Estimhab



Numerical hydraulic Models

HEC-RAS 1D /2D
 TELEMAC 2D
 RUBAR 2D
 BASEMENT
 LAMMI

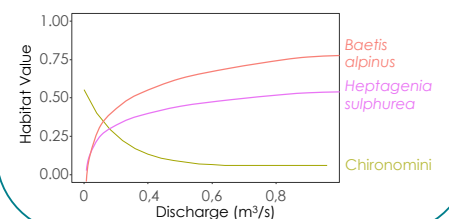
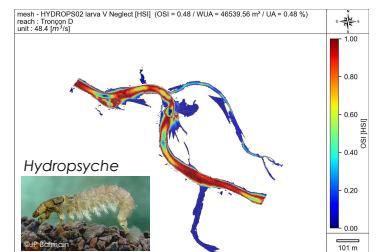


HABBY

A new Open-Source Software to Estimate hydraulic HABitait Suitability

<https://habby.wiki.inrae.fr/>

Habitat Suitability index



Forcellini M, Plichard L, Dolédec S
 Mérioux S, Olivier JM, Cauvy-Fraunié S
 Becquet J, Lamouroux N, Lecoarer Y

Annexe 2

Supplementary Information for “Macroinvertebrate distribution associated with environmental variables in alpine streams”

Appendix S1. List of references used for macroinvertebrate identification.

Ephemeroptera:

- Bauernfeind, E., & Humpesch, U. H. (2001). Die Eintagsfliegen Zentraleuropas (Insecta: Ephemeroptera): Bestimmung und Ökologie. Wien, Verlag des Naturhistorischen Museums Wien.
- Bauernfeind, E., & Soldán, T. (2012). The Mayflies of Europe (Ephemeroptera). Vester Skerninge, Apollo Books.
- Degrange, C., & Sowa, R. (1988). Note complémentaire sur deux espèces de *Rhithrogena* du groupe *alpestris* (Ephemeroptera, Heptageniidae) des Alpes françaises. *Polskie Pismo Entomologiczne*, 58, 711–714.
- Eiseler, B. (2005). Bildbestimmungsschlüssel für die Eintagsfliegenlarven der deutschen Mittelgebirge und des Tieflandes. *Lauterbornia*, 53, 1–112.
- Soldán, T., & Landa, V. (1999). A key to the Central European species of the genus *Rhithrogena* (Ephemeroptera: Heptageniidae). *Klapalekiana*, 38, 25–37.
- Sowa, R. (1984). Contribution à la connaissance des espèces Européennes de *Rhithrogena* Eaton (Ephemeroptera, Heptageniidae) avec le rapport particulier aux espèces des Alpes et des Carpates. *International conference on Ephemeroptera*, 4, 37–52.
- Sowa, R., & Degrange, C. (1987). Taxinomie et répartition des *Rhithrogena* Eaton du groupe *alpestris* (Ephemeroptera: Heptageniidae) des Alpes et des Carpates. *Polskie Pismo Entomologiczne*, 57(3), 475–493.
- Studemann, D., Landolt, P., Sartori, M., Hefti, D., & Tomka, I. (1992). Ephemeroptera, *Insecta Helvetica*, Fauna 9. Lausanne, Schweizerische Entomologische Gesellschaft.
- Tomka, I., & Rasch, P. (1993). Beitrag zur Kenntnis der europäischen *Rhithrogena*-Arten (Ephemeroptera, Heptageniidae): *R. intermedia* Metzler, Tomka & Zurwerra, 1987 eine Art der *alpestris*-Gruppe sowie ergänzende Beschreibungen zu fünf weiteren *Rhithrogena*-Arten. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 66, 255–281.

Plecoptera:

- Aubert, J. (1946). Les Plécoptères de la Suisse Romande. *Bulletin de la Société Entomologique Suisse*, 20(1), 7–128.
- Aubert, J. (1949). Plécoptères helvétiques - Notes morphologiques et systématiques. *Bulletin de la Société Entomologique Suisse*, 22(2), 217–236.
- Aubert, J. (1959). Plecoptera, *Insecta Helvetica*, Fauna 1. Genève, Société entomologique Suisse.
- Consiglio, C. (1980). Plecotteri (Plecoptera). Guide per il riconoscimento delle specie animali delle acque interne italiane. *Consiglio Nazionale delle Ricerche AQ/1/77*, 9, 1.
- Lillehammer, A. (1986). Nymphs of the Fennoscandian Nemoura Latreille (Plecoptera: Nemouridae), with a key to species. *Insect Systematics & Evolution*, 17(4), 511–519. <https://doi.org/10.1163/187631286X00080>
- Lillehammer, A. (1988). Stoneflies (Plecoptera) of Fennoscandia and Denmark. *Fauna entomologica scandinavica*, 21.
- Lubini, V., Knispel, S., & Vincon, G. (2012). Die Steinfliegen der Schweiz: Bestimmung und Verbreitung / Les plécoptères de Suisse: identification et distribution. *Fauna Helvetica* 27. Neuchâtel, CSCF & SEG.
- Reding, J. P. G. (2020). Les Plécoptères du Massif du Jura : Guide d'identification des larves au genre et à l'espèce (Identification guide (generic and specific level) to the Plecoptera larvae of the Jura Mountains). Neuchâtel, independently published, 4–502.
- Reding, J. P. G., Launay, B., Le Doaré, J., Ruffoni, A., & Vinçon, G. (2019). Two new species of Dictyogenus klapálek, 1904 (Plecoptera: Perlodidae) from the Jura mountains of France and Switzerland, and from the French Vercors and Chartreuse massifs. *Illiesia*, 15(2), 27–64.
- Zwick, P. (2004). Key to the West Palaearctic genera of stoneflies (Plecoptera) in the larval stage. *Limnologica*, 34, 315–348. [https://doi.org/10.1016/S0075-9511\(04\)80004-5](https://doi.org/10.1016/S0075-9511(04)80004-5)

Trichoptera:

- Coppa, G., Graf, W., & Tachet, H. (2012). A revised description of the larvae of three species of the Rhyacophila tristis group: Rhyacophila aquitana, Rhyacophila pubescens and Rhyacophila tristis (Trichoptera: Rhyacophilidae). *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, 48(2), 215–223. <https://doi.org/10.1051/limn/2012014>
- Eiseler, B. (2010). Taxonomie für die Praxis: Bestimmungshilfen-Makrozoobenthos. LANUV-Arbeitsblatt, 14(1), 1–184.
- Neu, P. J., & Tobias, W. (2004). Die Bestimmung der in Deutschland vorkommenden Hydropsychidae (Insecta: Trichoptera). *Lauterbornia*, 51, 1–68.
- Urbanic, G., & Waringer, J. (2002). The larva of Beraea dira McLachlan, 1875 (Trichoptera, Beraeidae). *Aquatic Insects*, 24(3), 213–217. <https://doi.org/10.1076/aqin.24.3.213.8116>

- Waringer, J., & Graf, W. (2011). Atlas of Central European Trichoptera Larvae. Dinkelscherben, Erik Mauch Verlag.
- Waringer, J., & Graf, W. (2013). Key and bibliography of the genera of European Trichoptera larvae. *Zootaxa*, 3640(2), 101–151. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3640.2.1>
- Waringer, J., Vitecek, S., & Graf, W. (2016). Larval morphology and identification of *Rhyacophila meyeri* McLachlan 1879 (Trichoptera: Rhyacophilidae). *Zootaxa*, 4093(4), 559–565. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4093.4.7>
- Weinzierl, A., Malicky, H., & Waringer, J. (2021). The larva of *Rhyacophila albardana* McLachlan 1879, including a discriminatory matrix to the *Rhyacophila* larvae with comb-shaped gills of Austria, Germany and Switzerland (Rhyacophilidae, Trichoptera). *Zootaxa*, 4908(1), 133–140. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4908.1.9>
- Wiberg-Larsen, P. (1979). Revised key to larvae of Beraeidae in NW Europe (Trichoptera). *Insect Systematics & Evolution*, 10(2), 112–118.

Diptera:

- Mauch, E. (2017). Aquatische Diptera-Larven in Mittel-, Nordwest- und Nordeuropa. Übersicht über die Formen und ihre Identifikation. *Lauterbornia*, 83.
- Nilsson, A. N. (éd.). (1996). Aquatic Insects of North Europe: Ephemeroptera, Plecoptera, Heteroptera, Neuroptera, Megaloptera, Coleoptera, Trichoptera, Lepidoptera. Stenstrup, Apollo Books.

Others:

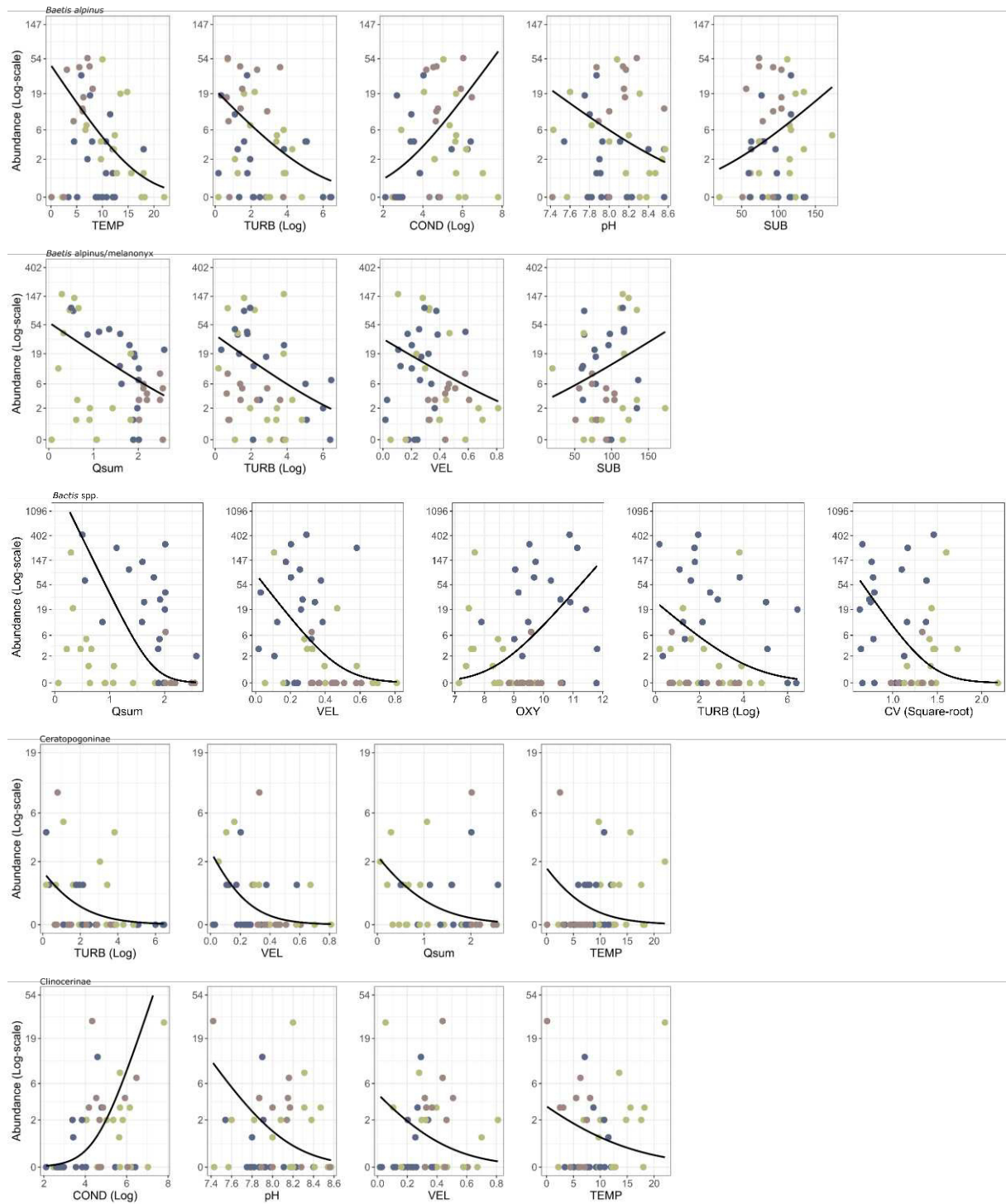
- Tachet, H., Richoux, P., Bournaud, M., Dessaix, P., & Pattée, E. (2009). Initiation aux invertébrés des eaux douces (familles, quelques genres et espèces). Association Française de Limnologie.
- Tachet, H., Richoux, P., Bournaud, M., Usseglio-Polatera, P. (2010). Invertébrés d'eau douce : systématique, biologie, écologie. Paris : CNRS éditions.

Websites:

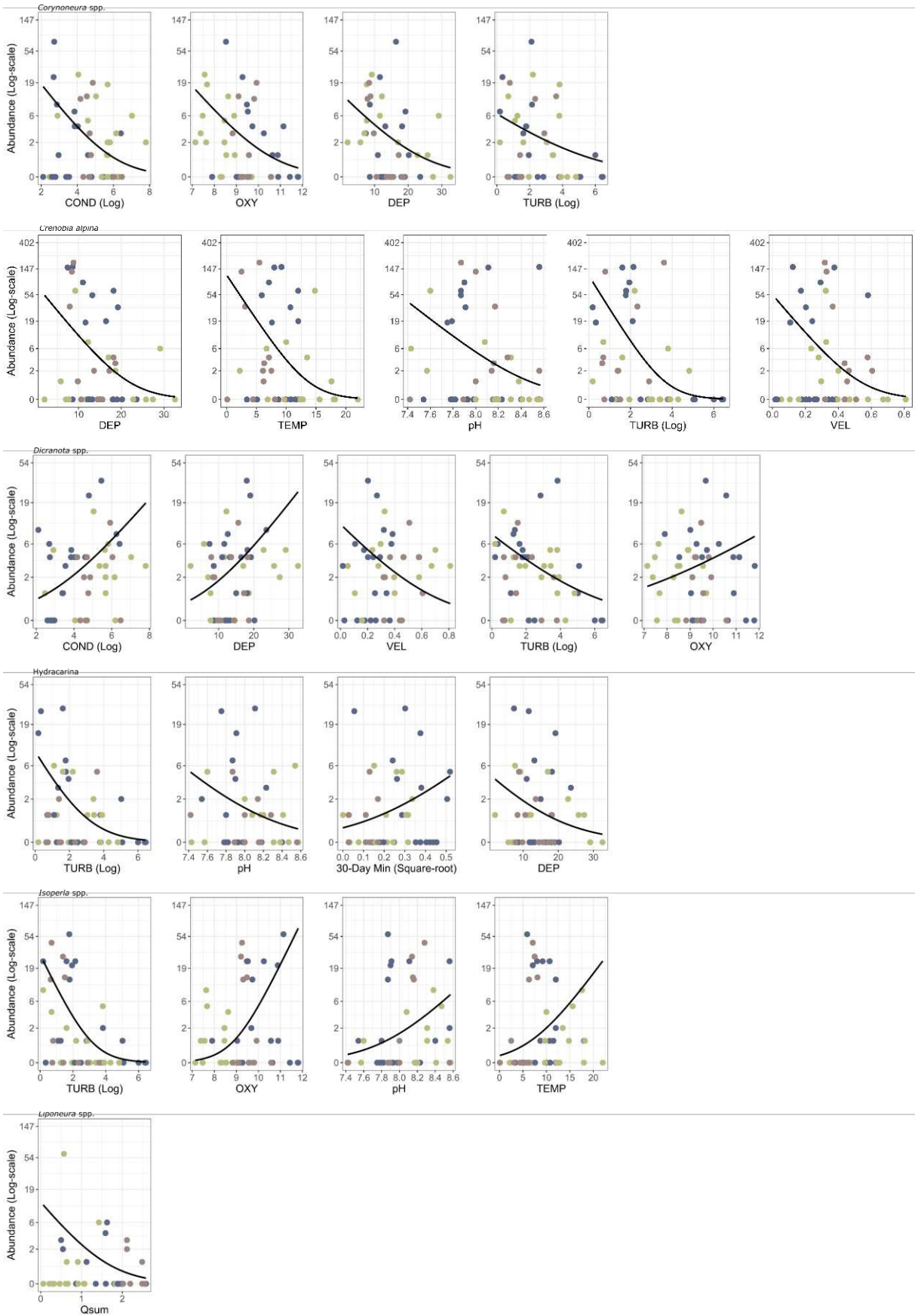
- Freshwater ecology: <http://www.freshwaterecology.info>
- GBIF: <https://www.gbif.org>
- Opie benthos: <http://www.opie-benthos.fr>
- Perla: <http://www.perla.developpement-durable.gouv.fr>

ANNEXES

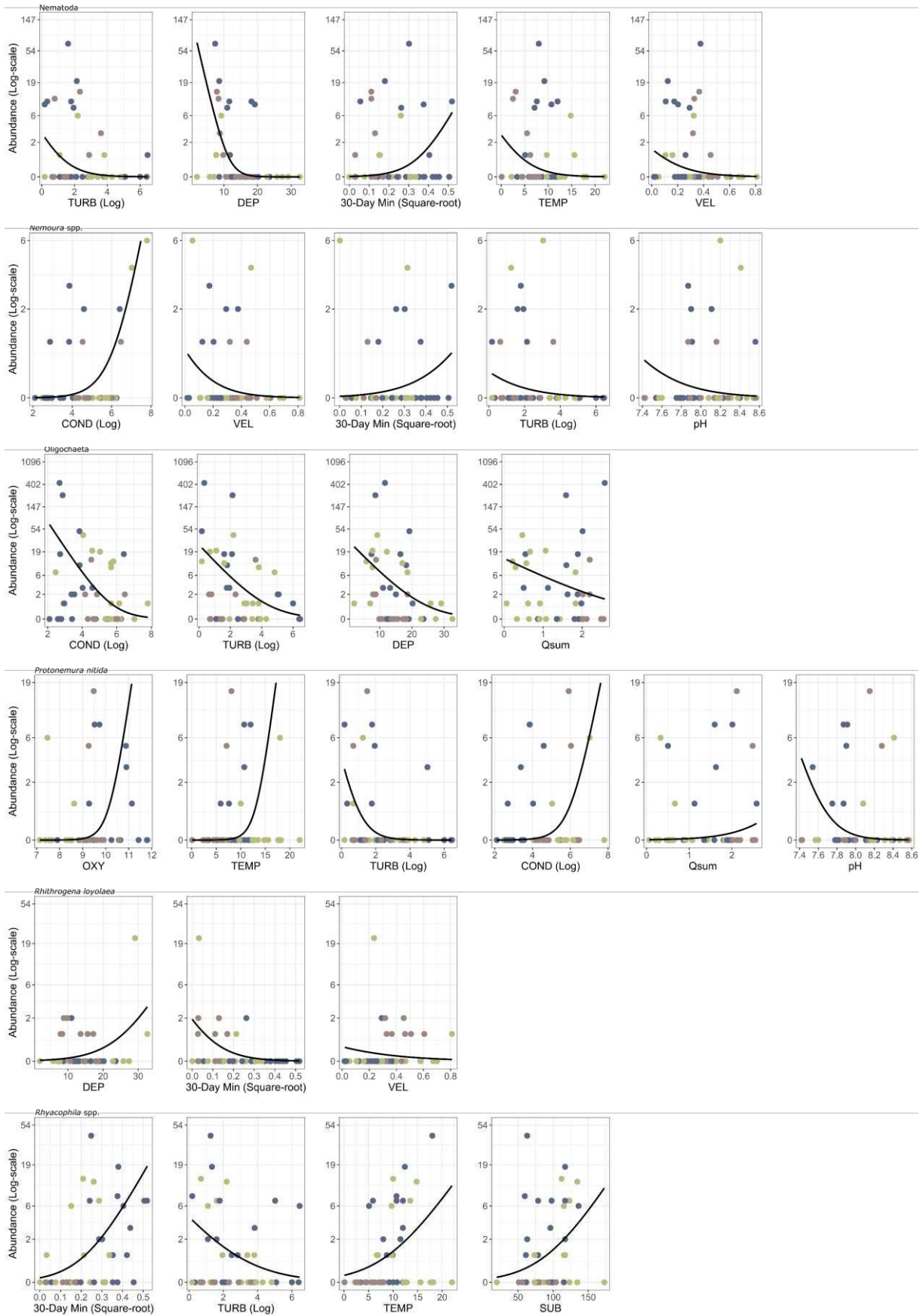
Figure S1. Fits of multivariate GLMM.NB models relating taxa abundance to significant proximate habitat variables, for 19 taxa. Univariate responses to individual environmental variables are shown, with the other environmental variables fixed at their average value. Colour of points correspond to the three different catchments (blue: Arve, brown: Vanoise, green: Arvan). The proximate habitat variables are ordered by increasing p-values.



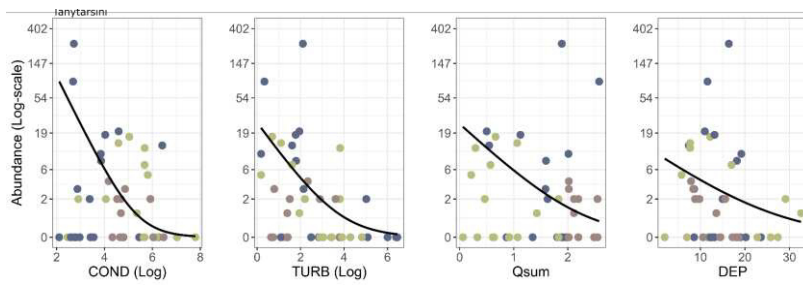
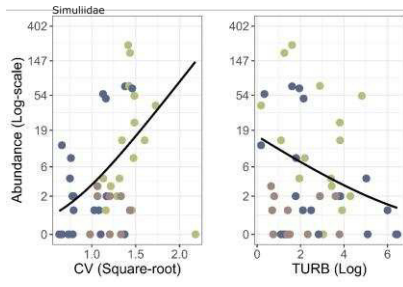
ANNEXES



ANNEXES



ANNEXES



Annexe 3

Supporting Information for “Modelling macroinvertebrate hydraulic preferences in alpine streams”

Appendix S1: List of references used for macroinvertebrate identification. (Voir Annexe 2)

Appendix S2: Metrics of relevant M2 models and normalised abundances across hydraulic variables.

Blue taxa: relevant M2. Grey normalised abundances: corrected edge effects.

ANNEXES

1. Metrics of models for HFST

Taxon	Total abundance	Occurrence (Surbers)	Total number of Surbers	Sampled sites	Rho_M1	Rho_M2	Rho_M2g	Rho_M3	M2_Gain	M2g_Gain	M3_Gain	M2_Proportion	M2g_Proportion	LRT M1_M2	LRT M1_M2g	LRT M1_M3
<i>Baetis alpinus</i>	352	72	150	5	0.56	0.62	0.62	0.67	0.14	0.14	0.25	0.55	0.55	0.00	0.00	0.00
<i>Baetis alpinus/melanonyx</i>	3988	88	120	4	0.88	0.88	0.88	0.88	0.00	0.00	0.00	NA	NA	0.00	0.02	0.00
<i>Baetis</i> spp. juv	436	50	90	3	0.76	0.77	0.77	0.78	0.04	0.04	0.08	0.50	0.50	0.26	0.57	0.40
<i>Baetis</i> spp. tot	4875	111	150	5	0.86	0.88	0.87	0.89	0.14	0.07	0.21	0.67	0.33	0.00	0.00	0.00
<i>Brachyptera/Rhabdiopteryx</i>	4869	54	120	4	0.73	0.74	0.74	0.74	0.04	0.04	0.04	1.00	1.00	0.43	0.89	0.38
Capniidae/Leuctridae	69	20	60	2	0.40	0.35	0.40	0.40	-0.08	0.00	0.00	NA	NA	0.68	0.96	0.91
Ceratopogoninae	51	22	60	2	0.16	0.24	NA	0.24	0.10	NA	0.10	1.00	NA	0.80	NA	0.97
Clinocerinae	279	59	90	3	0.72	0.72	0.72	0.72	0.00	0.00	0.00	NA	NA	0.16	0.57	0.44
<i>Corynoneura</i> spp.	546	85	150	5	0.75	0.77	0.77	0.77	0.08	0.08	0.08	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00
<i>Crenobia alpina</i>	1180	59	60	2	0.78	0.67	NA	0.74	-0.50	NA	-0.18	2.75	NA	0.95	NA	0.70
Diamesinae	942	64	90	3	0.68	0.75	NA	0.75	0.22	NA	0.22	1.00	NA	0.00	NA	0.00
<i>Dicranota</i> spp.	404	95	150	5	0.54	0.64	0.64	0.66	0.22	0.22	0.26	0.83	0.83	0.00	0.00	0.00
Drusinae	39	9	60	2	0.14	0.17	NA	0.17	0.03	NA	0.03	1.00	NA	0.01	NA	0.04
<i>Ecdyonurus</i> spp.	116	31	60	2	0.40	0.44	NA	0.44	0.07	NA	0.07	1.00	NA	0.07	NA	0.23
<i>Ecdyonurus</i> spp. tot	308	44	90	3	0.73	0.74	0.75	0.75	0.04	0.07	0.07	0.50	1.00	0.00	0.00	0.00
<i>Epeorus alpicola</i>	643	53	60	2	0.12	0.58	NA	0.58	0.52	NA	0.52	1.00	NA	0.00	NA	0.02
<i>Isoperla</i> spp.	641	55	60	2	0.84	0.76	NA	0.81	-0.50	NA	-0.19	2.67	NA	0.46	NA	0.77
<i>Isoperla</i> spp. tot	643	55	60	2	0.84	0.76	NA	0.81	-0.50	NA	-0.19	2.67	NA	0.47	NA	0.78
<i>Leuctra</i> spp.	650	86	150	5	0.80	0.79	0.79	0.79	-0.05	-0.05	-0.05	1.00	1.00	0.33	0.14	0.38
<i>Leuctra</i> spp. tot	655	86	150	5	0.80	0.79	0.79	0.79	-0.05	-0.05	-0.05	1.00	1.00	0.35	0.14	0.39
Limnephilidae tot	830	62	90	3	0.60	0.73	0.74	0.74	0.33	0.35	0.35	0.93	1.00	0.00	0.00	0.00
Limnephilinae	80	12	60	2	0.11	0.39	NA	0.39	0.31	NA	0.31	1.00	NA	0.00	NA	0.00
<i>Liponeura</i> spp.	90	32	90	3	0.36	0.63	0.63	0.63	0.42	0.42	0.42	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00
<i>Nemoura mortoni</i>	86	25	60	2	0.44	0.40	NA	0.46	-0.07	NA	0.04	-2.00	NA	0.96	NA	0.78
<i>Nemoura</i> spp.	244	42	60	2	0.67	0.68	NA	0.68	0.03	NA	0.03	1.00	NA	0.18	NA	0.35
<i>Nemoura</i> spp. tot	330	47	60	2	0.71	0.71	NA	0.71	0.00	NA	0.00	NA	NA	0.21	NA	0.26

ANNEXES

Orthoclaadiinae	2687	133	150	5	0.64	0.65	0.66	0.69	0.03	0.06	0.14	0.20	0.40	0.00	0.00	0.00
<i>Philopotamus</i> spp.	198	29	60	2	0.42	0.51	NA	0.54	0.16	NA	0.21	0.75	NA	0.02	NA	0.07
<i>Philopotamus</i> spp. tot	199	29	60	2	0.43	0.52	NA	0.54	0.16	NA	0.19	0.82	NA	0.02	NA	0.07
<i>Protonemura nitida</i>	321	32	60	2	0.79	0.74	NA	0.76	-0.24	NA	-0.14	1.67	NA	0.76	NA	0.21
<i>Protonemura</i> spp.	842	70	120	4	0.69	0.76	0.76	0.77	0.23	0.23	0.26	0.88	0.88	0.00	0.00	0.00
<i>Protonemura</i> spp. tot	1217	86	150	5	0.75	0.78	0.77	0.78	0.12	0.08	0.12	1.00	0.67	0.00	0.00	0.00
Psychodidae	3467	54	90	3	0.84	0.82	0.82	0.81	-0.13	-0.13	-0.19	0.67	0.67	0.00	0.00	0.00
<i>Rhithrogena delphinensis</i>	36	18	60	2	0.33	0.56	NA	0.56	0.34	NA	0.34	1.00	NA	0.00	NA	0.00
<i>Rhithrogena</i> spp.	1258	66	90	3	0.77	0.76	0.79	0.78	-0.04	0.09	0.04	-1.00	2.00	0.18	0.11	0.06
<i>Rhithrogena</i> spp. tot	1299	69	90	3	0.78	0.75	0.80	0.79	-0.14	0.09	0.05	-3.00	2.00	0.54	0.14	0.11
<i>Rhyacophila</i> spp.	364	72	120	4	0.69	0.75	0.75	0.75	0.19	0.19	0.19	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00
<i>Rhyacophila</i> spp. tot	423	77	120	4	0.75	0.79	0.79	0.79	0.16	0.16	0.16	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00
<i>Rhyacophila tristis</i>	37	26	60	2	0.18	0.40	NA	0.40	0.27	NA	0.27	1.00	NA	0.02	NA	0.11
Simuliidae	841	84	150	5	0.44	0.59	0.59	0.59	0.27	0.27	0.27	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00
Tanytarsini	480	47	60	2	0.37	0.48	NA	0.52	0.17	NA	0.24	0.73	NA	0.00	NA	0.00

ANNEXES

2. Normalised abundances for HFST

Taxon	AVG_HFST	HFST_0	HFST_1	HFST_2	HFST_3	HFST_4	HFST_5	HFST_6	HFST_7	HFST_8	HFST_9	HFST_10	HFST_11	HFST_12	HFST_13	HFST_14	HFST_15	HFST_16	HFST_17	HFST_18	HFST_19
<i>Baetis alpinus</i>	11.90	0.10	0.13	0.18	0.23	0.30	0.38	0.47	0.57	0.68	0.78	0.87	0.94	0.99	1.00	0.99	0.96	0.91	0.85	0.79	0.73
<i>Baetis alpinus/melanonyx</i>	11.50	0.27	0.31	0.35	0.39	0.44	0.50	0.55	0.61	0.67	0.73	0.78	0.83	0.87	0.91	0.94	0.96	0.97	0.99	0.99	1.00
<i>Baetis</i> spp. juv	11.34	0.35	0.37	0.38	0.40	0.41	0.43	0.45	0.48	0.50	0.53	0.56	0.59	0.63	0.67	0.71	0.76	0.81	0.87	0.93	1.00
<i>Baetis</i> spp. tot	11.26	0.25	0.29	0.35	0.41	0.47	0.55	0.62	0.70	0.78	0.85	0.91	0.96	0.99	1.00	1.00	0.98	0.96	0.93	0.89	0.85
<i>Brachyptera/Rhabdiopteryx</i>	10.84	0.45	0.48	0.51	0.54	0.57	0.60	0.64	0.67	0.71	0.74	0.77	0.80	0.83	0.86	0.88	0.91	0.93	0.96	0.98	1.00
Capniidae/Leuctridae	7.67	0.89	0.92	0.95	0.97	0.99	1.00	1.00	0.98	0.95	0.90	0.84	0.77	0.69	0.61	0.54	0.47	0.40	0.34	0.29	0.25
Ceratopogoninae	8.02	1.00	1.00	0.99	0.98	0.97	0.96	0.94	0.92	0.89	0.85	0.81	0.77	0.72	0.67	0.62	0.57	0.52	0.47	0.43	0.39
Clinocerinae	11.14	0.38	0.40	0.43	0.45	0.47	0.50	0.53	0.56	0.59	0.62	0.65	0.68	0.72	0.75	0.79	0.83	0.87	0.91	0.95	1.00
<i>Corynoneura</i> spp.	6.19	1.00	0.82	0.67	0.56	0.46	0.39	0.33	0.29	0.25	0.22	0.21	0.19	0.19	0.18	0.18	0.18	0.18	0.18	0.18	0.18
<i>Crenobia alpina</i>	9.26	1.00	0.99	0.99	0.98	0.97	0.97	0.96	0.95	0.95	0.94	0.93	0.92	0.92	0.91	0.90	0.90	0.89	0.88	0.88	0.87
Diamesinae	12.87	0.10	0.12	0.14	0.17	0.20	0.24	0.28	0.32	0.37	0.42	0.48	0.53	0.59	0.65	0.71	0.77	0.82	0.88	0.94	1.00
<i>Dicranota</i> spp.	6.25	1.00	0.81	0.66	0.54	0.44	0.37	0.31	0.27	0.24	0.21	0.20	0.19	0.19	0.19	0.19	0.19	0.19	0.19	0.19	0.19
Drusinae	2.37	1.00	0.59	0.35	0.21	0.13	0.08	0.05	0.04	0.03	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02
<i>Ecdyonurus</i> spp.	6.38	1.00	0.90	0.80	0.72	0.65	0.58	0.52	0.47	0.43	0.39	0.35	0.32	0.29	0.26	0.24	0.22	0.20	0.19	0.17	0.16
<i>Ecdyonurus</i> spp. tot	5.51	1.00	0.85	0.73	0.62	0.53	0.45	0.39	0.34	0.29	0.26	0.23	0.20	0.18	0.16	0.15	0.13	0.12	0.11	0.10	0.09
<i>Epeorus alpicola</i>	13.94	0.07	0.08	0.08	0.09	0.10	0.11	0.13	0.14	0.16	0.18	0.21	0.24	0.28	0.33	0.40	0.47	0.57	0.68	0.83	1.00
<i>Isoperla</i> spp.	9.69	0.62	0.67	0.72	0.77	0.82	0.86	0.91	0.94	0.97	0.99	1.00	0.99	0.98	0.95	0.92	0.88	0.83	0.79	0.74	0.70
<i>Isoperla</i> spp. tot	9.67	0.63	0.67	0.72	0.77	0.82	0.87	0.91	0.95	0.97	0.99	1.00	0.99	0.98	0.95	0.91	0.88	0.83	0.79	0.74	0.70
<i>Leuctra</i> spp.	10.51	0.57	0.58	0.58	0.59	0.60	0.62	0.63	0.64	0.66	0.68	0.70	0.72	0.74	0.77	0.80	0.84	0.87	0.91	0.96	1.00
<i>Leuctra</i> spp. tot	10.50	0.57	0.58	0.59	0.59	0.60	0.61	0.62	0.63	0.65	0.66	0.68	0.70	0.73	0.76	0.79	0.83	0.86	0.91	0.95	1.00
Limnephilidae tot	4.07	1.00	0.76	0.57	0.44	0.34	0.26	0.21	0.16	0.13	0.11	0.09	0.08	0.07	0.06	0.06	0.05	0.05	0.05	0.05	0.04
Limnephiliinae	1.86	1.00	0.56	0.32	0.18	0.11	0.06	0.04	0.03	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01
<i>Liponeura</i> spp.	15.27	0.02	0.02	0.03	0.03	0.04	0.04	0.05	0.07	0.08	0.10	0.12	0.15	0.19	0.23	0.30	0.38	0.48	0.61	0.78	1.00
<i>Nemoura mortoni</i>	9.08	1.00	0.97	0.93	0.90	0.88	0.85	0.83	0.81	0.80	0.79	0.78	0.78	0.78	0.78	0.78	0.78	0.78	0.78	0.78	0.78
<i>Nemoura</i> spp.	7.73	1.00	0.91	0.83	0.76	0.70	0.64	0.59	0.55	0.51	0.49	0.46	0.44	0.43	0.42	0.41	0.40	0.40	0.39	0.39	0.39
<i>Nemoura</i> spp. tot	7.93	1.00	0.92	0.84	0.77	0.71	0.66	0.61	0.57	0.54	0.51	0.49	0.47	0.46	0.45	0.44	0.44	0.43	0.43	0.43	0.43

