



Réservoirs Biologiques du bassin Rhône Méditerranée

Analyse de contexte et perspectives

FLOURY Mathieu
CHANDESRIS André
SOUCHON Yves

Février 2020



- Auteurs

Floury Mathieu, Ingénieur de Recherche INRAE LEHNA

André Chandesris, Ingénieur Agriculture et Environnement (INRAE) andre.chandesris@inrae.fr

Yves Souchon, Directeur de recherche émérite (INRAE) yves.souchon@inrae.fr

- Correspondants

Agence de l'Eau : Stephane Stroffek, stephane.stroffek@eaurmc.fr

Agence de l'Eau : Terrier Benoît, benoit.terrier@eaurmc.fr

DREAL, DB : Pierre-Jean Martinez, pierre-Jean.martinez@developpement-durable.gouv.fr

DREAL, EHN/PPE : Brigitte Genin, brigitte.genin@developpement-durable.gouv.fr

OFB : Pascal Roche, pascal.roche@ofb.fr

Droits d'usage : libres

Niveau géographique : régional

Couverture géographique : Rhône Méditerranée

Niveau de lecture : experts

Résumé

Les réservoirs biologiques constituent des espaces vitaux pour la biodiversité aquatique : ce sont des espaces de vie pour la flore et la faune, habitats, zones de reproduction, nourriceries ou refuges. Ils sont choisis et définis géographiquement de façon à « irriguer » biologiquement un ensemble plus vaste du réseau hydrographique. Ils sont sources de dispersion des propagules ou des juvéniles de différentes espèces pour ce réseau. Enfin, ils sont considérés comme un des leviers de la politique de préservation ou de restauration des milieux aquatiques, notamment pour garantir le bon état écologique des masses d'eau. Le concept a été entériné par décret du 14/12/2007. Il a été matérialisé depuis 2007. Le SDAGE Rhône Méditerranée 2016-2021 a préconisé un travail d'expertise du réseau existant. C'est l'objet de la présente étude.

La dispersion des organismes est une fonction essentielle en écologie, en particulier pour les milieux aquatiques continentaux avec leurs contraintes spécifiques liées au réseau hydrographique, à son fonctionnement (hydrologie, fonctionnement hiérarchique emboîté, écoulement unidirectionnel), et à son environnement (bassins versants et leurs pressions multiples, morphologie). Le rapport traite des poissons, espèces clé pour la définition initiale des réservoirs biologiques, mais porte également un regard nouveau sur les macroinvertébrés, compartiment important de la faune aquatique, utilisé notamment pour l'évaluation des milieux (indices biologiques participant à la définition de l'état écologique).

L'analyse du réseau constitué de réservoirs biologiques dans le bassin Rhône Méditerranée montre que les 34 % du linéaire du réseau hydrographique définis comme tels ont une répartition spatiale très régionalisée dans le bassin. Elle reflète les conditions environnementales liées aux préférences de 12 espèces de poissons: depuis la truite, qui caractérise des milieux en tête de bassin, aux espèces plus rares comme l'apron, l'alose feinte ou la lamproie marine qui se répartissent le long du gradient amont aval. Les pressions anthropiques exercées sur ce linéaire de réservoirs biologiques se révèlent moins marquées que sur l'ensemble du réseau hydrographique, mais n'en sont pas exclues, quand elles permettent, au moins partiellement, les fonctions écologiques qui ont motivé l'identification du réservoir.

Pour asseoir l'expertise, un modèle de distribution de la Truite fario a été développé à partir des données biologiques et des variables physiographiques disponibles. Ses résultats présentent une grande cohérence spatiale, et peuvent être « interrogés » de différentes façons. Par exemple, pour comparer le linéaire actuel du réseau de réservoirs biologiques avec le réseau potentiel optimal pour la truite ou pour tester son comportement temporel sous différentes hypothèses climatiques (changements de température et de pluviométrie selon différents scénarios climatiques). La proportion de tronçons de cours d'eau aux conditions environnementales adaptées à la Truite montre ainsi une décroissance sur les horizons moyen (2050) et lointain (2070), fortement aggravée pour le scénario d'émissions le plus défavorable (RCP8.5), à l'échelle du bassin Rhône Méditerranée. Les secteurs potentiellement les plus affectés dans un futur climatique défavorable sont ceux situés en périphérie des régions montagneuses : Alpes Centrales, Pyrénées et Massif Central. Un deuxième type de modèle basé sur un algorithme de priorisation spatiale a été construit. Il permet de montrer que 50 % du réseau actuel de réservoirs biologiques est commun avec un réseau optimal basé sur les densités actuelles, ce qui est remarquable compte tenu de la différence méthodologique dans la procédure d'identification de ces espaces. Les principales différences correspondent à des situations locales non prises en compte par le modèle général de distribution.

C'est pourquoi, en plus d'une analyse générale de l'ensemble du bassin, une étude à un grain plus fin a été réalisée dans 4 sous bassins versants tests du SDAGE. Elle confirme la nécessité d'accompagner le modèle général par la prise en compte complémentaire de caractéristiques locales identifiées par les experts territoriaux.

A la suite du travail de développement méthodologique conduit sur la truite, des modèles analogues ont été produits pour les macroinvertébrés benthiques. En se focalisant sur les notions de "diversité" (richesse taxonomique) ou de "spécificité" (présence d'espèces rares), ils mettent en valeur des milieux différents de ceux identifiés précédemment ; ces milieux se situent plus en plaine (Val de Saône), plus à l'aval et dans certains secteurs géographiques (région Méditerranéenne) moins critiques pour les poissons.

En conclusion, l'expertise confirme tout à fait la qualité et la pertinence du travail réalisé par les experts lors de la sélection des réservoirs biologiques au regard des objectifs initiaux.

Elle jette les bases méthodologiques d'un travail généralisable à différentes échelles géographiques et pour différentes cibles biologiques. De surcroît, les modèles peuvent être utilisés de façon prospective, en testant différents scénarios d'évolutions climatiques futures pour voir en quoi les dispositions actuelles vont s'avérer robustes ou au contraire fragiles dans le temps. Au terme de cette expertise, le cadre général d'analyse des bassins versants a été renforcé, offrant la possibilité de marier les nouveaux modèles de distribution d'espèces et de priorisation spatiale aux outils déjà mobilisables, par exemple ceux identifiant les contraintes pesant sur la morphologie ou l'hydrologie ou concernant d'autres pressions.

Abstract

Biological reservoirs are key areas for aquatic biodiversity: they are living spaces for flora and fauna, habitats, breeding grounds, nurseries or refuges. They are selected and defined geographically to biologically supply a larger part of the hydrographic network. They are sources of dispersal for propagules or juveniles of different species regarding this network. Finally, they are considered as one of the leverage points for the preservation or restoration policies of aquatic environments, in particular to guarantee the good ecological status of water bodies. The concept was ratified by French decree of 14/12/2007. It has been materialised since 2007. The SDAGE Rhône Méditerranée 2016-2021 recommended an expert evaluation of the existing network. This is the object of the present study.

Dispersal is an essential function in ecology, particularly for continental aquatic environments and their specific constraints related to the hydrographic network, its functioning (hydrology, hierarchical nested functioning, unidirectional flow), and its environment (watersheds and their multiple pressures, morphology). The report deals with fish, the target species for the initial definition of biological reservoirs, but also takes a second look at macroinvertebrates, an important compartment of aquatic fauna, used in particular for the assessment of environments (biological indices involved in the definition of ecological status).

The analysis of the biological reservoirs network in the Rhone Mediterranean basin shows that 32 % of the hydrographical network is defined as such and has a very regionalized spatial distribution in the basin. It reflects the environmental conditions suitable to 12 fish species: from trout, characterizing environments at the head water bodies, to rarer species such as apron, shad or sea lamprey, which are distributed along the upstream-downstream gradient. Anthropic pressures exerted on the biological reservoirs are less marked than on the entire hydrographic network, but they are not excluded.

To support the expertise, a brown trout distribution model was developed from the available biological data and physiographic variables. Its results are highly spatially consistent and can be "queried" in different ways. For example, to compare the current linearity of the biological reservoir network with the optimal potential network for trout or to test its temporal behaviour under different climatic hypotheses (changes in temperature and rainfall under different climate scenarios). The proportion of river sections with suitable environmental conditions for brown trout shows a decrease over the medium (2050) and far (2070) horizons, strongly worsened for the most unfavourable emissions scenario (RCP8.5), at the scale of the Rhone-Mediterranean basin. The sectors potentially most affected under an unfavourable climate future are those located on the periphery of mountainous regions: Central Alps, Pyrenees and Massif Central. A second type of model based on a spatial prioritization algorithm has been built. It shows that 50% of the current network of biological reservoirs is common with an optimal network based on current trout densities. The main differences correspond to local situations not taken into account by the general distribution model.

This is why, in addition to a general analysis of the whole basin, a finer grain study was carried out in 4 test sub-watersheds of the SDAGE. It confirms the need to provide support for the general model by taking into account local characteristics identified by the territorial experts.

As a result of the methodological development work carried out on trout, similar models were developed for benthic macroinvertebrates. Focusing on the notions of "diversity" or "specificity", they highlight environments that are different from those previously identified; these environments are located more in the plains (Val de Saône), further downstream and in certain geographical areas (Mediterranean region) that are less critical for fish.

In conclusion, the expertise fully confirms the quality and relevance of the work carried out by the experts during the selection of biological reservoirs with regard to the initial objectives.

It lays the methodological foundations for work that can be carried out on different geographical scales and for different biological targets. Moreover, the models can be used prospectively, by testing different scenarios of future climate change to see how contemporary patterns will prove to be robust or, on the contrary, fragile over time. As a result of this expertise, the general framework for watershed analysis has been strengthened, offering the possibility of combining new species distribution and spatial prioritisation models with tools that can already be used, for example on constraints weighting on morphology, hydrology or other pressures.

SommaireRésumé	3
Abstract	5
Introduction.....	10
Contexte de l'expertise	10
Rappel de la définition légale de la notion de réservoir biologique	10
Démarche d'expertise suivie et plan du rapport.....	10
1. Considérants législatifs et réglementaires	11
2. Considérants théoriques	13
2.1 Sur les dynamiques biotiques en écologie et sur l'imbrication des dynamiques physiques et écologiques.....	13
2.1.1. Stratégie spatiale des organismes aquatiques : reproduction et dispersion (Salmonidés)	15
2.1.2. Mécanismes de dérive des organismes aquatiques.....	20
2.1.3. Continuité, dispersion et génétique.....	23
2.2 Les facteurs d'environnement clefs des réservoirs biologiques	27
2.2.1 Le rôle des têtes de bassin	30
2.2.2 Le rôle des ripisylves.....	36
2.2.3 Intermittence des cours d'eau	39
2.2.3 Synthèse : facteurs environnementaux.....	39
2.3 Sur les stratégies de conservation de la biodiversité	40
3. Sélection de variables d'intérêt vis-à-vis des réservoirs biologiques.....	42
3.1 Configuration de la structure physique du réseau hydrographique et dispersion des organismes	42
3.2 Discontinuités hydrologiques	44
3.3 Discontinuités thermiques	45
3.4 Discontinuités physiques plus locales	46
3.5 Caractéristiques de l'habitat physique des réservoirs biologiques.....	46
4. Analyse de la structure et de la géographie des réseaux de réservoirs biologiques définis par le SDAGE (données existantes)	47
4.1 Les informations disponibles.....	47
4.2 Bilan quantitatif.....	48
4.3 Bilan qualitatif	50
4.4 Les réservoirs biologiques et les pressions anthropiques	52
4.4.1 Hydro-morphologie	52

4.4.2. Pollutions.....	53
4.4.3. Evaluation de l'Etat Ecologique	54
5. Analyse de la structure et de la géographie du réseau des réservoirs biologiques définis par le SDAGE (données et modèles construits pour l'expertise)	54
5.1. Approche méthodologique générale	54
5.2. Caractérisation du réseau des réservoirs biologiques ciblant la Truite fario	55
5.2.1. Données utilisées.....	55
5.2.2. Effet relatif des variables environnementales	56
5.2.3. Autocorrélations spatiales.....	59
5.2.4. Distribution actuelle de la Truite fario à l'échelle du bassin Rhône-Méditerranée	59
5.2.5. Distribution future de la Truite fario sous scénario de changement climatique	60
5.2.6. Réseaux prioritaires et réservoirs biologiques	64
5.2.7. Déclinaison des modèles généraux à l'échelle des sous-bassins du SDAGE	68
5.3. Réservoirs biologiques et communautés d'invertébrés.....	71
5.3.1. Données utilisées.....	71
5.3.2. Géographie des réservoirs biologiques et répartition des invertébrés.....	72
5.3.3. Distribution actuelle des Ephéméroptères, Plécoptères et Trichoptères à l'échelle du bassin Rhône-Méditerranée.....	74
5.3.4. Réseaux prioritaires et réservoirs biologiques	75
5.3.5. Approche communautaire	76
5.3.6. Communautés de macroinvertébrés à l'échelle des sous bassins versant	77
5.4. Quel environnement pour les tronçons potentiellement candidats ?.....	79
5.5. Potentiels d'améliorations et perspectives.....	81
6. Focus sur 4 bassins géographiques tests, aux configurations contrastées	82
6.1 Réservoirs biologiques et milieu naturel.....	82
6.2 Occupation des sols des bassins versants et autres pressions.....	83
6.3 Etat écologique des masses d'eau (SDAGE 2016)	84
6.4 Argumentaire et espèces cibles à l'origine de l'identification des réservoirs biologiques	85
6.5 Déclinaison des résultats obtenus avec les modèles analytiques dans chacun des bassins tests	85
6.5.1. Bassin versant du Guiers	85
6.5.2. Bassin versant du Doux	85
6.5.3. Bassin versant de l'Orb	87
6.5.3. La Bresse (Plaine de Saône à l'aval de la confluence avec le Doubs)	88
7. Discussion générale.....	90

7.1. Etat actuel des réservoirs biologiques : solidité, fragilité	90
7.2. Une méthodologique pragmatique initiale ciblée sur le poisson qui s'avère satisfaire un spectre plus large d'organismes de la notion de réservoir biologique : l'objectif est atteint.....	91
7.3. Existe-t-il des configurations à retoucher ?.....	91
7.4. Les menaces dans un contexte de changement global.....	92
7.5. Résultats obtenus et mesures de gestion	93
Conclusion	93
Glossaire	94
Références.....	96

Introduction

Contexte de l'expertise

La Disposition 6A-03 du Schéma Directeur d'Aménagement et de Gestion des Eaux (SDAGE) du bassin Rhône Méditerranée pour la période 2016-2021 énonce :

*« ...Un travail d'expertise complémentaire sera lancé dès 2016 dans un cadre concerté. Il portera notamment sur les **besoins des sous bassins** en termes de soutien **des communautés biologiques**. Il permettra d'étayer la **révision de la liste** des réservoirs biologiques à intégrer **au prochain schéma directeur d'aménagement et de gestion des eaux** et celle du **classement des cours d'eau** au titre de l'article L. 214-17 I 1° du code de l'environnement. »*

La conduite de cette expertise demandée par le SDAGE doit bénéficier du retour d'expérience alimenté par les nombreux échanges qui ont eu lieu depuis 2007 (bureau du comité de bassin et commission relative aux milieux naturels (CRMNA)), au cours de l'établissement de la première liste de réservoirs biologiques (SDAGE 2010-2015) et de sa récente révision (SDAGE 2016-2021).

Rappel de la définition légale de la notion de réservoir biologique

L'article R214-108 du Code de l'Environnement (CE) définit réglementairement le réservoir biologique :

« Les cours d'eau, parties de cours d'eau ou canaux qui jouent le rôle de réservoir biologique au sens du 1° du I de l'article L. 214-17 sont ceux qui comprennent une ou plusieurs zones de reproduction ou d'habitat des espèces de phytoplanctons, de macrophytes et de phytobenthos, de faune benthique invertébrée ou d'ichtyofaune, et permettent leur répartition dans un ou plusieurs cours d'eau du bassin versant. »

Cette définition implique d'envisager l'ensemble des compartiments faunistiques et floristiques des cours d'eau sous l'angle de la fonctionnalité de l'habitat et de la reproduction en dépassant la simple évaluation d'état écologique, et en considérant le réseau hydrographique dans une dimension spatiale qui dépasse largement la logique de points de suivi tel que l'a organisée la Directive Cadre sur l'Eau (DCE).

Démarche d'expertise suivie et plan du rapport

Après avoir identifié les contours et implications du concept de réservoir biologique sur les plans réglementaire et théorique, il est apparu nécessaire de le "traduire" par rapport à sa réalité biologique et anthropique à l'échelle de communautés de poissons et d'invertébrés dans le bassin Rhône-Méditerranée. A cet effet, la délimitation actuelle des réservoirs biologiques a été mise en regard de différentes variables de contexte pour en extraire leur singularité par rapport à l'ensemble du réseau hydrographique. Pour aller plus loin et se donner des moyens d'extrapolation, nous avons dans un premier temps modélisé la répartition d'une espèce clé, la *Truite fario*, espèce clé citée pour une

majorité de réservoirs biologiques. Ce travail méthodologique exposé pour une espèce sert ensuite de fil rouge pour aborder éventuellement d'autres espèces de poissons, mais également les communautés de macroinvertébrés très peu prises en compte dans la démarche de sélection des réservoirs biologiques et non cités dans les argumentaires associés (à l'exception de l'écrevisse à pied blanc). La confrontation entre les résultats prédits par le modèle et les données sert à questionner sa solidité, mais aussi à révéler des singularités géographiques de fonctionnement.