ANNEXES

Orthoclaadiinae	7.78	1.00	0.87	0.76	0.66	0.58	0.52	0.47	0.43	0.40	0.39	0.38	0.38	0.38	0.38	0.38	0.38	0.38	0.38	0.38	0.38
<i>Philopotamus</i> spp.	16.75	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.02	0.02	0.02	0.03	0.04	0.06	0.09	0.14	0.22	0.36	0.60	1.00
<i>Philopotamus</i> spp. tot	16.76	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.02	0.02	0.02	0.03	0.04	0.06	0.09	0.14	0.22	0.36	0.59	1.00
<i>Protonemura nitida</i>	10.62	0.52	0.54	0.57	0.60	0.63	0.66	0.69	0.72	0.75	0.78	0.81	0.83	0.86	0.88	0.90	0.92	0.94	0.96	0.98	1.00
<i>Protonemura</i> spp.	13.87	0.10	0.10	0.10	0.10	0.10	0.10	0.11	0.11	0.11	0.12	0.14	0.16	0.19	0.23	0.28	0.35	0.45	0.58	0.76	1.00
<i>Protonemura</i> spp. tot	12.84	0.18	0.18	0.18	0.18	0.18	0.18	0.19	0.19	0.21	0.22	0.24	0.27	0.30	0.35	0.41	0.48	0.57	0.68	0.83	1.00
Psychodidae	3.15	1.00	0.61	0.37	0.24	0.15	0.10	0.07	0.05	0.04	0.04	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03
<i>Rhithrogena delphinensis</i>	14.62	0.00	0.01	0.01	0.02	0.03	0.05	0.08	0.12	0.18	0.25	0.34	0.44	0.54	0.64	0.74	0.82	0.88	0.93	0.97	1.00
<i>Rhithrogena</i> spp.	8.77	0.62	0.67	0.73	0.79	0.85	0.91	0.95	0.99	1.00	0.99	0.97	0.92	0.86	0.78	0.71	0.63	0.56	0.49	0.42	0.37
<i>Rhithrogena</i> spp. tot	9.75	0.57	0.62	0.68	0.73	0.79	0.84	0.89	0.94	0.97	0.99	1.00	0.99	0.97	0.95	0.91	0.87	0.82	0.77	0.72	0.67
<i>Rhyacophila</i> spp.	12.85	0.13	0.15	0.16	0.18	0.19	0.21	0.24	0.26	0.29	0.32	0.35	0.39	0.44	0.49	0.55	0.62	0.70	0.79	0.89	1.00
<i>Rhyacophila</i> spp. tot	12.40	0.17	0.19	0.21	0.23	0.25	0.28	0.30	0.33	0.36	0.40	0.44	0.48	0.53	0.58	0.63	0.69	0.76	0.83	0.91	1.00
<i>Rhyacophila tristis</i>	6.54	0.72	0.78	0.85	0.91	0.96	0.99	1.00	0.98	0.92	0.83	0.72	0.59	0.47	0.35	0.26	0.19	0.13	0.09	0.06	0.04
Simuliidae	14.18	0.05	0.06	0.07	0.08	0.09	0.10	0.11	0.13	0.15	0.17	0.20	0.23	0.27	0.32	0.39	0.46	0.56	0.68	0.82	1.00
Tanytarsini	4.31	1.00	0.68	0.46	0.32	0.22	0.16	0.12	0.10	0.08	0.07	0.07	0.07	0.07	0.07	0.07	0.07	0.07	0.07	0.07	0.07

ANNEXES

3. Metrics of models for V40

Taxon	Total abundance	Occurrence (Surbers)	Total number of Surbers	Sampled sites	Rho_M1	Rho_M2	Rho_M2g	Rho_M3	M2_Gain	M2g_Gain	M3_Gain	M2_Proportion	M2g_Proportion	LRT M1_M2	LRT M1_M2g	LRT M1_M3
<i>Baetis alpinus</i>	352	72	150	5	0.56	0.63	0.63	0.64	0.16	0.16	0.18	0.88	0.88	0.01	0.07	0.01
<i>Baetis alpinus/melanonyx</i>	3988	88	120	4	0.88	0.89	0.89	0.89	0.08	0.08	0.08	1.00	1.00	0.00	0.03	0.02
<i>Baetis</i> spp.	436	50	90	3	0.76	0.78	0.78	0.78	0.08	0.08	0.08	1.00	1.00	0.05	0.22	0.16
<i>Baetis</i> spp. tot	4875	111	150	5	0.86	0.87	0.87	0.87	0.07	0.07	0.07	1.00	1.00	0.01	0.06	0.05
<i>Brachyptera/Rhabdiopteryx</i>	4869	54	120	4	0.73	0.75	0.75	0.75	0.07	0.07	0.07	1.00	1.00	0.01	0.10	0.05
Capniidae/Leuctridae	69	20	60	2	0.40	0.44	0.42	0.42	0.07	0.03	0.03	2.00	1.00	0.09	0.35	0.23
Ceratopogoninae	51	22	60	2	0.16	0.25	NA	0.25	0.11	NA	0.11	1.00	NA	0.20	NA	0.45
Clinocerinae	279	59	90	3	0.72	0.70	0.70	0.72	-0.07	-0.07	0.00	NA	NA	0.40	0.80	0.62
<i>Corynoneura</i> spp.	546	85	150	5	0.75	0.75	0.77	0.77	0.00	0.08	0.08	0.00	1.00	0.00	0.01	0.00
<i>Crenobia alpina</i>	1180	59	60	2	0.78	0.68	NA	0.75	-0.45	NA	-0.14	3.33	NA	0.77	NA	0.55
Diamesinae	942	64	90	3	0.68	0.72	NA	0.72	0.13	NA	0.13	1.00	NA	0.00	NA	0.01
<i>Dicranota</i> spp.	404	95	150	5	0.54	0.59	0.59	0.61	0.11	0.11	0.15	0.71	0.71	0.00	0.04	0.00
Drusinae	39	9	60	2	0.14	0.32	NA	0.32	0.21	NA	0.21	1.00	NA	0.00	NA	0.03
<i>Ecdyonurus</i> spp.	116	31	60	2	0.40	0.37	NA	0.37	-0.05	NA	-0.05	1.00	NA	0.22	NA	0.55
<i>Ecdyonurus</i> spp. tot	308	44	90	3	0.73	0.75	0.75	0.75	0.07	0.07	0.07	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00
<i>Epeorus alpicola</i>	643	53	60	2	0.12	0.64	NA	0.64	0.59	NA	0.59	1.00	NA	0.00	NA	0.00
<i>Isoperla</i> spp.	641	55	60	2	0.84	0.72	NA	0.74	-0.75	NA	-0.63	1.20	NA	0.99	NA	0.98
<i>Isoperla</i> spp. tot	643	55	60	2	0.84	0.72	NA	0.74	-0.75	NA	-0.63	1.20	NA	1.00	NA	0.98
<i>Leuctra</i> spp.	650	86	150	5	0.80	0.80	0.80	0.80	0.00	0.00	0.00	NA	NA	0.29	0.27	0.64
<i>Leuctra</i> spp. tot	655	86	150	5	0.80	0.80	0.80	0.80	0.00	0.00	0.00	NA	NA	0.31	0.28	0.67
Limnephilidae tot	830	62	90	3	0.60	0.73	0.73	0.72	0.33	0.33	0.30	1.08	1.08	0.00	0.00	0.00
Limnephilinae	80	12	60	2	0.11	0.33	NA	0.33	0.25	NA	0.25	1.00	NA	0.00	NA	0.02
<i>Liponeura</i> spp.	90	32	90	3	0.36	0.60	0.60	0.60	0.38	0.38	0.38	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00
<i>Nemoura mortoni</i>	86	25	60	2	0.44	0.41	NA	0.41	-0.05	NA	-0.05	1.00	NA	0.67	NA	0.94
<i>Nemoura</i> spp.	244	42	60	2	0.67	0.65	NA	0.65	-0.06	NA	-0.06	1.00	NA	0.18	NA	0.48
<i>Nemoura</i> spp. tot	330	47	60	2	0.71	0.67	NA	0.67	-0.14	NA	-0.14	1.00	NA	0.39	NA	0.74

ANNEXES

Orthoclaadiinae	2687	133	150	5	0.64	0.65	0.65	0.66	0.03	0.03	0.06	0.50	0.50	0.06	0.09	0.11
<i>Philopotamus</i> spp.	198	29	60	2	0.42	0.61	NA	0.61	0.33	NA	0.33	1.00	NA	0.00	NA	0.02
<i>Philopotamus</i> spp. tot	199	29	60	2	0.43	0.61	NA	0.61	0.32	NA	0.32	1.00	NA	0.00	NA	0.02
<i>Protonemura nitida</i>	321	32	60	2	0.79	0.77	NA	0.77	-0.10	NA	-0.10	1.00	NA	0.50	NA	0.84
<i>Protonemura</i> spp.	842	70	120	4	0.69	0.76	0.76	0.76	0.23	0.23	0.23	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00
<i>Protonemura</i> spp. tot	1217	86	150	5	0.75	0.79	0.79	0.79	0.16	0.16	0.16	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00
Psychodidae	3467	54	90	3	0.84	0.80	0.80	0.81	-0.25	-0.25	-0.19	1.33	1.33	0.00	0.00	0.00
<i>Rhithrogena delphinensis</i>	36	18	60	2	0.33	0.53	NA	0.54	0.30	NA	0.31	0.95	NA	0.00	NA	0.01
<i>Rhithrogena</i> spp.	1258	66	90	3	0.77	0.75	0.74	0.74	-0.09	-0.13	-0.13	0.67	1.00	0.26	0.62	0.59
<i>Rhithrogena</i> spp. tot	1299	69	90	3	0.78	0.76	0.76	0.77	-0.09	-0.09	-0.05	2.00	2.00	0.58	0.90	0.77
<i>Rhyacophila</i> spp.	364	72	120	4	0.69	0.76	0.76	0.76	0.23	0.23	0.23	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00
<i>Rhyacophila</i> spp. tot	423	77	120	4	0.75	0.80	0.79	0.80	0.20	0.16	0.20	1.00	0.80	0.00	0.00	0.00
<i>Rhyacophila tristis</i>	37	26	60	2	0.18	0.26	NA	0.26	0.10	NA	0.10	1.00	NA	0.18	NA	0.48
Simuliidae	841	84	150	5	0.44	0.61	0.61	0.61	0.30	0.30	0.30	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00
Tanytarsini	480	47	60	2	0.37	0.32	NA	0.34	-0.08	NA	-0.05	1.67	NA	0.06	NA	0.03

ANNEXES

4. Normalised abundances for V40

Taxon	AVG_ V40	V40_0	V40_ 0.1	V40_ 0.2	V40_ 0.3	V40_ 0.4	V40_ 0.5	V40_ 0.6	V40_ 0.7	V40_ 0.8	V40_ 0.9	V40_1	V40_ 1.1	V40_ 1.2	V40_ 1.3	V40_ 1.4	V40_ 1.5	V40_ 1.6	V40_ 1.7	V40_ 1.8	V40_ 1.9	V40_2
<i>Baetis alpinus</i>	0.87	0.29	0.38	0.49	0.62	0.75	0.87	0.95	1.00	1.00	0.96	0.90	0.81	0.71	0.61	0.51	0.42	0.34	0.28	0.23	0.18	0.15
<i>Baetis alpinus/melanonyx</i>	1.02	0.37	0.45	0.54	0.63	0.73	0.82	0.89	0.95	0.99	1.00	1.00	0.97	0.94	0.89	0.84	0.78	0.72	0.67	0.61	0.56	0.52
<i>Baetis</i> spp.	1.09	0.35	0.42	0.50	0.59	0.67	0.76	0.83	0.89	0.94	0.97	0.99	1.00	0.99	0.98	0.96	0.93	0.89	0.86	0.83	0.79	0.76
<i>Baetis</i> spp. tot	0.96	0.45	0.52	0.61	0.71	0.80	0.88	0.94	0.98	1.00	1.00	0.97	0.93	0.88	0.82	0.76	0.70	0.63	0.57	0.52	0.47	0.42
<i>Brachyptera/Rhabdiopteryx</i>	0.88	0.25	0.33	0.44	0.57	0.71	0.84	0.93	0.99	1.00	0.97	0.90	0.81	0.71	0.61	0.51	0.42	0.34	0.27	0.22	0.17	0.14
Capniidae/Leuctridae	0.39	0.40	0.58	0.79	0.96	1.00	0.87	0.63	0.39	0.21	0.10	0.04	0.02	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Ceratopogoninae	0.44	0.51	0.66	0.82	0.96	1.00	0.93	0.78	0.59	0.41	0.26	0.16	0.09	0.05	0.02	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Clinocerinae	1.06	0.61	0.66	0.71	0.77	0.82	0.86	0.90	0.93	0.96	0.98	0.99	1.00	1.00	1.00	0.99	0.98	0.97	0.96	0.95	0.93	0.92
<i>Corynoneura</i> spp.	0.83	1.00	0.82	0.68	0.57	0.49	0.43	0.39	0.37	0.36	0.35	0.35	0.35	0.35	0.35	0.35	0.35	0.35	0.35	0.35	0.35	0.35
<i>Crenobia alpina</i>	1.11	0.57	0.57	0.57	0.57	0.57	0.57	0.57	0.57	0.58	0.59	0.61	0.63	0.66	0.69	0.72	0.76	0.80	0.85	0.89	0.95	1.00
Diamesinae	1.24	0.20	0.24	0.27	0.31	0.36	0.41	0.46	0.51	0.55	0.60	0.64	0.68	0.72	0.76	0.80	0.83	0.86	0.90	0.93	0.96	1.00
<i>Dicranota</i> spp.	0.83	1.00	0.83	0.69	0.58	0.50	0.44	0.41	0.38	0.37	0.36	0.36	0.36	0.36	0.36	0.36	0.36	0.36	0.36	0.36	0.36	0.36
Drusinae	0.12	1.00	0.44	0.20	0.09	0.05	0.03	0.02	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Ecdyonurus</i> spp.	0.83	1.00	0.84	0.71	0.61	0.53	0.48	0.44	0.41	0.39	0.38	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37
<i>Ecdyonurus</i> spp. tot	0.69	1.00	0.72	0.53	0.40	0.31	0.26	0.22	0.20	0.19	0.19	0.19	0.19	0.19	0.19	0.19	0.19	0.19	0.19	0.19	0.19	0.19
<i>Epeorus alpicola</i>	1.05	0.10	0.16	0.24	0.35	0.48	0.62	0.75	0.87	0.95	0.99	1.00	0.97	0.91	0.84	0.75	0.66	0.57	0.49	0.42	0.36	0.31
<i>Isoperla</i> spp.	1.00	0.96	0.97	0.98	0.98	0.99	0.99	0.99	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	0.99	0.99	0.99	0.99	0.99
<i>Isoperla</i> spp. tot	1.00	0.97	0.98	0.98	0.99	0.99	0.99	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	0.99	0.99	0.99	0.99	0.99
<i>Leuctra</i> spp.	0.93	0.68	0.74	0.80	0.86	0.92	0.96	0.99	1.00	1.00	0.98	0.95	0.91	0.87	0.82	0.77	0.72	0.67	0.62	0.57	0.53	0.49
<i>Leuctra</i> spp. tot	0.93	0.69	0.75	0.81	0.87	0.92	0.96	0.99	1.00	1.00	0.98	0.95	0.92	0.88	0.83	0.78	0.73	0.68	0.63	0.59	0.54	0.50
Limnephilidae tot	0.52	1.00	0.62	0.39	0.26	0.18	0.14	0.11	0.09	0.09	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08
Limnephilinae	0.17	1.00	0.35	0.13	0.06	0.03	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01
<i>Liponeura</i> spp.	1.29	0.05	0.08	0.12	0.18	0.26	0.34	0.44	0.55	0.65	0.75	0.83	0.90	0.95	0.98	1.00	1.00	0.99	0.98	0.96	0.94	0.92
<i>Nemoura mortoni</i>	1.37	0.17	0.17	0.17	0.17	0.17	0.17	0.17	0.17	0.18	0.19	0.21	0.24	0.27	0.31	0.36	0.42	0.50	0.59	0.70	0.84	1.00
<i>Nemoura</i> spp.	0.68	1.00	0.96	0.93	0.89	0.84	0.79	0.73	0.67	0.62	0.56	0.50	0.45	0.40	0.36	0.32	0.28	0.25	0.22	0.19	0.17	0.15
<i>Nemoura</i> spp. tot	0.85	1.00	0.93	0.87	0.82	0.77	0.73	0.69	0.66	0.63	0.61	0.59	0.57	0.55	0.54	0.52	0.51	0.49	0.48	0.47	0.46	0.45

ANNEXES

Orthoclaadiinae	1.32	0.21	0.21	0.21	0.21	0.21	0.21	0.21	0.21	0.22	0.23	0.25	0.27	0.30	0.34	0.39	0.45	0.53	0.62	0.73	0.85	1.00
<i>Philopotamus</i> spp.	1.49	0.02	0.03	0.04	0.05	0.07	0.10	0.13	0.16	0.20	0.24	0.29	0.34	0.40	0.45	0.52	0.58	0.65	0.73	0.81	0.90	1.00
<i>Philopotamus</i> spp. tot	1.48	0.02	0.03	0.04	0.05	0.07	0.10	0.13	0.16	0.20	0.24	0.29	0.34	0.40	0.46	0.52	0.58	0.65	0.73	0.81	0.90	1.00
<i>Protonemura nitida</i>	1.24	0.25	0.27	0.30	0.33	0.35	0.38	0.41	0.44	0.47	0.51	0.54	0.58	0.62	0.66	0.70	0.74	0.79	0.84	0.89	0.94	1.00
<i>Protonemura</i> spp.	1.36	0.08	0.10	0.13	0.15	0.18	0.22	0.25	0.29	0.33	0.38	0.42	0.47	0.52	0.57	0.62	0.67	0.73	0.79	0.85	0.92	1.00
<i>Protonemura</i> spp. tot	1.30	0.14	0.16	0.19	0.22	0.26	0.30	0.34	0.38	0.42	0.47	0.51	0.55	0.60	0.65	0.69	0.74	0.79	0.84	0.89	0.94	1.00
Psychodidae	1.86	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.01	0.02	0.03	0.05	0.09	0.16	0.29	0.54	1.00
<i>Rhithrogena delphinensis</i>	1.34	0.05	0.08	0.11	0.15	0.20	0.26	0.33	0.40	0.48	0.55	0.62	0.69	0.75	0.80	0.84	0.87	0.90	0.93	0.95	0.97	1.00
<i>Rhithrogena</i> spp.	0.90	1.00	0.87	0.76	0.68	0.61	0.57	0.54	0.52	0.52	0.52	0.52	0.52	0.52	0.52	0.52	0.52	0.52	0.52	0.52	0.52	0.52
<i>Rhithrogena</i> spp. tot	1.21	0.34	0.34	0.34	0.34	0.34	0.34	0.34	0.35	0.36	0.37	0.39	0.42	0.45	0.49	0.54	0.59	0.65	0.73	0.81	0.90	1.00
<i>Rhyacophila</i> spp.	1.09	0.25	0.32	0.40	0.50	0.60	0.71	0.80	0.88	0.94	0.98	1.00	1.00	0.98	0.95	0.91	0.86	0.81	0.76	0.70	0.66	0.61
<i>Rhyacophila</i> spp. tot	1.06	0.30	0.37	0.45	0.55	0.65	0.75	0.84	0.91	0.96	0.99	1.00	0.99	0.97	0.93	0.88	0.83	0.78	0.72	0.67	0.62	0.58
<i>Rhyacophila tristis</i>	0.69	1.00	0.87	0.76	0.67	0.60	0.53	0.48	0.43	0.40	0.36	0.34	0.31	0.29	0.27	0.25	0.24	0.23	0.21	0.20	0.19	0.18
Simuliidae	1.34	0.07	0.09	0.12	0.16	0.21	0.26	0.32	0.38	0.44	0.50	0.56	0.62	0.67	0.72	0.77	0.81	0.85	0.89	0.92	0.96	1.00
Tanytarsini	1.72	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.03	0.04	0.05	0.07	0.10	0.14	0.20	0.30	0.45	0.67	1.00

ANNEXES

5. Metrics of models for Froude number

Taxon	Total abundance	Occurrence (Surbers)	Total number of Surbers	Sampled sites	Rho_M1	Rho_M2	Rho_M2g	Rho_M3	M2_Gain	M2g_Gain	M3_Gain	M2_Proportion	M2g_Proportion	LRT M1_M2	LRT M1_M2g	LRT M1_M3
<i>Baetis alpinus</i>	352	72	150	5	0.56	0.62	0.62	0.63	0.14	0.14	0.16	0.86	0.86	0.00	0.03	0.01
<i>Baetis alpinus/melanonyx</i>	3988	88	120	4	0.88	0.89	0.89	0.89	0.08	0.08	0.08	1.00	1.00	0.00	0.01	0.01
<i>Baetis</i> spp.	436	50	90	3	0.76	0.78	0.79	0.78	0.08	0.13	0.08	1.00	1.50	0.02	0.14	0.09
<i>Baetis</i> spp. tot	4875	111	150	5	0.86	0.87	0.87	0.88	0.07	0.07	0.14	0.50	0.50	0.00	0.03	0.02
<i>Brachyptera/Rhabdiopteryx</i>	4869	54	120	4	0.73	0.74	0.74	0.75	0.04	0.04	0.07	0.50	0.50	0.01	0.09	0.04
Capniidae/Leuctridae	69	20	60	2	0.40	0.42	0.40	0.40	0.03	0.00	0.00	NA	NA	0.21	0.55	0.41
Ceratopogoninae	51	22	60	2	0.16	0.22	NA	0.23	0.07	NA	0.08	0.86	NA	0.44	NA	0.74
Clinocerinae	279	59	90	3	0.72	0.71	0.73	0.71	-0.04	0.04	-0.04	1.00	-1.00	0.10	0.36	0.21
<i>Corynoneura</i> spp.	546	85	150	5	0.75	0.74	0.76	0.76	-0.04	0.04	0.04	-1.00	1.00	0.00	0.02	0.01
<i>Crenobia alpina</i>	1180	59	60	2	0.78	0.69	NA	0.77	-0.41	NA	-0.05	9.00	NA	0.37	NA	0.29
Diamesinae	942	64	90	3	0.68	0.74	NA	0.74	0.19	NA	0.19	1.00	NA	0.00	NA	0.00
<i>Dicranota</i> spp.	404	95	150	5	0.54	0.60	0.60	0.63	0.13	0.13	0.20	0.67	0.67	0.00	0.02	0.00
Drusinae	39	9	60	2	0.14	0.31	NA	0.31	0.20	NA	0.20	1.00	NA	0.01	NA	0.03
<i>Ecdyonurus</i> spp.	116	31	60	2	0.40	0.37	NA	0.37	-0.05	NA	-0.05	1.00	NA	0.12	NA	0.37
<i>Ecdyonurus</i> spp. tot	308	44	90	3	0.73	0.75	0.75	0.76	0.07	0.07	0.11	0.67	0.67	0.00	0.00	0.00
<i>Epeorus alpicola</i>	643	53	60	2	0.12	0.65	NA	0.64	0.60	NA	0.59	1.02	NA	0.00	NA	0.00
<i>Isoperla</i> spp.	641	55	60	2	0.84	0.75	NA	0.74	-0.56	NA	-0.63	0.90	NA	0.22	NA	0.52
<i>Isoperla</i> spp. tot	643	55	60	2	0.84	0.75	NA	0.74	-0.56	NA	-0.63	0.90	NA	0.23	NA	0.53
<i>Leuctra</i> spp.	650	86	150	5	0.80	0.79	0.79	0.79	-0.05	-0.05	-0.05	1.00	1.00	0.19	0.20	0.51
<i>Leuctra</i> spp. tot	655	86	150	5	0.80	0.79	0.79	0.79	-0.05	-0.05	-0.05	1.00	1.00	0.20	0.20	0.53
Limnephilidae tot	830	62	90	3	0.60	0.72	0.72	0.72	0.30	0.30	0.30	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00
Limnephilinae	80	12	60	2	0.11	0.37	NA	0.37	0.29	NA	0.29	1.00	NA	0.00	NA	0.01
<i>Liponeura</i> spp.	90	32	90	3	0.36	0.59	0.61	0.60	0.36	0.39	0.38	0.96	1.04	0.00	0.00	0.00
<i>Nemoura mortoni</i>	86	25	60	2	0.44	0.44	NA	0.44	0.00	NA	0.00	NA	NA	0.28	NA	0.63
<i>Nemoura</i> spp.	244	42	60	2	0.67	0.64	NA	0.64	-0.09	NA	-0.09	1.00	NA	0.54	NA	0.87
<i>Nemoura</i> spp. tot	330	47	60	2	0.71	0.68	NA	0.68	-0.10	NA	-0.10	1.00	NA	0.39	NA	0.76

ANNEXES

Orthoclaadiinae	2687	133	150	5	0.64	0.64	0.65	0.66	0.00	0.03	0.06	0.00	0.50	0.01	0.03	0.02
<i>Philopotamus</i> spp.	198	29	60	2	0.42	0.62	NA	0.62	0.34	NA	0.34	1.00	NA	0.00	NA	0.01
<i>Philopotamus</i> spp. tot	199	29	60	2	0.43	0.62	NA	0.62	0.33	NA	0.33	1.00	NA	0.00	NA	0.00
<i>Protonemura nitida</i>	321	32	60	2	0.79	0.77	NA	0.77	-0.10	NA	-0.10	1.00	NA	0.42	NA	0.74
<i>Protonemura</i> spp.	842	70	120	4	0.69	0.76	0.76	0.76	0.23	0.23	0.23	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00
<i>Protonemura</i> spp. tot	1217	86	150	5	0.75	0.79	0.79	0.79	0.16	0.16	0.16	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00
Psychodidae	3467	54	90	3	0.84	0.81	0.81	0.81	-0.19	-0.19	-0.19	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00
<i>Rhithrogena delphinensis</i>	36	18	60	2	0.33	0.55	NA	0.55	0.33	NA	0.33	1.00	NA	0.00	NA	0.00
<i>Rhithrogena</i> spp.	1258	66	90	3	0.77	0.74	0.74	0.74	-0.13	-0.13	-0.13	1.00	1.00	0.36	0.73	0.71
<i>Rhithrogena</i> spp. tot	1299	69	90	3	0.78	0.75	0.76	0.78	-0.14	-0.09	0.00	NA	NA	0.71	0.93	0.83
<i>Rhyacophila</i> spp.	364	72	120	4	0.69	0.76	0.76	0.76	0.23	0.23	0.23	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00
<i>Rhyacophila</i> spp. tot	423	77	120	4	0.75	0.79	0.80	0.80	0.16	0.20	0.20	0.80	1.00	0.00	0.00	0.00
<i>Rhyacophila tristis</i>	37	26	60	2	0.18	0.32	NA	0.33	0.17	NA	0.18	0.93	NA	0.21	NA	0.53
Simuliidae	841	84	150	5	0.44	0.63	0.63	0.63	0.34	0.34	0.34	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00
Tanytarsini	480	47	60	2	0.37	0.35	NA	0.40	-0.03	NA	0.05	-0.67	NA	0.00	NA	0.00

ANNEXES

6. Normalised abundances for Froude number

Taxon	AVG_ Fr	Fr_0	Fr_0.05	Fr_0.1	Fr_0.15	Fr_0.2	Fr_ 0.25	Fr_0.3	Fr_0.35	Fr_0.4	Fr_0.45	Fr_0.5	Fr_0.55	Fr_0.6	Fr_0.65	Fr_0.7	Fr_0.75	Fr_0.8	Fr_0.85	Fr_0.9	Fr_0.95	Fr_1
<i>Baetis alpinus</i>	0.59	0.25	0.29	0.35	0.41	0.48	0.55	0.63	0.71	0.78	0.85	0.90	0.95	0.98	1.00	1.00	0.99	0.97	0.94	0.90	0.86	0.81
<i>Baetis alpinus/melanonyx</i>	0.59	0.34	0.38	0.42	0.46	0.51	0.56	0.61	0.66	0.70	0.75	0.79	0.83	0.86	0.90	0.92	0.95	0.96	0.98	0.99	1.00	1.00
<i>Baetis</i> spp.	0.59	0.32	0.35	0.39	0.43	0.47	0.52	0.57	0.62	0.66	0.71	0.75	0.79	0.83	0.86	0.89	0.92	0.94	0.96	0.98	0.99	1.00
<i>Baetis</i> spp. tot	0.57	0.40	0.44	0.49	0.54	0.59	0.65	0.70	0.76	0.80	0.85	0.89	0.92	0.95	0.97	0.99	1.00	1.00	1.00	0.99	0.98	0.96
<i>Brachyptera/Rhabdiopteryx</i>	0.61	0.22	0.27	0.31	0.37	0.43	0.49	0.56	0.63	0.70	0.76	0.82	0.88	0.92	0.95	0.98	0.99	1.00	1.00	0.98	0.97	0.94
Capniidae/Leuctridae	0.39	0.45	0.53	0.63	0.73	0.83	0.91	0.98	1.00	0.98	0.93	0.84	0.73	0.62	0.51	0.40	0.31	0.23	0.17	0.12	0.08	0.06
Ceratopogoninae	0.45	0.62	0.68	0.74	0.81	0.87	0.92	0.97	0.99	1.00	0.99	0.95	0.90	0.84	0.78	0.70	0.63	0.55	0.48	0.42	0.36	0.30
Clinocerinae	0.57	0.47	0.48	0.49	0.50	0.51	0.52	0.53	0.55	0.57	0.59	0.61	0.63	0.66	0.69	0.73	0.76	0.80	0.85	0.89	0.94	1.00
<i>Corynoneura</i> spp.	0.41	1.00	0.90	0.81	0.73	0.66	0.60	0.55	0.51	0.48	0.46	0.44	0.42	0.41	0.40	0.40	0.40	0.40	0.40	0.40	0.40	0.40
<i>Crenobia alpina</i>	0.53	0.72	0.72	0.72	0.72	0.72	0.72	0.72	0.72	0.72	0.72	0.72	0.73	0.74	0.76	0.78	0.81	0.84	0.87	0.91	0.95	1.00
Diamesinae	0.62	0.23	0.26	0.29	0.33	0.38	0.42	0.47	0.52	0.57	0.62	0.67	0.72	0.76	0.81	0.85	0.88	0.91	0.94	0.96	0.98	1.00
<i>Dicranota</i> spp.	0.40	1.00	0.87	0.76	0.66	0.58	0.52	0.47	0.42	0.39	0.37	0.36	0.35	0.34	0.34	0.34	0.34	0.34	0.34	0.34	0.34	0.34
Drusinae	0.12	1.00	0.65	0.42	0.28	0.19	0.13	0.09	0.06	0.05	0.03	0.03	0.02	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01
<i>Ecdyonurus</i> spp.	0.39	1.00	0.86	0.75	0.65	0.57	0.51	0.46	0.42	0.38	0.36	0.35	0.34	0.33	0.33	0.33	0.33	0.33	0.33	0.33	0.33	0.33
<i>Ecdyonurus</i> spp. tot	0.33	1.00	0.81	0.66	0.55	0.45	0.38	0.32	0.28	0.25	0.23	0.21	0.20	0.19	0.18	0.18	0.18	0.18	0.18	0.18	0.18	0.18
<i>Epeorus alpicola</i>	0.64	0.09	0.12	0.16	0.21	0.27	0.34	0.43	0.52	0.61	0.70	0.79	0.86	0.92	0.96	0.99	1.00	0.99	0.97	0.94	0.89	0.84
<i>Isoperla</i> spp.	0.53	0.70	0.70	0.70	0.70	0.70	0.70	0.70	0.70	0.70	0.70	0.70	0.71	0.73	0.74	0.77	0.79	0.83	0.86	0.90	0.95	1.00
<i>Isoperla</i> spp. tot	0.53	0.70	0.70	0.70	0.70	0.70	0.70	0.70	0.70	0.70	0.70	0.70	0.71	0.73	0.75	0.77	0.80	0.83	0.86	0.90	0.95	1.00
<i>Leuctra</i> spp.	0.55	0.60	0.62	0.63	0.65	0.66	0.68	0.69	0.71	0.73	0.75	0.77	0.79	0.81	0.83	0.85	0.87	0.90	0.92	0.95	0.97	1.00
<i>Leuctra</i> spp. tot	0.55	0.61	0.62	0.63	0.65	0.66	0.68	0.69	0.71	0.73	0.74	0.76	0.78	0.80	0.82	0.85	0.87	0.89	0.92	0.94	0.97	1.00
Limnephilidae tot	0.26	1.00	0.75	0.57	0.43	0.33	0.26	0.21	0.17	0.14	0.13	0.11	0.10	0.10	0.09	0.09	0.09	0.09	0.09	0.09	0.09	0.09
Limnephilinae	0.11	1.00	0.56	0.31	0.18	0.11	0.07	0.04	0.03	0.02	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01
<i>Liponeura</i> spp.	0.69	0.07	0.09	0.11	0.13	0.17	0.20	0.24	0.29	0.34	0.39	0.45	0.51	0.57	0.63	0.69	0.75	0.81	0.86	0.91	0.96	1.00
<i>Nemoura mortoni</i>	0.44	1.00	0.89	0.80	0.71	0.65	0.59	0.55	0.52	0.49	0.48	0.48	0.48	0.48	0.48	0.48	0.48	0.48	0.48	0.48	0.48	0.48
<i>Nemoura</i> spp.	0.46	1.00	0.95	0.91	0.87	0.83	0.80	0.77	0.74	0.72	0.70	0.69	0.67	0.66	0.65	0.65	0.64	0.64	0.64	0.64	0.64	0.64
<i>Nemoura</i> spp. tot	0.46	1.00	0.93	0.87	0.82	0.77	0.73	0.70	0.67	0.65	0.63	0.62	0.61	0.61	0.61	0.61	0.61	0.61	0.61	0.61	0.61	0.61

ANNEXES

Orthoclaadiinae	0.45	1.00	0.92	0.84	0.78	0.72	0.68	0.64	0.61	0.59	0.58	0.57	0.57	0.57	0.57	0.57	0.57	0.57	0.57	0.57	0.57	0.57
<i>Philopotamus</i> spp.	0.74	0.05	0.05	0.06	0.07	0.09	0.10	0.12	0.14	0.17	0.19	0.22	0.26	0.31	0.35	0.41	0.48	0.56	0.64	0.75	0.86	1.00
<i>Philopotamus</i> spp. tot	0.74	0.05	0.05	0.06	0.07	0.09	0.10	0.12	0.14	0.17	0.19	0.23	0.26	0.31	0.36	0.41	0.48	0.56	0.64	0.75	0.86	1.00
<i>Protonemura nitida</i>	0.53	0.51	0.56	0.61	0.67	0.73	0.79	0.84	0.89	0.93	0.96	0.99	1.00	1.00	0.99	0.98	0.96	0.93	0.90	0.86	0.82	0.78
<i>Protonemura</i> spp.	0.66	0.17	0.18	0.20	0.21	0.23	0.24	0.26	0.29	0.31	0.34	0.37	0.40	0.44	0.49	0.54	0.59	0.66	0.73	0.81	0.90	1.00
<i>Protonemura</i> spp. tot	0.64	0.22	0.23	0.25	0.27	0.28	0.30	0.32	0.35	0.37	0.40	0.43	0.47	0.51	0.55	0.60	0.65	0.70	0.77	0.84	0.91	1.00
Psychodidae	0.24	1.00	0.69	0.48	0.33	0.24	0.18	0.14	0.11	0.09	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08
<i>Rhithrogena delphinensis</i>	0.70	0.05	0.06	0.08	0.11	0.14	0.18	0.23	0.28	0.34	0.41	0.48	0.55	0.62	0.69	0.76	0.82	0.87	0.92	0.95	0.98	1.00
<i>Rhithrogena</i> spp.	0.45	1.00	0.93	0.87	0.81	0.76	0.72	0.68	0.65	0.63	0.61	0.59	0.58	0.57	0.57	0.57	0.57	0.57	0.57	0.57	0.57	0.57
<i>Rhithrogena</i> spp. tot	0.48	1.00	0.97	0.94	0.91	0.89	0.87	0.85	0.84	0.83	0.82	0.82	0.82	0.82	0.82	0.82	0.82	0.82	0.82	0.82	0.82	0.82
<i>Rhyacophila</i> spp.	0.63	0.21	0.24	0.27	0.31	0.35	0.39	0.44	0.49	0.54	0.59	0.64	0.68	0.73	0.77	0.82	0.86	0.89	0.92	0.95	0.98	1.00
<i>Rhyacophila</i> spp. tot	0.61	0.25	0.28	0.31	0.35	0.39	0.44	0.48	0.53	0.58	0.62	0.67	0.71	0.76	0.80	0.84	0.87	0.90	0.93	0.96	0.98	1.00
<i>Rhyacophila tristis</i>	0.42	1.00	0.90	0.80	0.72	0.65	0.60	0.55	0.51	0.48	0.46	0.44	0.43	0.42	0.42	0.42	0.42	0.42	0.42	0.42	0.42	0.42
Simuliidae	0.66	0.09	0.11	0.14	0.18	0.23	0.28	0.34	0.41	0.49	0.56	0.63	0.71	0.77	0.83	0.89	0.93	0.96	0.99	1.00	1.00	0.99
Tanytarsini	0.34	1.00	0.78	0.61	0.49	0.39	0.32	0.27	0.24	0.21	0.20	0.19	0.19	0.19	0.19	0.19	0.19	0.19	0.19	0.19	0.19	0.19

ANNEXES

7. Metrics of models for D

Taxon	Total abundance	Occurrence (Surbers)	Total number of Surbers	Sampled sites	Rho_M1	Rho_M2	Rho_M2g	Rho_M3	M2_Gain	M2g_Gain	M3_Gain	M2_Proportion	M2g_Proportion	LRT M1_M2	LRT M1_M2g	LRT M1_M3
<i>Baetis alpinus</i>	352	72	150	5	0.56	0.60	0.60	0.60	0.09	0.09	0.09	1.00	1.00	0.00	0.02	0.01
<i>Baetis alpinus/melanonyx</i>	3988	88	120	4	0.88	0.87	0.87	0.87	-0.08	-0.08	-0.08	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00
<i>Baetis</i> spp.	436	50	90	3	0.76	0.74	0.74	0.75	-0.08	-0.08	-0.04	2.00	2.00	0.05	0.29	0.10
<i>Baetis</i> spp. tot	4875	111	150	5	0.86	0.87	0.87	0.87	0.07	0.07	0.07	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00
<i>Brachyptera/Rhabdiopteryx</i>	4869	54	120	4	0.73	0.74	0.74	0.74	0.04	0.04	0.04	1.00	1.00	0.05	0.31	0.11
Capniidae/Leuctridae	69	20	60	2	0.40	0.43	0.43	0.43	0.05	0.05	0.05	1.00	1.00	0.34	0.75	0.61
Ceratopogoninae	51	22	60	2	0.16	0.20	NA	0.26	0.05	NA	0.12	0.40	NA	0.57	NA	0.69
Clinocerinae	279	59	90	3	0.72	0.74	0.74	0.74	0.07	0.07	0.07	1.00	1.00	0.05	0.32	0.01
<i>Corynoneura</i> spp.	546	85	150	5	0.75	0.76	0.76	0.77	0.04	0.04	0.08	0.50	0.50	0.05	0.05	0.00
<i>Crenobia alpina</i>	1180	59	60	2	0.78	0.77	NA	0.77	-0.05	NA	-0.05	1.00	NA	0.00	NA	0.01
Diamesinae	942	64	90	3	0.68	0.69	NA	0.69	0.03	NA	0.03	1.00	NA	0.03	NA	0.12
<i>Dicranota</i> spp.	404	95	150	5	0.54	0.54	0.54	0.58	0.00	0.00	0.09	0.00	0.00	0.62	0.97	0.01
Drusinae	39	9	60	2	0.14	0.08	NA	0.08	-0.07	NA	-0.07	1.00	NA	0.15	NA	0.43
<i>Ecdyonurus</i> spp.	116	31	60	2	0.40	0.47	NA	0.45	0.12	NA	0.08	1.40	NA	0.10	NA	0.30
<i>Ecdyonurus</i> spp. tot	308	44	90	3	0.73	0.72	0.72	0.72	-0.04	-0.04	-0.04	1.00	1.00	0.02	0.17	0.07
<i>Epeorus alpicola</i>	643	53	60	2	0.12	0.32	NA	0.33	0.23	NA	0.24	0.95	NA	0.07	NA	0.20
<i>Isoperla</i> spp.	641	55	60	2	0.84	0.83	NA	0.83	-0.06	NA	-0.06	1.00	NA	0.00	NA	0.00
<i>Isoperla</i> spp. tot	643	55	60	2	0.84	0.83	NA	0.83	-0.06	NA	-0.06	1.00	NA	0.00	NA	0.00
<i>Leuctra</i> spp.	650	86	150	5	0.80	0.80	0.80	0.80	0.00	0.00	0.00	NA	NA	0.00	0.01	0.01
<i>Leuctra</i> spp. tot	655	86	150	5	0.80	0.80	0.80	0.80	0.00	0.00	0.00	NA	NA	0.00	0.01	0.01
Limnephiliidae tot	830	62	90	3	0.60	0.57	0.57	0.61	-0.08	-0.08	0.03	-3.00	-3.00	0.08	0.22	0.14
<i>Liponeura</i> spp.	90	32	90	3	0.36	0.36	0.42	0.43	0.00	0.09	0.11	0.00	0.86	0.55	0.20	0.26
<i>Nemoura mortoni</i>	86	25	60	2	0.44	0.44	NA	0.53	0.00	NA	0.16	0.00	NA	0.05	NA	0.09
<i>Nemoura</i> spp.	244	42	60	2	0.67	0.68	NA	0.68	0.03	NA	0.03	1.00	NA	0.04	NA	0.15
<i>Nemoura</i> spp. tot	330	47	60	2	0.71	0.69	NA	0.69	-0.07	NA	-0.07	1.00	NA	0.01	NA	0.03
Orthocladiinae	2687	133	150	5	0.64	0.65	NA	0.72	0.03	NA	0.22	0.13	NA	0.22	NA	0.00

ANNEXES

<i>Philopotamus</i> spp.	198	29	60	2	0.42	0.50	NA	0.50	0.14	NA	0.14	1.00	NA	0.10	NA	0.28
<i>Philopotamus</i> spp. tot	199	29	60	2	0.43	0.50	NA	0.50	0.12	NA	0.12	1.00	NA	0.10	NA	0.28
<i>Protonemura nitida</i>	321	32	60	2	0.79	0.75	NA	0.74	-0.19	NA	-0.24	0.80	NA	0.41	NA	0.16
<i>Protonemura</i> spp.	842	70	120	4	0.69	0.70	0.70	0.69	0.03	0.03	0.00	NA	NA	0.01	0.04	0.05
<i>Protonemura</i> spp. tot	1217	86	150	5	0.75	0.75	0.76	0.76	0.00	0.04	0.04	0.00	1.00	0.04	0.01	0.04
Psychodidae	3467	54	90	3	0.84	0.79	NA	0.84	-0.31	NA	0.00	NA	NA	1.00	NA	0.00
<i>Rhithrogena delphinensis</i>	36	18	60	2	0.33	0.46	NA	0.41	0.19	NA	0.12	1.63	NA	0.08	NA	0.25
<i>Rhithrogena</i> spp.	1258	66	90	3	0.77	0.77	0.77	0.78	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.02	0.04	0.00
<i>Rhithrogena</i> spp. tot	1299	69	90	3	0.78	0.80	0.80	0.81	0.09	0.09	0.14	0.67	0.67	0.01	0.02	0.00
<i>Rhyacophila</i> spp.	364	72	120	4	0.69	0.74	0.73	0.73	0.16	0.13	0.13	1.25	1.00	0.00	0.00	0.00
<i>Rhyacophila</i> spp. tot	423	77	120	4	0.75	0.79	0.79	0.79	0.16	0.16	0.16	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00
<i>Rhyacophila tristis</i>	37	26	60	2	0.18	0.28	NA	0.36	0.12	NA	0.22	0.56	NA	0.00	NA	0.01
Simuliidae	841	84	150	5	0.44	0.42	0.41	0.42	-0.04	-0.05	-0.04	1.00	1.50	0.66	0.55	0.93
Tanytarsini	480	47	60	2	0.37	0.01	NA	0.59	-0.57	NA	0.35	-1.64	NA	0.42	NA	0.00

ANNEXES

8. Normalised abundances for D

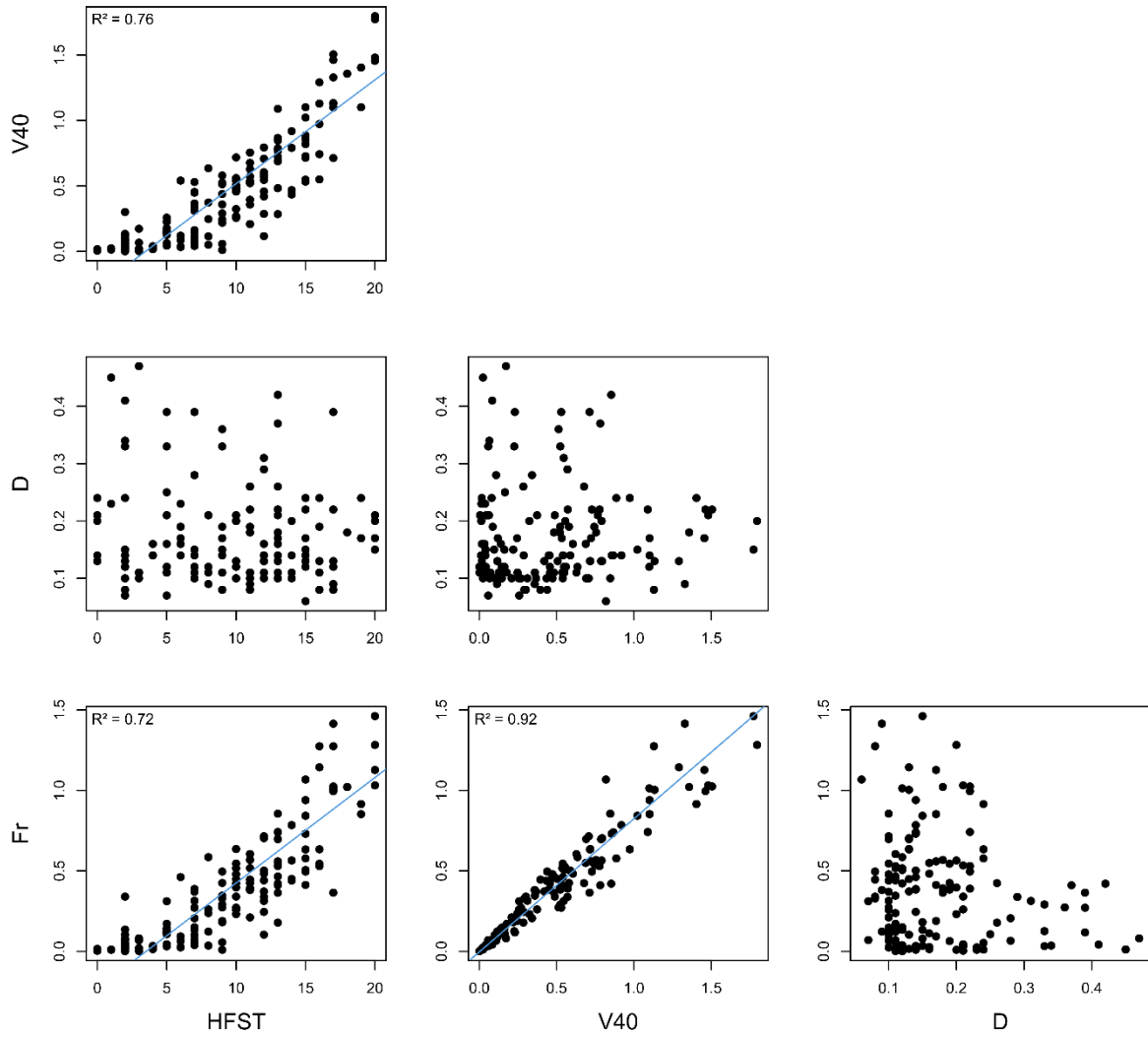
Taxon	AVG_D	D_0	D_0.05	D_0.1	D_0.15	D_0.2	D_0.25	D_0.3	D_0.35	D_0.4	D_0.45	D_0.5	D_0.55	D_0.6	D_0.65	D_0.7	D_0.75	D_0.8
<i>Baetis alpinus</i>	0.12	1.00	0.89	0.79	0.65	0.48	0.31	0.19	0.10	0.06	0.03	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Baetis alpinus/melanonyx</i>	0.12	1.00	0.88	0.77	0.63	0.46	0.30	0.18	0.10	0.05	0.03	0.02	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Baetis</i> spp.	0.12	1.00	0.81	0.65	0.50	0.35	0.24	0.16	0.10	0.06	0.04	0.02	0.02	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00
<i>Baetis</i> spp. tot	0.12	1.00	0.87	0.76	0.62	0.45	0.30	0.18	0.10	0.06	0.03	0.02	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Brachyptera/Rhabdiopteryx</i>	0.21	1.00	0.50	0.26	0.15	0.10	0.09	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08
Capniidae/Leuctridae	0.11	1.00	0.71	0.51	0.36	0.24	0.17	0.11	0.07	0.05	0.03	0.02	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00
Ceratopogoninae	0.16	0.17	0.38	0.79	1.00	0.72	0.37	0.17	0.08	0.03	0.02	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Clinocerinae	0.17	1.00	0.68	0.47	0.33	0.25	0.20	0.17	0.14	0.12	0.10	0.09	0.07	0.06	0.05	0.05	0.04	0.03
<i>Corynoneura</i> spp.	0.17	0.55	0.70	0.89	1.00	0.92	0.71	0.47	0.28	0.15	0.08	0.04	0.02	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00
<i>Crenobia alpina</i>	0.11	1.00	0.77	0.59	0.43	0.29	0.19	0.12	0.08	0.05	0.03	0.02	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00
Diamesinae	0.18	1.00	0.91	0.82	0.73	0.63	0.51	0.39	0.29	0.21	0.15	0.11	0.08	0.06	0.04	0.03	0.02	0.02
<i>Dicranota</i> spp.	0.28	0.64	0.75	0.88	0.98	1.00	0.95	0.84	0.72	0.59	0.47	0.38	0.30	0.24	0.19	0.15	0.12	0.10
Drusinae	0.16	0.00	0.00	0.13	1.00	0.39	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Ecdyonurus</i> spp.	0.12	0.27	0.54	1.00	1.00	0.51	0.17	0.05	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Ecdyonurus</i> spp. tot	0.10	1.00	0.98	0.94	0.77	0.50	0.26	0.12	0.05	0.02	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Epeorus alpicola</i>	0.11	1.00	0.51	0.26	0.15	0.11	0.08	0.07	0.05	0.04	0.04	0.03	0.02	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01
<i>Isoperla</i> spp.	0.10	1.00	0.74	0.54	0.38	0.25	0.16	0.10	0.06	0.04	0.03	0.02	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Isoperla</i> spp. tot	0.10	1.00	0.73	0.53	0.37	0.24	0.16	0.10	0.06	0.04	0.03	0.02	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Leuctra</i> spp.	0.13	1.00	0.87	0.76	0.63	0.47	0.32	0.21	0.13	0.07	0.04	0.02	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Leuctra</i> spp. tot	0.13	1.00	0.88	0.77	0.63	0.47	0.32	0.21	0.13	0.07	0.04	0.02	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
Limnephiliidae tot	0.16	0.12	0.29	0.65	1.00	0.82	0.41	0.14	0.04	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Liponeura</i> spp.	0.61	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08	0.09	0.10	0.13	0.17	0.22	0.28	0.36	0.47	0.60	0.78	1.00
<i>Nemoura mortoni</i>	0.06	1.00	0.56	0.31	0.17	0.09	0.05	0.02	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Nemoura</i> spp.	0.17	1.00	0.52	0.28	0.17	0.13	0.11	0.10	0.09	0.08	0.08	0.07	0.06	0.06	0.05	0.04	0.04	0.04
<i>Nemoura</i> spp. tot	0.11	1.00	0.54	0.29	0.18	0.13	0.10	0.08	0.06	0.05	0.04	0.03	0.03	0.02	0.02	0.01	0.01	0.01
Orthocladiinae	0.24	0.81	0.89	0.96	1.00	0.96	0.86	0.72	0.58	0.45	0.34	0.26	0.20	0.15	0.11	0.09	0.07	0.05
<i>Philopotamus</i> spp.	0.08	1.00	0.32	0.11	0.05	0.03	0.03	0.03	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01

ANNEXES

<i>Philopotamus</i> spp. tot	0.08	1.00	0.32	0.11	0.05	0.03	0.03	0.03	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01
<i>Protonemura nitida</i>	0.10	1.00	1.00	0.97	0.72	0.40	0.18	0.08	0.03	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Protonemura</i> spp.	0.61	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08	0.09	0.12	0.16	0.20	0.27	0.35	0.45	0.59	0.77	1.00
<i>Protonemura</i> spp. tot	0.26	1.00	0.62	0.38	0.26	0.19	0.16	0.15	0.15	0.15	0.15	0.15	0.15	0.15	0.15	0.15	0.15	0.15
Psychodidae	0.77	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.02	0.05	0.14	0.38	1.00
<i>Rhithrogena delphinensis</i>	0.15	0.54	0.69	0.87	1.00	0.86	0.55	0.28	0.12	0.05	0.02	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Rhithrogena</i> spp.	0.16	0.69	0.81	0.94	1.00	0.89	0.66	0.43	0.25	0.14	0.07	0.04	0.02	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00
<i>Rhithrogena</i> spp. tot	0.16	0.69	0.81	0.95	1.00	0.86	0.62	0.39	0.21	0.11	0.05	0.03	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Rhyacophila</i> spp.	0.17	1.00	0.51	0.26	0.14	0.10	0.07	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06
<i>Rhyacophila</i> spp. tot	0.19	1.00	0.51	0.26	0.15	0.10	0.08	0.07	0.07	0.07	0.07	0.07	0.07	0.07	0.07	0.07	0.07	0.07
<i>Rhyacophila tristis</i>	0.10	0.13	0.40	1.00	0.58	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Simuliidae	0.26	0.74	0.83	0.93	1.00	0.99	0.91	0.79	0.66	0.53	0.42	0.33	0.26	0.20	0.16	0.12	0.10	0.08
Tanytarsini	0.74	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.01	0.02	0.04	0.07	0.14	0.27	0.52	1.00

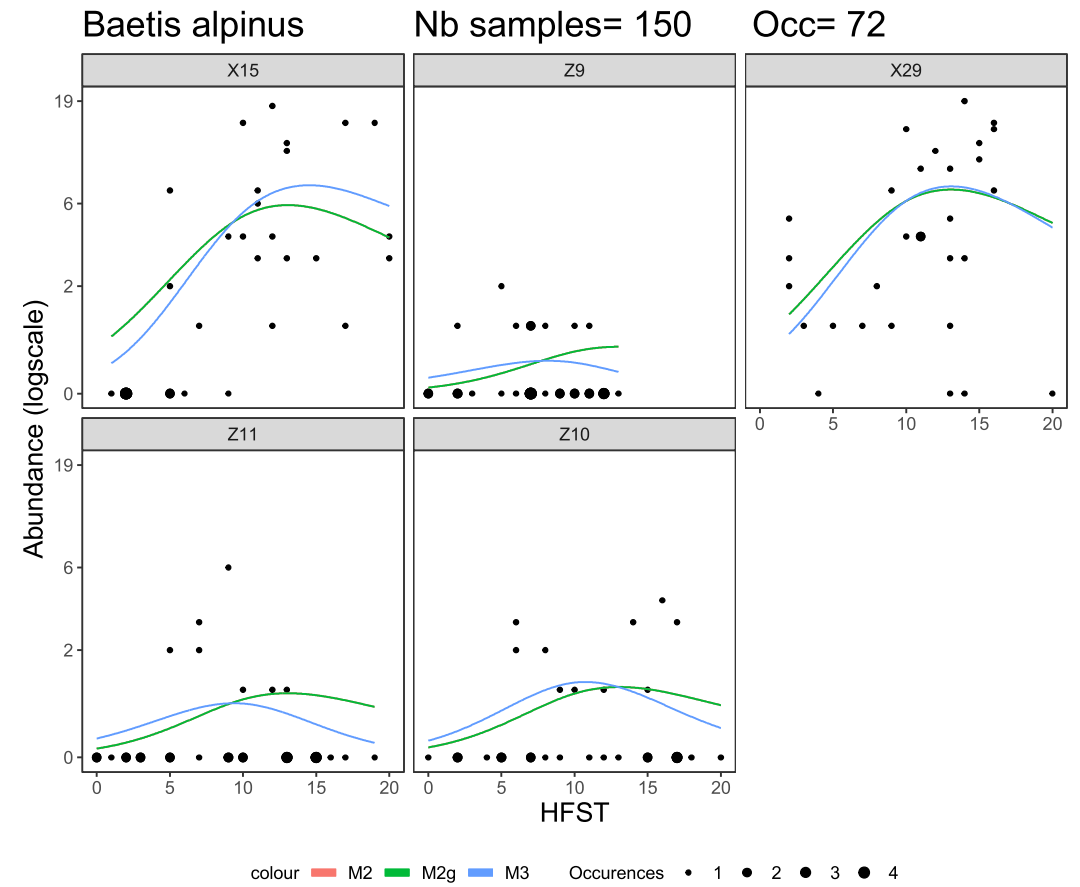
ANNEXES

Appendix S3: Correlations among the four hydraulic variables among samples. Indicated R^2 means that the correlation is significant (Ranged Major Axis regression, $p < 10^{-3}$). V40: flow velocity, D: water depth, Fr: Froude number, HFST: shear stress.



Appendix S4: Relevant M2 fits for the four hydraulic variables.