Une analyse plus poussée a ensuite été conduite sur des zones géographiques tests (5), choisies dans l'ensemble du bassin pour représenter des espaces contrastés et des motifs initiaux de classement différents (espèce repère, densité de réseau, ...), compléter des relevés (en p. température) et accéder à des données locales non toutes bancarisées à un niveau supra régional. C'est aussi l'occasion de dialoguer avec les opérateurs de proximité pour analyser les dynamiques locales à l'œuvre : comment sont connus et compris les réservoirs biologiques et comment ce classement est-il mobilisé au quotidien ?

1. Considérants législatifs et réglementaires¹

La définition légale fait appel aux dispositions de l'article L. 214-17 du code de l'environnement (CE) dont l'objet principal concerne **le classement de certains cours d'eau** en deux listes distinctes :

1. *"une liste de cours d'eau ou parties de cours d'eau en très bon état écologique ou (...) **jouant le rôle de réservoir biologique nécessaire au maintien ou à l'atteinte du bon état écologique des cours d'eau d'un bassin versant** ou dans lesquels une protection complète des poissons migrateurs vivant alternativement en eau douce et en eau salée est nécessaire (...)"*
2. *"une liste de cours d'eau, parties de cours d'eau ou canaux dans lesquels il est nécessaire d'assurer le transport suffisant des sédiments et la circulation des poissons migrateurs."*

Les nouveaux ouvrages faisant obstacle à la continuité écologique sont interdits dans la première liste, et les renouvellements de concessions ou d'autorisations existantes sont subordonnés à des prescriptions strictes permettant soit le maintien du très bon état écologique, soit l'atteinte du bon état écologique (du bassin versant), soit la protection des migrateurs amphihalins.

Dans la deuxième liste, Les ouvrages doivent être *"gérés, entretenus et équipés selon des règles définies par l'autorité administrative, en concertation avec le propriétaire ou, à défaut, l'exploitant"*.

Le "réservoir biologique" constitue l'un des arguments des dispositions de protection de la continuité biologique à côté de la conservation du très bon état écologique (quand il existe) et de la protection des populations de poissons migrateurs. Son existence s'appuie sur une réalité spatiale et dynamique basée sur les déplacements d'espèces dans un bassin versant dans une perspective de maintien ou d'atteinte de bon état à l'échelle du réseau hydrographique.

¹ Sources :

- Rapport d'évaluation environnementale SDAGE 2016 – 2021 Bassin Rhône-Méditerranée
- Legifrance Code de l'Environnement

La notion **d'ouvrages faisant obstacle à la continuité biologique** a également été précisée par voie réglementaire (article R214-109 du CE), précisant qu'il s'agit d'ouvrages "*entrant dans l'un des cas suivants* :

1° Il ne permet pas la libre circulation des espèces biologiques, notamment parce qu'il perturbe significativement leur accès aux zones indispensables à leur reproduction, leur croissance, leur alimentation ou leur abri ;

2° Il empêche le bon déroulement du transport naturel des sédiments ;

3° Il interrompt les connexions latérales avec les réservoirs biologiques ;

4° Il affecte substantiellement l'hydrologie des réservoirs biologiques. "

Cette notion est donc construite sur la base de processus biologiques (libre déplacement pour l'accès aux fonctions biologiques) et des processus hydro-morphologiques qui les sous-tendent (transport des sédiments, hydrologie) tout en prenant en compte les liens fonctionnels (par le déplacement) avec les réservoirs biologiques.

A ces dispositions associées à la notion de continuité, s'ajoutent souvent, pour une partie des espaces concernés, d'autres dispositifs de protection réglementaire ou de gestion environnementale susceptibles d'interagir plus ou moins avec les dispositions précédentes, en vue de préserver leur fonctionnement.

Le statut des espèces vis-à-vis du risque d'extinction défini par l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) constitue l'un des socles de mise en œuvre des mesures de protections réglementaires, notamment pour CR (critically endangered), EN (endangered) et VU (vulnerable) constituant la "liste rouge".

Les mesures de protection se déclinent en fonction des types d'objectifs, de l'étendue géographique, et du type de gestion retenu (Lefebvre et al., 2010).

Certaines mesures sont d'ordre réglementaire comme :

- les **arrêtés de biotope** visant à la conservation des habitats d'espèces protégées (habitats d'écrevisses à pieds blancs, tourbières, marais pour les milieux aquatiques du bassin Rhône-Méditerranée),
- les **réserves naturelles** visant l'interdiction de certaines activités en vue de la conservation d'un milieu, on peut citer la réserve de Camargue et les marais du Vigueirat dans le delta du Rhône, les Gorges de l'Ardèche ou le Lac d'Annecy (portions),
- les **parcs nationaux** destinés à protéger un territoire dont le milieu naturel présente un intérêt patrimonial exceptionnel (six concernent le bassin Rhône-Méditerranée).
- s'ajoutent d'autres dispositifs, moins susceptibles de concerner directement les cours d'eau comme les *réserves biologiques* (milieux forestiers), et les *réserves nationales de chasse et de faune sauvage* (migration de l'avifaune, maintien des activités cynégétiques).

D'autres dispositifs relèvent de dispositions de nature contractuelle :

- le **réseau Natura 2000**, initialement mis en place en application de la Directive "Oiseaux" datant de 1979 (Zones de Protection Spéciales) et de la Directive "Habitats" (Zones Spéciales de Conservation, appelée Sites d'Intérêt Communautaire avant arrêté ministériel) datant de 1992 vise à assurer la survie à long terme des espèces et des habitats particulièrement menacés, à forts enjeux de conservation en Europe. Les orientations de

gestion sont définies par la concertation entre les différents acteurs du territoire, et la mise en œuvre repose sur leurs adhésions volontaires,

- les **parcs naturels régionaux**, créés par les collectivités territoriales, valorisant de vastes espaces à fort intérêt culturel et naturel reposant sur l'adhésion à une charte.

A ces dispositifs, s'ajoutent des dispositifs de gestion foncière destinés à la protection d'espace en lien avec la diversité biologique comme les Espaces Naturels Sensibles (gestion au niveau départemental), le Conservatoire du littoral, et plus récemment la Trame Verte et Bleue mise en œuvre par le Schéma Régional de Cohérence Ecologique (SRCE), opposable aux documents d'urbanisme.

L'ensemble de ces dispositifs est susceptible de concerner plus ou moins directement les cours d'eau, mais en poursuivant des objectifs parfois différents et, le plus souvent, complémentaires, avec des mises en œuvre d'actions de natures variées.

Il convient donc de bien retenir la spécificité du concept de réservoir biologique constituant un espace au sein duquel sont présentes des espèces, voire des communautés, qui sont en situation de pouvoir reconquérir des milieux aquatiques périphériques (bassin versant) dont le statut de bon état écologique peut être fragilisé. Les actions principales, outre leur maintien et préservation de ceux-ci, reposent sur le maintien de la continuité entre ces réservoirs et les milieux aquatiques qui les environnent.

Les mesures de gestion liées aux réservoirs biologiques ciblent en priorité la fonction de dispersion (classement liste 1 ou liste 2) à partir d'un espace pré identifié favorable à la biologie.

Il ne s'agit pas d'une mesure conservatoire en tant que telle prévue par ailleurs dans l'arsenal législatif et réglementaire existant.

2. Considérants théoriques

2.1 Sur les dynamiques biotiques en écologie et sur l'imbrication des dynamiques physiques et écologiques

Pour rendre effectif le rôle de répartition inclus dans la définition du réservoir biologique, la dispersion des organismes est primordiale et doit pouvoir être garantie.. Ce mécanisme vital pour les populations est défini comme le mouvement des individus en phase pré-reproductrice entre leur milieu de vie et leur milieu de reproduction et de premier développement (Morton et al., 2018). Cet important trait d'histoire de vie détermine la distribution géographique des espèces, la dynamique, la persistance et la structure génétique de leurs populations (Morton et al., 2018). De nombreuses études théoriques ont traité de cette question : elles abordent les notions de fragmentation/continuité, connectivité des habitats (Hanski, 1999 ; Dynesius et Nilsson, 2004), de métapopulation et de bêta diversité (Brown et al., 2011 ; Heino et al., 2015) ou de refuges (Sedell et al., 1990). Par rapport aux milieux terrestres, la dispersion des organismes liés aux cours d'eau pour tout ou partie de leurs cycles vitaux est contrainte par leur structure spatiale en réseau (Herbert et al., 2010). Ce qui a donné lieu à des dénominations et des développements spécifiques, comme (i) le « dynamic riverscape » proposé dans les années 2000 (Fausch et al., 2002 ; Allan, 2004), contraction de « riverine landscape de Ward (1997) ou Wiens (2002) ou (ii) le « hotline » en complément du « hotspot » de biodiversité (Décamps, 2011). Ces publications

insistent sur l'importance de la connectivité longitudinale, sur la structure du réseau hydrographique comme corridor naturel pour les mouvements de nutriments, de matière organique et d'organismes (principe repris par la trame bleue), sur l'étroite interdépendance entre les cours d'eau et leurs bassins versants (Hynes, 1975), et sur le rôle prépondérant de la dynamique hydrologique (Poff et al., 1997).

C'est pourquoi, il est utile de situer les différentes stratégies de dispersion à l'œuvre dans un contexte de double continuum (i) terrestre/aquatique et (ii) régime hydrologique temporaire/pérenne, comme l'ont proposé Tonkin et al. (2018, fig. 2.1).

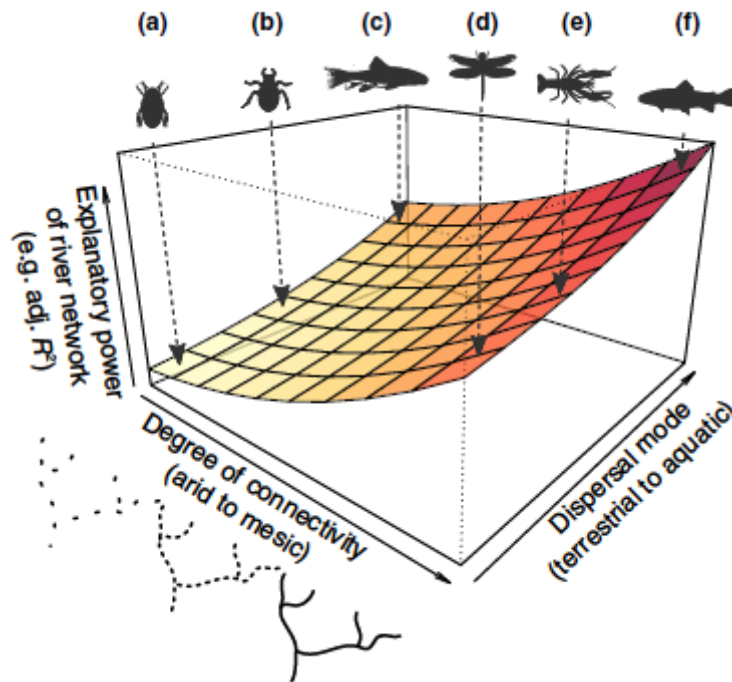


Figure 2.1. Conceptualisation des différentes stratégies de dispersion (terrestres versus aquatiques) en fonction de différents régimes hydriques (aride à humide), et du degré de dépendance au réseau hydrographique.
(a) *Boreonectes aequinoctialis*; (b) *Abedus herberti*; (c) *Catostomus clarki*; (d) dragonfly, *Ophiogomphus occidentis*; (e) *Pacifastacus leniusculus*; (f) *Oncorhynchus mykiss*. Extrait de Tonkin et al. (2018).

Au sein des organismes aquatiques, il existe différents modes de dispersion. Le cycle des **poissons** sert souvent d'exemple, notamment celui des grands migrateurs amphihalins. Il est très exposé à la prédation, à l'anoxie, à la fragmentation ou à la pollution lors des grandes distances à parcourir entre les milieux de reproduction situés en tête de bassin par exemple pour le Saumon atlantique et les zones de grossissement des adultes en mer. A des échelles spatiales de moindre envergure tous les poissons des eaux continentales métropolitaines effectuent des migrations de reproduction. Selon un schéma réduit par rapport au saumon, mais sans phase marine, certaines espèces recherchent des zones en amont de leur lieu de vie adulte et des frayères de substrat minéral, les jeunes passant ensuite une partie de leur vie embryonnaire sous gravier, puis se dispersant progressivement vers l'aval (modèle Truite fario, Ombre commun, Barbeau fluviatile,...) ; ces tronçons frayères ou « pépinières » amont pouvant d'ailleurs n'être en eau qu'une partie de l'année, de l'automne au début du printemps pour les salmonidés. L'autre schéma est suivi souvent par des espèces des cours plus aval, qui vont

rechercher des annexes fluviales, voire des zones terrestres inondables telles que des prairies comme frayères (cas typique du brochet). Les jeunes recrues regagnent le milieu principal au fur et à mesure du ressuyage dans le temps des milieux annexes.

2.1.1. Stratégie spatiale des organismes aquatiques : reproduction et dispersion (Salmonidés)

La famille des salmonidés regroupe des espèces dotées de stratégies de dispersion et recolonisation des milieux très performantes. Ces espèces peuvent évoluer tant en milieu d'eau douce qu'en milieu marin après des adaptations physiologiques lors des transitions leur permettant de réguler leur osmorégulation. Elles ont pu recoloniser différents espaces terrestres recouverts par les glaces, au fur et à mesure de leur fonte, notamment au cours de la dernière glaciation. Ces espèces ont de bonnes capacités de nage, elles ont des affinités pour les ambiances thermiques froides et recherchent des substrats minéraux non colmatés par des éléments fins pour y enfouir leurs embryons en fin d'automne - début d'hiver en Europe de l'Ouest, assurant ainsi à leur descendance une protection passive tout au long de la période froide, sujette également aux débits les plus forts. Cette capacité à utiliser différents espaces distincts et parfois distants pour chacune des phases de leur cycle de vie permet de tirer parti de différentes ressources d'habitat et de nourriture, mais leur confère une grande fragilité dès lors que la continuité spatiale entre les différents habitats est contrariée par des obstacles peu ou pas franchissables.

Nous n'abordons pas ici le cycle du Saumon atlantique (*Salmo salar*, L.), absent du bassin du Rhône, mais celui de la Truite fario (*Salmo trutta fario*, L.), par contre bien présente en son sein. C'est l'espèce la plus fréquemment choisie comme critère de sélection par les experts du réseau de réservoirs biologiques actuellement en vigueur. C'est aussi pourquoi tous les développements méthodologiques originaux de ce rapport (modèles de distribution, modèles de priorisation) ont d'abord été établis pour cette espèce.

Pour bien faire comprendre comment la Truite fario utilise différents espaces au cours de sa vie, nous nous appuyons sur une étude de référence de 25 ans (1972-1997) (Baglinière et Maisse, 2002). Ces chercheurs de l'Inra de Rennes, épaulés par la formation halieutique de l'Agrocampus de Rennes, ont documenté la biologie, la démographie et l'écologie de l'espèce.

Cette étude a concerné au bassin du Scorff en Bretagne (Morbihan), fleuve côtier de 75 km pour un bassin versant de 480 km², représenté schématiquement dans la figure 2.2.

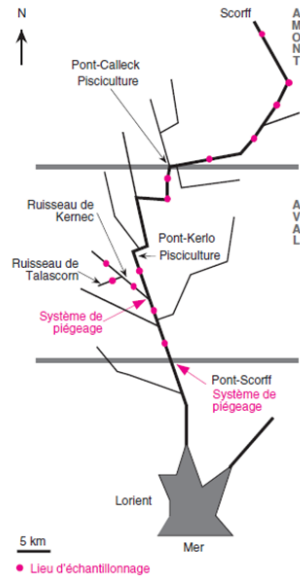


Figure 2.2. Bassin de la rivière Scorff (Bretagne, Morbihan). Extrait de l'étude de synthèse de Baglinière et Maisse (2002)

D'un point de vue de la répartition en âge et en nombre, il existe une nette discrimination spatiale : les densités les plus élevées sont observées dans les ruisseaux et les têtes de bassin où se localisent principalement les juvéniles de l'année ou 0+, tandis que les individus plus âgés (un à six ans) colonisent la rivière principale (fig. 2.3).

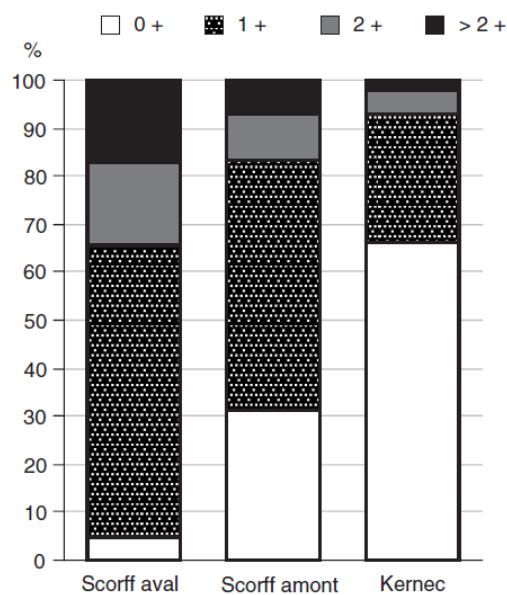


Figure 2.3. Répartition interannuelle moyenne des différentes classes d'âge de la Truite fario dans le système Scorff. Extrait de Baglinière et Maisse (2002).