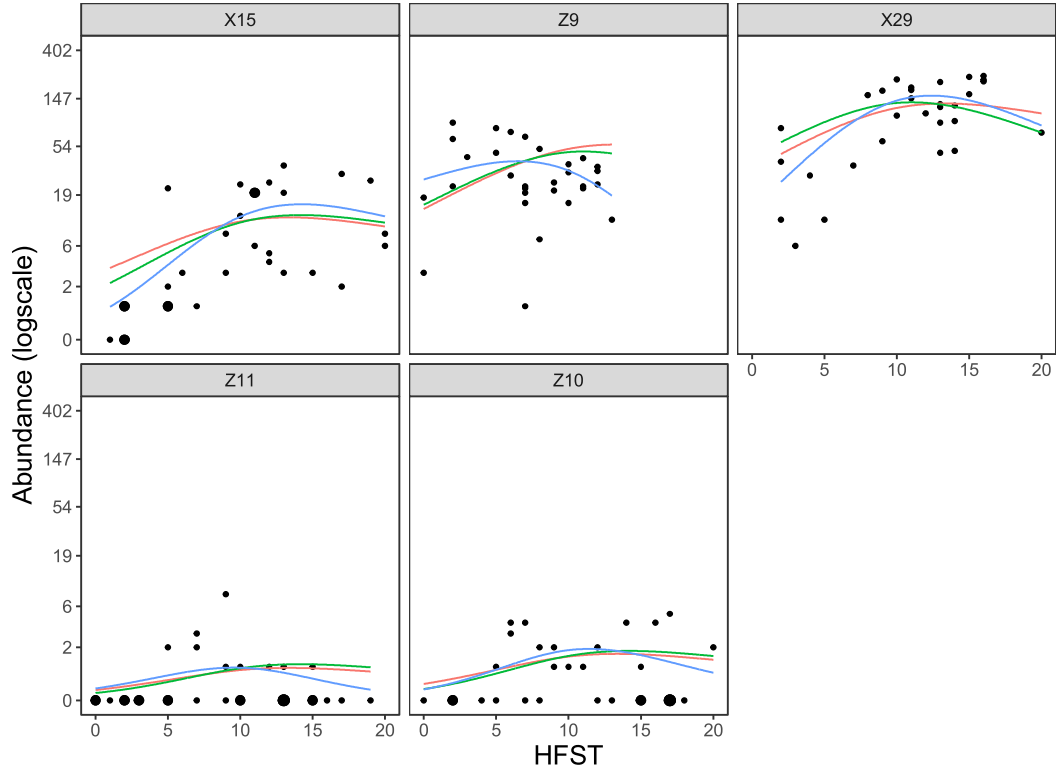
Shear stress
HFST



Baetis spp. tot

Nb samples= 150

Occ= 111

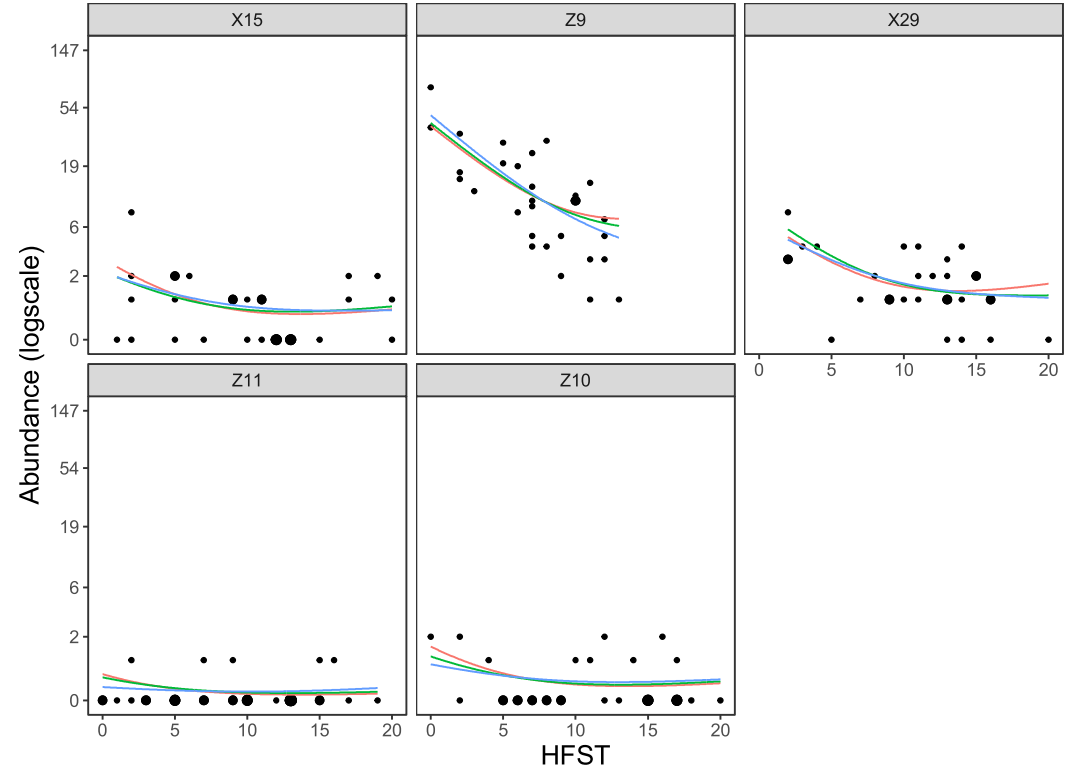


colour M2 M2g M3 Occurrences • 1 • 2 • 3

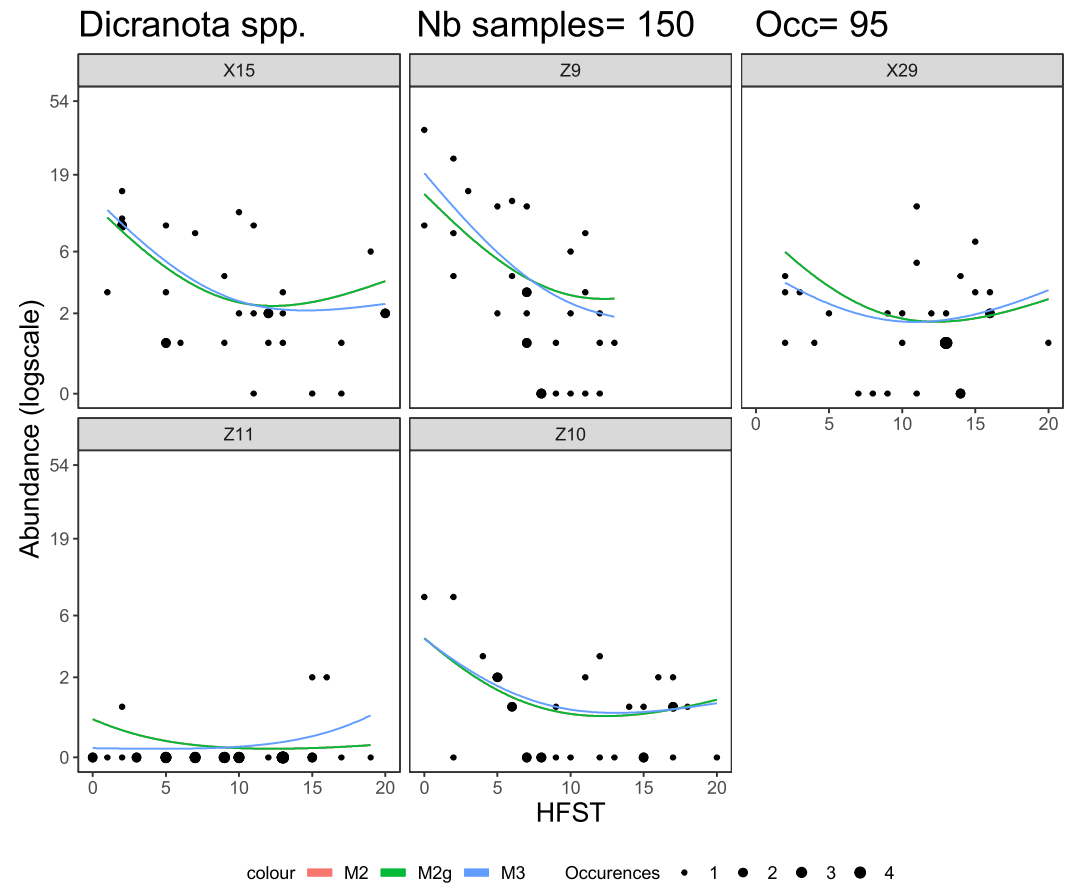
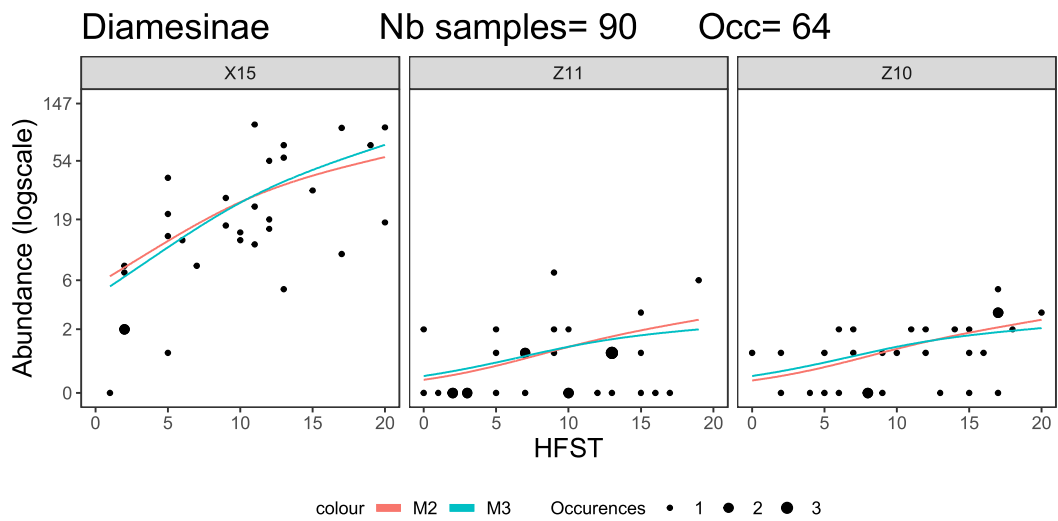
Corynoneura spp.

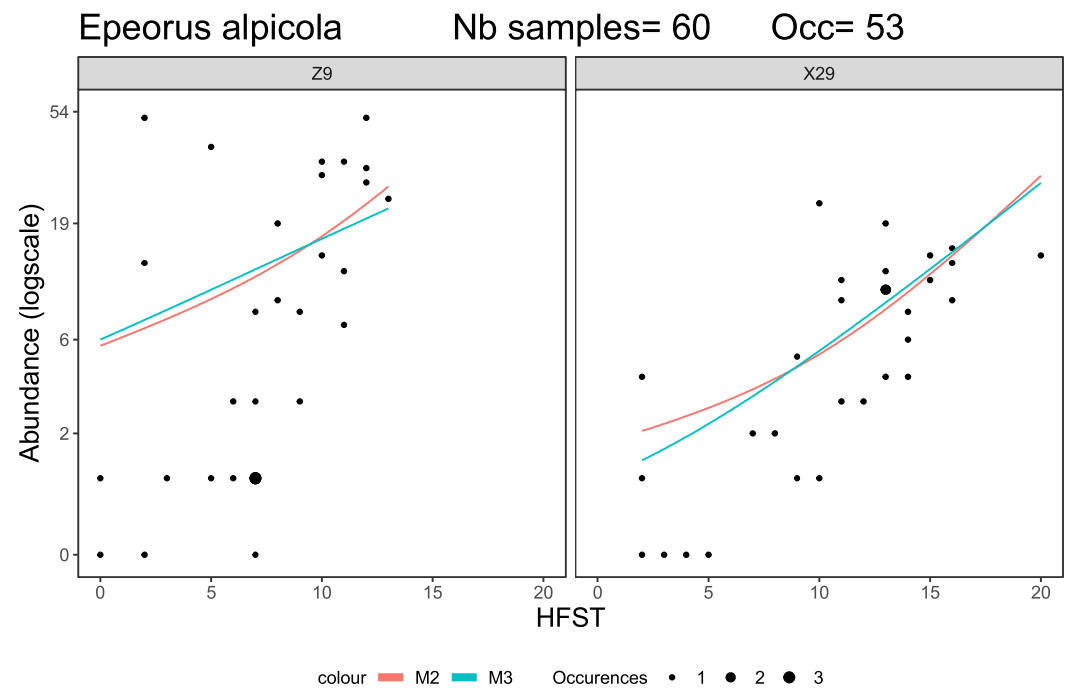
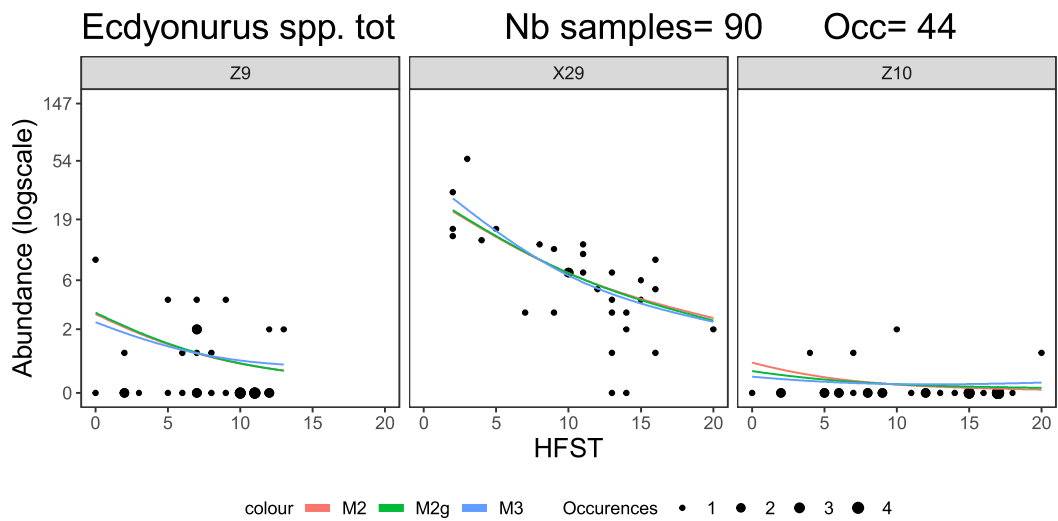
Nb samples= 150

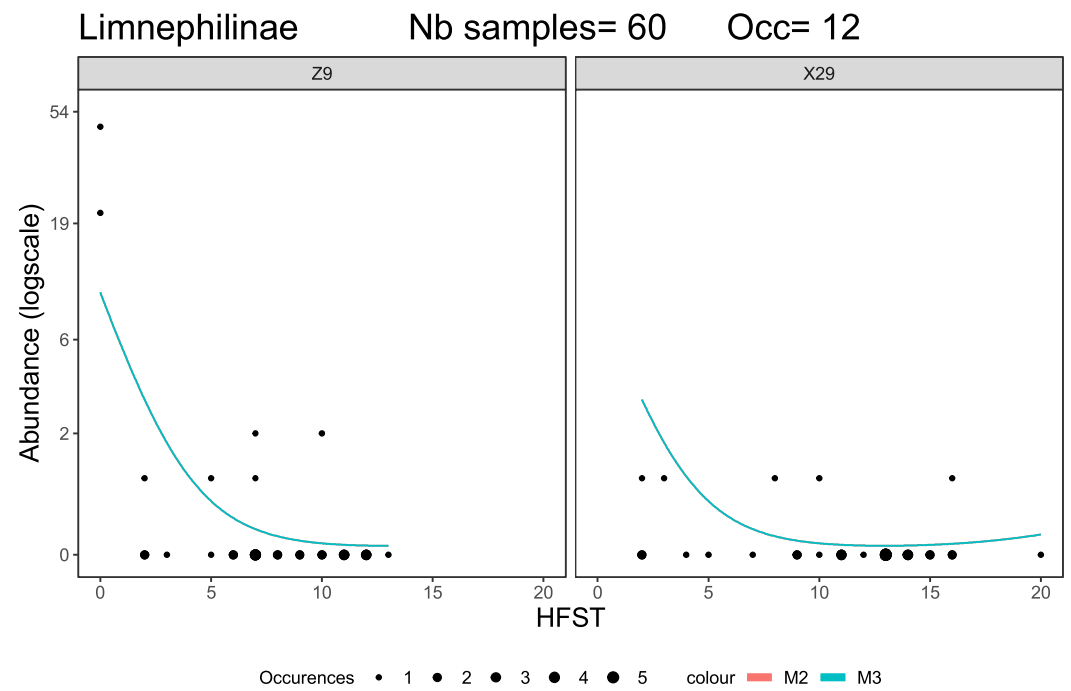
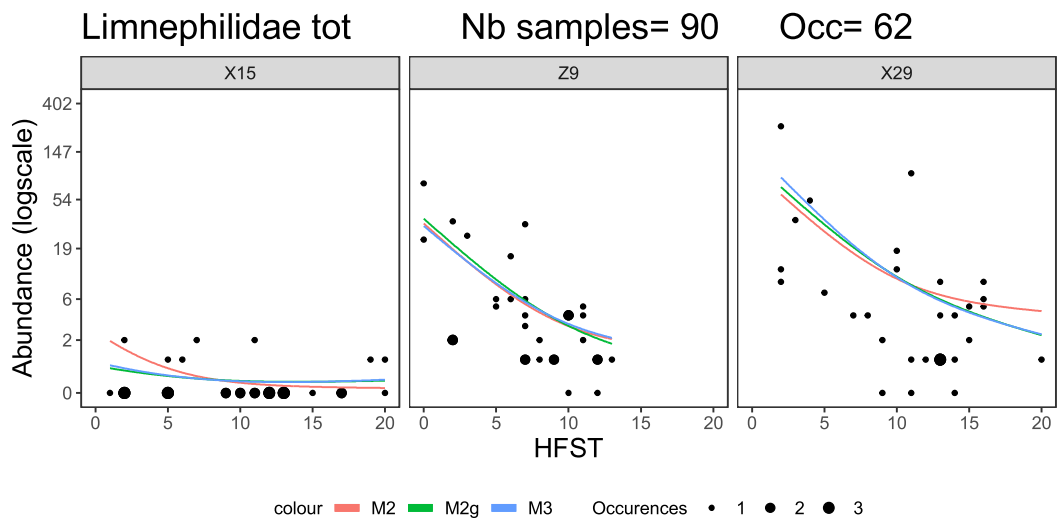
Occ= 85

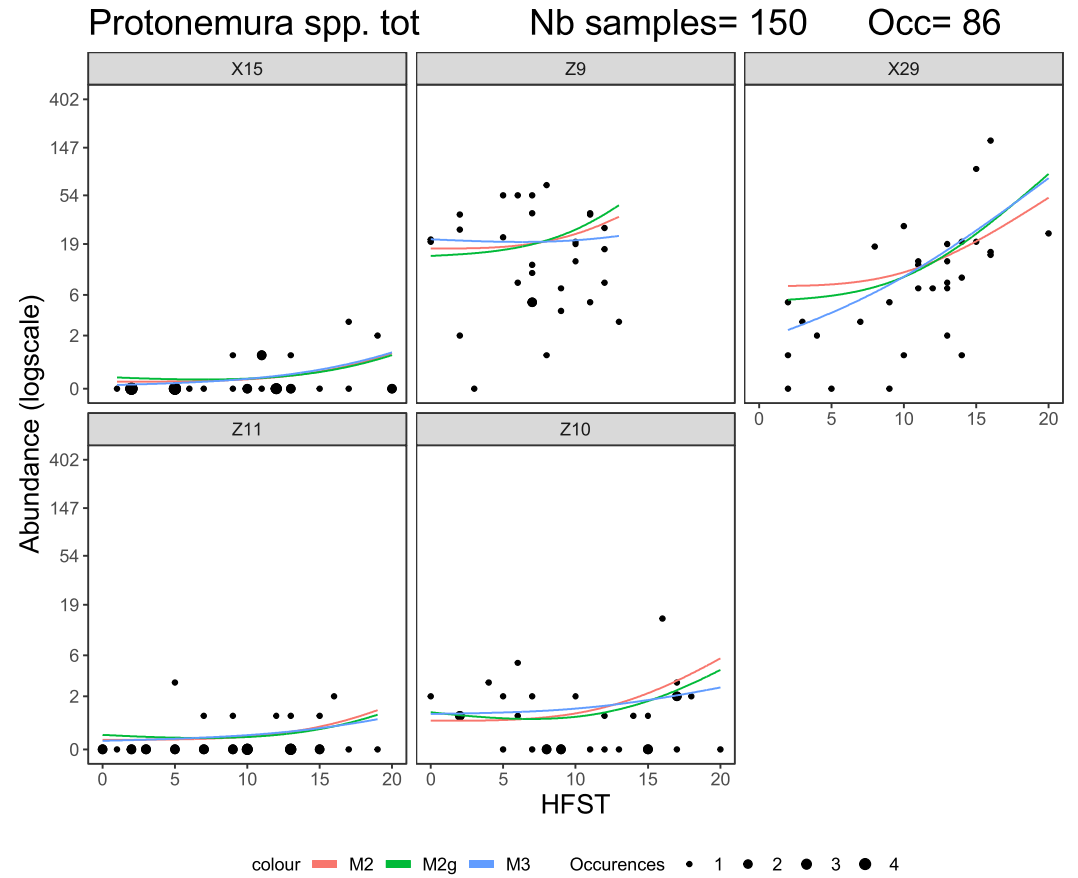
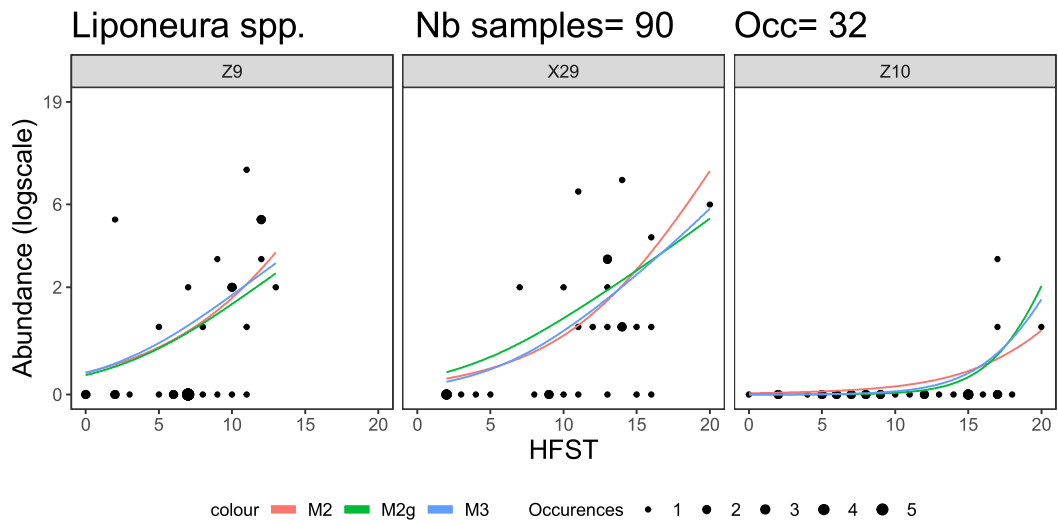


colour M2 M2g M3 Occurrences • 1 • 2 • 3 • 4

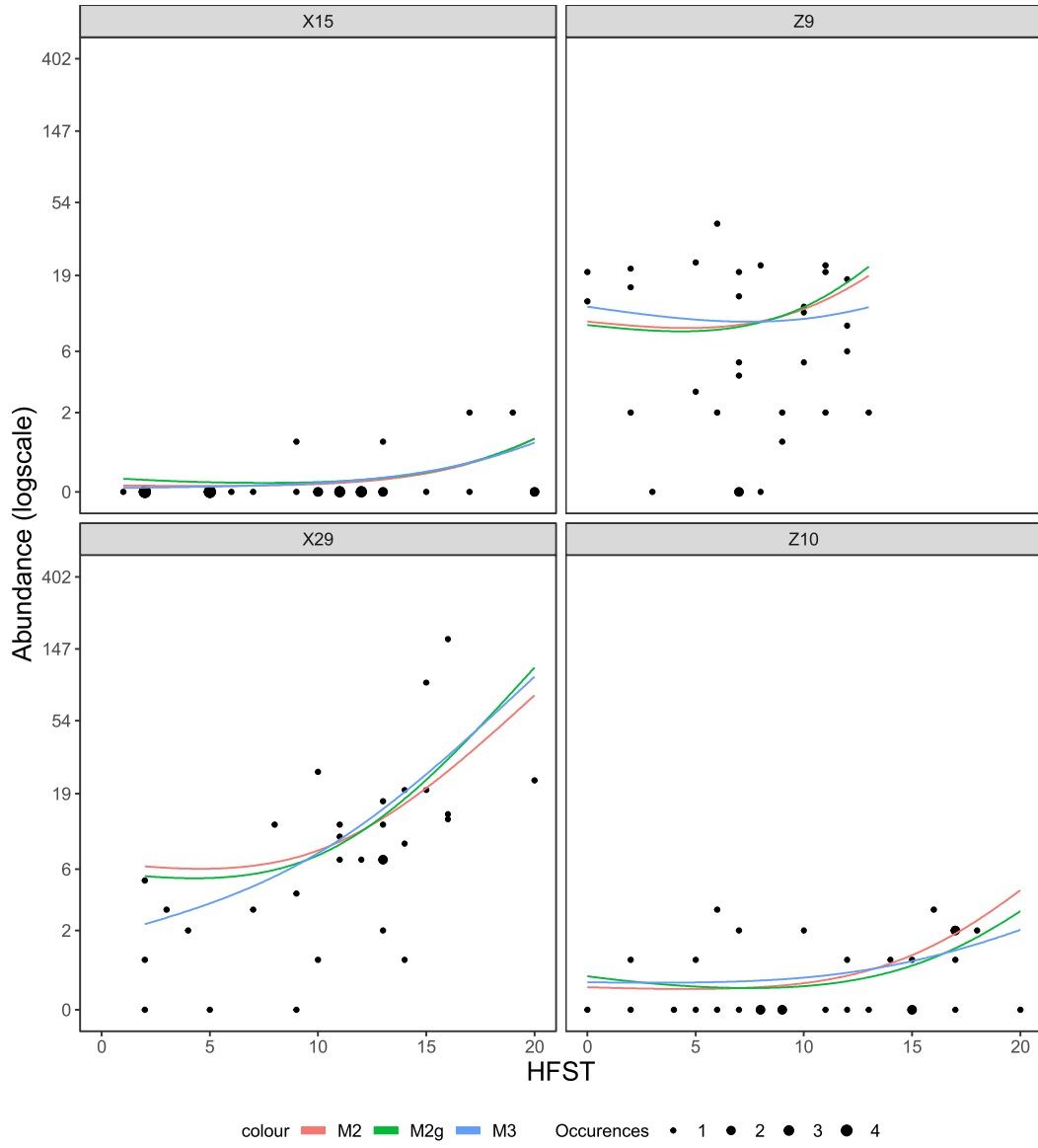




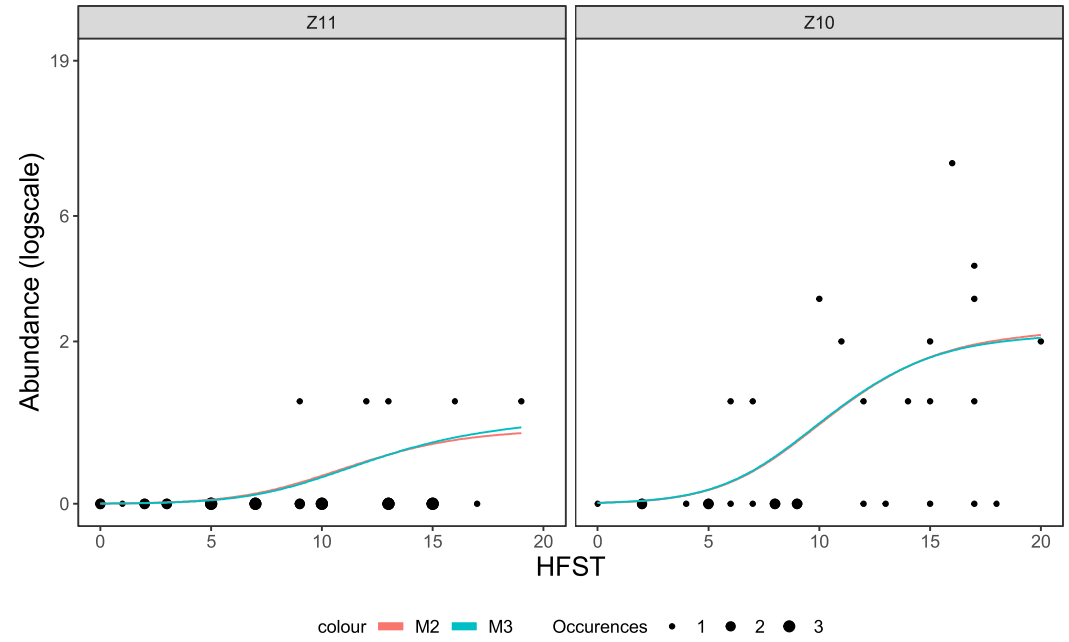




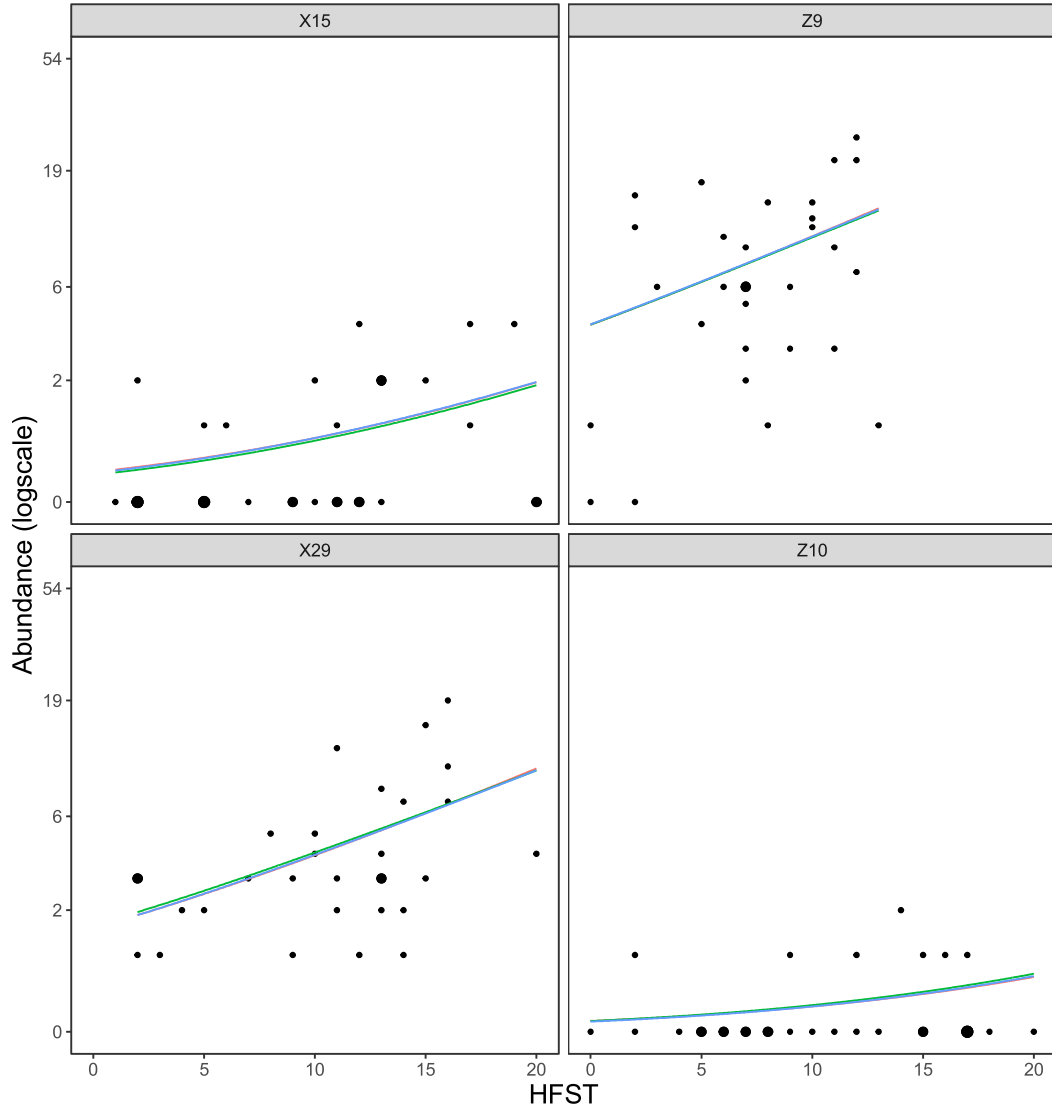
Protonemura spp. Nb samples= 120 Occ= 70