Les têtes de bassin et les affluents jouent donc un rôle très important de nurserie, le système fonctionnant par dispersion progressive de jeunes sujets depuis ces zones vers la rivière principale au cours du temps et du cycle de développement.

Comme dans tout système écologique, il existe une forte variabilité interannuelle de recrutement, souvent en lien avec la variabilité climatique et plus particulièrement celle des débits. Cette variabilité est plus importante pour les juvéniles de l'année que pour les poissons d'un an plus âgés sur le Scorff

(fig. 2.4). Tout se passe comme si le recrutement était généralement surnuméraire pour assurer la pérennité de l'espèce, puis les facteurs climatiques et in fine trophiques (nourriture disponible) régulent la population à la capacité d'accueil d'adultes de la rivière. Les années de mauvais recrutement sont généralement compensées dans la durée, étant entendu que le système reste suffisamment ouvert pour que la Truite fario puisse y déployer sa stratégie de large colonisation spatiale entre les différents milieux évoqués.

Il existe différentes variantes du schéma de fonctionnement décrypté sur le Scorff. Elles sont dictées par la nature morphologique du système, par l'« offre » de frayères et par les distances à parcourir entre les habitats des adultes et ces zones de reproduction et de nurserie.

La publication récente de Ferguson et al. (2019) propose un schéma de synthèse (fig. 2.5) des différentes variantes de stratégie d'occupation spatiale et de circulation entre habitats clés, incluant un lac, où certaines fractions adultes peuvent aussi prospérer (ex. régional du Lac d'Annecy entre autres).

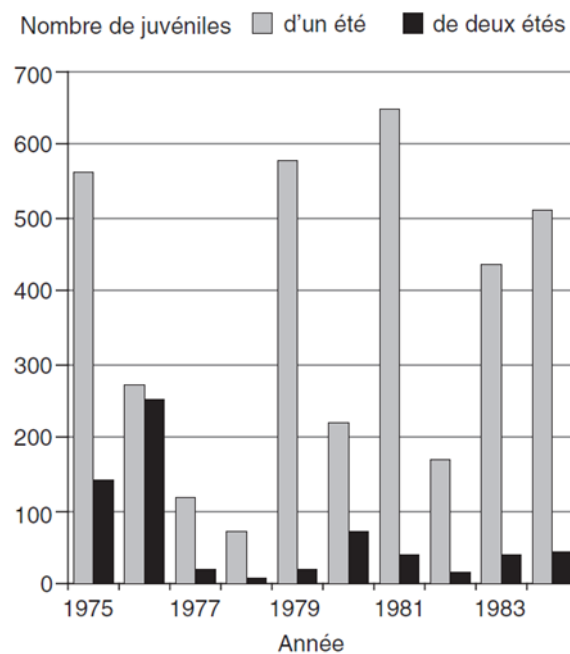


Figure 2.4. Evolution interannuelle du nombre de juvéniles 0+ et 1+ de la Truite fario sur le Scorff. Extrait de Baglinière et Maisse (2002).

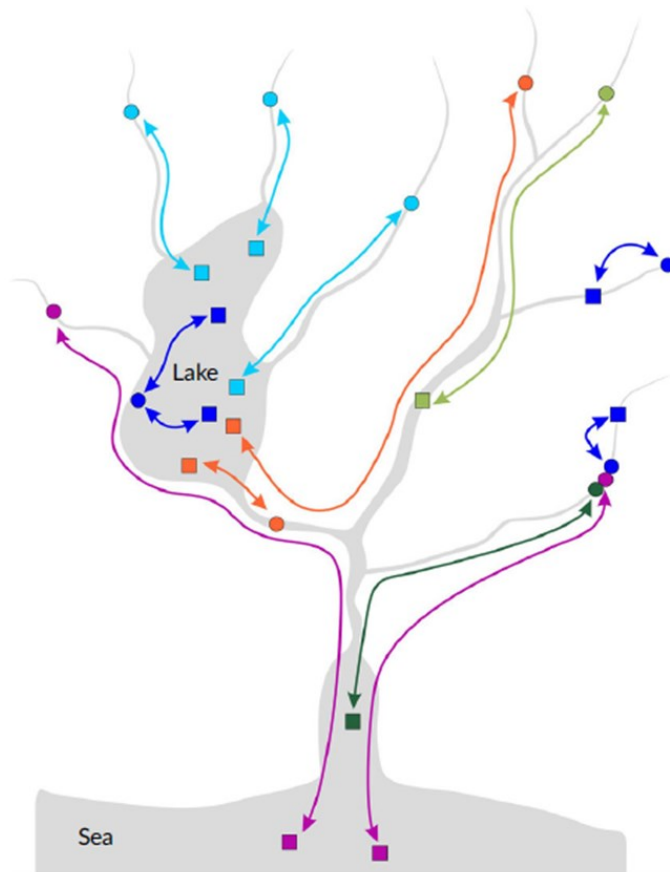


Figure 2.5. Stratégie d'utilisation spatiale de la Truite fario au cours de son cycle vital, incluant des zones de reproduction (ronds) et des zones pour les adultes (carrés). Figurations en couleur des différentes circulations reliant les habitats de nutrition et les habitats de reproduction. Extrait de Ferguson et al. (2009).

Sans prétendre à l'exhaustivité, on peut signaler dans le bassin du Rhône plusieurs stratégies spatiales liées à la conformation géomorphologique et à l'hydrologie de sous régions géologiques :

- utilisation comme frayères et nurseries de têtes de bassin pouvant s'assécher en période estivale (plateau ardéchois, ex. rivière le Sumène, affluent du Doux),
- utilisation majoritaire de tout le linéaire de la rivière principale dans les régions alpines, où les affluents sont très pentus et à caractère torrentiel (ex. rivière la Roizonne, affluent de la Bonne),
- utilisation très ciblée de microzones de substrat favorable, cantonnées derrière de gros blocs, là où le schéma standard d'accumulation de grandes plages de graviers en fin de mouille n'existe pas (plusieurs rivières du massif du Jura, ex. Tacon, figure 2.6)

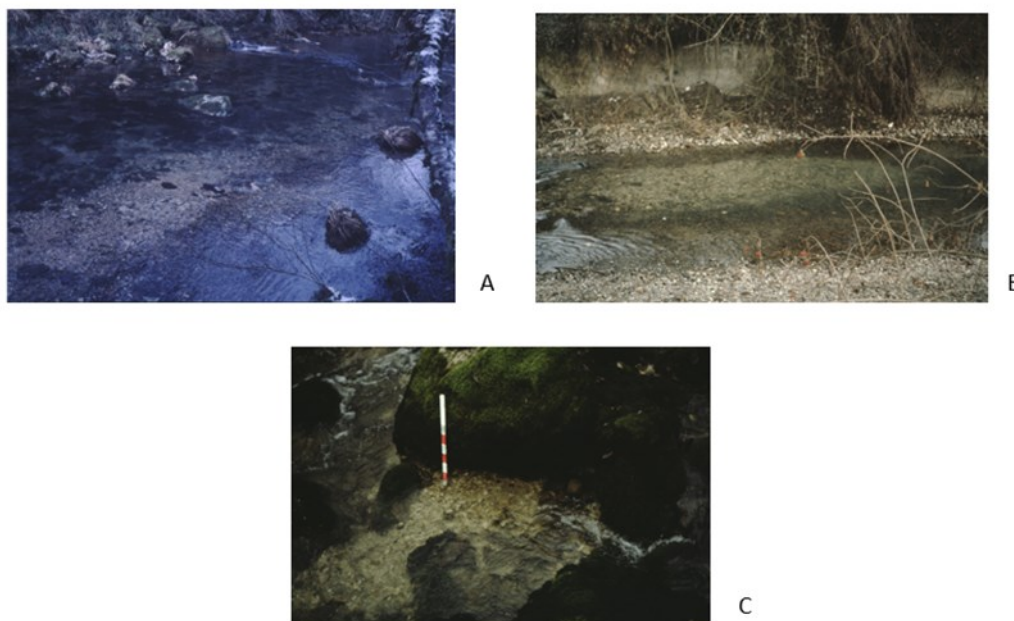


Figure 2.6. Différentes frayères de la Truite fario. Les sites sont choisis par les reproducteurs en fonction d'une granulométrie préférentielle de substrat (2 mm à 5 cm, fonction de la taille de la femelle et de sa capacité physique à creuser et nettoyer le futur « nid ») et d'une bonne percolation de l'eau au sein des graviers (les frayères se situent souvent à la transition entre la fin d'une mouille et la tête d'un radier, là où l'eau s'infiltré).

A et B, Eau Morte (74), affluent du lac d'Annecy, frayères de grande taille, parfois de longueur supérieure à 1 m, construites par des géniteurs de la forme lacustre également de grande taille adulte (photos Y. Souchon, hiver 1986-1987). C, Tacon (39), affluent de la Bienne, frayères de taille réduite, situées dans les accumulations de substrat derrière des gros blocs (photos Y. Souchon, hiver 1987-1988).

En résumé, la Truite fario a pour stratégie une utilisation large et complémentaire de plusieurs espaces répartis dans les bassins versants. Néanmoins, plusieurs variantes par rapport au modèle général décrit existent et doivent être connues pour circonscrire de façon efficace les aires nécessaires à l'accomplissement de son cycle biologique. L'espèce est dotée d'une bonne capacité de dispersion, propriété inhérente à sa stratégie, mais à condition qu'elle garde un accès suffisant entre ses différents espaces vitaux et plus particulièrement entre son habitat adulte et ses zones de reproduction.

S'agissant des **macroinvertébrés benthiques**, on distinguera très schématiquement (i) les insectes dont la dispersion adulte est aérienne, empruntant notamment les couloirs privilégiés que sont les corridors boisés, après des phases aquatiques, larves ou nymphes qui peuvent dériver selon des rythmes saisonniers et circadiens, ce qui permet la colonisation des zones vers l'aval des zones de ponte (fig. 2.8) (ii) les crustacés au cycle entièrement aquatique, capables d'effectuer des migrations vers l'amont en empruntant la couche limite des franges des cours d'eau (iii) les mollusques au cycle entièrement aquatique également, capables de petites migrations inférieures à 200 m (Schofield et al., 2018), mais dont la dispersion est assurée par le transport de leurs larves appelées glochidies, qui parasitent un temps les arcs branchiaux des poissons, et qui sont ainsi véhiculées passivement, notamment vers l'amont où elles se libèrent et achèvent leur cycle (fig. 2.9).

2.1.2. Mécanismes de dérive des organismes aquatiques

La dérive des organismes aquatiques correspond à leur transport actif ou passif vers l'aval. Pour les individus, cela peut être un mode de sélection de leur habitat physique, un choix entre la ressource trophique disponible et le risque de prédation. Pour les populations, la dérive est un mode de dispersion indispensable pour équilibrer ou rééquilibrer leur structure et leur distribution spatiales. Pour les cours d'eau, c'est un mécanisme trophique majeur, les invertébrés benthiques dérivant constituant la base de l'alimentation des poissons s'en nourrissant comme la truite ou l'ombre commun entre autres (Naman et al., 2016).

Ce mécanisme est résumé dans la figure 2.7.

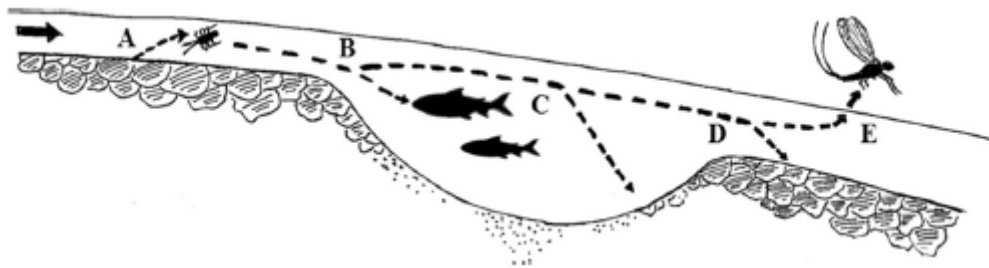


Figure 2.7. Représentation du mécanisme de dérive des macroinvertébrés benthiques. Les organismes se détachent du substrat (A) et sont entraînés par le courant. Ils sont alors soit consommés par les poissons (B), soit colonisent de nouveaux habitats (C ou D). Après accomplissement de leur vie larvaire, ils émergent à un stade adulte, pour se reproduire et accomplir leur cycle vital. Extrait de Naman et al. (2016).

La dérive (drift en anglais) est un mécanisme complexe, à la fois passif quand il est régi par les conditions environnementales et notamment des débits élevés qui délogent les organismes, mais aussi actif, la faune aquatique cherchant de meilleures conditions trophiques, ou cherchant à échapper à la pression de prédation, ce dernier comportement pouvant être dépendant de la densité des organismes.

Les distances parcourues sont très dépendantes des espèces, de leur stade de développement, de l'intensité lumineuse (on enregistre souvent un maximum de dérive nocturne), la vitesse du courant et la configuration morphologique des cours d'eau; elles peuvent paraître faibles pour les macroinvertébrés benthiques, de l'ordre de quelques dizaines de m (en général < 100m), à mettre en relation avec la longueur des alternances radier/mouille, répétées environ tous les 5 à 7 fois la largeur à plein bord des cours d'eau. Elles sont plus importantes, de l'ordre de quelques km, pour d'autres organismes comme ceux appartenant au plancton dans les cours d'eau plus grands (revue de Brittain et Eikeland (1988)).

Ce mécanisme de dérive décrit à l'échelle de l'individu prend bien sûr son sens au niveau des populations ; il "irrigue" l'ensemble des tronçons au sein desquels vivent différentes communautés en interaction

Enfin, les poissons, notamment les cyprinidés pélagiques, peuvent aussi utiliser ce mécanisme de dispersion par la dérive, généralement au stade 0+ d'alevins (Brown et Armstrong, 1985 ; Carter et al., 1986 ; Carter et Reader, 2000).

Enfin, la **végétation aquatique et la végétation des ripisylves** dispersent soit par voie aérienne (graines), soit par le réseau hydrographique sur des distances qui peuvent être importantes.

Les mammifères aquatiques et les oiseaux peuvent être vecteurs de dispersion pour des plantes, des œufs, des microorganismes et des algues.

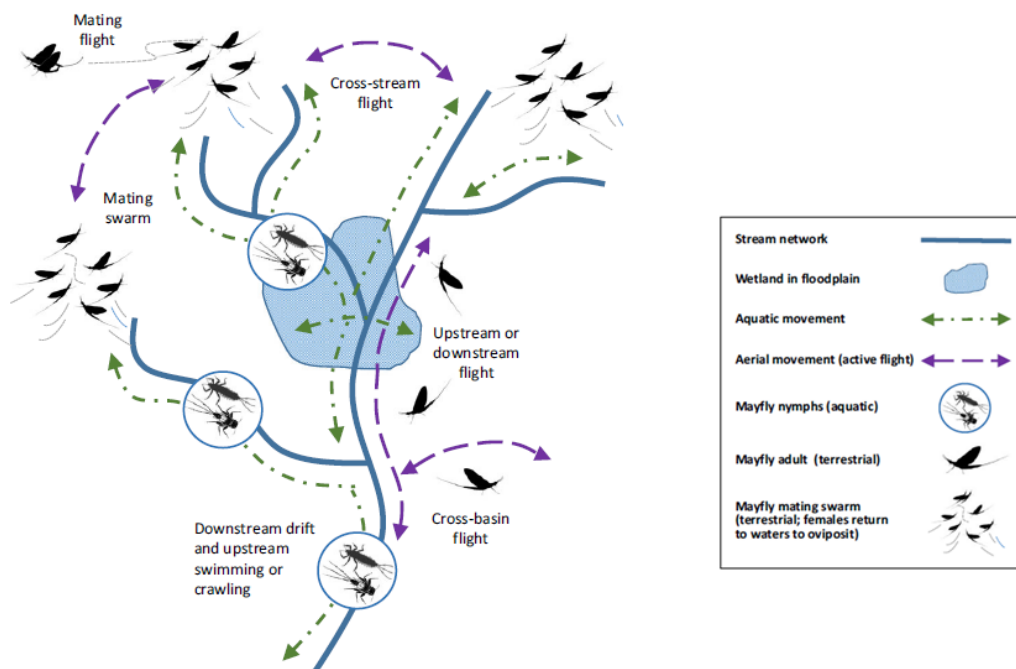


Figure 2.8. Différentes dimensions de migration des Ephémères entre leurs phases de vie terrestre et aquatique. Les nymphes aquatiques ont une durée de vie longue (souvent > 1 an). Elles nagent, rampent, dérivent pour s'alimenter, s'abriter ou se cacher et échapper aux prédateurs et colonisent ainsi de nouveaux habitats. A l'opposé, les adultes ont une vie très courte (24 à 48 h) et sont terrestres. Ils se déplacent activement pour se disperser, se reproduire et déposer leurs œufs dans les cours d'eau ou les zones humides. La dispersion aérienne peut s'effectuer sur de longues distances (jusqu'à 700 km ; Sartori et Brittain, 2015). Extrait de Schofield et al., (2018).

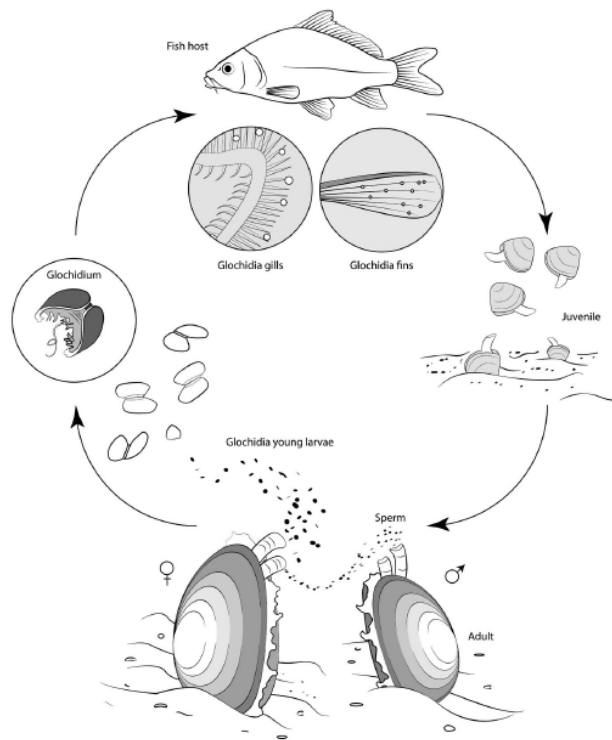


Figure 2.9. Cycle de vie général chez les mollusques aquatiques (Bivalves et Unionidés). Extrait de Modesto et al. (2018).

Ces quelques exemples soulignent que les différents processus de dispersion sont d'autant plus efficaces que les espaces nécessaires à l'accomplissement des phases clés des cycles de vie sont bien connectés entre eux. Cette connectivité doit également répondre à la nécessité vitale pour les organismes aquatiques de pouvoir trouver temporairement des **habitats de reproduction et de premier développement des jeunes** (notion de frayères et de nurseries pour les poissons) ainsi que **des refuges physiques** (ex. migration dans des habitats plus profonds ou des tronçons toujours en eau en période d'étiage, dans des bras connexes ou des zones d'expansion en cas de crue) ou **des refuges thermiques** en période chaude (ex. afférences de nappe plus fraîches, profonds ou affluents plus frais) ou en période froide (ex. zones d'inondation de faible hauteur d'eau qui se réchauffent plus vite que le cours principal des cours d'eau au printemps).

La connectivité ainsi définie participe à la **résilience** des communautés, à savoir à leur capacité dynamique à se maintenir dans un environnement à forte variabilité, soumis à un certain nombre de stress récurrents « naturels » ou anthropiques². Certains stress aussi appelés « **pulse stress** » modifient momentanément l'état du système, mais celui-ci recouvre son équilibre dynamique grâce à ses propriétés de résilience au bout d'un certain délai. A l'opposé, des modifications plus importantes encore appelées « **press stress** » modifient l'état du système, qui évoluera ensuite dans un nouvel état plus dégradé, généralement peu ou pas réversible (Niemi et al., 1990 ; Yount et Niemi, 1990).

Compte tenu de l'intensification des pressions, notamment d'ordre climatique, qui pèsent d'ores et déjà et vont de plus en plus peser sur les hydrosystèmes dans le futur (réchauffement, événements hydrologiques extrêmes, invasions biologiques), il existe un **large consensus scientifique pour attirer**

² Holling (1973) définit la résilience comme la capacité d'un système à absorber des perturbations et à conserver sa structure et ses fonctions.

l'attention des décideurs sur la nécessité de préserver ou de développer au maximum les propriétés de résilience des systèmes (Folke et al., 2002 ; Folke, 2003 ; Benson et Garmestani, 2011 ; McCluney et al., 2014 ; Hansen et al., 2015 ; Waldman et al., 2016 ; Carlson et al., 2017 ; Boltz et al., 2019 ; Falkenmark et al., 2019).

Voici deux exemples de déclinaison concrète de différentes facettes de la résilience des systèmes :

- identification, spatialisation et modélisation des afférences de nappes phréatiques d'une région pour repérer les espaces de **résilience thermique** naturelle, les protéger et les interconnecter (il s'agit ici d'une « offre » naturelle de températures plus fraîches favorables au maintien des salmonidés (Etat du Michigan, USA, Carlson et al., 2017),
- mise en pratique de la théorie des métapopulations de Hanski (1999), qui énonce que l'existence dans un même bassin de sous populations au fonctionnement asynchrone, moyennant une bonne interconnexion des différents habitats, garantit une plus grande stabilité et pérennité temporelle à l'ensemble de la population, de même qu'à diverses autres métriques écologiques. Ce principe de bon sens populaire (« ne pas mettre tous ses œufs dans le même panier ») est rapproché du principe financier de la bonne gestion des portefeuilles d'actions (McCluney et al., 2014). Les effets positifs de l'existence de cette **résilience spatiale et temporelle** ont été mis en évidence pour une population de salmonidés en Alaska (Onchorynchus nerka, sockeye salmon, de la Baie de Bristol, suivi de 50 ans, Schindler et al., 2010).

D'une façon plus générale, on retiendra que conférer plus de résilience aux hydrosystèmes, et par là même également préserver les services qu'ils délivrent, repose sur quelques principes simples :

- maintien ou restauration d'une hétérogénéité spatiale et temporelle des conditions d'habitat biophysiques,
- maintien ou restauration de la connectivité entre ces habitats, répartis en réseau pour les cours d'eau,
- maintien ou restauration des fluctuations temporelles des variables écologiques clés (rétention des nutriments, abondance et diversité des populations, ...).

Cet assemblage complexe de fonctions permet à des habitats spatialement distincts de subir des perturbations de manière asynchrone (ex. extrêmes thermiques ou hydrologiques) et d'y répondre également de manière asynchrone, de manière à assurer une plus grande résistance de l'ensemble du système dans le temps (McCluney et al., 2014).

Enfin, s'il est souvent plus facile de raisonner à partir d'un matériel vivant, pour lequel il existe des observations et des suivis, voire des usages (ex. pêche) et une certaine connaissance partagée, il faut impérativement rappeler que l'existence même de cette vie n'est possible que si un ensemble de processus se réalisent (fig. 2.10), notamment les flux de matière et d'énergie à l'origine des formes et de la nature de l'habitat (ex. renouvellement des substrats) et à la base des ressources des réseaux trophiques (ex. matière organique allochtone d'origine terrestre de type feuilles, etc...).

2.1.3. Continuité, dispersion et génétique

Nous nous intéresserons ici surtout aux aspects spatiaux influençant la génétique des organismes aquatiques, domaine scientifique que les anglo-saxons rassemblent sous le terme de « Landscape Genetics » (Anderson et al., 2010 ; Sork et Yates, 2010), voire de « Waterscape or Riverscape Genetics » (Selkoe et al., 2015 ; Davis et al., 2018). Il s'agit de chercher à déterminer comment les

configurations physiques (pour les cours d'eau, les réseaux) favorisent ou au contraire entravent la dispersion des organismes et par là même les flux de gènes. Au cours de l'évolution, il est d'usage de considérer 3 types de résistance à la capacité de dispersion des organismes : (1) l'isolation par la distance, quand la longueur des trajets entre populations dépasse leur capacité de dispersion, (2) l'isolation par résistance, lorsque les caractéristiques physiques sont hétérogènes vis-à-vis des processus migratoires, et (3) l'isolation par barrière, quand des structures entravent les migrations (Peterson et al., 2019).

Ainsi, les ruptures de connectivité au sein d'un réseau hydrographique peuvent avoir des effets sur la structure et la diversité génétique de différentes espèces piscicoles. Les deux principales conséquences de la fragmentation des habitats sont l'isolement géographique de populations de petite taille et la réduction des échanges d'individus entre les populations. La réduction du nombre de migrants entre populations se traduit par une diminution des flux de gènes entre les populations pouvant résulter, au fil du temps, en une différenciation génétique de ces dernières. Par ailleurs, les effets des phénomènes de consanguinité et de dérive génétique sont exacerbés dans les populations de petite taille. Les populations isolées sont, par conséquent, sujettes à une perte de diversité génétique, entraînant à long terme un risque d'extinction dû à la réduction de leur potentiel adaptatif et à une sensibilité accrue à un environnement stochastique (Torterotot et Caudron, 2018).

Gido et al. (2016) ont proposé un schéma conceptuel pour représenter les différentes variables influençant la génétique des populations confrontées à un phénomène de fragmentation (fig. 2.10).

Les données génétiques et les nouveaux outils et modèles permettant de la décrypter, offrent désormais de nombreuses perspectives pour mieux comprendre l'écologie spatiale et la dynamique des populations et ainsi mieux aider à définir les espaces de protection ou de restauration potentiels (Scribner et al., 2016).

Ces démarches se développent beaucoup et nous avons choisi un exemple conduit en France dans le bassin de la Loire pour les illustrer. Caudron et Chassignol (2017) ont étudié un cours d'eau de Saône et Loire, le Méchet qui prend sa source dans le Morvan et se jette ensuite dans l'Arroux après un parcours de 24 km. Les résultats sont synthétisés par Torterotot et Caudron (2018) : le cours d'eau est aménagé par différents ouvrages et l'étude a consisté à analyser finement la génétique de la Truite fario tout au long du cours d'eau en fonction de cette fragmentation : il en ressort (fig. 2.11) une partition génétique nette en 2 groupes entre la portion de tête de bassin isolé par une chute naturelle et le parcours plus aval. La fréquence allélique de la portion isolée à l'amont (secteur numéroté 8) est la plus faible.

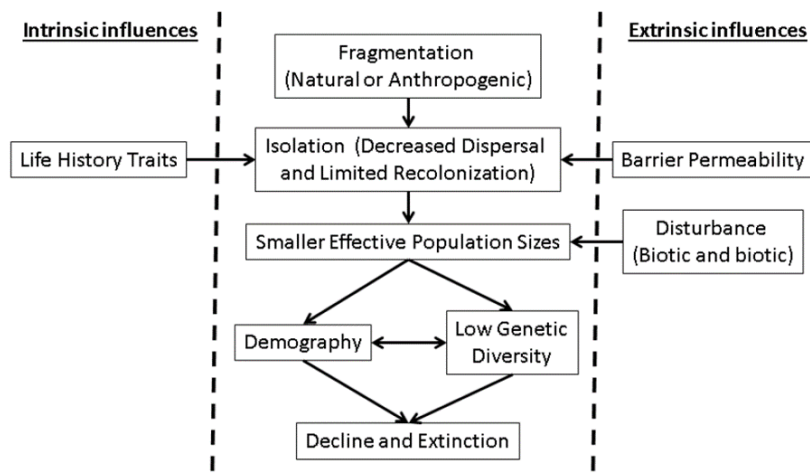


Figure 2.10. Modèle conceptuel décrivant les différents facteurs responsables du déclin, voire de l'extinction des espèces en lien avec la fragmentation de leur habitat. Des facteurs intrinsèques ou extrinsèques interviennent dans le processus. Des populations de petite taille seront plus sujettes à des perturbations, et une plus faible diversité génétique peut réduire la performance de reproduction d'une population et sa capacité à s'adapter à des conditions altérées. D'après Gido et al. (2016).

Une étude antérieure d'un des auteurs (Torterotot et al., 2014) avait aussi mis en évidence un effet négatif du cumul des ouvrages sur la diversité génétique d'un autre salmonidé nord-américain, *Salvelinus fontinalis*.

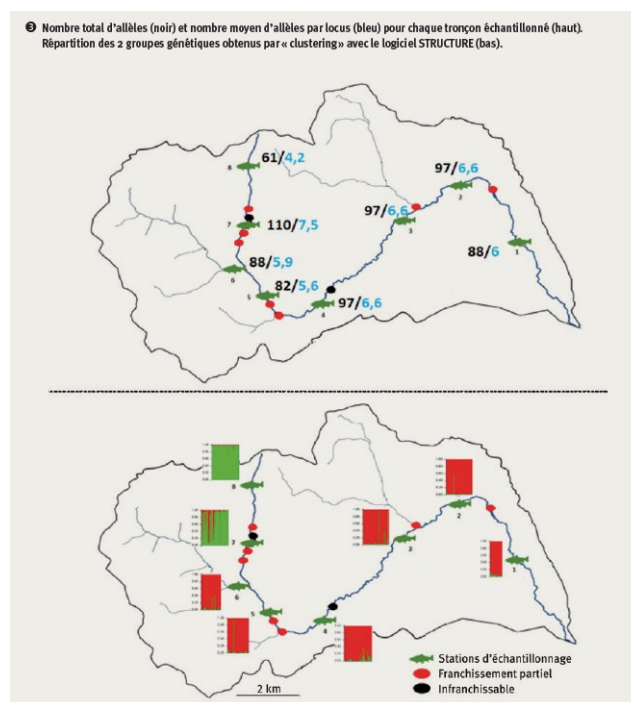


Figure 2.11. Structure génétique de la population de Truite fario du Méchet (71). Graphique du haut, descripteurs génétiques, et graphique du bas, assignation typologique. Extrait de Torterotot et Caudron (2018).

Au sein de la même publication est abordé un autre thème, celui de l'effet de l'arasement d'un ouvrage sur la restauration d'un flux de gènes au sein de population auparavant isolées génétiquement. L'étude a été conduite sur l'Yzeron et ses affluents dans le département du Rhône (Faure et Caudron, 2016, fig. 2.12).

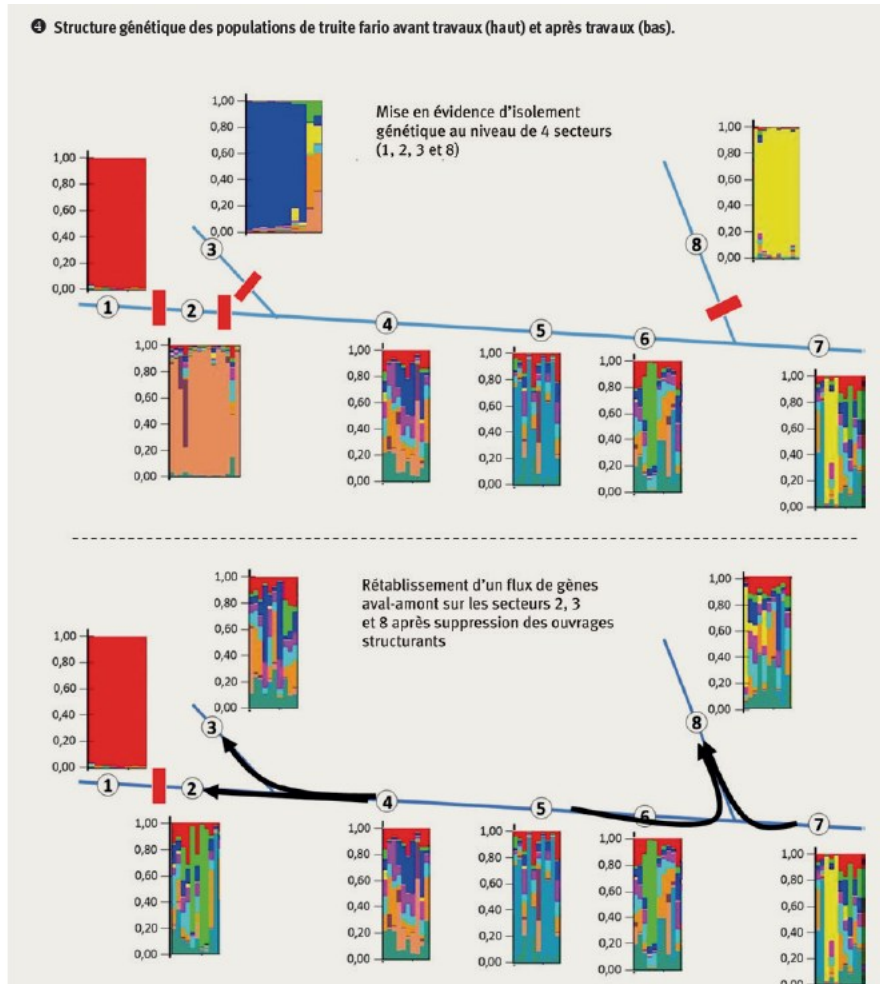


Figure 2.12. Structure génétique des populations de Truite fario de l'Yzeron (69), avant (haut) et après (bas) arasement de 3 ouvrages. Extrait de Torterotot et Caudron (2018).

La structure génétique avant travaux est cloisonnée en lien avec certains ouvrages existants (différenciation nette des portions 1, 2 3 et 8). Deux à 4 ans après travaux, un flux de gènes s'est rétabli dans les secteurs 2, 3 et 8 en lien avec l'arasement des ouvrages, alors que le secteur 1 en amont d'un ouvrage reste isolé génétiquement.

Le présent travail n'a pas mobilisé d'approches génétiques, mais nous avons voulu en montrer tout le potentiel complémentaire, dès lors qu'elles pourront être généralisées, d'autant qu'elles sont également possibles pour les macroinvertébrés benthiques (Schulzeis et al., 2002 ; Alexander et al., 2011 ; MacDonald et al., 2017)

2.2 Les facteurs d'environnement clefs des réservoirs biologiques

La notion de réservoir biologique synthétise des connaissances scientifiques sur le rôle essentiel des têtes de bassin, sur celui des ripisylves, sur la temporalité d'écoulement de certains cours d'eau et sur l'intégrité dynamique des hydrosystèmes.