Rhithrogena delphinensis Nb samples= 60 Occ= 18

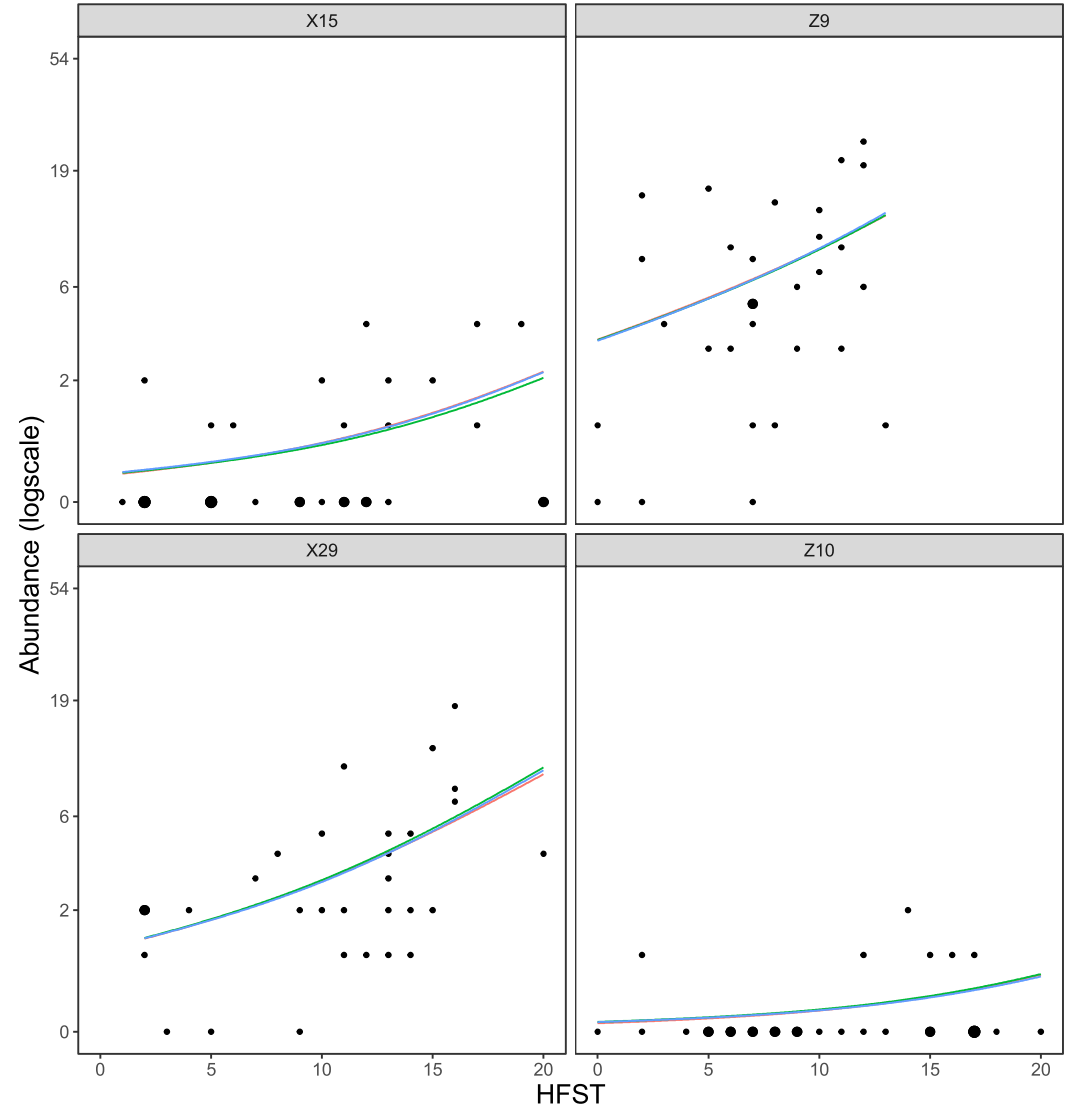


Rhyacophila spp. tot Nb samples= 120 Occ= 77



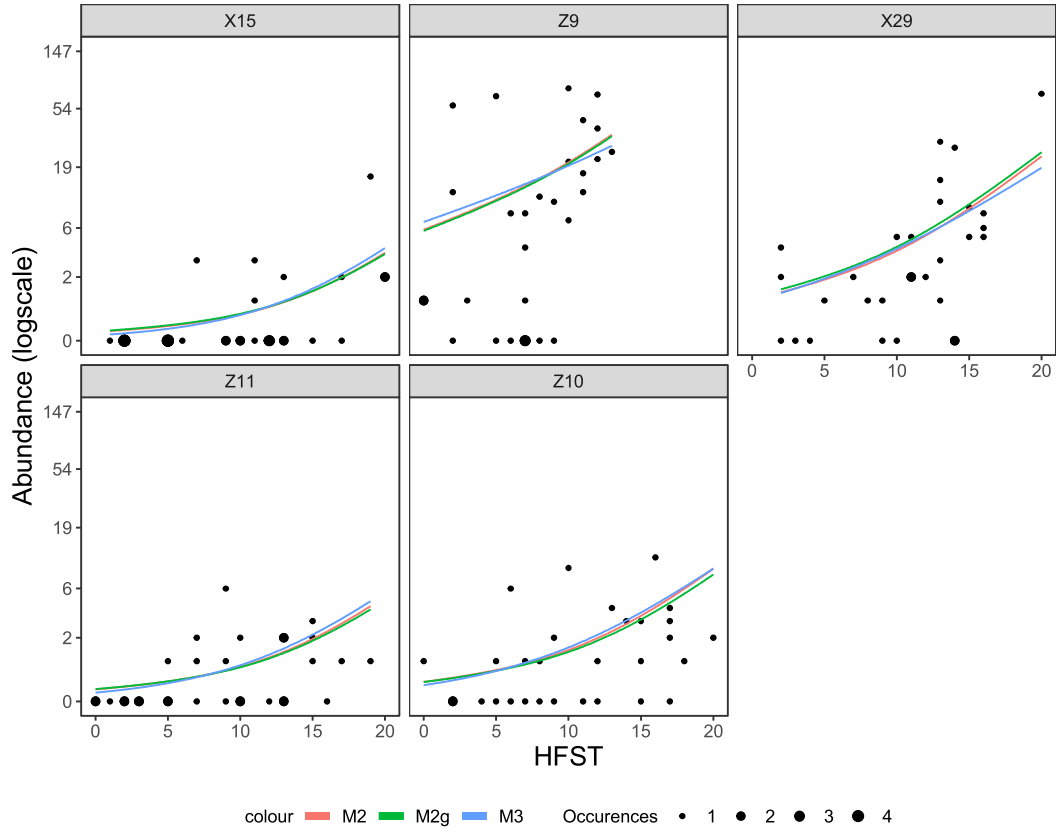
colour M2 M2g M3 Occurences • 1 • 2 • 3

Rhyacophila spp. Nb samples= 120 Occ= 72

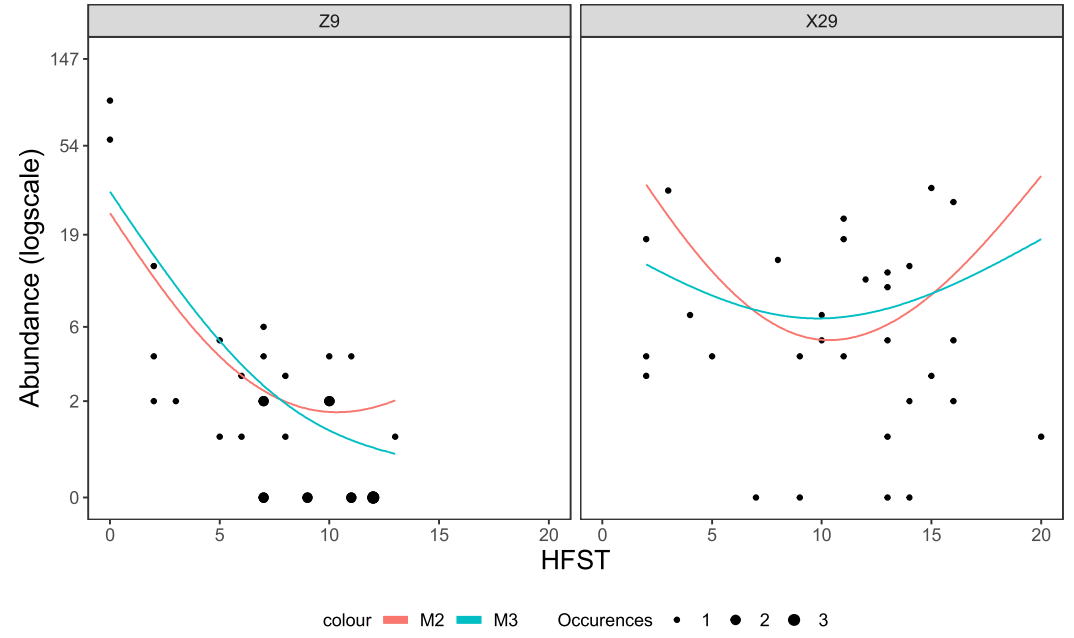


colour M2 M2g M3 Occurences • 1 • 2 • 3

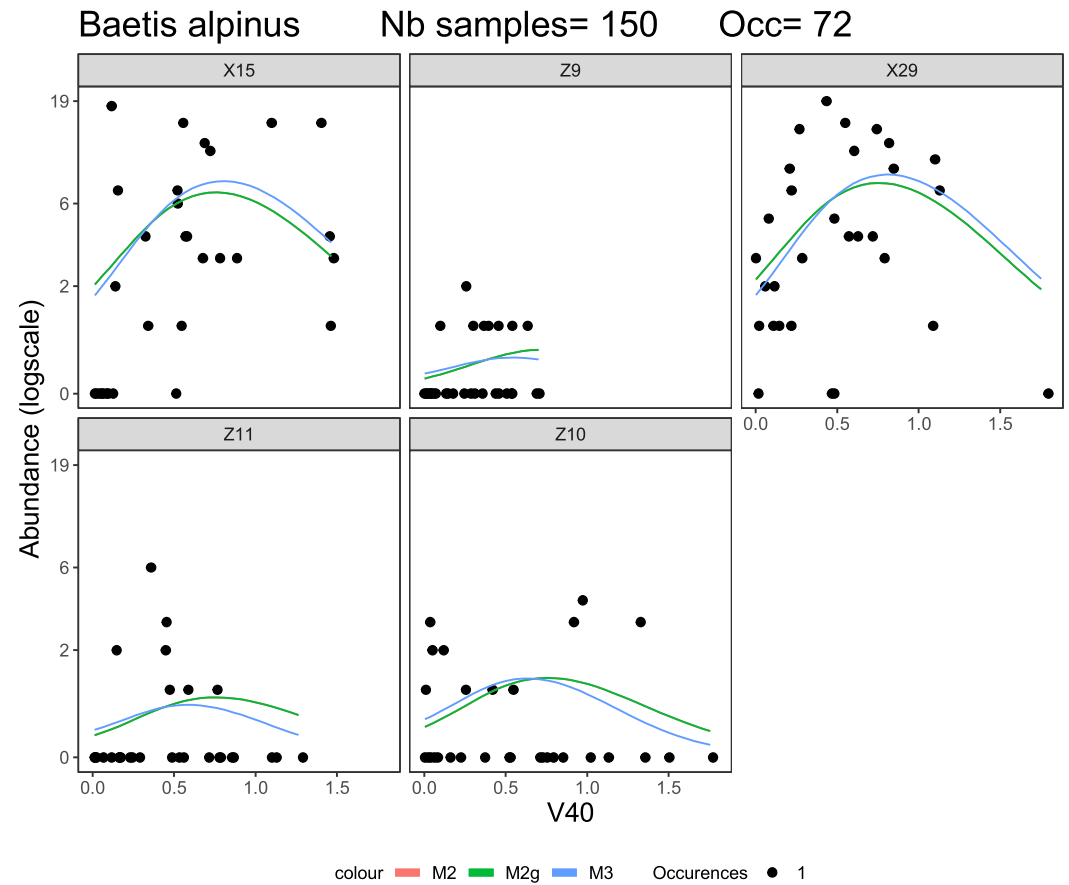
Simuliidae Nb samples= 150 Occ= 84



Tanytarsini Nb samples= 60 Occ= 47

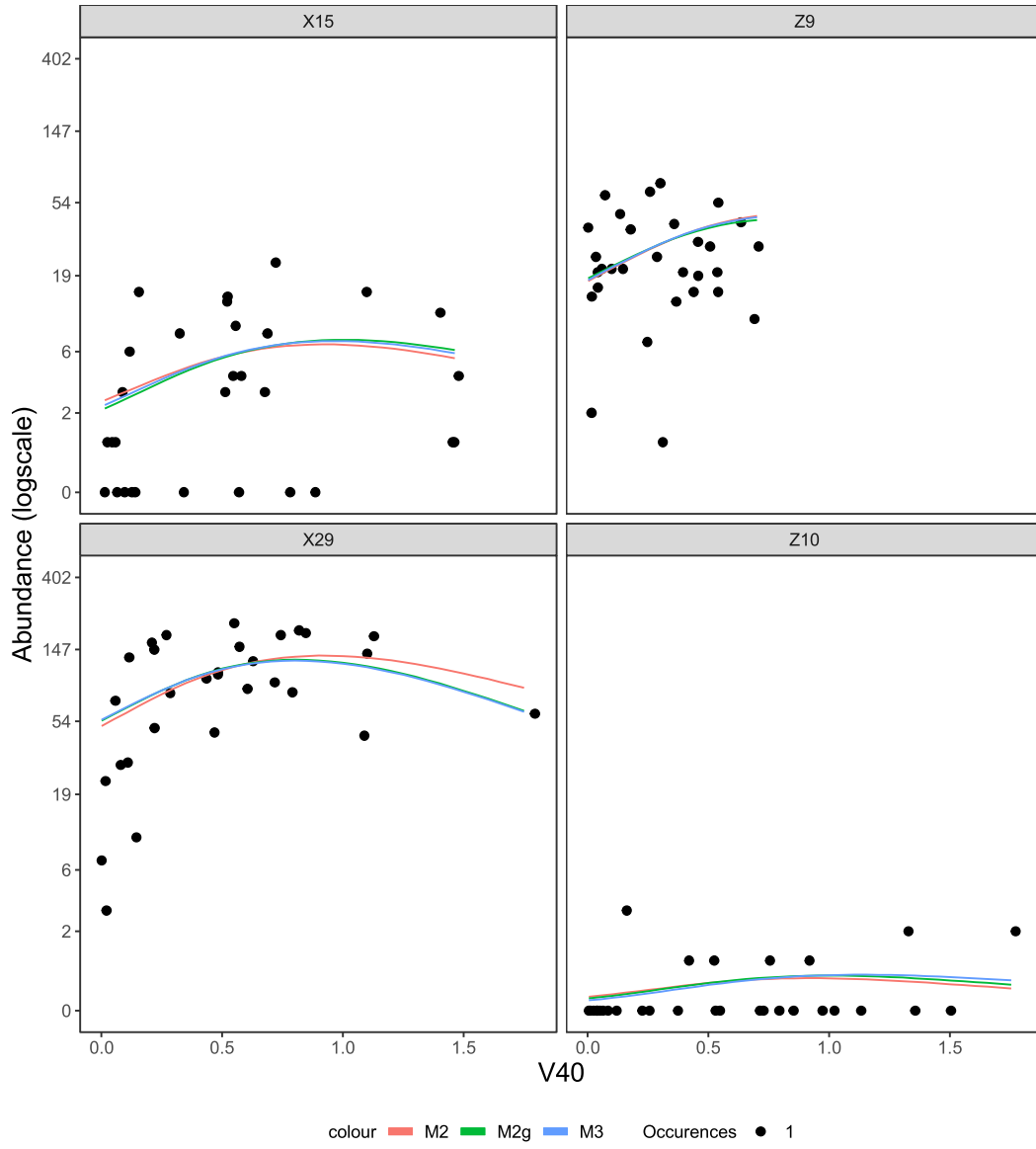


Velocity
V40



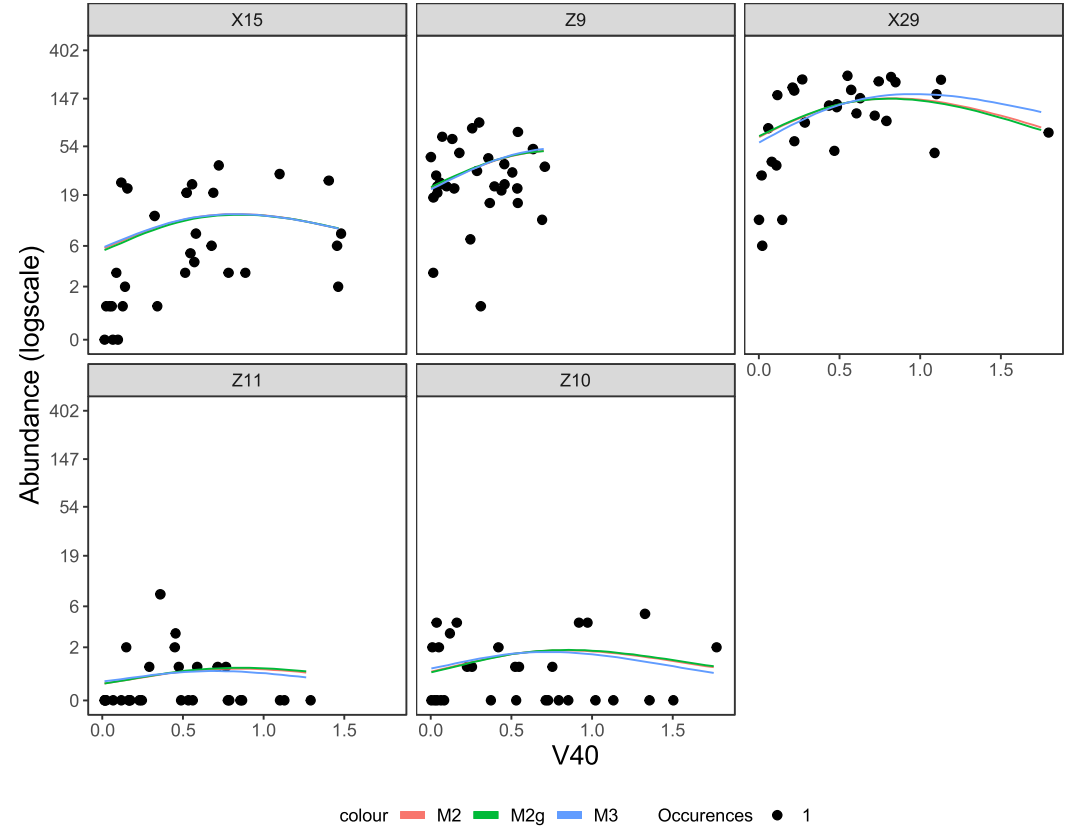
Baetis alpinus/melanonyx

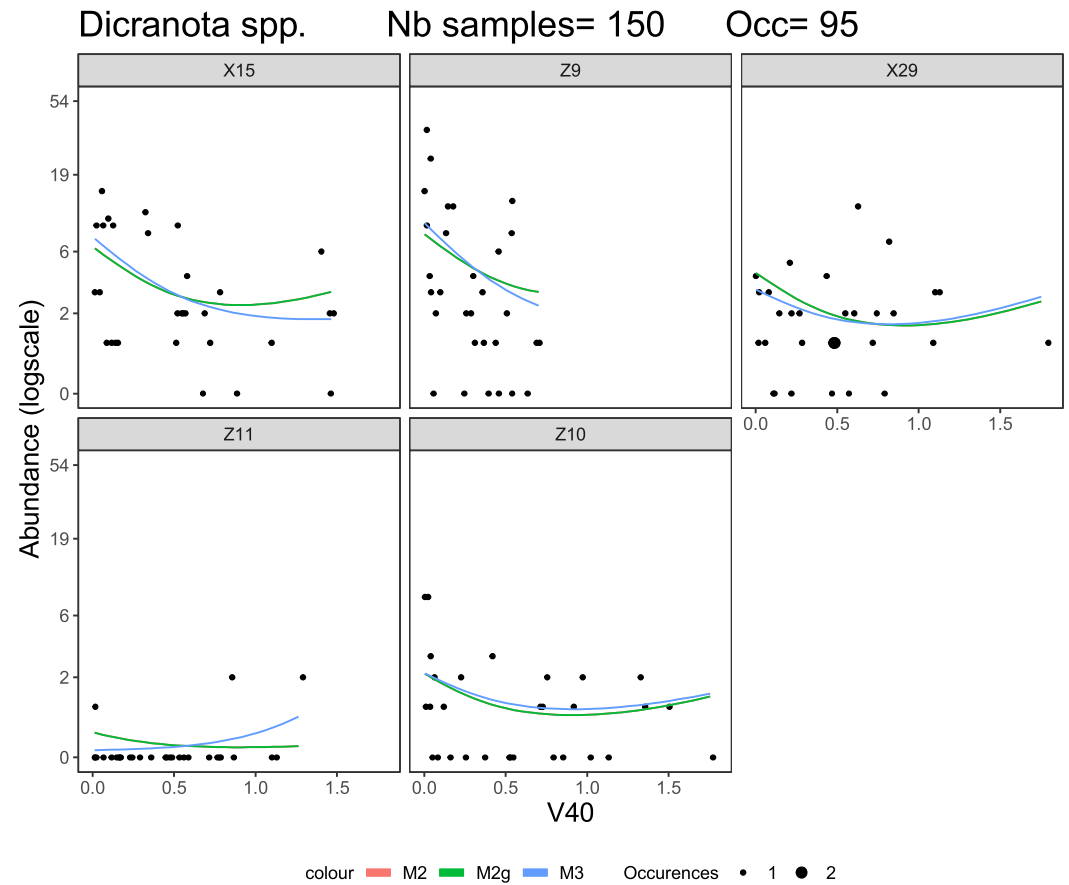
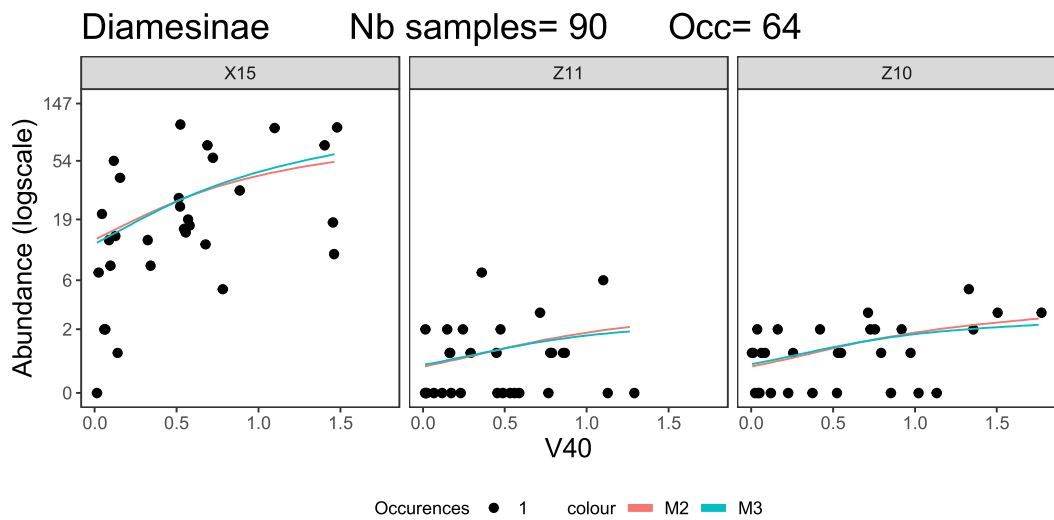
Nb samples= 120 Occ= 88



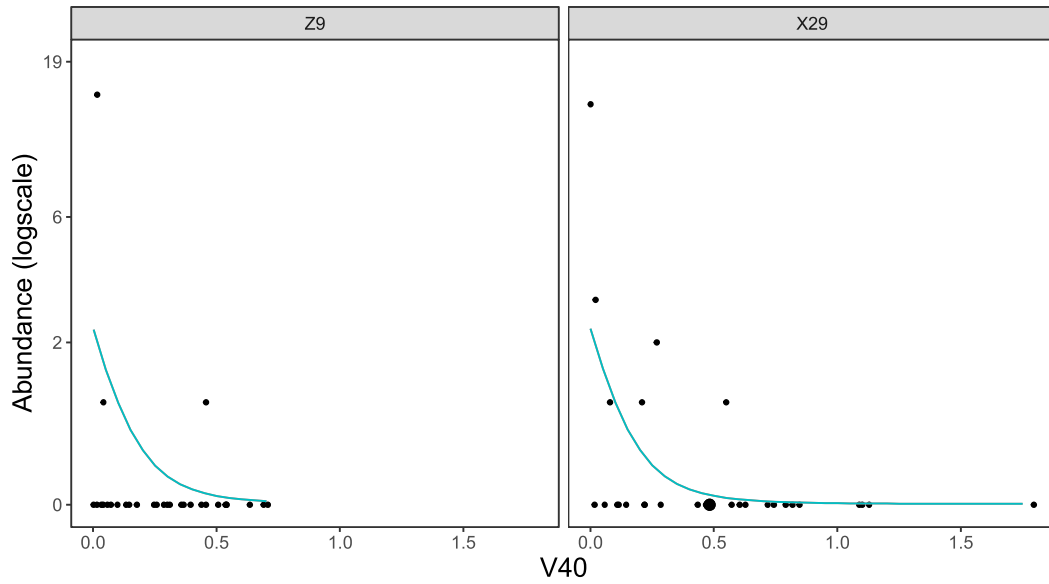
Baetis spp. tot

Nb samples= 150 Occ= 111



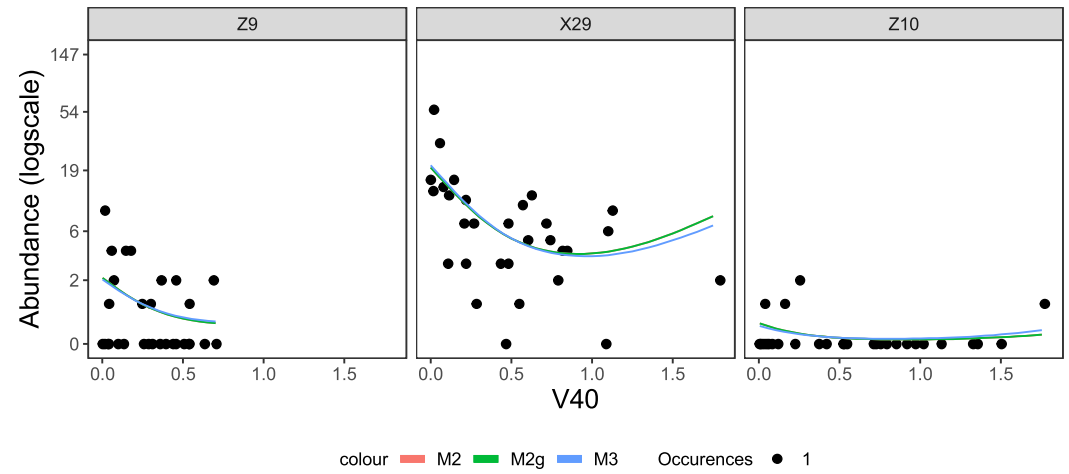


Drusinae Nb samples= 60 Occ= 9



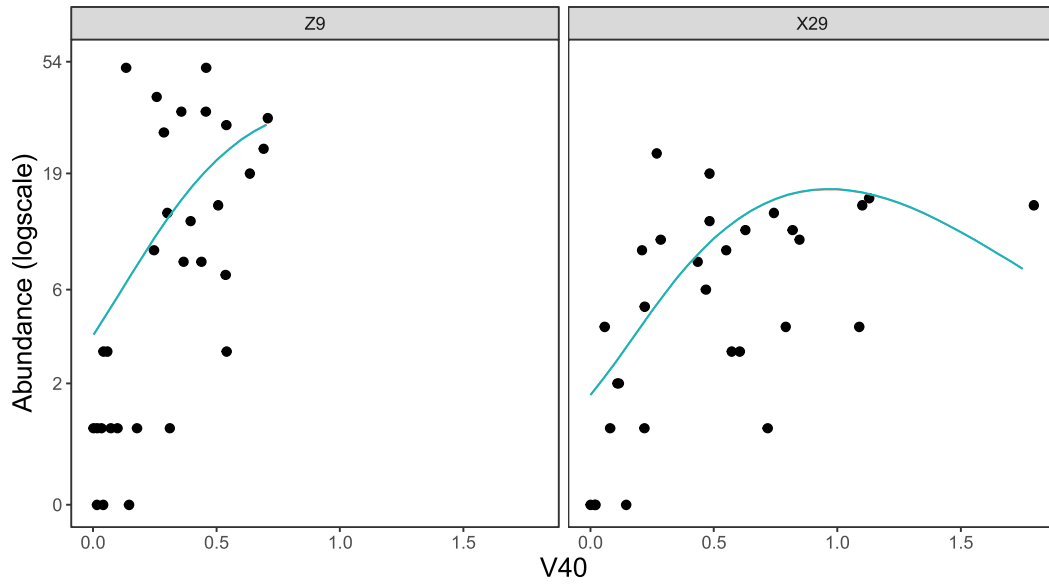
colour M2 M3 Occurences • 1 • 2

Ecdyonurus spp. tot Nb samples= 90 Occ= 44



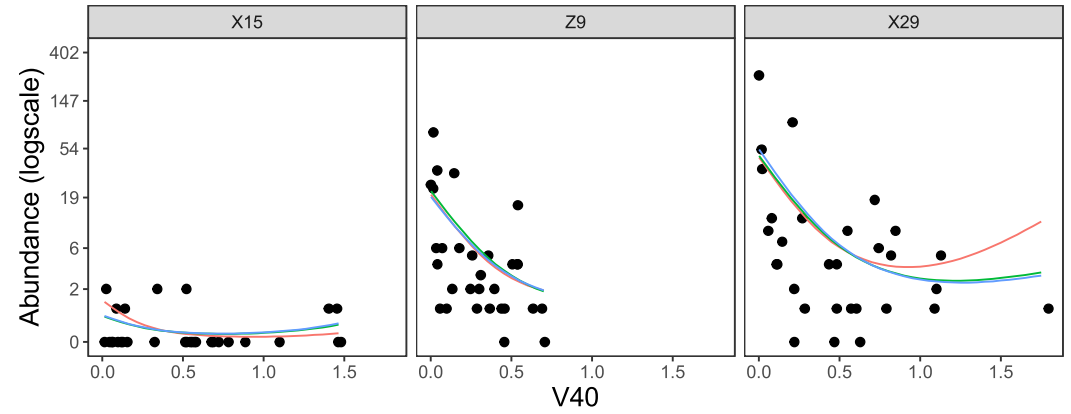
colour M2 M2g M3 Occurences • 1

Epeorus alpicola Nb samples= 60 Occ= 53



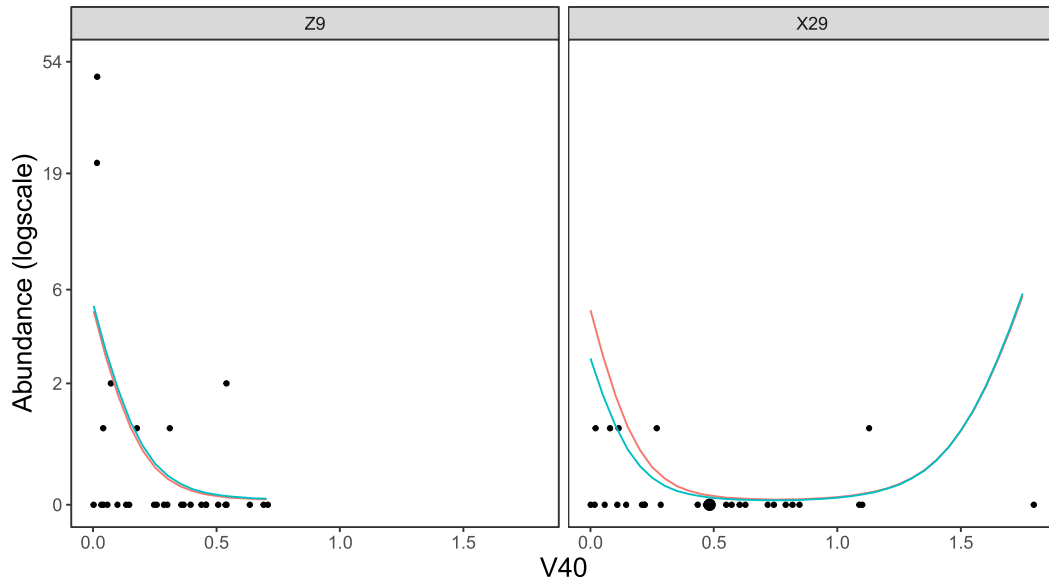
Occurences ● 1 colour M2 M3

Limnephilidae tot Nb samples= 90 Occ= 62



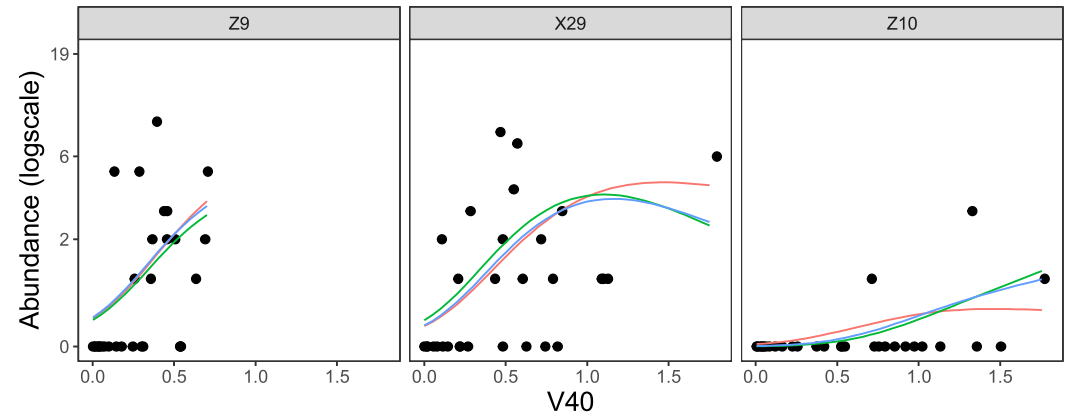
colour M2 M2g M3 Occurences ● 1

Limnephilinae Nb samples= 60 Occ= 12



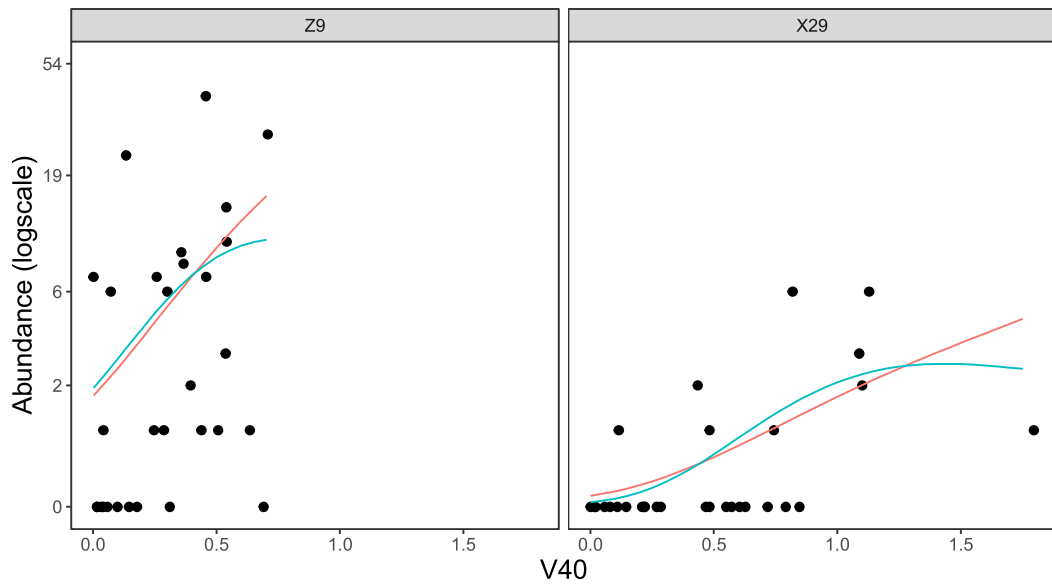
colour M2 M3 Occurences • 1 • 2

Liponeura spp. Nb samples= 90 Occ= 32



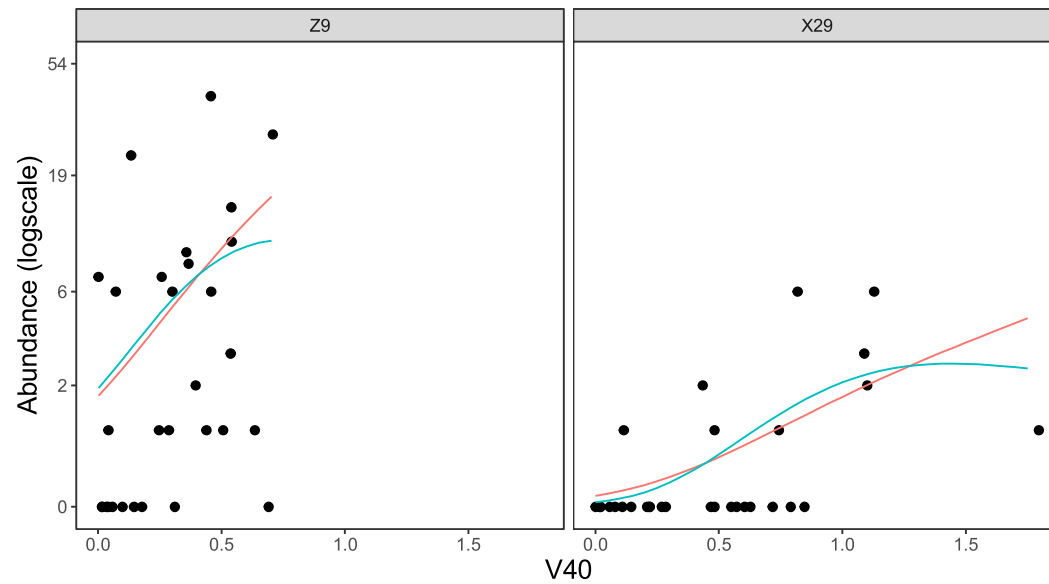
colour M2 M2g M3 Occurences • 1 • 2

Philopotamus spp. tot Nb samples= 60 Occ= 29

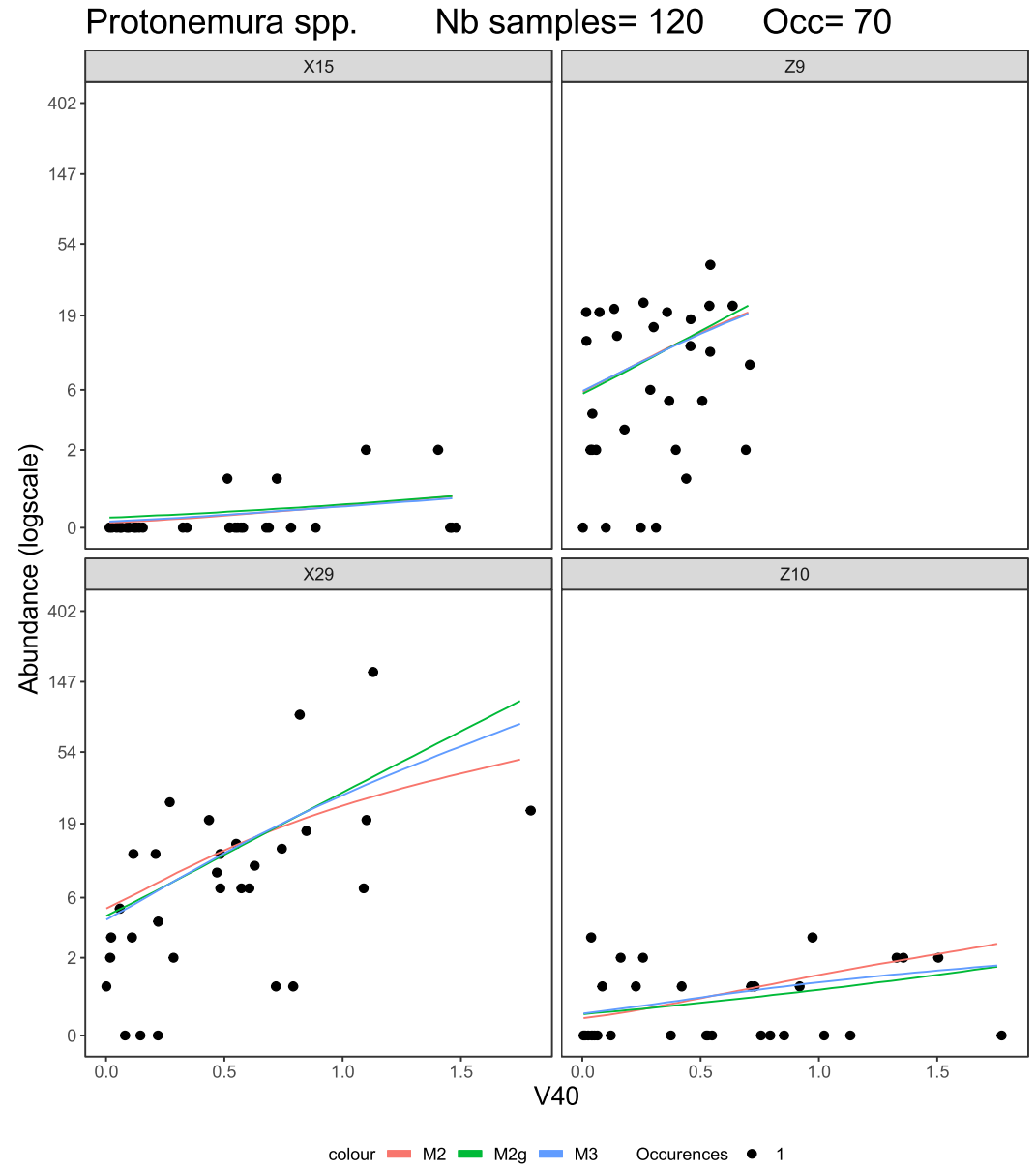
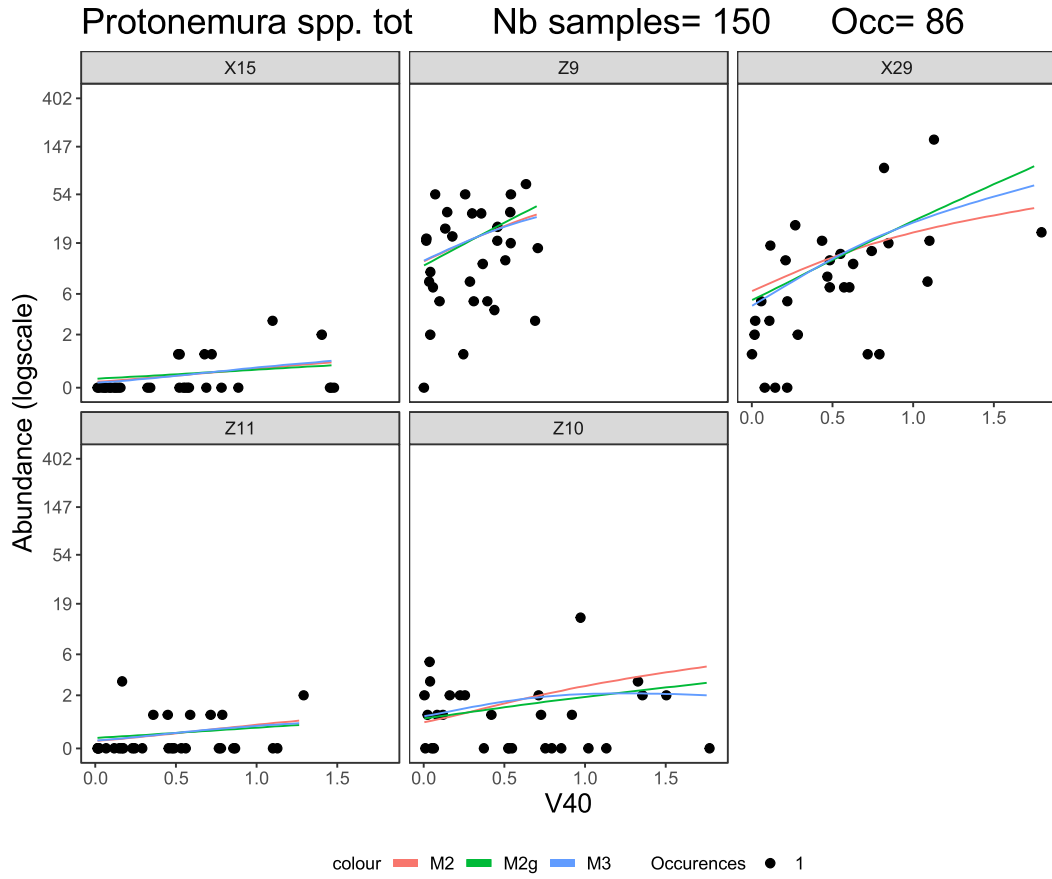


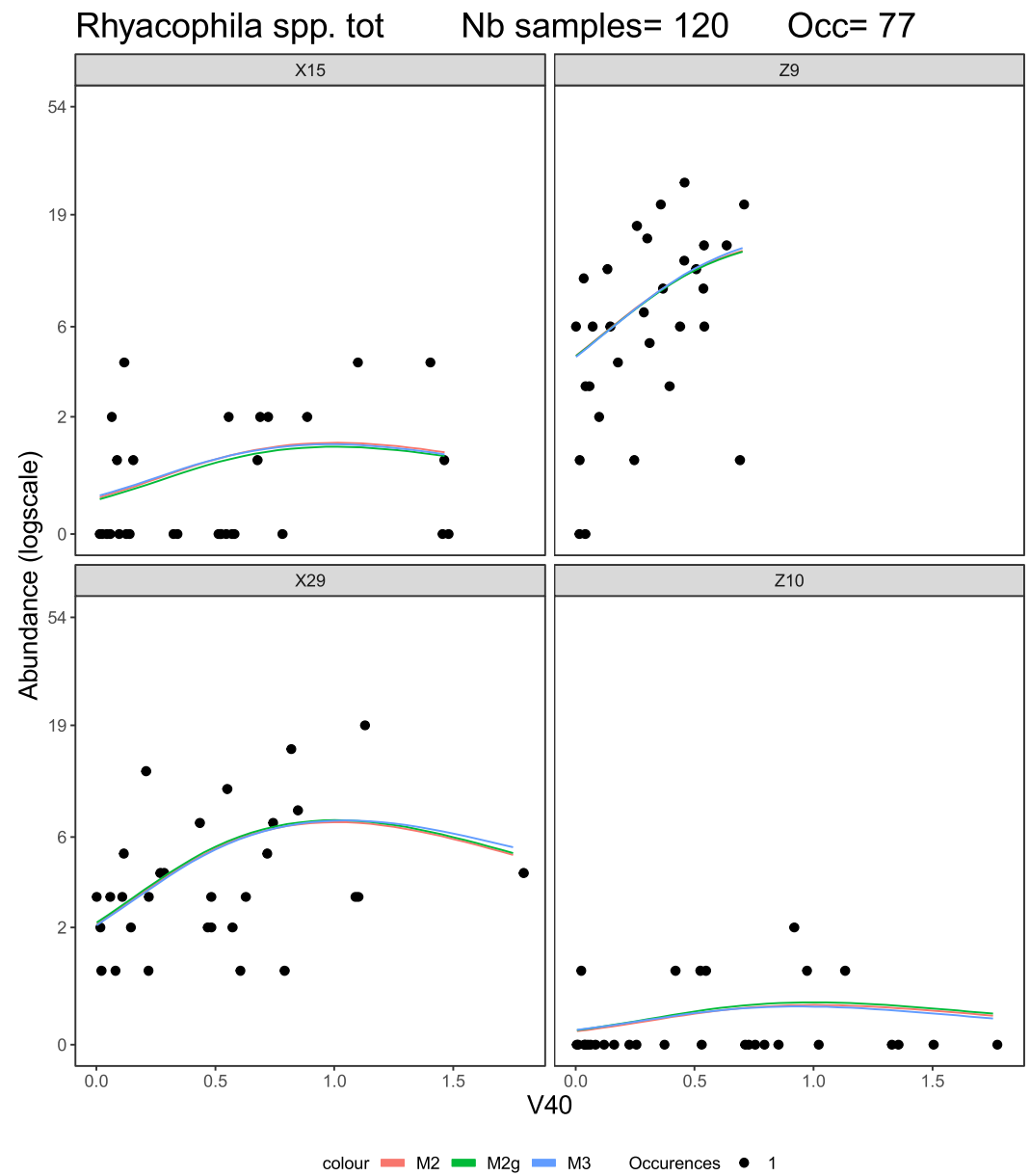
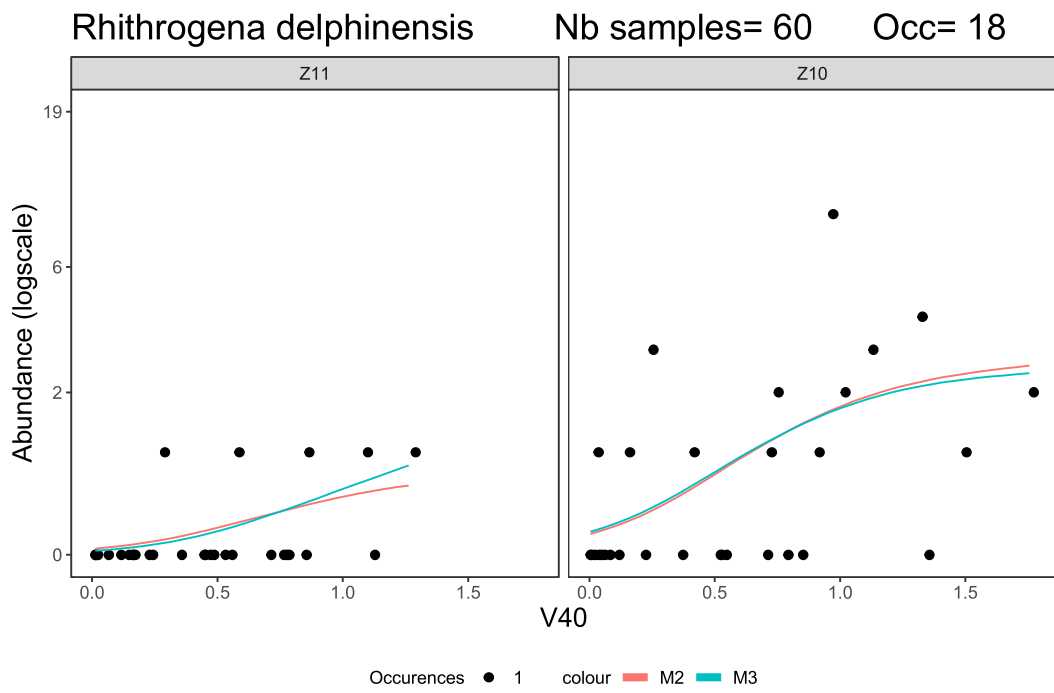
Occurences ● 1 colour — M2 — M3