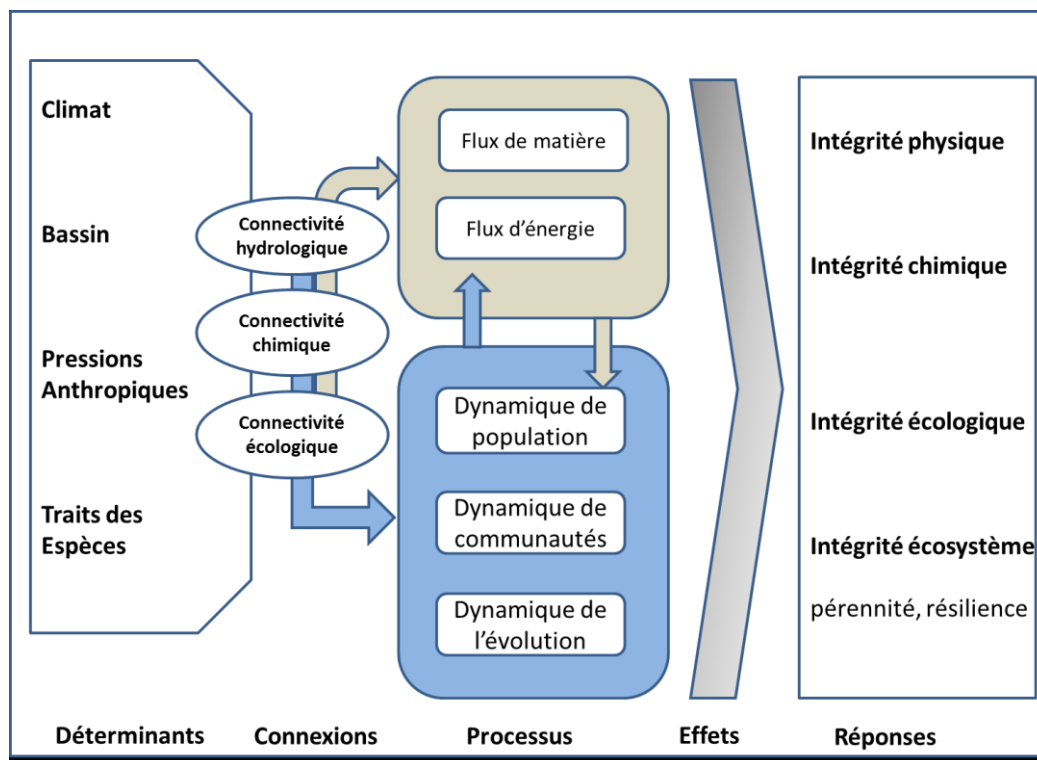


Figure 2.13. Rôle central des différentes formes de connectivité (hydrologique, chimique et écologique) au sein des bassins versants et des réseaux hydrographiques pour maintenir des processus actifs et efficaces, garants d'écosystèmes fonctionnels et résilients. Les deux grandes législations en vigueur, le Clean Water Act aux USA (depuis 1972) et la DCE en Europe (depuis 2000) se conforment à ce schéma d'ensemble : les dispositifs de suivi vont plutôt rechercher à documenter des éléments intégrateurs des processus, dénommés réponses (à droite du graphique), tout en ne négligeant pas d'analyser les pressions susceptibles d'impacter ces réponses (démarche d'analyse de risque de non atteinte des objectifs environnementaux). Adapté de USEPA (2015) et Alexander et al., (2018).

Le schéma fondateur d'Amoros et Petts (1993, fig. 2.14), représentant les interconnexions évoquées dans les 4 dimensions essentielles d'un hydrosystème peut être enrichi par l'ajout des processus majeurs s'y déroulant (fig. 2.15).

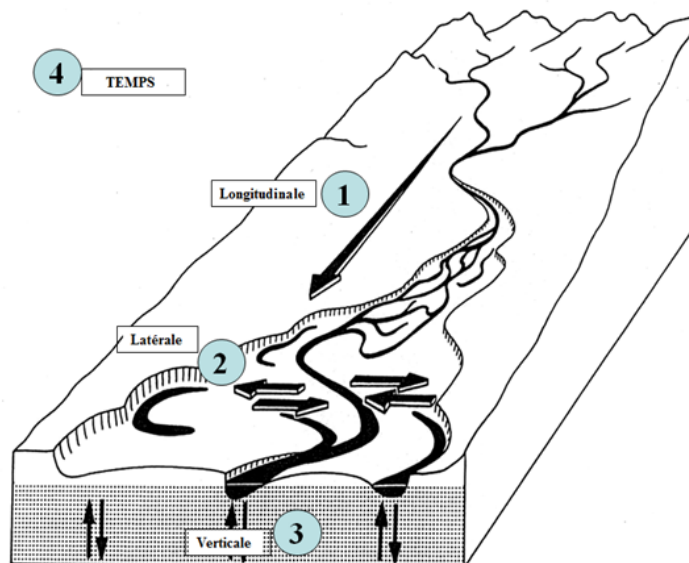


Figure 2.14. Les 4 dimensions d'un hydrosystème : (1) longitudinale pour les flux d'eau, de sédiments, de solutés et d'organismes, une partie de l'écoulement hyporhéique ; (2) latérale pour le transport d'eau et de sédiments vers le milieu terrestre et vice versa selon le régime hydrologique, la mise en communication temporaire entre les milieux humides connexes et les bras latéraux, les échanges de matières et d'organismes ; (3) verticale pour les échanges entre le fond et la sub-surface, entre l'hydrosystème et l'atmosphère et (4) temporelle, chaque type d'échange (ex. migrations biologiques) étant dynamique dans le temps, dépendant du rythme hydrologique, lui-même sous la dépendance du climat et de la saison. D'après Amoros et Petts (1993).

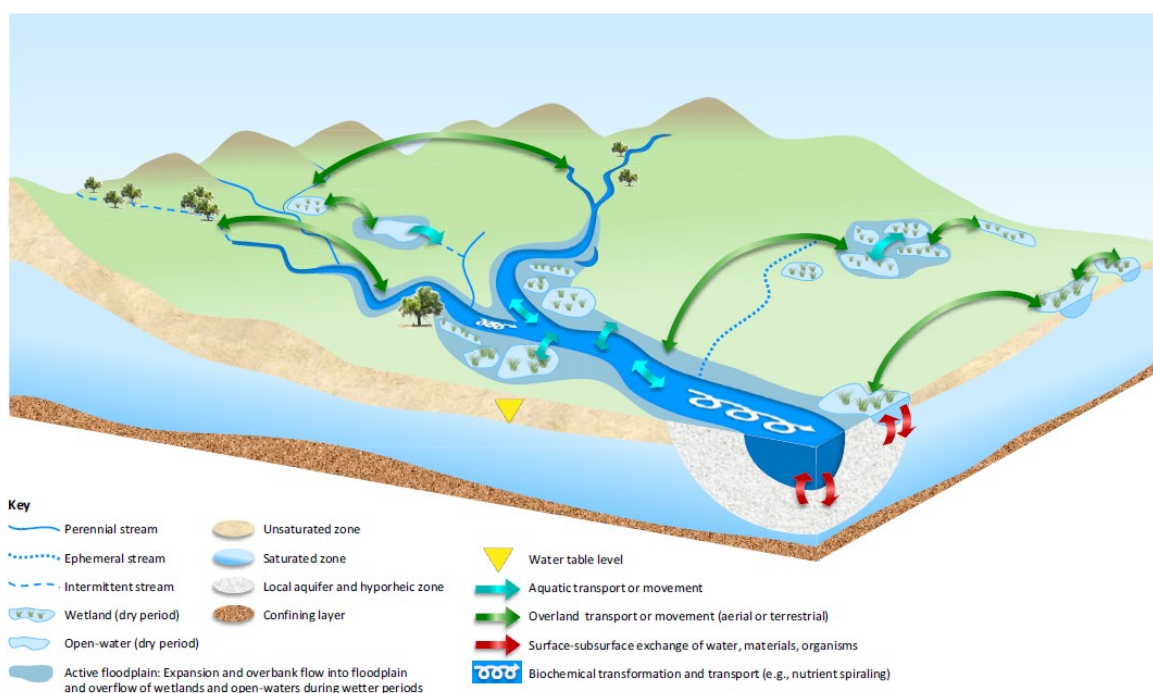


Figure 2.15. Principaux échanges biotiques et biogéochimiques dans les 4 dimensions des hydrosystèmes (cours d'eau temporaires, permanents, zones humides et plaine alluviale). Extrait d'Alexander et al. (2018) à partir de US EPA (2015).

Les connaissances fondamentales exposées dans ce paragraphe et présentant l'hydrosystème comme un tout fonctionnant avec son bassin versant sont généralement présentées sous différents angles dans la littérature scientifique, selon des focus sur les rôles essentiels des têtes de bassin, des cours d'eau temporaires, des zones humides, des ripisylves et depuis le Millenium Ecosystem Assessment (MEA, 2005) sur leurs services écosystémiques.

Nous évoquons ces angles d'approche dans le paragraphe suivant pour montrer en quoi ces différentes démarches sont complémentaires et se rejoignent dans une conception holistique du fonctionnement des hydrosystèmes.

La littérature scientifique a tendance à segmenter ses approches face à la complexité de fonctionnement des hydrosystèmes. Il faut savoir interpréter les différentes contributions « partielles » dans un cadre général physique et multiscale de fonctionnement comme le proposent Gurnell et al. (2016), qui ont fait une synthèse de la bibliographie mondiale pour le projet Européen REFORM (REstoring rivers FOR effective catchment Management). Des différents cadres d'analyse existants, on retiendra les principes communs de **hiérarchie scalaire emboîtée** bien formalisée au moins depuis Frissel et al. (1986, fig. 2.16), de **processus physiques dynamiques** qui sont répercutés entre les différentes échelles (Fryirs et Brierley, 2013) et de **macrosystèmes** selon McCluney et al., (2014) c'est à dire d'interconnexions fonctionnelles entre le réseau hydrographique et ses corridors, au sein des bassins versants où s'effectuent des relations en cascade (Burcher et al., 2007, fig. 2.17), liant facteurs régionaux et locaux parfois sur de grandes distances.

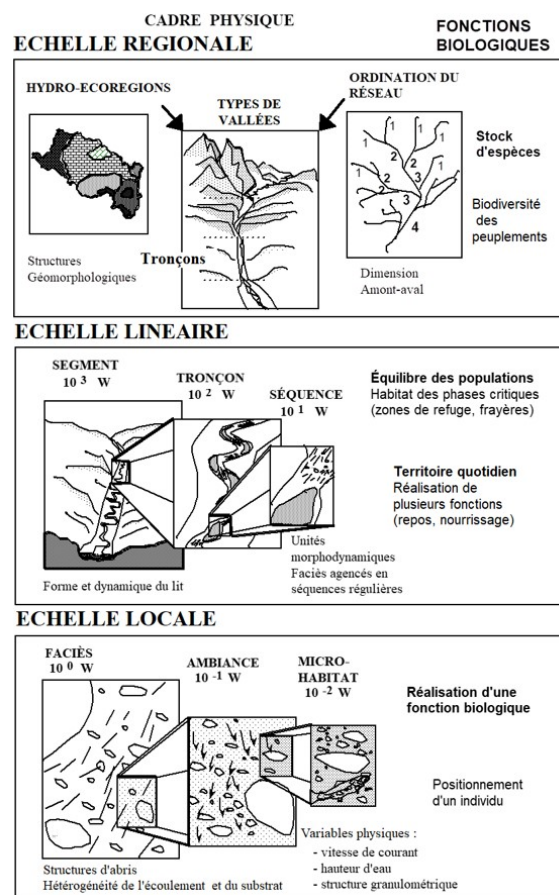


Figure 2.16 : Cadre de fonctionnement hydromorphologique et écologique des hydrosystèmes en échelles hiérarchiques emboîtées, issu de (Wasson et al. 1995) d'après (Frissell et al. 1986).

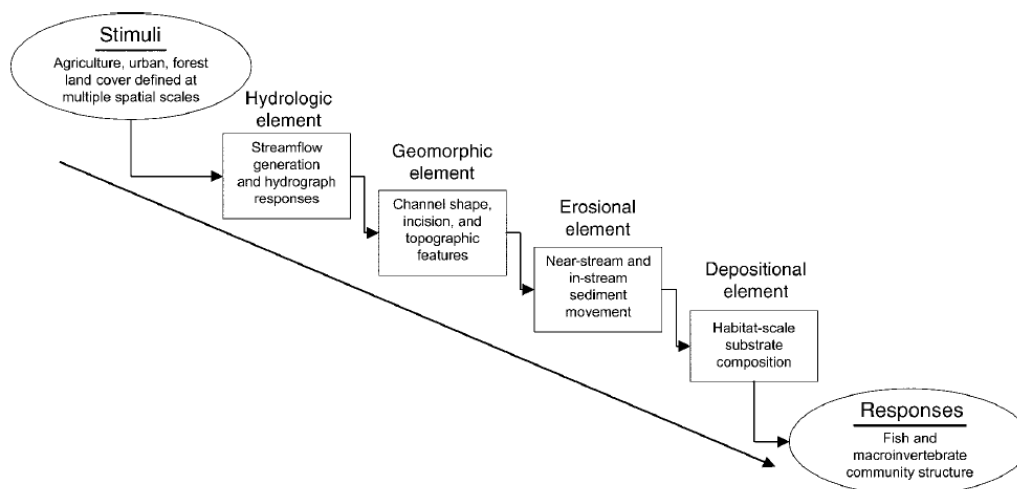


Figure 2.17. « Land cover cascade, LCC » illustrant la chaîne de relations de cause à effet en cascade depuis l’occupation du sol jusqu’à la réponse biologique à travers l’hydrologie, la géomorphologie et les processus associés d’érosion dépôt. Extrait de Burcher et al. (2007).

2.2.1 Le rôle des têtes de bassin

Les cours d’eau de tête de bassin, *headwaters*, *small streams* ou *small water bodies* en langue anglaise, totalisent généralement les ¼ des linéaires totaux au sein des réseaux hydrographiques. Selon Globevnik (EEA, 2007), en Europe ils représentent jusqu’à 80 à 90 % du linéaire total des réseaux, ce qui correspondrait à 58 % de la surface du continent. Leurs rôles multiples et essentiels sont régulièrement rappelés dans la littérature. C’est en leur sein que se constituent les flux hydriques et chimiques, en particulier les flux de nutriments qui s’écouleront ensuite dans les cours d’eau plus grands (Peterson et al., 2001). Vannote et al. (1980) les définissaient comme les portions de cours d’eau des rangs 1 à 3 sujettes à des régimes de débits éphémères (écoulements seulement au moment des précipitations), intermittents (écoulements une partie de l’année) ou pérennes (écoulement permanent). Il semble que depuis, il y ait quasi consensus dans la littérature pour plutôt ne considérer que les rangs fluviaux de 0 à 2 (Meyer et al., 2007b ; Riley et al., 2018)³.

Les différentes synthèses insistent sur les propriétés intrinsèques des têtes de bassin, très en contact avec le milieu terrestre environnant avec des caractéristiques très variables (morphologie, chimie et trophie) en raison de la grande diversité des paysages terrestres (incluant les ripisylves) et des pressions anthropiques qui s’y exercent (Gomi et al., 2002, fig. 2.15 ; Buffam et al., 2007 ; Dodds et Host, 2008 ; Johnson et Host, 2010). C’est l’espace qui sert de premier réceptacle à une bonne partie de l’énergie trophique des hydrosystèmes. Au sein d’un réseau hydrographique, les apports synchrones ou asynchrones d’eau, de sédiments, de nutriments, de matériel organique dissous et

³ Certains auteurs regrettent que les têtes de bassin soient mal intégrées dans la définition physique des masses d’eau lors de l’application de la DCE par certains pays, défaut d’inscription qui nuirait à leur prise en charge efficace dans les programmes de mesures (Lassaletta et al., 2010 pour l’Espagne ; Rasmussen et al., 2013, pour la Suède)

particulaires participent aux fonctionnements tant physiques que biologiques plus à l'aval. La productivité des systèmes aval est donc inféodée au fonctionnement des têtes de bassin. D'où l'importance de leur connectivité avec les zones aval, pour l'échange de sédiment, de détritus, d'invertébrés (Gomi et al., 2002) et de poissons (Schlosser, 1995).

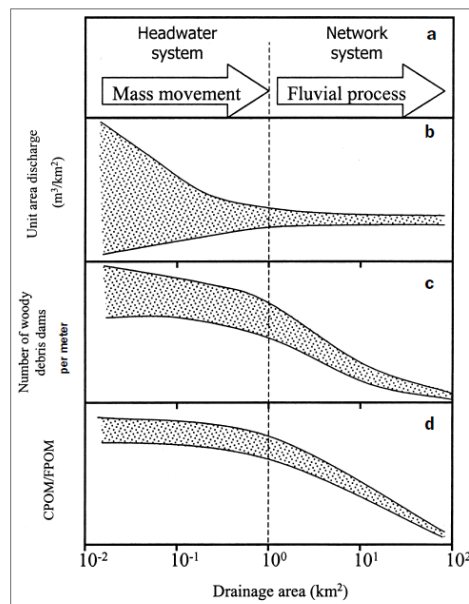


Figure 2.18. Evolution longitudinale de l'hydrologie, de la morphologie et des processus biologiques. Les aires hachurées indiquent l'étendue de la variabilité. Les têtes de bassin participent beaucoup au transfert de masse. Le ratio de matière organique particulaire grossière (CPOM > 1 mm) rapporté à la matière organique particulaire fine ($0,5 \mu\text{m} \leq \text{FPOM} < 1 \text{ mm}$) décroît rapidement dans les bassins versants de taille > 1 km², la première étant plutôt stockée et « déchiquetée » biologiquement in situ, la seconde étant transportée. Extrait de Gomi et al. (2002).