Philopotamus spp. Nb samples= 60 Occ= 29

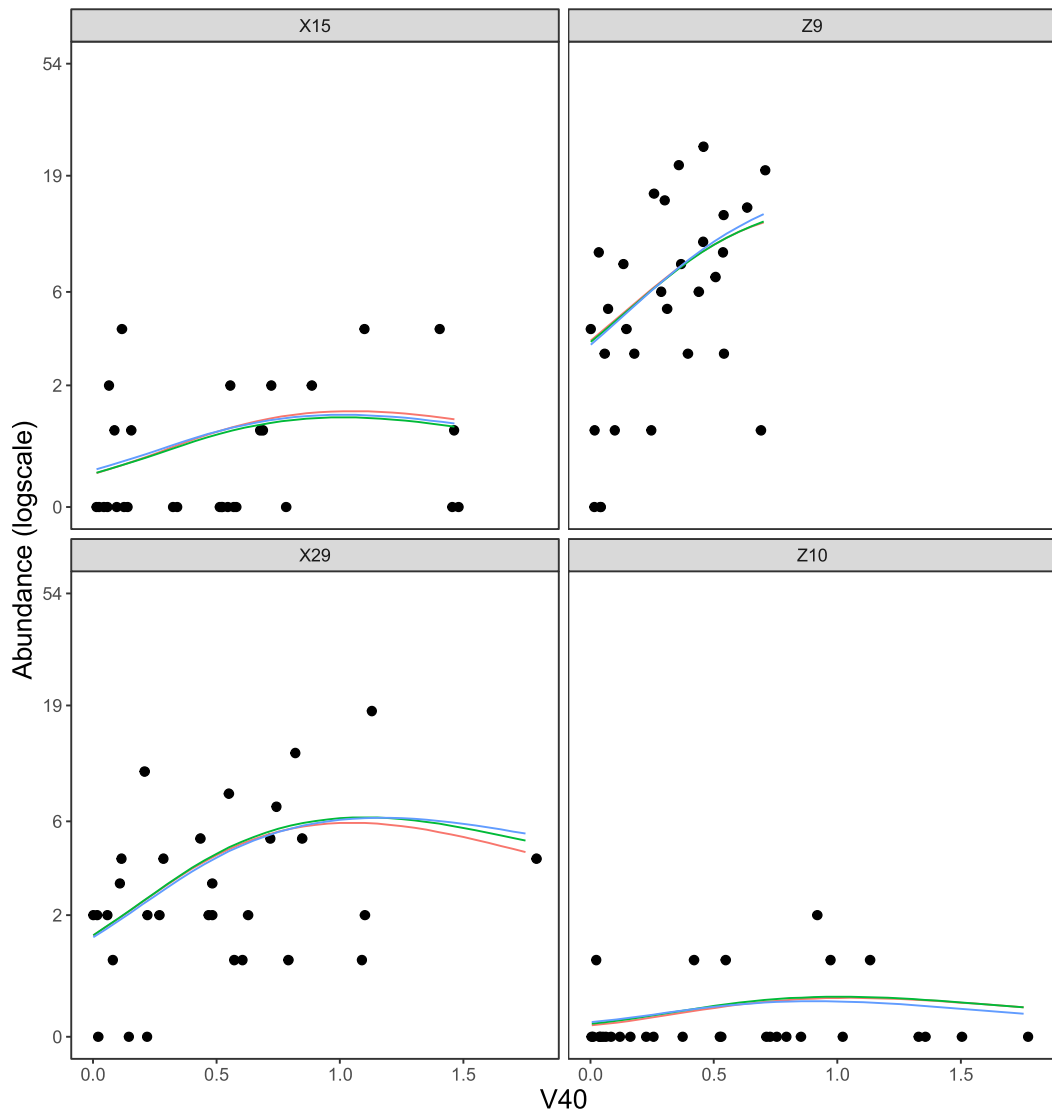


Occurences ● 1 colour — M2 — M3



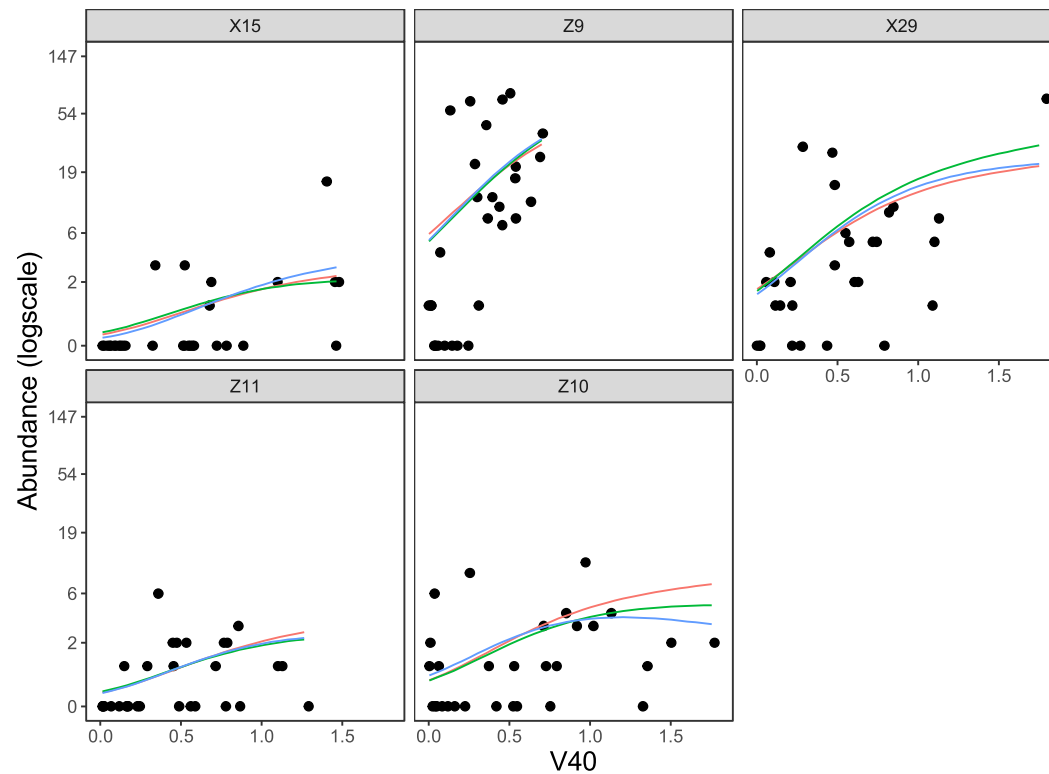


Rhyacophila spp. Nb samples= 120 Occ= 72



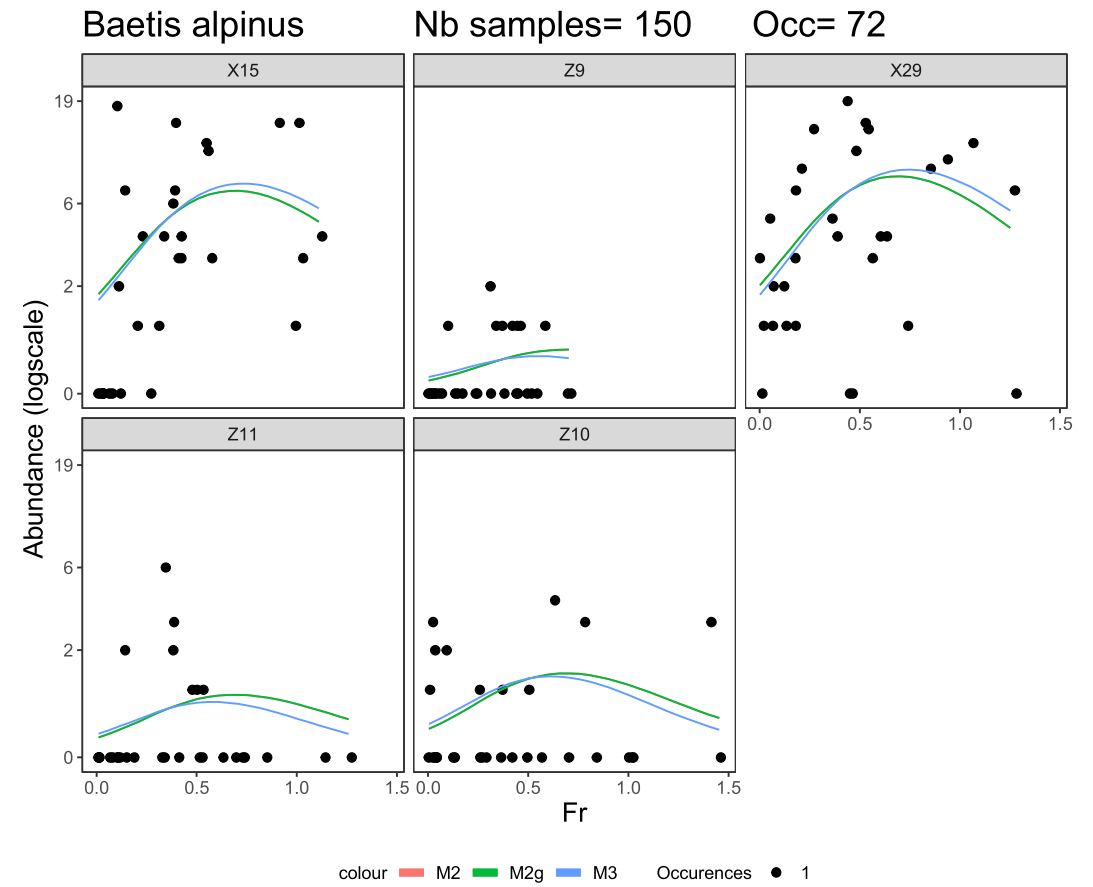
colour M2 M2g M3 Occurences • 1

Simuliidae Nb samples= 150 Occ= 84



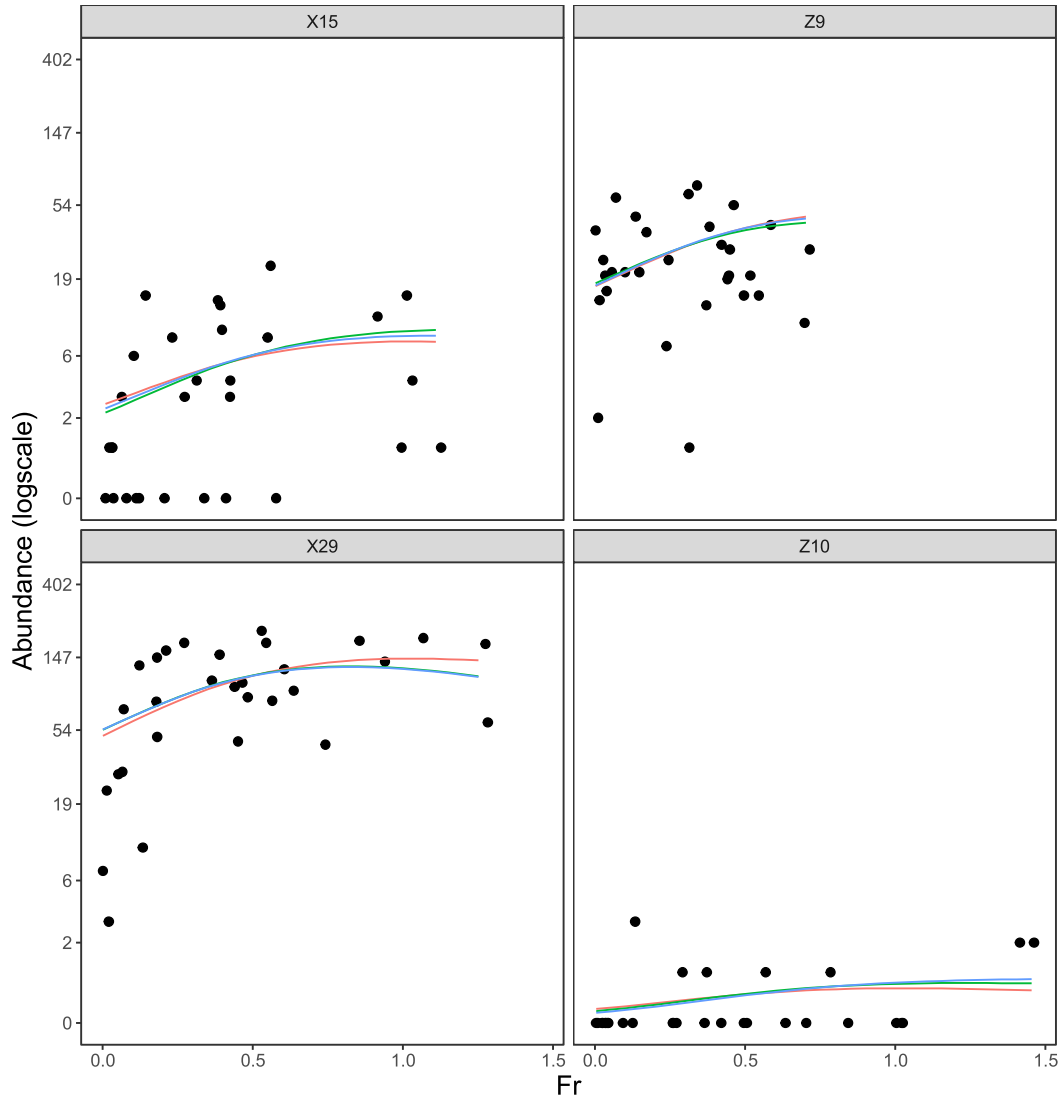
colour M2 M2g M3 Occurences • 1

Froude
Fr



Baetis alpinus/melanonyx

Nb samples= 120 Occ= 88

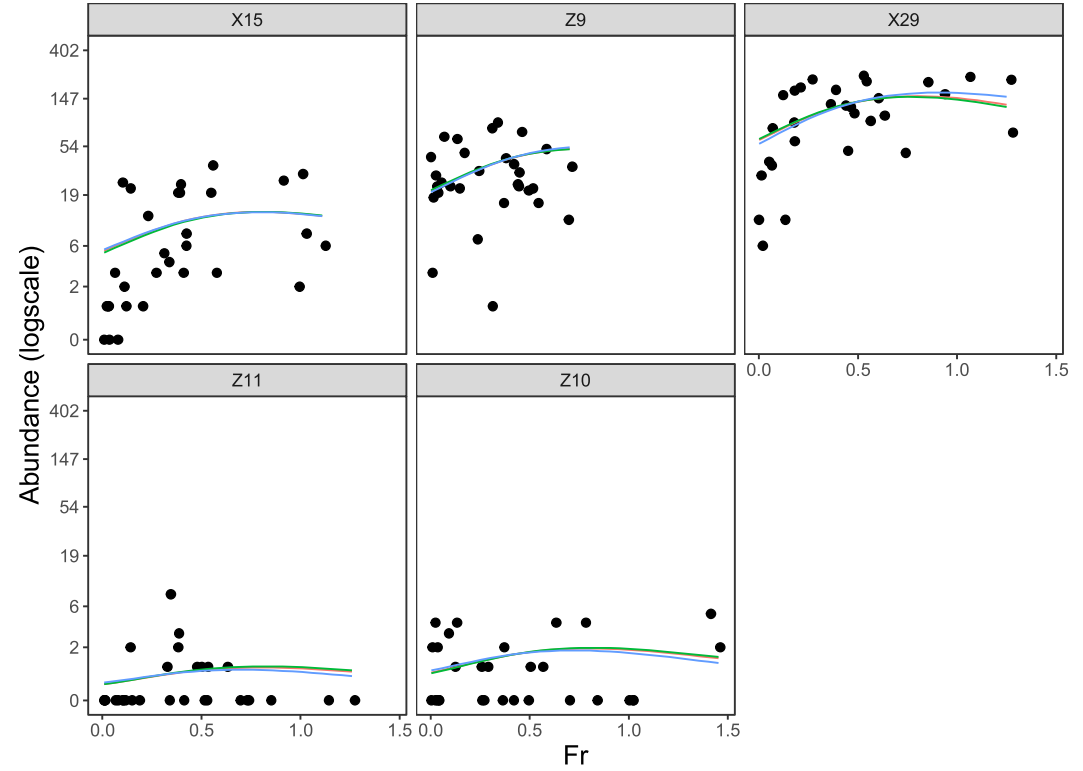


colour M2 M2g M3 Occurences 1

Baetis spp. tot

Nb samples= 150

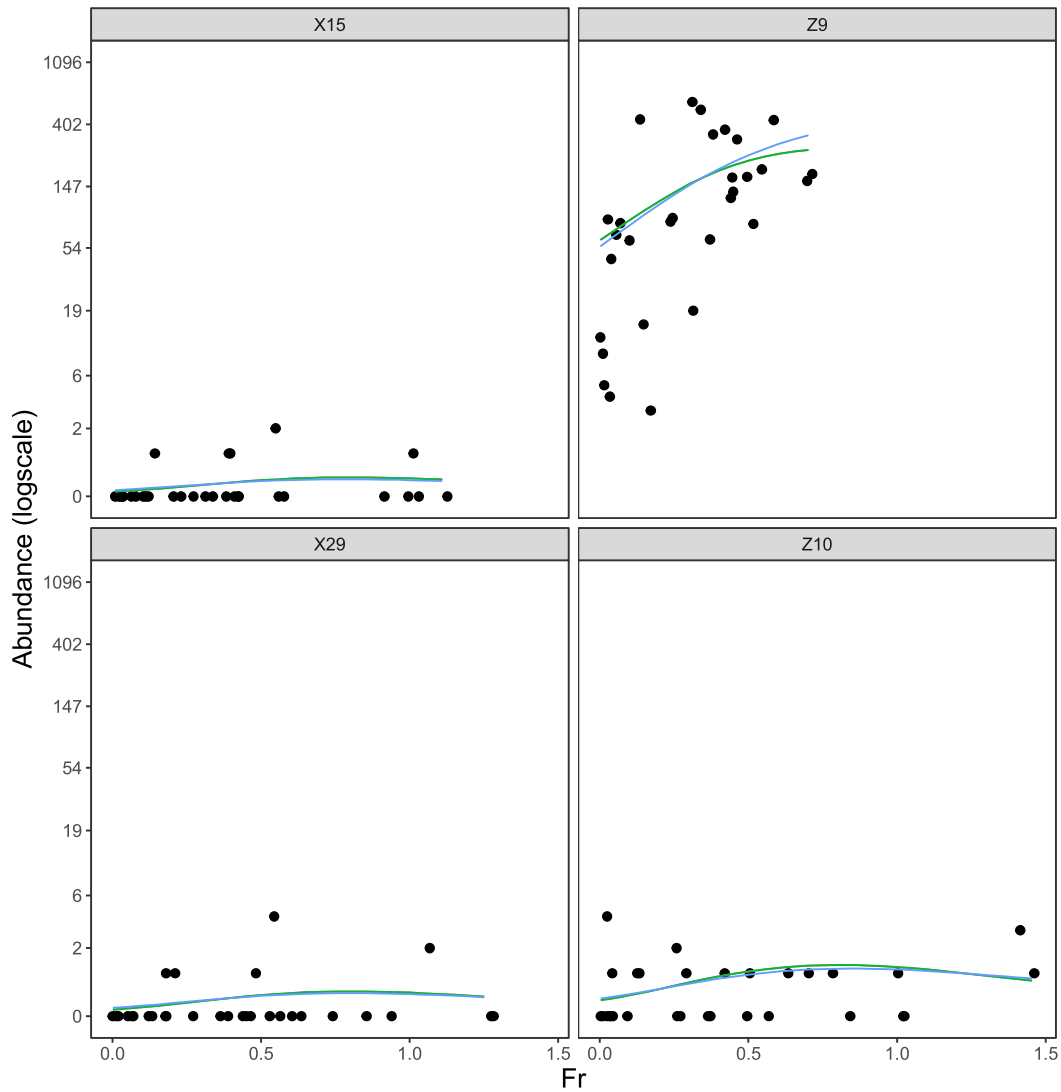
Occ= 111



colour M2 M2g M3 Occurences 1

Brachyptera/Rhabdiopteryx

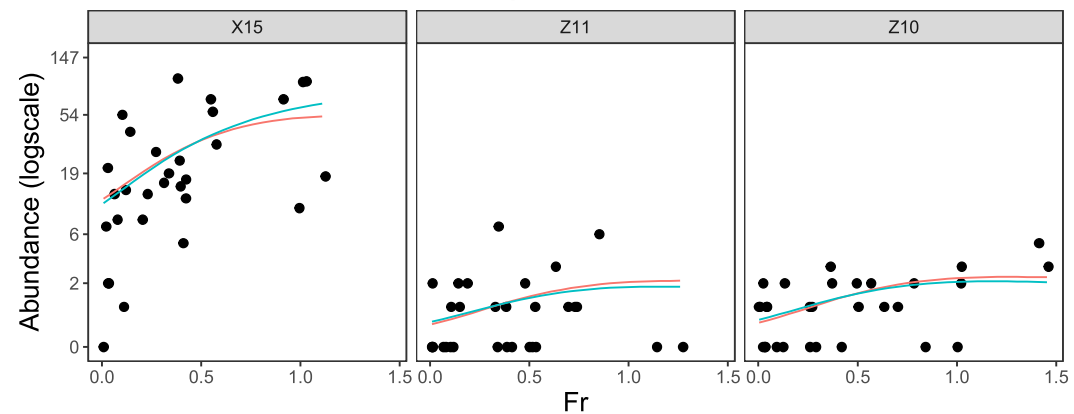
Nb samples= 120 Occ=



colour M2 M2g M3 Occurences ● 1

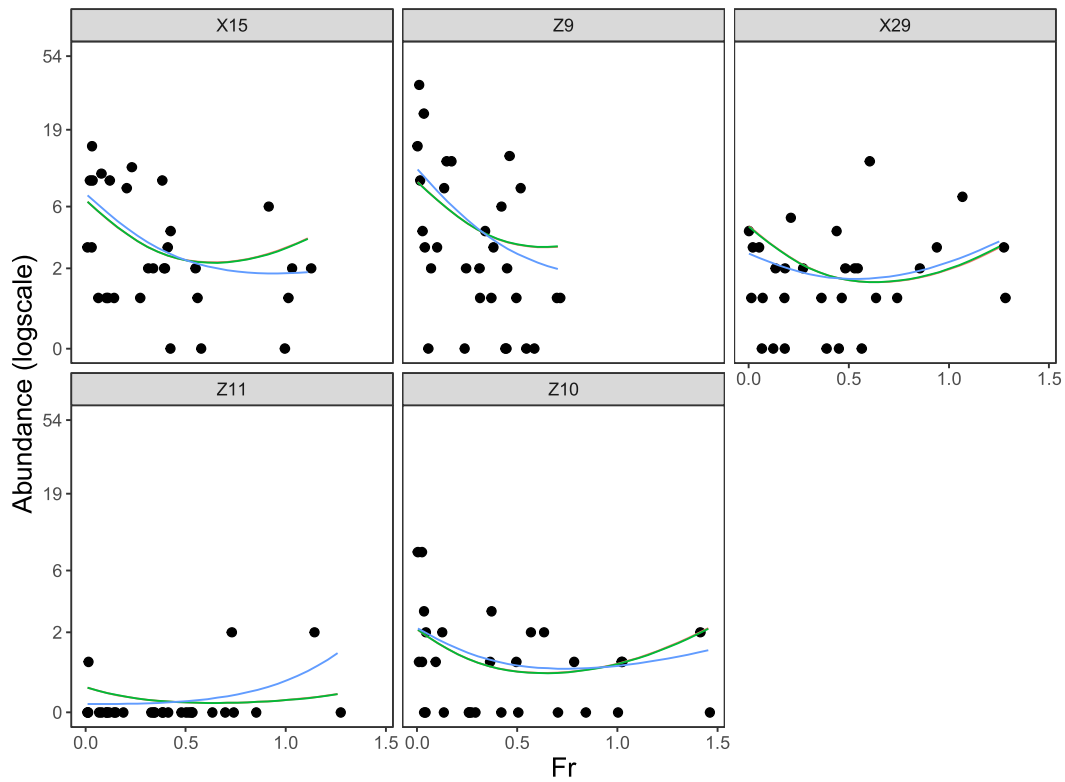
Diamesinae

Nb samples= 90 Occ= 64

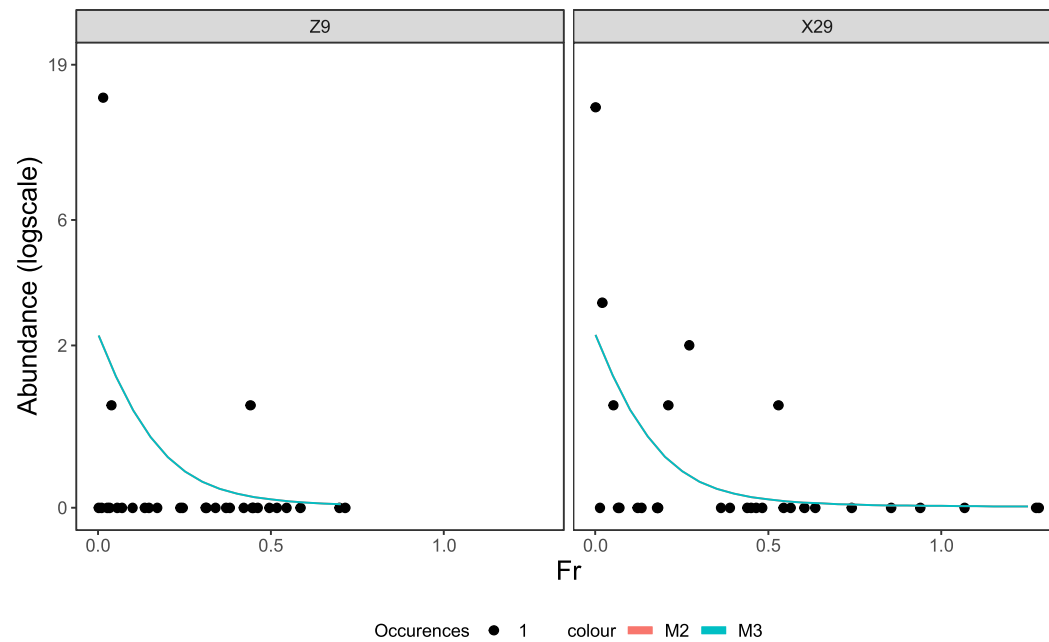


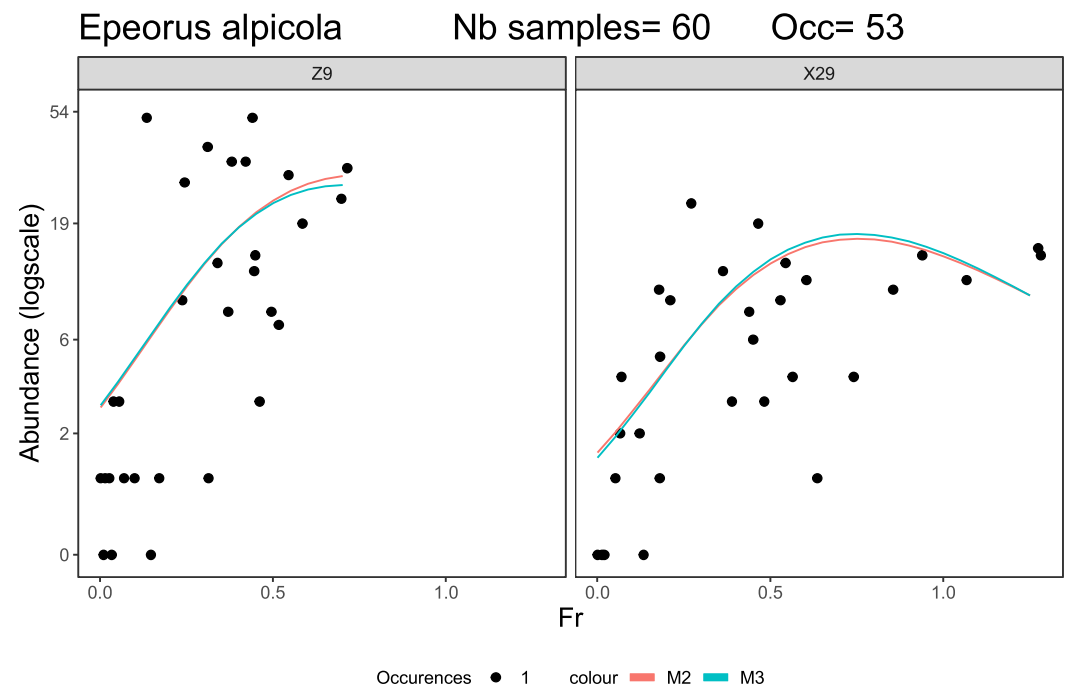
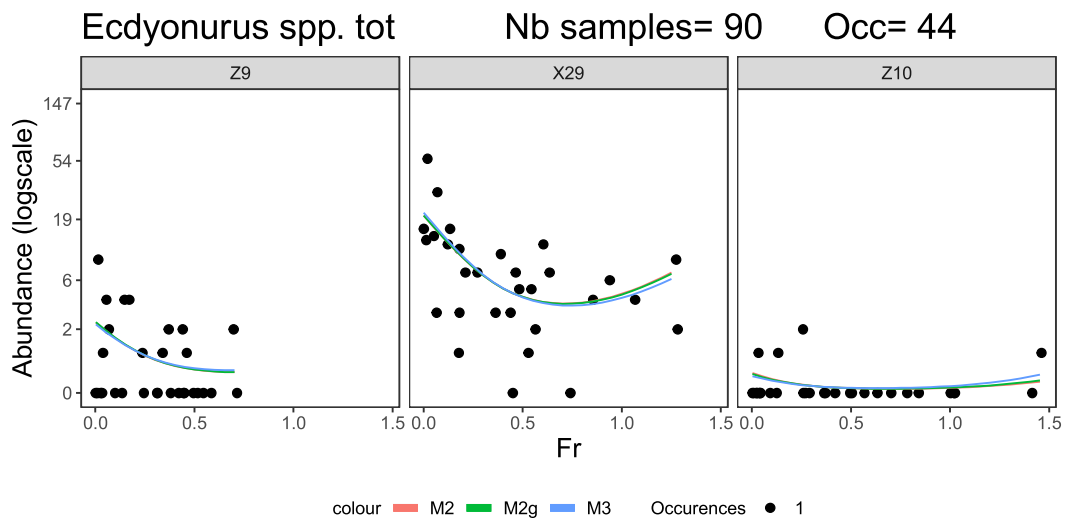
Occurences ● 1 colour M2 M3

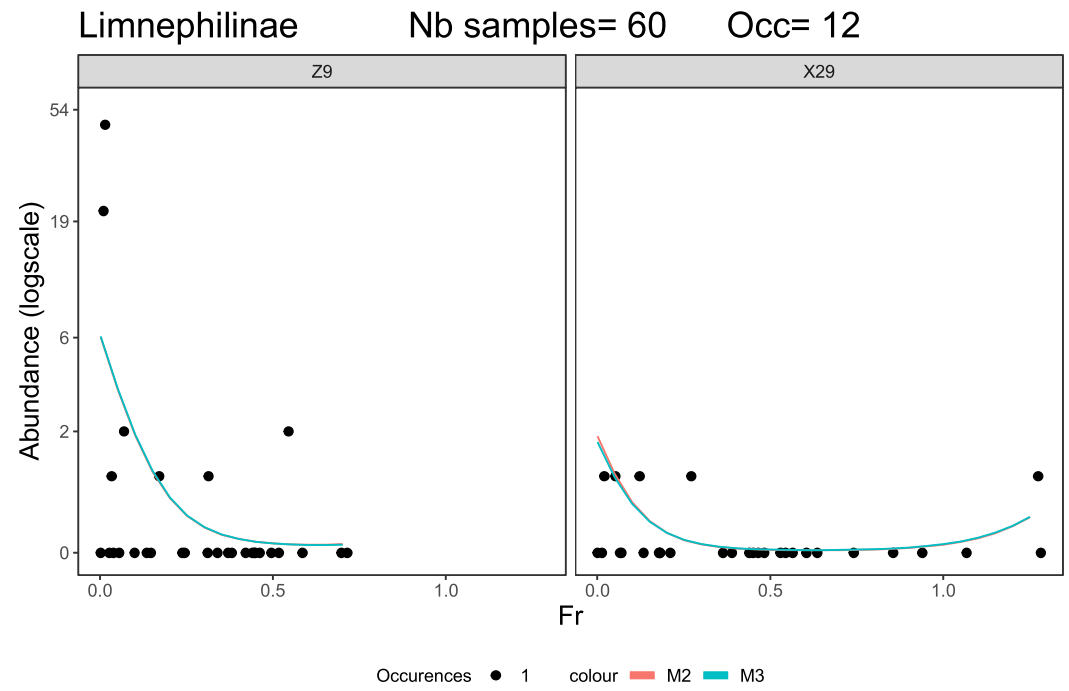
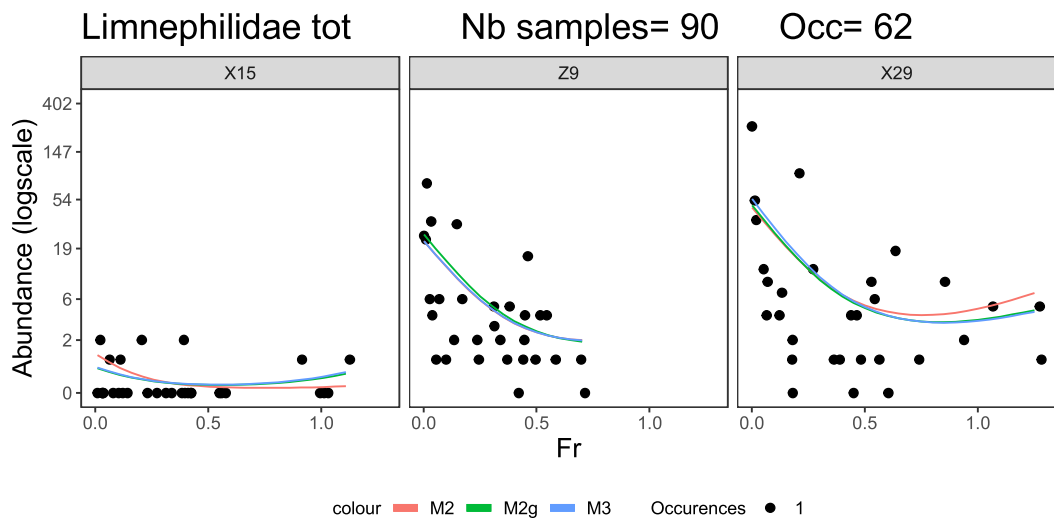
Dicranota spp. Nb samples= 150 Occ= 95

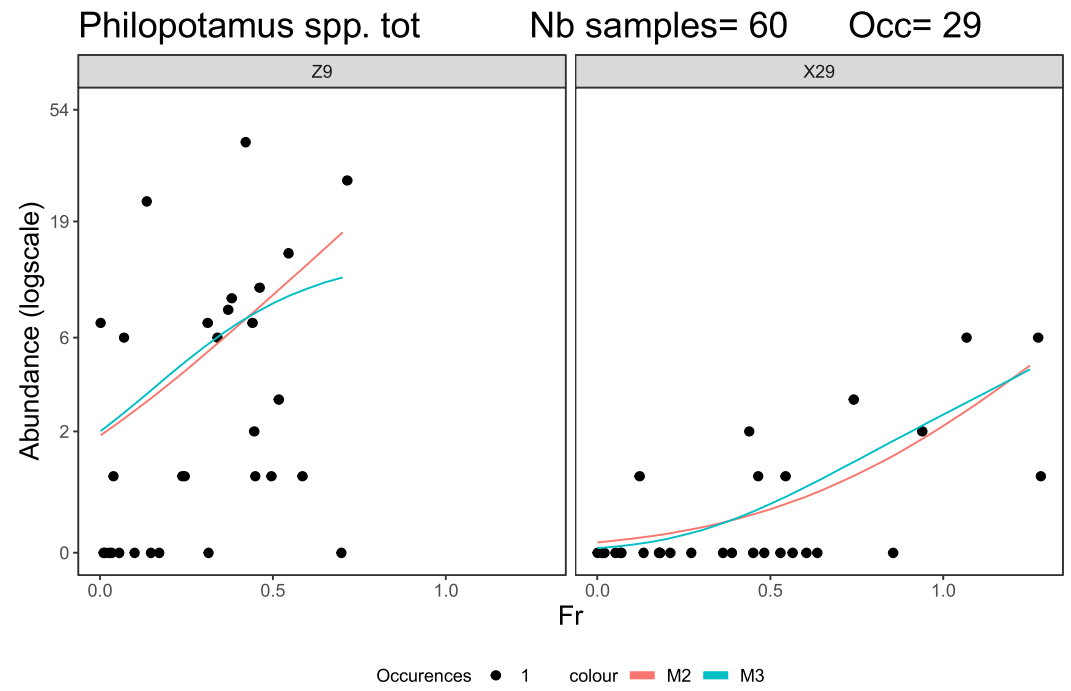
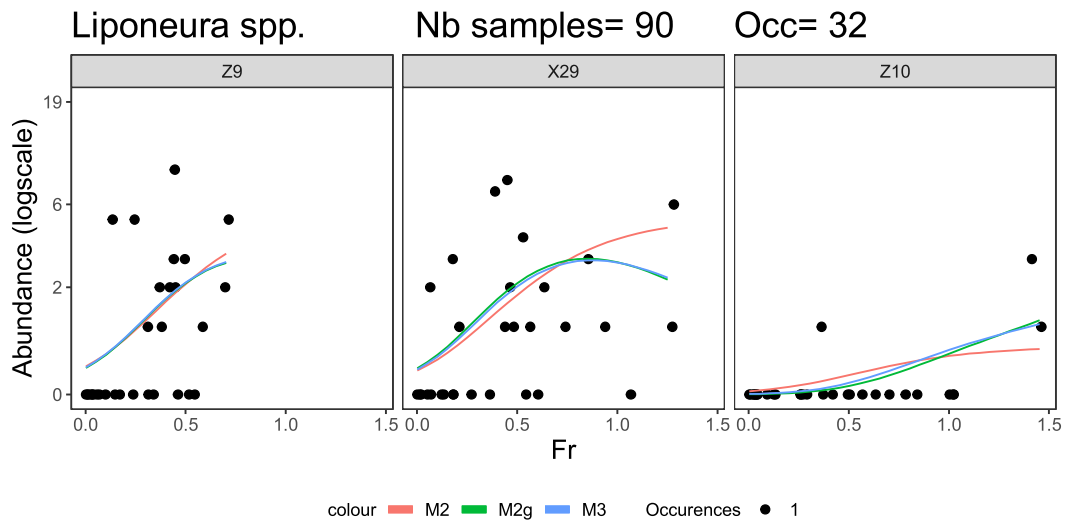


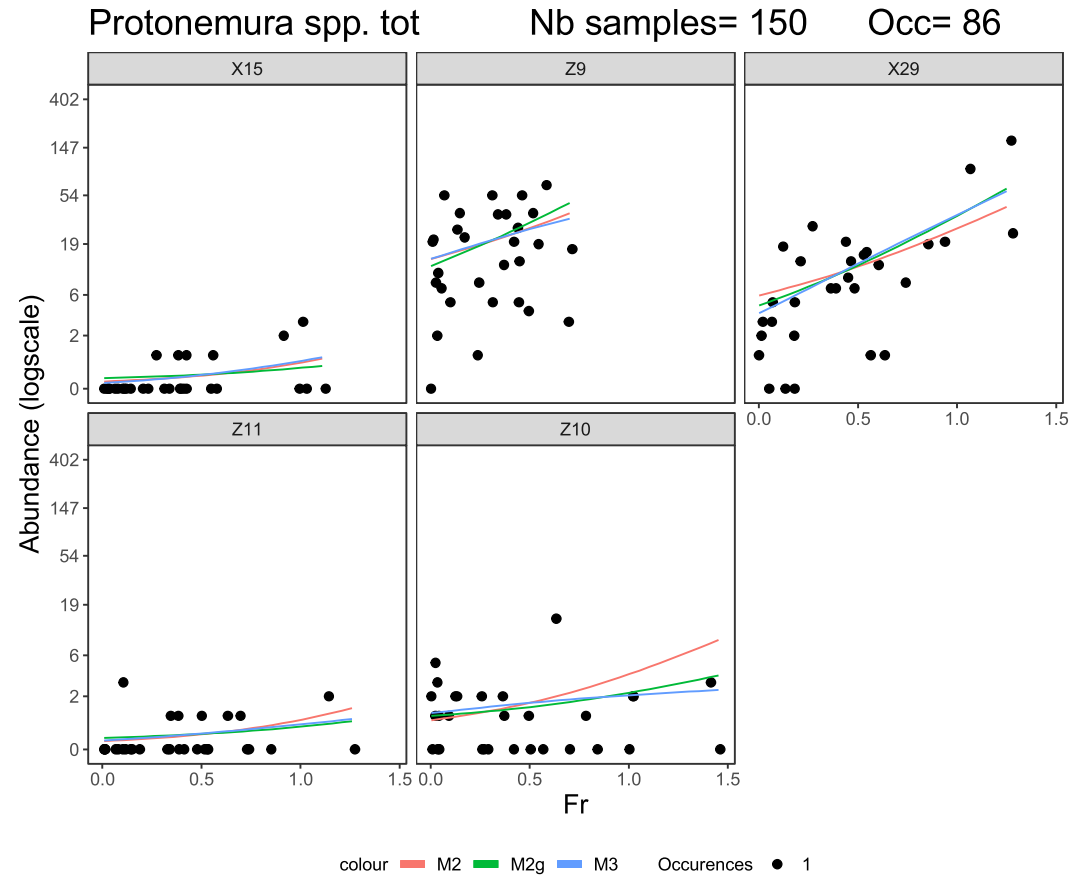
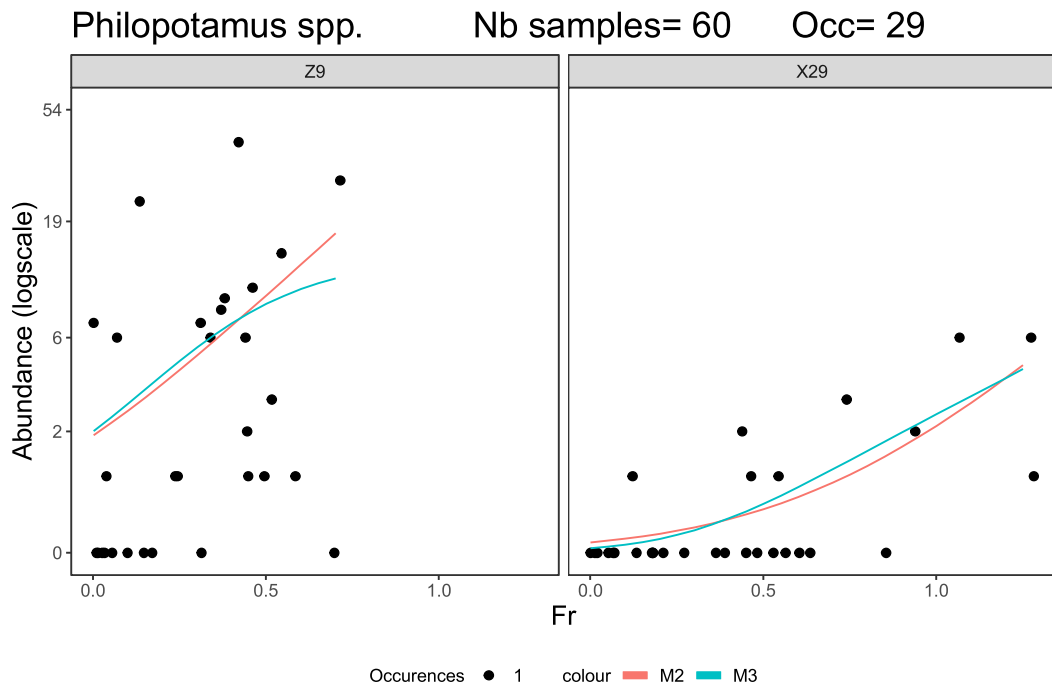
Drusinae Nb samples= 60 Occ= 9



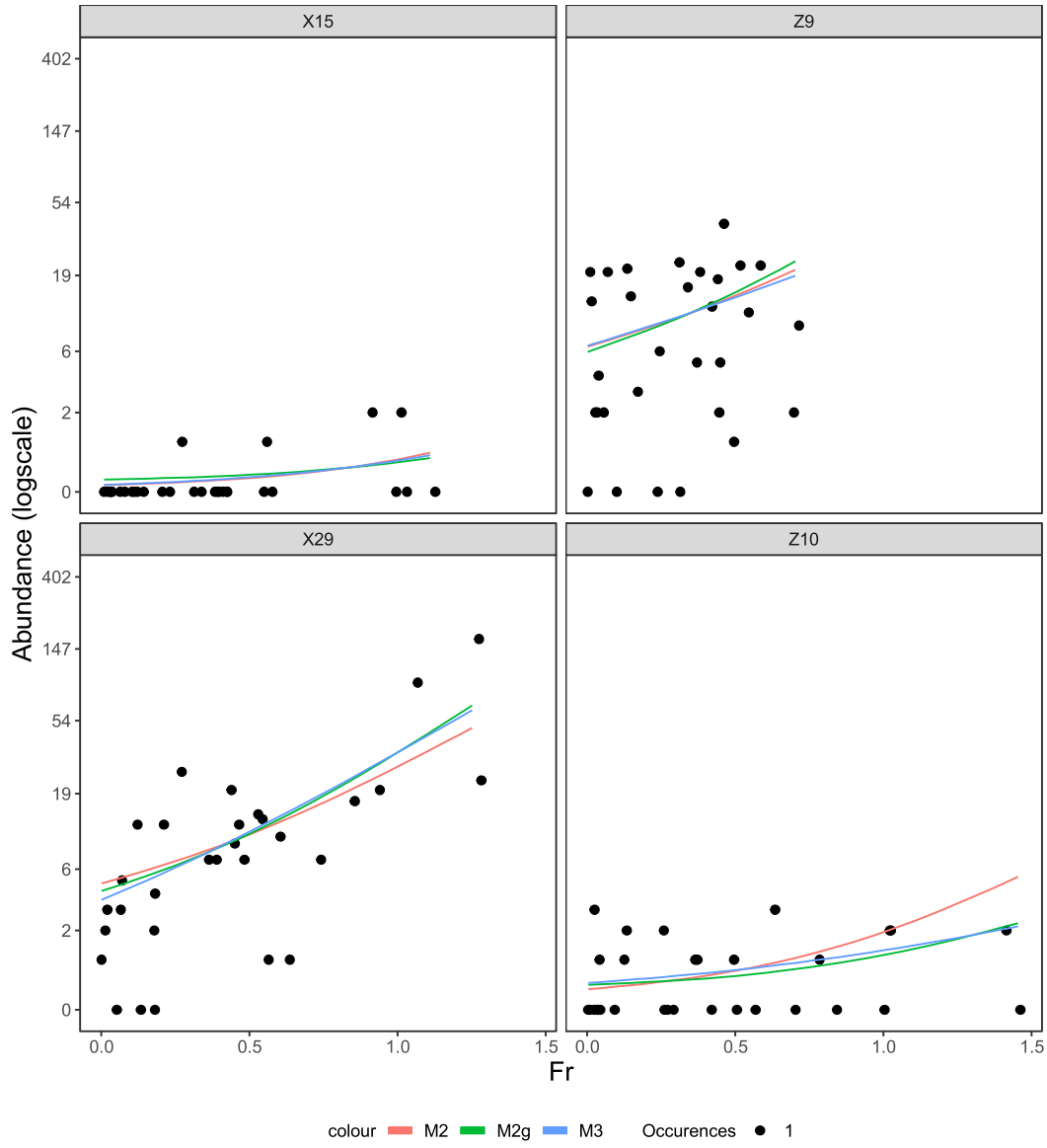




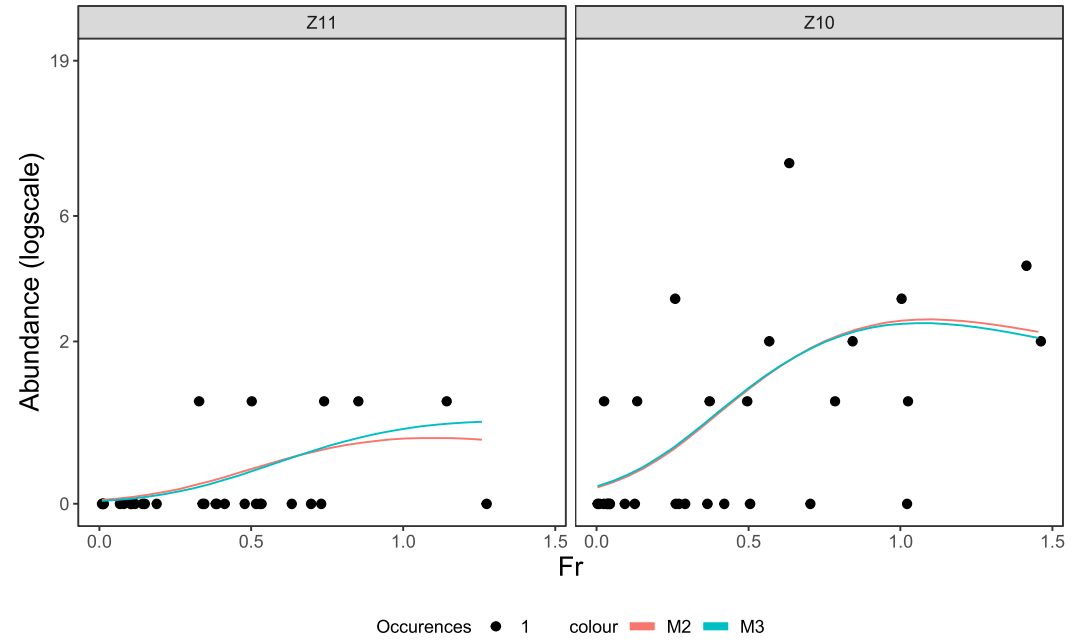




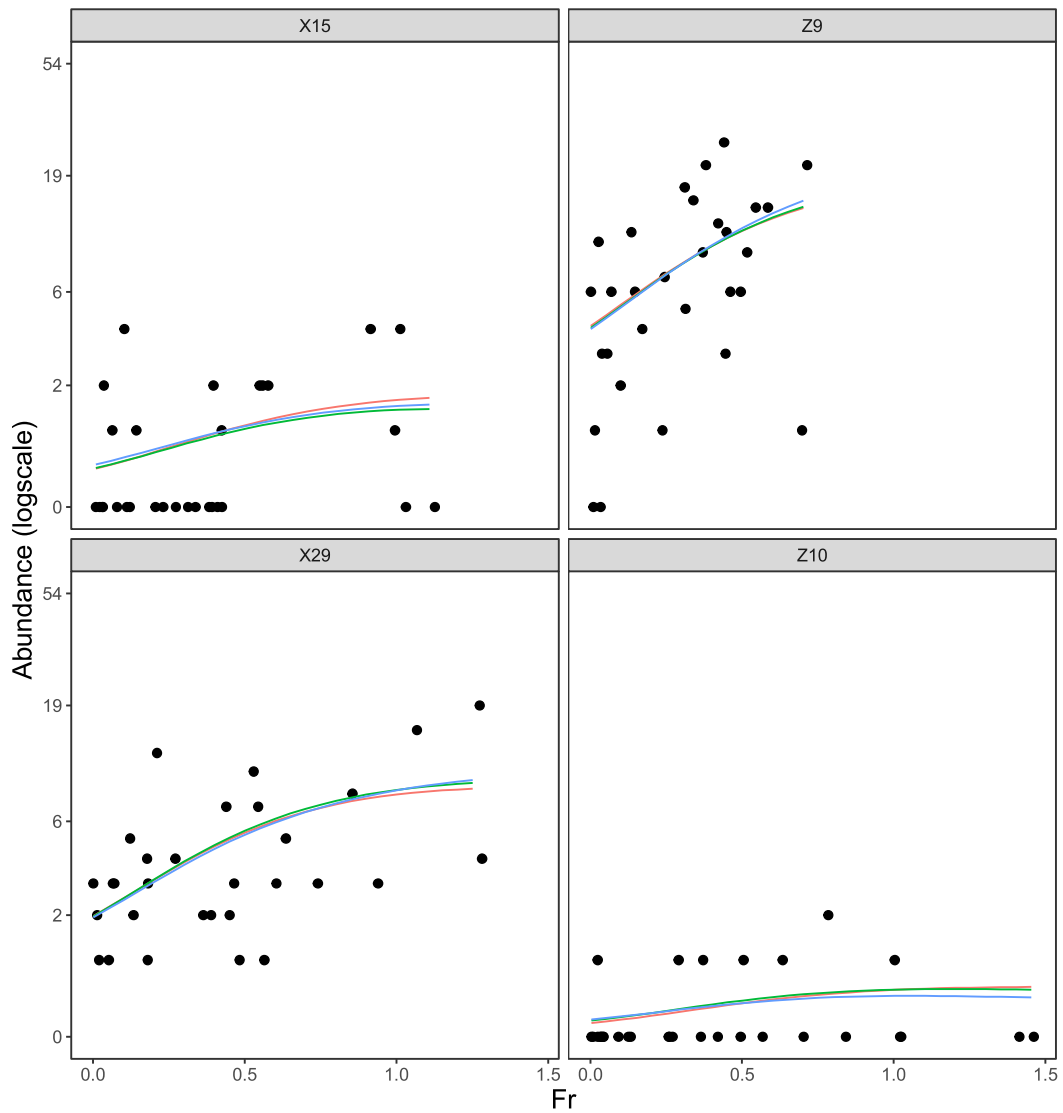
Protonemura spp. Nb samples= 120 Occ= 70



Rhithrogena delphinensis Nb samples= 60 Occ= 18

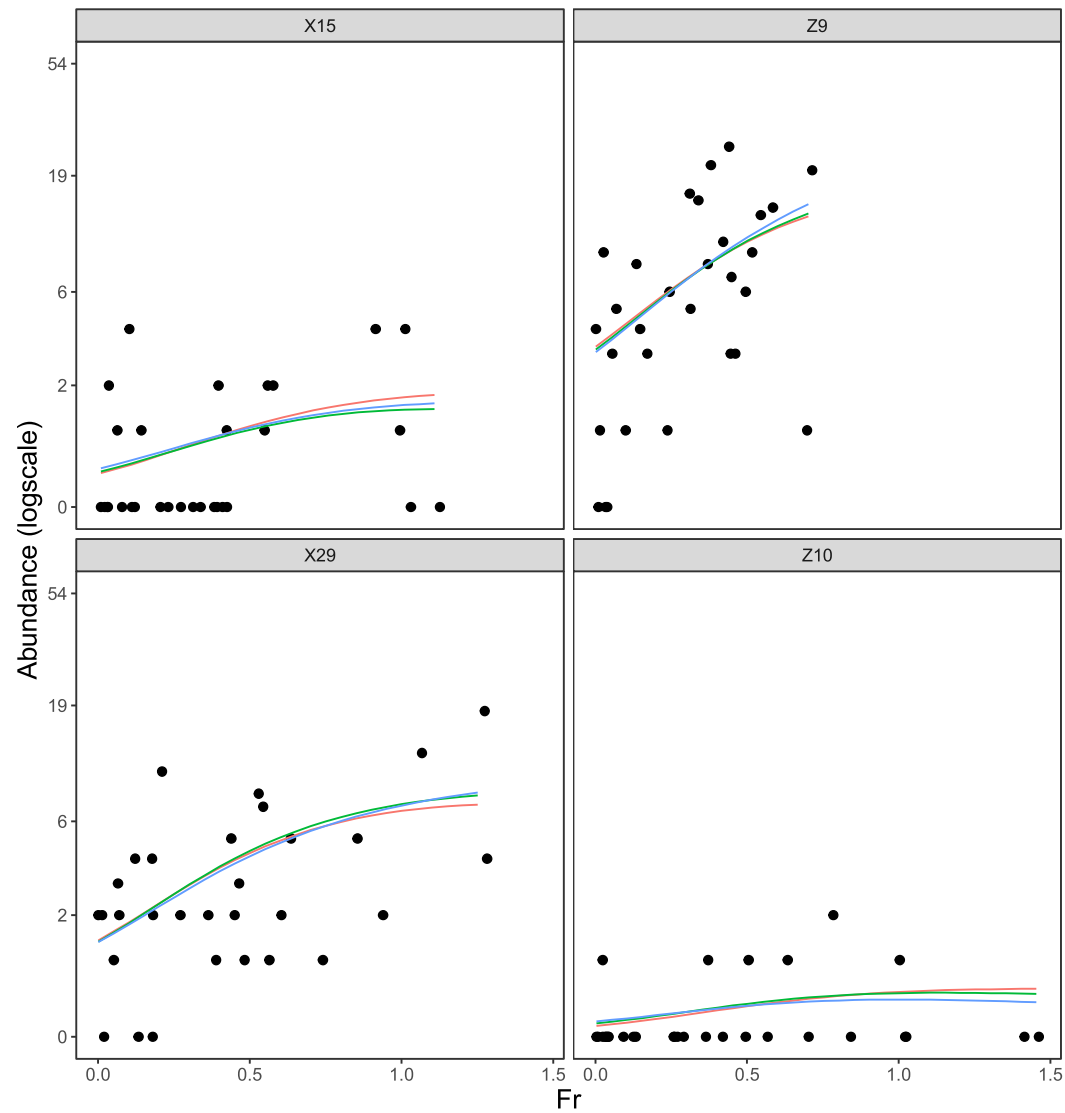


Rhyacophila spp. tot Nb samples= 120 Occ= 77



colour M2 M2g M3 Occurences • 1

Rhyacophila spp. Nb samples= 120 Occ= 72

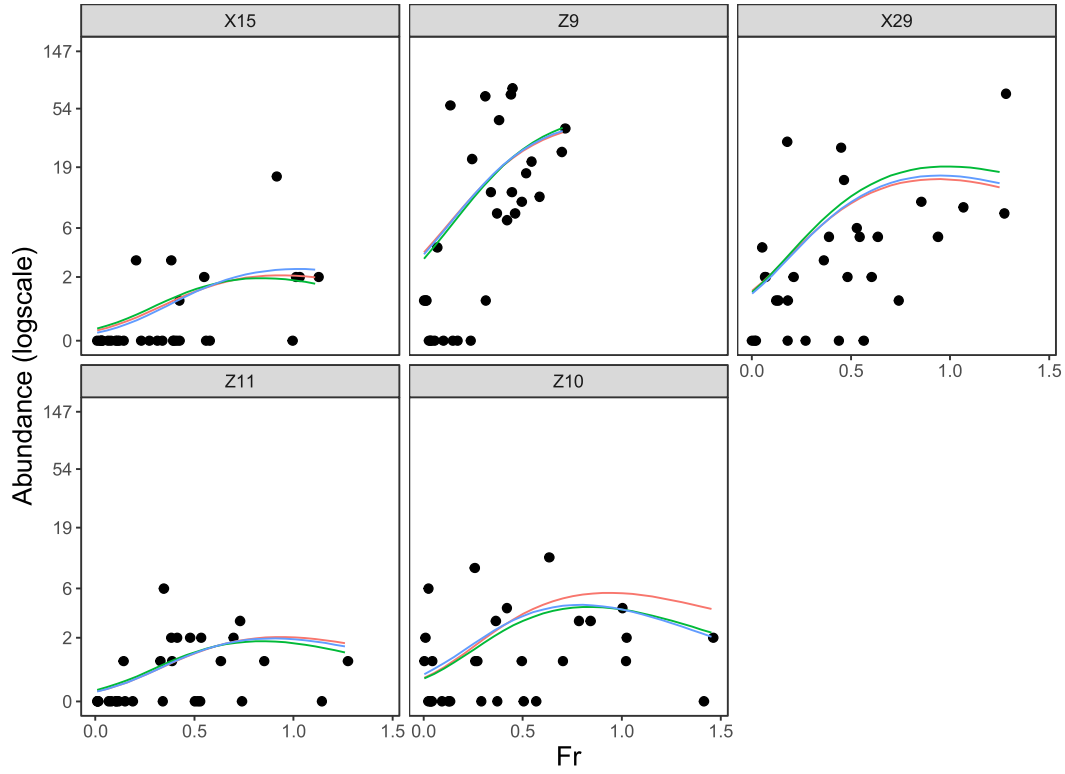


colour M2 M2g M3 Occurences • 1

Simuliidae

Nb samples= 150

Occ= 84



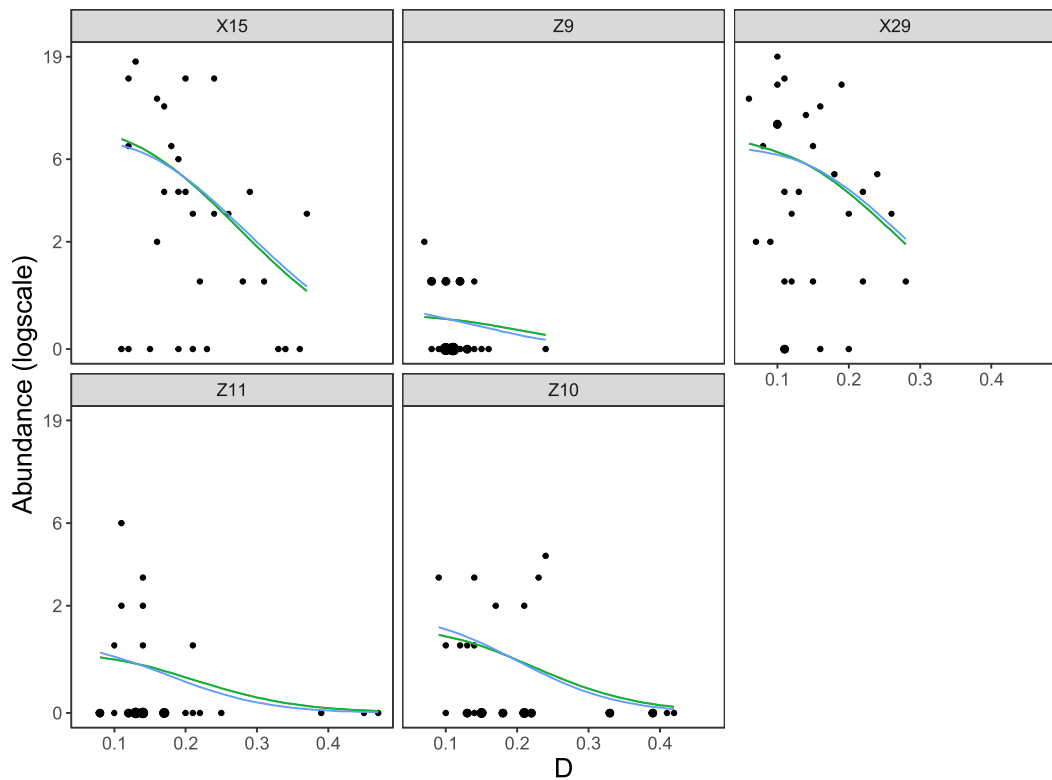
colour M2 M2g M3 Occurences • 1

Depth
D

Baetis alpinus

Nb samples= 150

Occ= 72

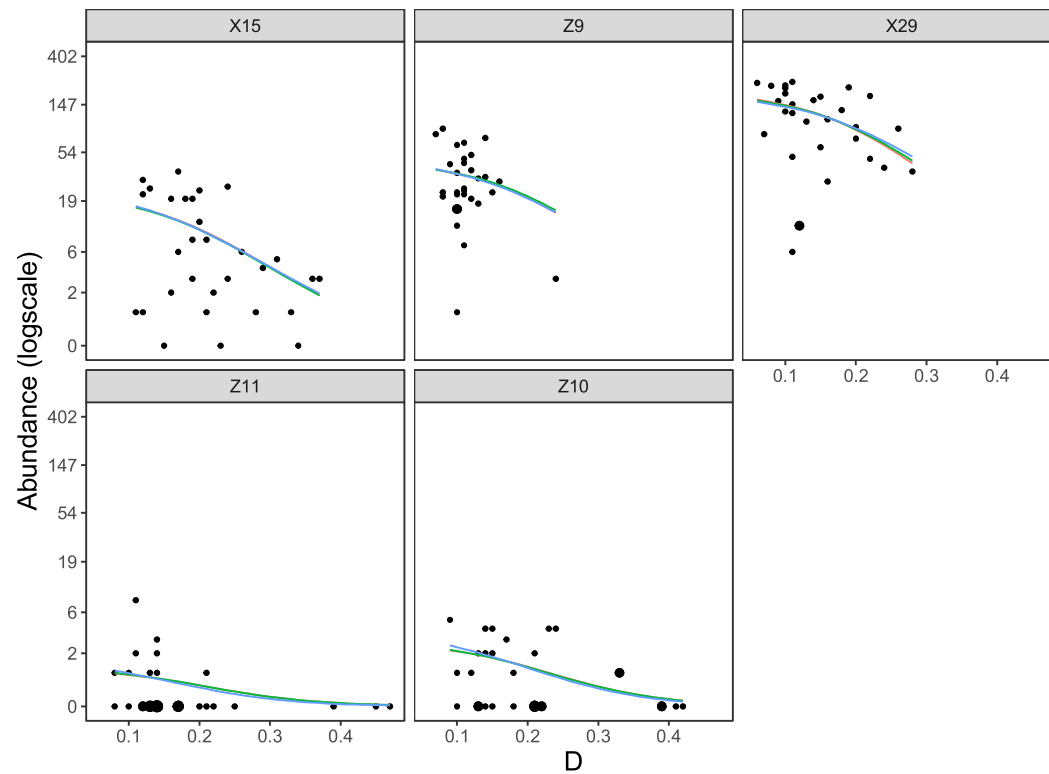


colour M2 M2g M3 Occurences 1 2 3 4 5 6 7

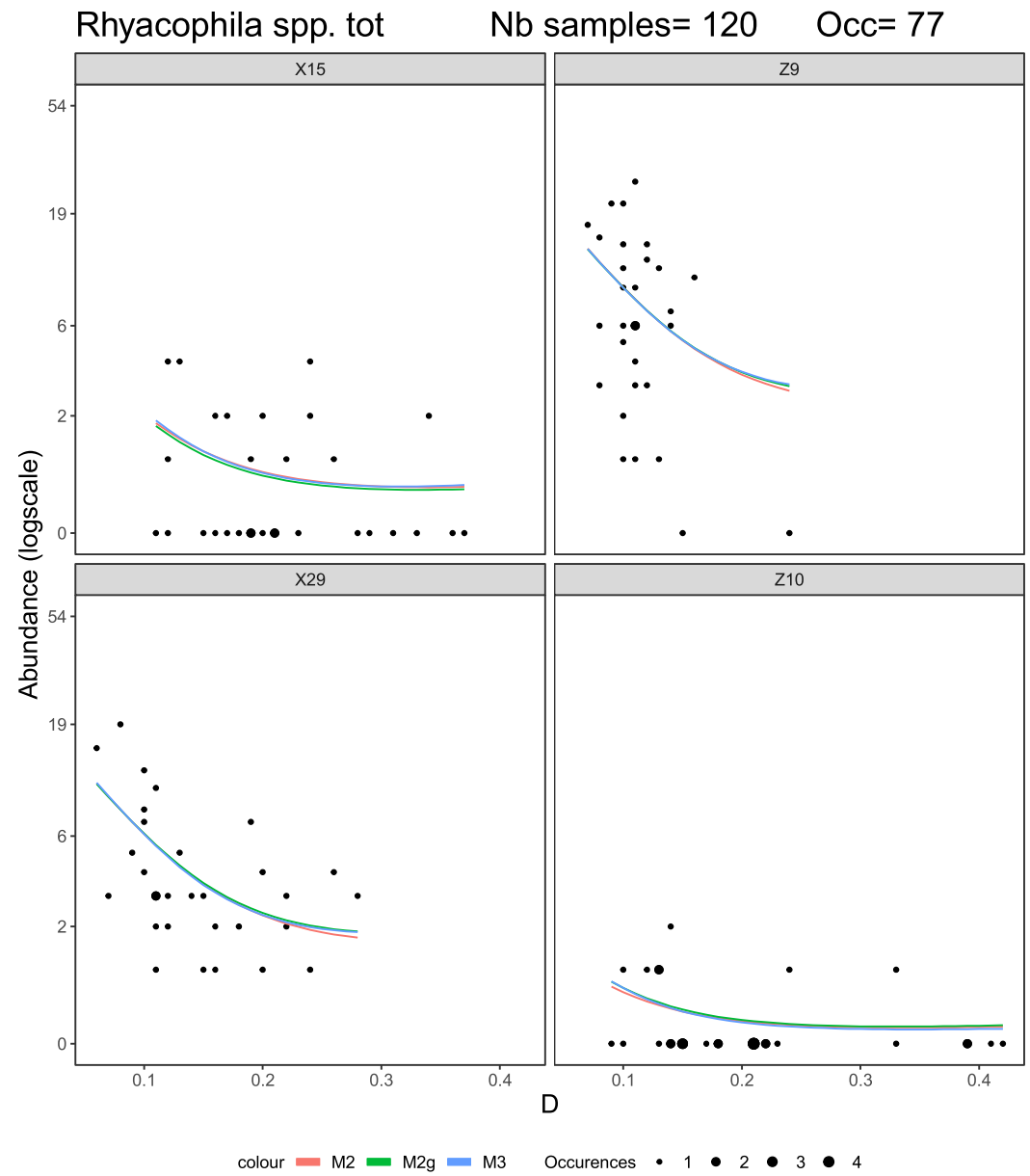
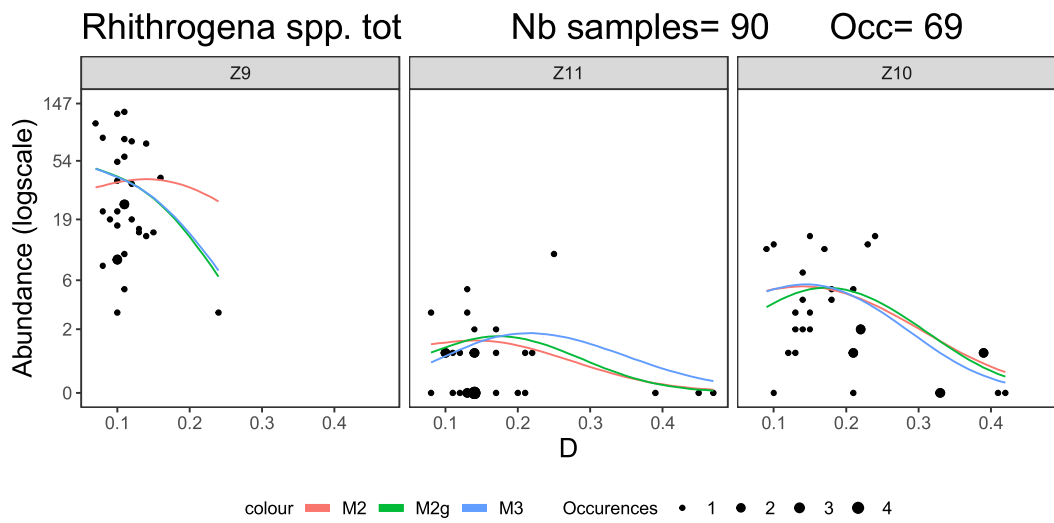
Baetis spp. tot

Nb samples= 150

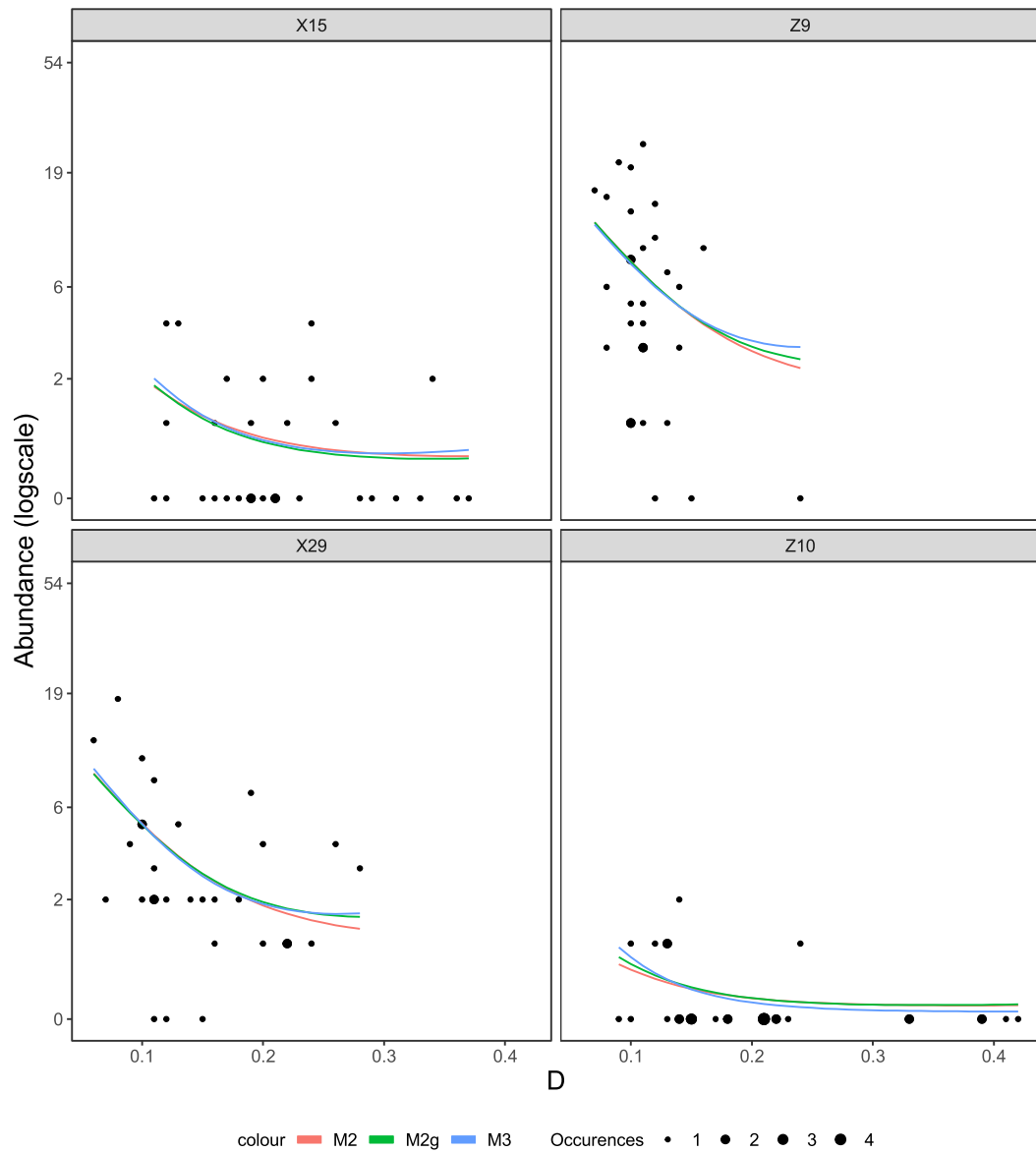
Occ= 111



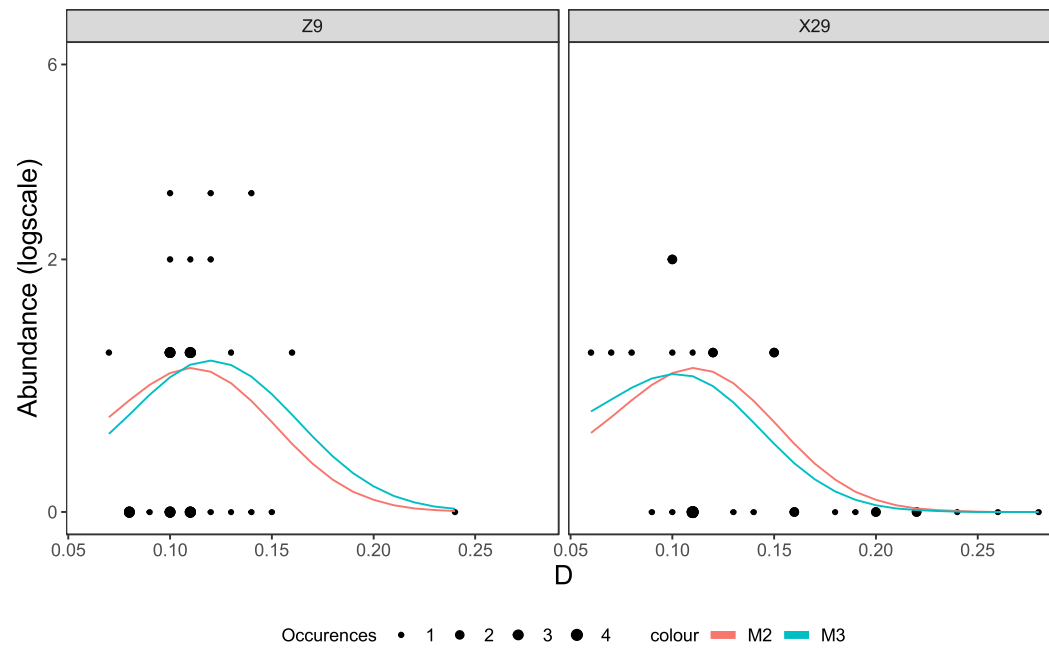
colour M2 M2g M3 Occurences 1 2 3 4



Rhyacophila spp. Nb samples= 120 Occ= 72

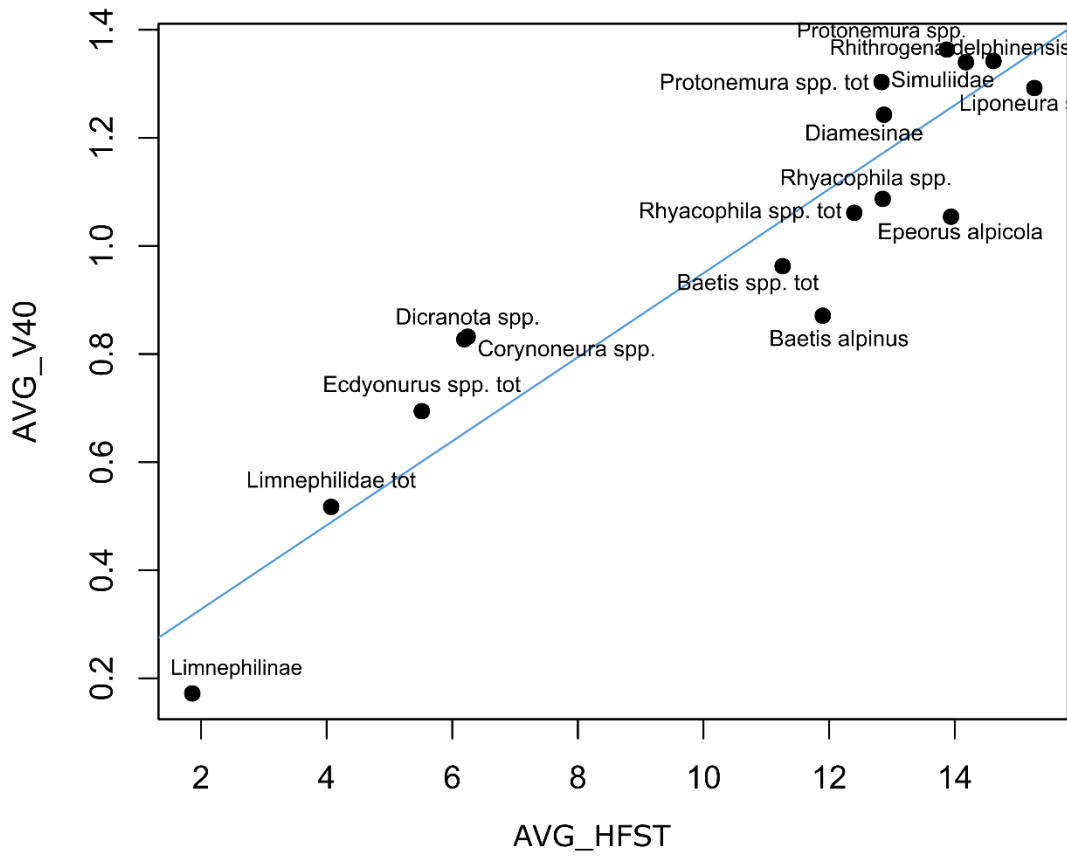


Rhyacophila tristis Nb samples= 60 Occ= 26



ANNEXES

Appendix S5: Ranged Major Axis regression between AVG_HFST and AVG_V40 for the 16 common taxa (with M2 relevant) between the two variables ($R^2 = 0.86$, $p < 10^{-3}$).

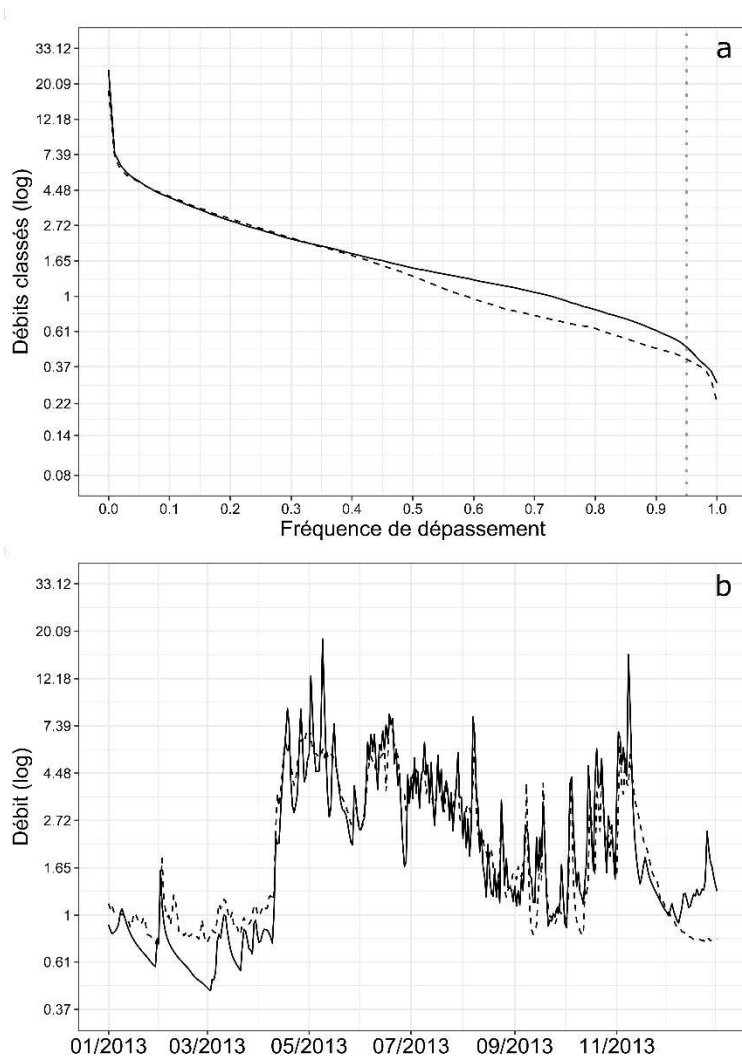


Annexe 4

Informations supplémentaires pour “ Modélisation de l’habitat hydraulique des macroinvertébrés en cours d’eau alpin : nouveaux modèles et application sur le torrent de l’Arvan ”

Appendix S1: Liste des références utilisées pour l’identification des macroinvertébrés. (Voir Annexe 2)

Appendice S2 : Comparaison entre les débits observés (ligne en pointillés) et simulés par le modèle hydrologique J2000 (ligne pleine) au niveau de la station hydrologique de La Villette. (a) Courbe de débits classés sur l’ensemble des données disponibles (du 20/07/2000 au 19/01/2016 avec données manquantes), barre verticale : Q95. (b) Exemple d’hydrogramme sur l’année 2013.



Appendice S3 : Comparaison entre les débits observés (ligne en pointillés) et simulés par le modèle hydrologique J2000 (ligne pleine) au niveau de la station hydrologique de L'Endroit. (a) Courbe de débits classés sur l'ensemble des données disponibles (du 01/02/2020 au 31/07/2020), barre verticale : Q95. (b) Hydrogramme correspondant.