En raison de leur grande couverture de territoire et de leur diversité, les têtes de bassin offrent une large gamme d'habitats pour les microorganismes, les végétaux, et la vie animale (Meyer et al., 2007; Göthe et al., 2013; Baattrup-Pedersen et al., 2015).

La diversité locale (alpha) des **macroinvertébrés** peut être faible quand on considère individuellement un cours d'eau, mais la bêta diversité inter sites au sein des bassins versants peut être élevée en tenant compte de l'ensemble des têtes de bassin. Par voie de conséquence, cela induit plus largement une diversité gamma élevée (ou diversité régionale) dans un ensemble de plusieurs bassins (revues de Clarke et al., 2008 ; Finn et al., 2011, fig. 2. 19).

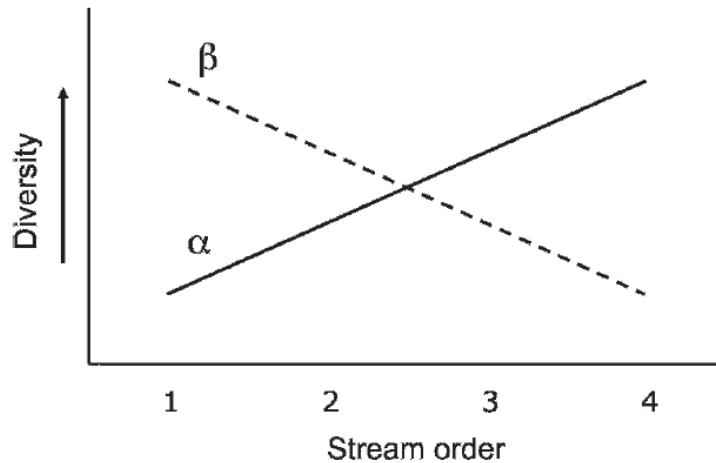


Figure 2.19. Schéma théorique simplifié proposé par Finn et al. (2010) des diversités locales et régionales.

Le patron de diversité des **microorganismes** semble se comporter un peu différemment de celui des invertébrés. Selon Besemer et al. (2013) qui ont étudié les biofilms, la biodiversité bactérienne a tendance à être un peu plus forte dans les petits tributaires que dans les émissaires peu après leur confluence (114 cours d'eau, fig. 2.20)

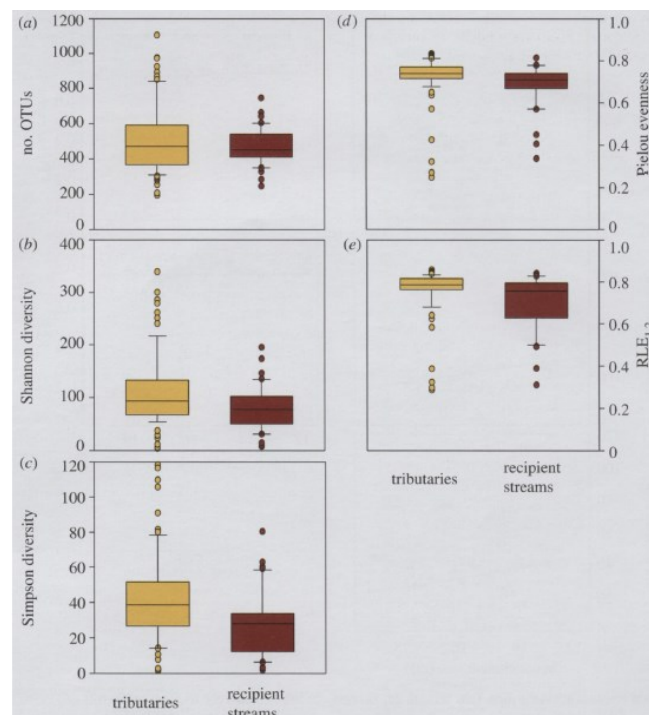


Figure 2.20. Comparaison des caractéristiques des biofilms entre tributaires (jaune) et cours d'eau aval (rouge). (a) Operational Taxonomic Unit (OTU), proxies pragmatiques pour les « espèces » microbiennes reconnues par séquençage de l'ADN, (b) diversité de Shannon, (c) diversité de Simpson tenant compte du nombre et de la quantité, (d) équitabilité selon Pielou, (e) relative logarithmic evenness RLE, calculé en fonction de la richesse OTU et de la diversité de Shannon. Extrait de Besemer et al. (2013).

Revenant à une vision plus globale, Meyer et al. (2007, Tabl. 2.1) insistent sur le fait que les cours d'eau de tête de bassin contiennent à la fois des espèces qui leur sont strictement inféodées et des espèces, notamment d'insectes, plus largement distribuées. En plus des insectes, des crustacés tels que des amphipodes, des isopodes et des écrevisses peuvent être particulièrement abondants dans les têtes de bassin. Les écrevisses peuvent même représenter jusqu'à 90 % de la biomasse totale de macroinvertébrés dans certaines régions (côte ouest des USA, Etat de Washington, Haggerty et al., 2002).

Tableau 2.1. Exemple nord-américain de communautés de têtes de bassin. A gauche, familles d'insectes en Caroline du nord, au sud des Appalaches, station forestière de Coweeta, observatoire de long terme, 50 familles et 145 genres. A droite, compilation d'études recensant les groupes zoologiques autres que les insectes et leurs densités. Extrait de Meyer et al. (2007).

Order	Number of Families	Number of Genera	Group	Typical Species Richness in Headwaters	Typical Density in Headwaters (no./m ³)	Key References
Ephemeroptera (mayflies)	5	10	Turbellaria	3-30	1,000-10,000	Kolasa (1983, 2002)
Odonata (dragonflies, damselflies)	2	2	Gastrotricha	3-30 (?)	10,000-300,000 (?)	Strayer and Hammon (2001), Balsamo and Todaro (2002)
Plecoptera (stoneflies)	8	15	Rotifera	20-200	10,000-1,000,000	Schmid-Araya (1998), Wallace and Ricci (2002)
Megaloptera (alderflies, dobsonflies)	1	1	Nematoda	10-100	5,000-500,000	Truansperger (2002)
Coleoptera (beetles)	3	4	Tardigrada	1-10	1,000-10,000 (?)	Nelson and McInnes (2002)
Trichoptera (caddisflies)	13	22	Oligochaeta	3-30	1,000-50,000	Schwank (1981a,b)
Diptera (true flies)	19	91*	Acari	5-50	100-10,000	Di Sabatino <i>et al.</i> (2002, 2003)
Total	51	145	Total	40-450	28,000-1,880,000	

*Includes Chironomidae.

Question marks indicate substantial uncertainty in poorly studied groups.

Pour parachever cette revue des caractéristiques des têtes de bassin, la contribution de Wipfli et Baxter (2010) apporte d'intéressantes connaissances sur les liens fonctionnels entre les différents compartiments spatiaux des hydrosystèmes, les **réseaux trophiques et la production de poissons** (exemple des salmonidés).

Les vues traditionnelles des réseaux trophiques considéraient avant tout que la production résultait des ressources de l'habitat local. Des mesures et des concepts plus récents montrent qu'il est nécessaire d'élargir la vision et de prendre en compte les contributions parfois distantes des habitats aquatiques amont (têtes de bassin, y compris dépourvues de poissons), des habitats terrestres environnant (en p. les ripisylves), voire des habitats marins dans les cours d'eau à grands migrants (fig. 2.21).

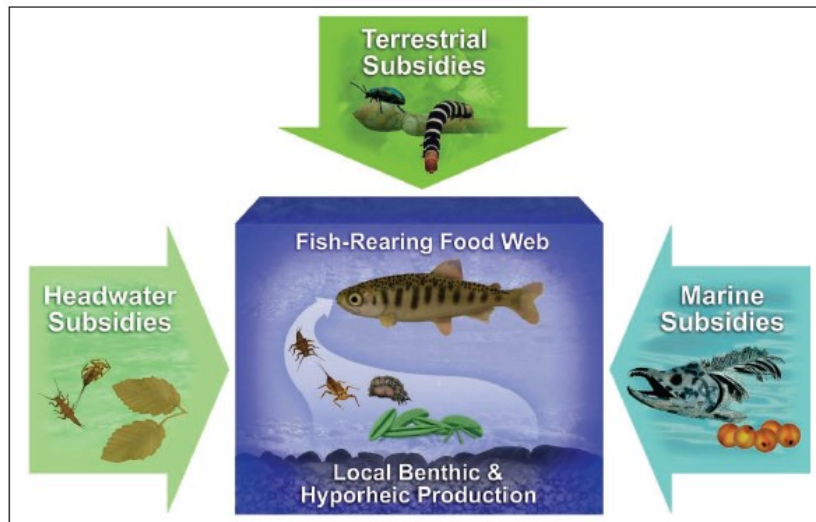


Figure 2.21. Origine des différentes sources de nourriture des poissons. Elles proviennent des têtes de bassin (headwater subsidies), des zones terrestres environnantes et dans les cours d'eau à salmonidés migrateurs des carcasses de géniteurs remontés dans les parties amont des bassins. Extrait de Wipfli et Baxter (2010).

Ces multiples sources de nourriture se répartissent dans l'espace et dans le temps, et la qualité nutritionnelle énergétique de ces sources est différenciée (fig 2.22). Un exemple chiffré concernant les salmonidés (côte nord-ouest américaine) fait état de 25 % de production de poissons à partir de ressources locales du cours d'eau, de 10 % à partir des apports de l'amont, de 50 % à partir des sources terrestres adjacentes et de 15 % à partir des sources marines (carcasses) (Wipfli et Baxter, 2010).

Le dernier angle selon lequel il est possible de qualifier les fonctions des têtes de bassin est celui de leurs **services écosystémiques**.

Barquin et al. (2015) en fournissent un cadre assez conceptuel reliant les composantes abiotiques des hydrosystèmes, leurs composantes biotiques et leurs services associés (fig. 2. 23). Ces services liés aux fonctionnalités de l'hydrosystème concernent des usages connus tels que l'eau énergie (hydroélectricité), l'eau agricole (irrigation) à laquelle il faudrait ajouter l'eau industrielle (agro-alimentaire et autres), l'eau potable et sa bonne qualité, l'eau maîtrisée au bon niveau dans les bassins versants pour limiter les risques d'inondation, de ruissellement et d'érosion, ce qui suppose notamment (i) que les transformations biogéochimiques par le cours d'eau soient effectives (« autoépuration »), (ii) que la morphologie des ripisylve et des lits, la qualité du substrat jouent leur rôle de filtres, (iii) que le bassin versant retienne suffisamment l'eau lors des épisodes de crue pour la restituer progressivement.

La deuxième grande catégorie concerne les produits comme le poisson, les crustacés ou le bois des ripisylves. Enfin des services plus hédonistes, comme l'observation de la biodiversité, les séjours en espaces naturels ou la pêche de loisir.

D'autres services, comme la séquestration du Carbone gagneraient à être quantifiés.

Cette démarche d'inventaire des services écosystémiques a une vertu pédagogique certaine. Par contre on entrevoit la difficulté à chiffrer des entités de nature très différente, de spatialité et de temporalité hétérogènes.

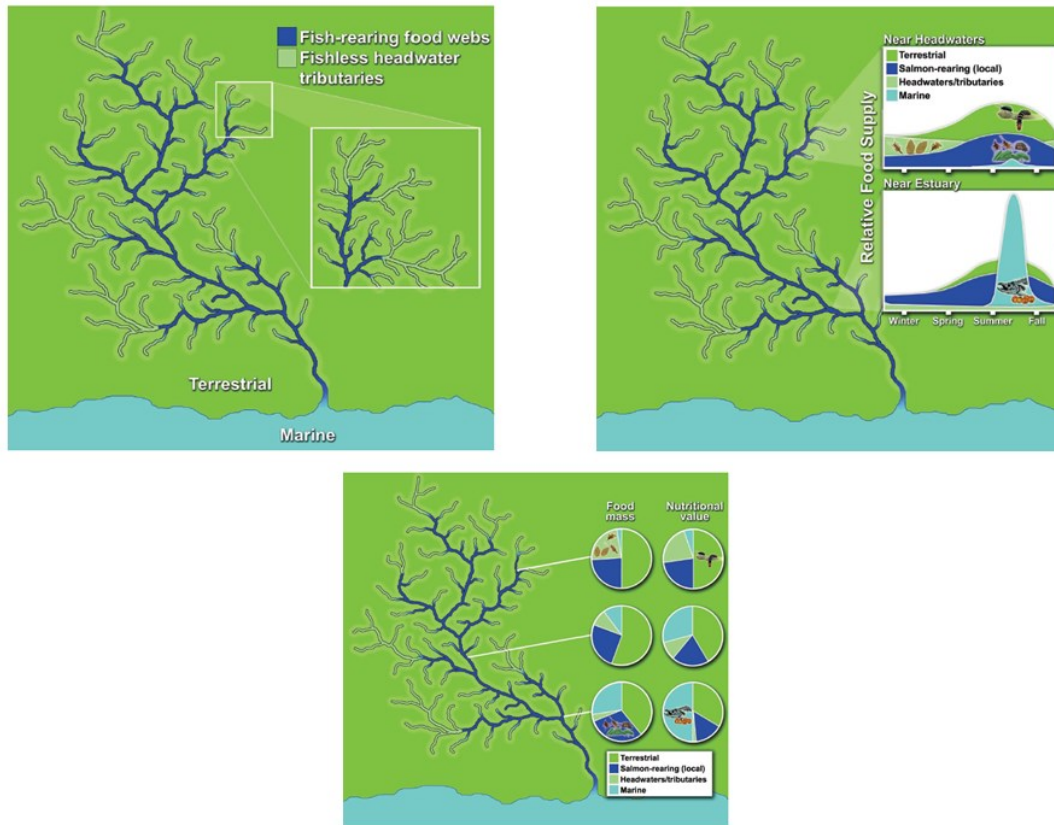


Figure 2.22. Répartition spatiale (i) des têtes de bassin productrices de ressources et des portions de cours d'eau où les poissons se nourrissent et produisent de la biomasse (ii) répartition spatiale et temporelle des différentes sources de nourriture (iii) biomasse relative et valeur nutritionnelle de ces sources de nourriture. Extrait de Wipfli et Baxter (2010).

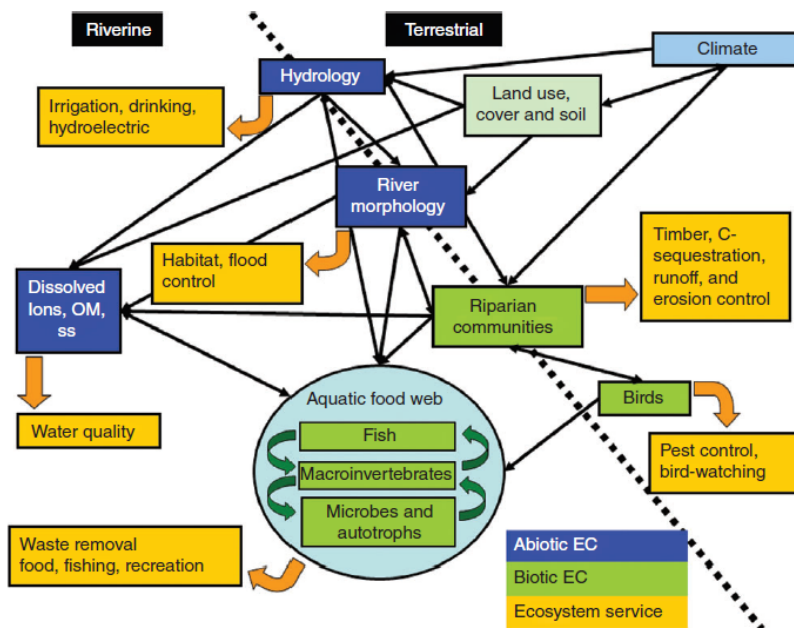


Figure 2.23. Schéma conceptuel des relations entre les différents composants biophysiques des écosystèmes (EC) et les services écosystémiques (jaune). Avec OM, matière organique et SS, matières en suspension. Extrait de Barquin et al., 2015.

Hill et al. (2014) ont proposé un chiffrage sur une « assiette » de services circonscrite à la fourniture quantitative d'eau, la régulation du climat (séquestration de C) et l'épuration de l'eau (Séquestration de N et P, dénitrification) pour un ensemble de 568 têtes de bassin dans 9 écorégions des USA. De façon assez prévisible, les régions les plus montagneuses offrent le plus grand nombre de ces services. Les valeurs économiques avancées à partir de cet échantillon sont de 14 000 \$ US par ha et par an et de 30 millions \$ US par bassin étudié. Ce dernier chiffre étendu aux 568 bassins conduit à estimer la « valeur » des 568 têtes de bassin à 17 milliards et à 60 000 milliards pour les 2 millions de têtes de bassin que comptent les USA.

2.2.2 Le rôle des ripisylves

Les ripisylves, littéralement les zones boisées riveraines des cours d'eau, sont des espaces de transition ou écotones entre écosystèmes terrestres et écosystèmes aquatiques (fig. 2.24 et 2.25). Elles assurent différentes fonctions très importantes, comme celles (i) de **tampon et de filtre** par rapport aux flux en provenance du milieu terrestre (en p., matières en suspension, nutriments), (ii) de **zone privilégiée** de rétention (notamment du phosphore, Roberts et al., 2012), d'assimilation des nutriments par la végétation ou de transformation, par réactions métaboliques comme la **dénitrification** en période hivernale de hautes eaux (réaction anaérobie, McClain et al., 2003 ; Nicolas et al., 2012), ou encore l'adsorption et la transformation des **pesticides** provenant de la pollution diffuse (Krutz et al., 2006⁴ ; Vidon et al., 2010 ; Lin et al., 2011 ; Rasmussen et al., 2012) (iii) de **structuration physique des berges**, (iv) de fourniture de **matière organique grossière**, véritable « carburant énergétique » pour les réseaux trophiques des cours d'eau, (v) d'**ombrage** d'autant plus efficace sur la température de l'eau que la largeur des cours d'eau est faible (revue de Chandris et al., 2017b), (vi) de **milieu de vie** pour de nombreuses espèces (Naiman et al., 1993) et (vii) de corridor de **refuge ou de migration** pour des espèces, au cycle entièrement terrestre (ex. carabidés, arachnides, etc...) ou plus partiel (exemple rappelé ci-avant des insectes en phase adulte), (viii) de composante majeure des **paysages aquatiques** (Wasson et al., 2008 ; Naiman et al., 2010 ; Sweeney et Newbold, 2014).

⁴ Dans les ripisylves, les grandes surfaces de contact des systèmes racinaires avec les pesticides, ainsi que des temps de contact longs favorisent l'absorption et la minéralisation des pesticides et de leurs métabolites

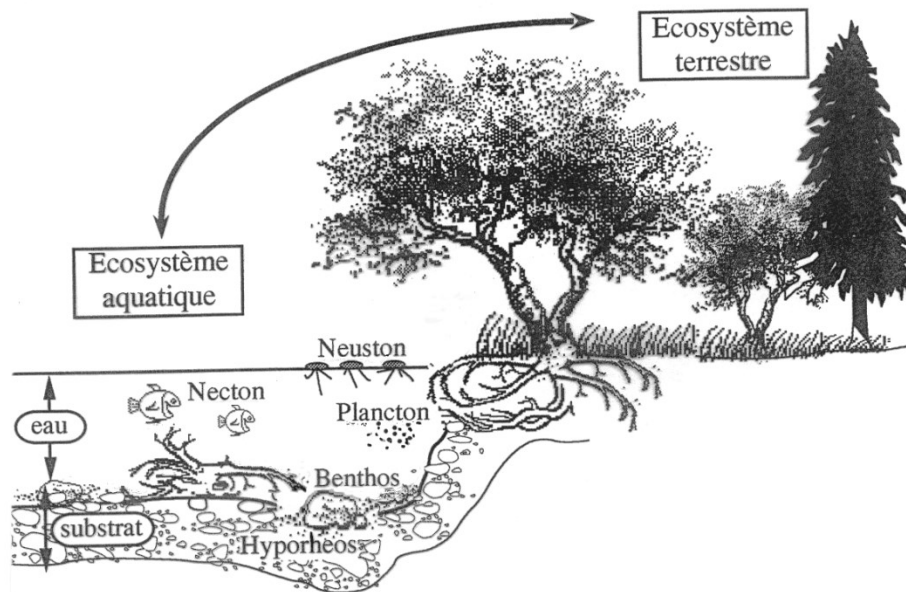


Figure 2.24. Les ripisylves, espaces de transition entre milieux terrestre et aquatique. D'après Maridet, 1995.

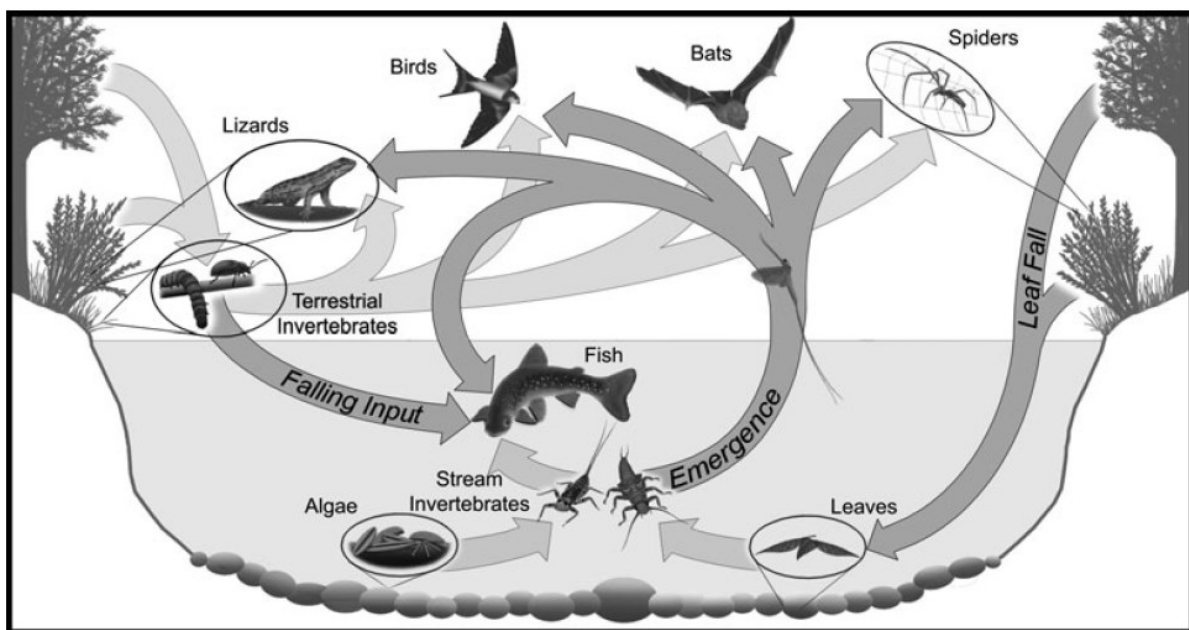


Figure 2.25. Différents flux trophiques et compartiments liant ripisylves et cours d'eau. Les flèches figurent les relations entre ces compartiments et les macroinvertébrés benthiques, qu'elles soient directes (foncé), ou indirectes (clair). Extrait de Baxter et al. (2005).

Ces différentes fonctions des ripisylves en font des candidats tout désignés au service des stratégies de **préservation ou de restauration à large échelle des hydrosystèmes**, que ce soit à des visées de **mesure agri environnementale** (atténuation des flux physico-chimiques et des polluants en provenance des ruissellements des espaces agricoles ; Weller et Baker, 2014), de **mesure d'adaptation au changement climatique** (contrôle de la température par effet d'ombrage), de **mesure d'atténuation du changement climatique** par stockage et séquestration du carbone (Rheinhardt et al.,

2012)⁵, de mesure en faveur de la **biodiversité** (trame verte et bleue) (fig. 2. 26 ; Burt et al., 2013 ; Feld et al., 2018 ; ou de composante clé des **services écosystémiques** (Sweeney et al., 2004 ; Sweeney et Blaine, 2016 ; Van Looy et al., 2018).

Ces espaces à forts enjeux pour la société sont très convoités. Se pose notamment la question de la taille souhaitable de leur emprise spatiale pour satisfaire les différentes fonctions listées supra, question qui est régulièrement nourrie dans la littérature internationale. Il n'est pas question ici de donner des chiffres « magiques », mais plutôt de rappeler que les fonctions d'atténuation sont bien sûr dépendantes de la taille des emprises ménagées (fig. 2. 26). Mais aussi d'attirer l'attention sur le fait que ces fonctions présentent des limites et ne peuvent parfois pas « absorber » tous les excès d'export des bassins versants, la réduction à la source, notamment des nutriments, s'imposant toujours. Dans un ambitieux programme ayant porté sur au moins trois décennies, la province physiographique des Plaines Côtières des USA constituant 52 % du bassin versant du très grand estuaire de la Chesapeake Bay sur la côte Est, sujet à une eutrophisation très sévère, a tablé sur une restauration à large échelle de toutes les ripisylves. Sur les 92 Gg de nitrates excédentaires lessivés dans les systèmes de culture, 20 Gg sont actuellement éliminés par les ripisylves. Un complément territorial de ce vaste programme de restauration des ripisylves ferait gagner encore un abattement possible de 29 Gg, ce qui laisse tout de même 43 Gg non « traitables » par les seules ripisylves (Weller et Baker, 2014).

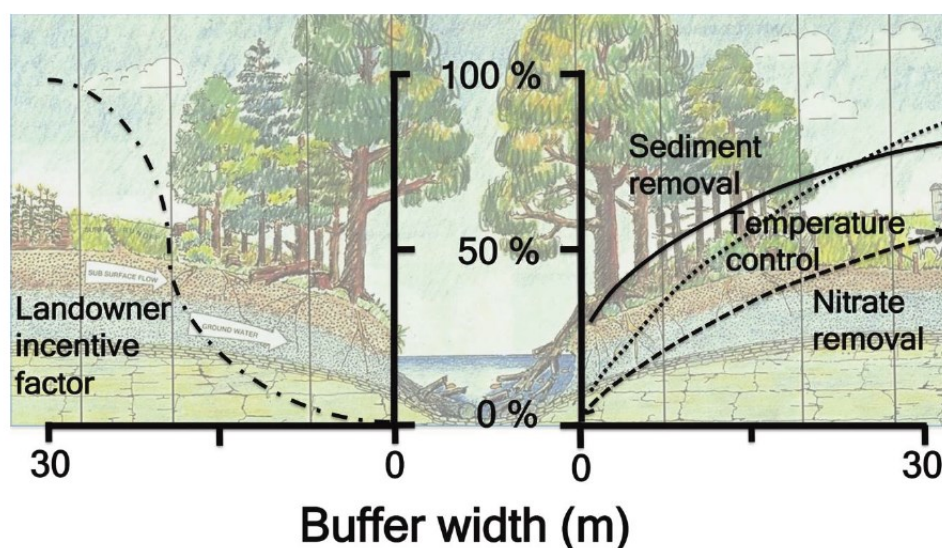


Figure 2.26. Illustration des propriétés fonctionnelles des ripisylves en terme de capacité à limiter la radiation solaire par l'ombrage, à filtrer et retenir une partie des sédiments fins par la structure de la végétation et de capter ou d'éliminer une partie de nutriments (partie droite). La partie gauche permet de proposer un raisonnement de dédommagement incitatif des propriétaires riverains par rapport à l'emprise foncière « consentie ». Extrait de Sweeney et Blaine (2016).

⁵ La teneur en C varie d'environ 18 MgC/ha pour des cultures annuelles à 242 MgC/ha pour des forêts matures (âge > 50 ans), ce qui situe la gamme de capacité de stockage variant de 1 à 13 en fonction de l'occupation des sols des zones ripariennes. A ce bilan, il faudrait ajouter le carbone contenu dans les systèmes racinaires, soit 10 à 15 % additionnels et le carbone des sols jusqu'à 1 m de profondeur qui pourrait représenter 2 fois les valeurs indiquées pour les contributions des parties aériennes

2.2.3 Intermittence des cours d'eau

Après avoir balayé les propriétés des têtes de bassin et des ripisylves, il est maintenant nécessaire de mobiliser les connaissances relatives à l'hydrologie contrastée des milieux, facteur déterminant de leur fonctionnement. Assez logiquement, des pays possédant des régions arides comme l'Australie ou les USA se sont assez tôt intéressés à l'intermittence des cours d'eau (John, 1964, Arizona ; Meador et Matthews, 1992, Texas ; Del Rosario et Resh (2001) Californie ; Boulton et al., 1990, 1992a, 1992b, Australie). Plus récemment, les projecteurs ont été pointés sur cette question à plus large échelle mondiale. Cette thématique bénéficie d'une dynamique scientifique renouvelée, sans doute en partie à cause des changements globaux déjà à l'œuvre et futurs (Datry et al., 2014a ; Datry et al., 2016 ; Leigh et al., 2016 ; Datry et al., 2018) et du caractère très dynamique qui permet de revisiter expérimentalement les concepts de métacommunauté et de résilience (contrastes offerts par des passages fréquents entre phases d'assec et phases aqueuses).

Les communautés de recherche s'intéressant plutôt aux mécanismes ont eu tendance à globaliser les types d'intermittence (Snelder et al., 2013 ; Datry et al., 2014a), regroupant cours d'eau éphémères (écoulement uniquement au moment des épisodes pluvieux), cours d'eau et portions de cours d'eau à écoulements temporaires, voire cours d'eau pérennes soumis à des assecs artificiels liés à des prélèvements pour différents usages.

D'un point de vue plus opérationnel, il semble au contraire nécessaire d'effectuer des distinctions claires entre ces différentes catégories, car les leviers d'action, lorsqu'ils existent, peuvent différer. Ainsi Skoulikidis et al. (2017) pointent clairement les cours d'eau à hydrologie influencée dans leur démarche appliquée aux espaces méditerranéens. Cette altération du régime peut avoir des conséquences sur la santé, la durabilité et la biodiversité des hydrosystèmes. Bien que les espèces natives ne soient pas dépourvues d'une certaine plasticité quant aux variations du régime hydrologique, l'augmentation artificielle de la fréquence et de la durée des débits d'étiage sévère peut être considérée comme une altération à laquelle les espèces ne sont pas évolutivement préparées (Bunn and Arthington, 2002; Stanley et al., 2004 ; Magalhães et al., 2007 ; Belmar et al., 2013 ; Datry et al., 2014b in Skoulikidis et al., 2017). C'est en partie pourquoi la richesse spécifique des cours d'eau intermittents est moindre que celle des cours d'eau permanents.

Les processus biogéochimiques n'ont pas la même dynamique temporaire, avec des cycles de dessiccation, réhumidification bien sûr plus fréquents pour les cours d'eau intermittents, qui sont le siège de plus d'alternance de type minéralisation/déminéralisation, nitrification /dénitrification (McDonough et al., 2011). La durée des épisodes secs peut aussi influencer les ripisylves et leur composition spécifiques (Bruno et al., 2014, Bassin de la rivière Segura, Espagne).

L'enjeu est par conséquent de ne pas méconnaître le fonctionnement des cours d'eau intermittents et d'être attentif à leur positionnement général dans les réseaux hydrographiques, pour voir en quoi ils peuvent bénéficier en période de crise des refuges offerts par les réservoirs biologiques, mécanismes qui permettent ensuite leur recolonisation.

2.2.3 Synthèse : facteurs environnementaux

Les trois angles de connaissance présentés ont vocation à être intégrés dans une vision globale des hydrosystèmes, où les hétérogénéités spatiales, leurs connectivités, les variations asynchrones entre sous bassins de l'hydrologie, modifiés différemment par les activités humaines selon les territoires,

forment les conditions d'existence du vivant. Cette vision large, que certains auteurs qualifient de macrosystème (Soranno et al., 2014), met l'accent sur toutes les connexions entre éléments des bassins versants, en n'omettant pas les relations spatiales interdépendantes à longue distance (Leibowitz et al., 2018 ; figure 2.27).

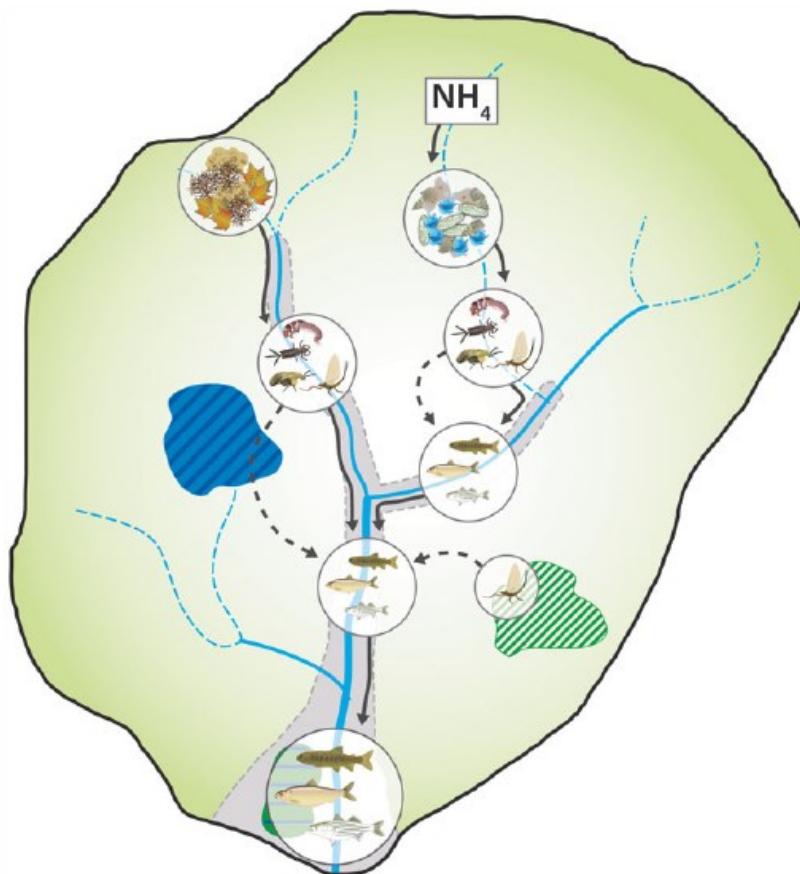


Figure 2. 27.Solidarités et connectivités au sein des bassins versants, avec transport séquentiel de matière et d'énergie, leur transformation progressive au sein de réseaux hydrographiques communicants, permettant la vie et la croissance des populations de macroinvertébrés et de poissons. Source: USEPA (2015).

2.3 Sur les stratégies de conservation de la biodiversité

On pourrait parler d'une « équation territoriale » particulièrement complexe à résoudre pour harmoniser l'ensemble des enjeux cumulés dans les territoires, enjeux portés par différentes politiques sectorielles (nexus agriculture, énergie, alimentation, biodiversité, adaptation aux changements climatiques, luttés contre les pollutions, ...). C'est une des vocations du SDAGE que de mener une grande partie de la réflexion pour dégager des lignes d'actions prioritaires.

Dans le domaine de l'eau, on peut considérer que les sources de pollutions diffuses vont s'accroître globalement en réponse à des extrêmes climatiques en fréquence et en intensité. Une revue bibliographique de Kaushal et al. (2014) a montré que l'interaction entre l'utilisation des sols et la variabilité climatique s'accompagne de changements d'intensité et de fréquence des flux de carbone,

de nutriments et de gaz à effets de serre dans les bassins versants. Dans le même temps, la dégradation assez généralisée des têtes de bassin gomme l'effet tampon qu'elles jouent par rapport à l'écroulement des crues ou à l'élévation de température (effet d'ombrage des corridors riverains boisés ou ripisylves).

Pour atténuer ces changements climatiques, plusieurs actions sont à envisager, à combiner bien sûr en les adaptant aux différentes réalités territoriales : (1) réduire à la source les apports anthropiques de carbone, de nutriments et de contaminants, (2) favoriser l'infiltration, (3) réduire les altérations des têtes de bassin et les chenalisations des cours d'eau, (4) favoriser les connectivités entre zones humides, cours principal et chenaux secondaires des cours d'eau, (5) restaurer les ripisylves et leurs essences, (6) réduire les causes structurelles d'échauffement de la température de l'eau (surfaces bituminées, absence de corridors végétaux, colmatages sédimentaires qui obstruent les échanges nappes rivière), (7) améliorer la qualité de l'eau et notamment les conditions d'oxygénation pour réduire les phases anoxiques favorables à la production de gaz à effet de serre et pour juguler les développements d'algues nocives pouvant produire des toxines, (8) réserver et conserver des espaces naturels comme zones tampons vis-à-vis des extrêmes et comme refuges floristiques et faunistiques.

Toutes ces actions ne pourront se mettre en place qu'avec un accompagnement adapté et un jeu subtil entre les différentes formes d'incitation, de régulation, d'interdiction et de préservation, judicieusement pensées, spatialisées et discutées/comprises/acceptées dans les territoires.

On l'aura compris, en matière de restauration des cours d'eau, il faut également faire évoluer les concepts, pour tenir compte des principes évoqués supra. Dans la littérature scientifique récente, on décèle si ce n'est encore une évolution des pratiques, mais plutôt une ambition plus forte, qui ne consiste plus à « reconstruire » localement des lits de rivière stables, mimant plus ou moins fidèlement un modèle naturel, mais qui vise des approches plus holistiques en matière de linéaire, de connectivité et de situations stratégiques vis-à-vis de la biodiversité dans les bassins versants (Neeson et al., 2015 ; Stoll et al., 2016 ; Johnson et al., 2020).

Un des points qui nous semble crucial est la capacité concrète à appliquer ces nouvelles prescriptions. Cela suppose de raisonner à une échelle régionale de bassin pour analyser géographiquement les options, tenir compte des réalités territoriales sur la nature physique des systèmes, leurs connexions, les pressions qui s'y exercent et les trajectoires futures probables liées aux changements globaux. Autrement dit à mobiliser les outils et méthodes capables d'aider à produire une priorisation territoriale (Neeson et al., 2016). Par exemple, croiser des cartes de sites potentiels de restauration avec des cartes d'espèces prioritaires (Auerbach et al., 2014) peut nettement améliorer l'efficacité des efforts de conservation. Ou encore croiser des cartes de pressions cumulées avec des cartes d'intensité d'impact de ces pressions, les comparer avec des cartes de richesse biologique et d'équitabilité (evenness en anglais) se révèle particulièrement éclairant (Bassin des Grands Lacs Laurentiens, Neeson et al., 2016). Ces mêmes auteurs, citant aussi Kark et al. (2009) et Mazon et al. (2013), en arrivent à chiffrer cette démarche comme 10 fois plus efficace comparée à des actions locales isolées.

Au sein de ces espaces potentiels à protéger, la littérature scientifique internationale est très claire sur l'attention toute particulière à porter aux têtes de bassin, tant en Europe (Biggs et al., 2014 ; Biggs et al., 2017) qu'aux USA (Nadeau et al., 2007 ; Merriam et Petty, 2016), où la Cour suprême a mandaté depuis 2001 l'US Army Corps of Engineers d'étendre son champ juridictionnel, jusqu'alors cantonné aux voies navigables, aux têtes de bassin avec l'argumentaire suivant : « Via hydrological connectivity,

headwater, intermittent and ephemeral streams cumulatively contribute to the functional integrity of downstream waters; hydrologically and ecologically, they are a part of the tributary system ”.

3. Sélection de variables d'intérêt vis-à-vis des réservoirs biologiques

Au vu des considérants réglementaires et des connaissances scientifiques décrits précédemment, il apparaît qu'une analyse en profondeur du réseau actuel de réservoirs biologiques du SDAGE requiert la maîtrise de l'organisation géographique des variables d'environnement affectant la **mobilité des communautés biologiques**, telles que la structure du réseau hydrographique et sa continuité pour les organismes (barrages, seuils mais aussi régimes hydrologiques, fragmentations du corridor) et affectant le **bon fonctionnement des communautés** (notamment les variables contrôlant l'habitat comme le régime sédimentaire, le régime thermique,...).

3.1 Configuration de la structure physique du réseau hydrographique et dispersion des organismes

Les variables de **distance** sous-tendent l'ensemble des processus de dispersion à partir des réservoirs biologiques. Selon les groupes biologiques, voire les taxons, cette notion peut se révéler de nature très différente. Tonkin et al. (2018) en distinguent quatre types principaux (fig. 3.1) :

- a) la distance euclidienne, distance la plus courte (géométrique) de site à site ;
- b) la distance dépendant du paysage environnant, correspondant à celle d'un itinéraire imposé par des configurations spatiales de type altitude, corridor de végétation ou autres ;
- c) la distance hydrographique, suivant le tracé des cours d'eau, imposée aux organismes strictement aquatiques ;
- d) la distance hydrographique "orientée", qui dépend du stade de vie de certains organismes comme par exemple, la dérive vers l'aval de larves de macroinvertébrés, ou le vol des insectes adultes vers l'amont pour leur reproduction.

A ces distances peut être affecté un "coût" supplémentaire dépendant d'un facteur d'environnement soit naturel comme la pente, l'altitude, soit d'origine anthropique comme les seuils en travers, les ruptures de corridors, les points de rejets polluants ou tout autre discontinuité s'opposant à la circulation des organismes de la communauté ciblée.

Le coût le plus élevé peut aller dans certains cas jusqu'à une fragmentation du réseau hydrographique, qui, pour les organismes strictement aquatiques, peut devenir une cause de disparition dans un environnement si les milieux isolés ne peuvent fournir les habitats nécessaires à l'ensemble des fonctions biologiques.

En tout état de cause, les "coûts" ou freins supplémentaires à la mobilité sont autant de facteurs de réduction dans les échanges de gènes participant à l'équilibre des populations.

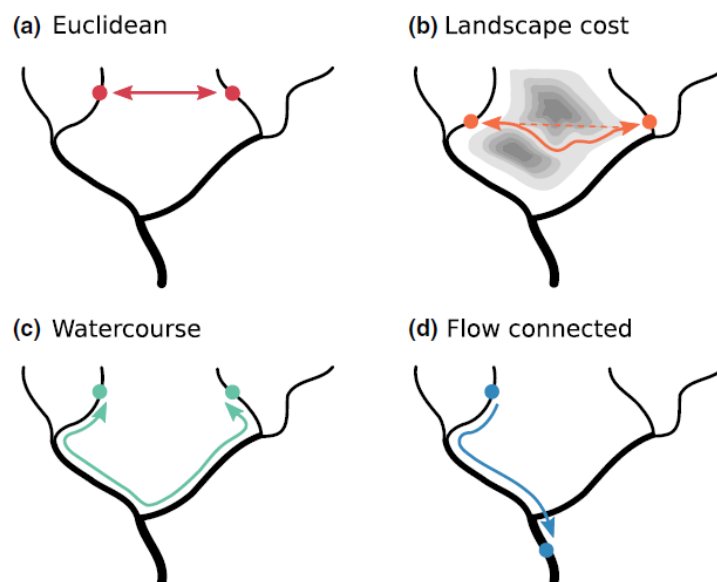


Figure 3.1. Types principaux de distances physiques utilisés dans l'étude des communautés aquatiques (d'après Tonkin et al., 2018)

La configuration du réseau (densité de drainage, fréquence des confluences) est susceptible d'influencer l'étendue du réseau hydrographique situé à une "distance" déterminée d'un réservoir biologique, et donc concerné par une communauté biologique donnée en fonction de ses propriétés de déplacement connues. La mobilisation d'outils SIG classiques permettant d'appliquer à l'échelle d'un réseau hydrographique des coûts de distance apparaît donc indispensable sous réserve de maîtriser les variables d'environnement les influençant.

Les objets de pressions faisant obstacle à la continuité les plus courants sont les ouvrages physiques recensés dans la base ROE (producteur OFB, mise à disposition par sandre.eaufrance.fr), qui vont de l'obstacle le plus important (barrage hydro-électrique) aux ouvrages créant des discontinuités physiques influençant de manière plus ou moins importante la libre circulation selon les espèces considérées (radier de pont, buses, déversoirs latéraux...). La base de données, mise à jour en continu, recense environ 19 300 ouvrages dans le bassin Rhône Méditerranée⁶.

L'expertise à l'origine de la définition des réservoirs biologiques du SDAGE, a mobilisé essentiellement des connaissances sur les espèces de poissons. S'agissant de la circulation, les experts s'appuient sur les travaux relatifs à l'évaluation du franchissement des obstacles par les poissons (Baudoin et al., 2014). Fondée sur une connaissance approfondie du fonctionnement hydraulique des ouvrages, la méthode préconisée est difficilement extrapolable à l'ensemble des ouvrages du réseau hydrographique. L'expertise de terrain et l'extrapolation sur la base d'hypothèse simplifiée reste, dans l'état actuel des connaissances, le moyen pragmatique pour prendre en compte ce type de discontinuité.

La voie d'amélioration principale consistera à mieux documenter les données de description de ces obstacles (hauteur de chute notamment) ; l'organisation actuelle de mise à jour en continu de la base ROE va dans le sens de cette amélioration.

⁶ Accédé le 05/09/2018 de www.sandre.eaufrance.fr

3.2 Discontinuités hydrologiques

D'autres types de discontinuités sont susceptibles d'influencer la circulation des espèces, notamment les périodes d'assec pouvant fragmenter les linéaires de certains cours d'eau :

Si ce type de discontinuités est intuitivement évident pour des organismes aquatiques, leur caractérisation à l'échelle du réseau hydrographique soulève des questions méthodologiques : quelles temporalités (durée, fréquence, période de l'année vs cycle biologique des communautés ciblées), quelle étendue spatiale du phénomène ? bien sûr en s'interrogeant aussi sur les informations pertinentes mobilisables.

Snelder et al. (2013) ont proposé une méthode de caractérisation fondée sur une probabilité d'intermittence obtenue en croisant les informations issues des stations de jaugeage et les caractéristiques physiographiques des bassins versants à l'échelle du réseau hydrographique utilisable à large échelle (fig. 3.2).

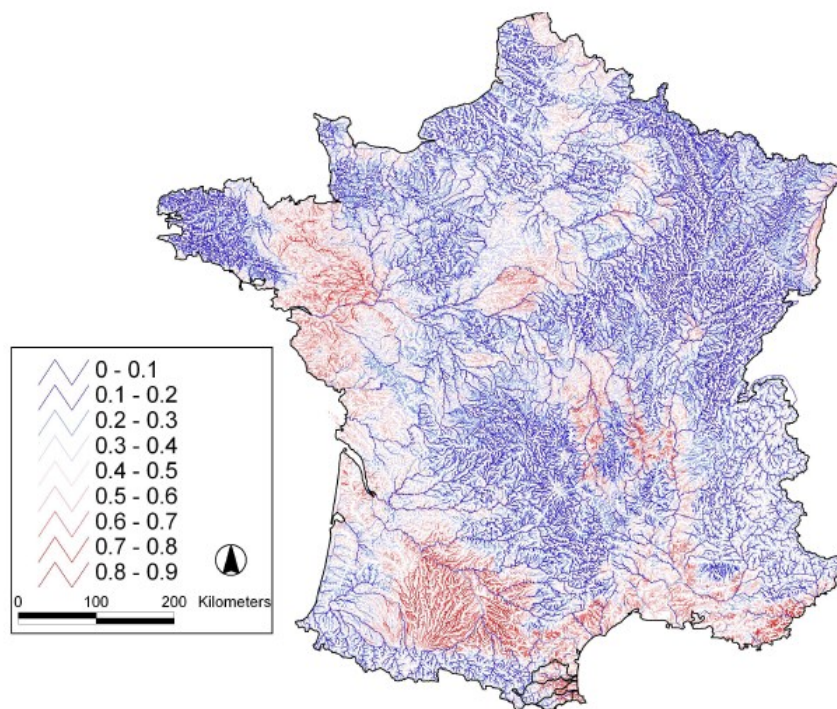


Fig. 9. Predictions of the probability of being intermittent made by the RF model of the flow-regime classification for the entire river network. Based on maximising Cohen's kappa (Fig. 7), network segments whose probabilities are greater than 0.35 are intermittent and those less than 0.35 are perennial.

Figure 3.2. Caractérisation de l'intermittence des cours d'eau en France métropolitaine.
Extrait de Snelder et al., 2013

La valorisation du réseau de surveillance national ONDE (3 300 sites 2011 – 2017) permet par ailleurs de proposer des régionalisations de la probabilité d'assèchement à l'échelle des hydroécotones de niveau 2 (HER2) (Beaufort et al., 2017). Le point commun de ces résultats est la qualification probabiliste à une échelle régionale du phénomène d'assèchement. Il apparaît que le phénomène d'assèchement est dépendant de facteurs de contrôle qui s'exercent à une échelle locale : discontinuités géologiques et présence/ absence de nappes, pressions de prélèvement (irrigation, AEP, hydroélectricité, ...). En conséquence la prise en compte de l'intermittence, restera entachée d'une forte incertitude dans les modèles régionaux.

S'ajoute à cette difficulté, l'incidence, pour les communautés, de l'assèchement partiel qui peut varier de façon importante selon que les communautés biologiques sont déjà structurées ou non par ce phénomène (par ex. les cours d'eau méditerranéens sont caractérisés par des communautés a priori plus résilientes à ce type de phénomène).

3.3 Discontinuités thermiques

Compte-tenu de la réponse des communautés biologiques à la température, ses fluctuations le long du continuum fluvial jouent probablement sur la dispersion des organismes. En revanche, la connaissance de ces discontinuités, en dehors de rejets bien documentés et d'afférence de nappes identifiées, est loin d'être maîtrisée à l'heure actuelle.

L'absence/présence de ripisylve induit des différences de température pouvant atteindre 3 à 5 °C en zone tempérée de l'hémisphère Nord (Chandesris et al., 2017a pour une synthèse bibliographique), ce qui pour des températures estivales initiales de 20°C environ, peut faire basculer le système vers un régime critique pour certains taxons. Reste à connaître les températures "initiales" à l'échelle du réseau, pour développer des cartes de risques pertinentes.

Les **ouvrages (seuils, barrages)** sont susceptibles de provoquer des changements de régime thermique dans certaines configurations : grande surface de retenue, ouvrage déversant, volume important par rapport au débit (temps de séjour) s'ajoutant ainsi à l'effet physique sur la continuité. Les ordres de grandeurs observés en Val de Saône peuvent atteindre jusqu'à 3 °C supplémentaires induit par un aménagement (Chandesris et al., 2017b).

Les **afférences de nappes et sources** ont également des impacts très significatifs, corrigeant les élévations de température de cours d'eau.

S'ajoutent à ces facteurs principaux de variations localisées, les altérations d'origine anthropique constituées par les rejets (industrie, énergie, climatisation, STEP), l'occupation des sols (zone urbanisée, infrastructures routières), certaines altérations hydromorphologiques (géométrie pénalisante, colmatage limitant les échanges entre le cours d'eau et la nappe, etc ...).

Compte tenu de cette complexité, il apparaît encore difficile de produire des variables à une échelle régionale, même si, à l'échelle d'un bassin versant, la connaissance des experts locaux est parfois suffisante pour identifier ce type de discontinuité.

3.4 Discontinuités physiques plus locales

Il s'agit ici de configurations physiques hors barrages et seuils, qui jalonnent certains cours d'eau et créent des discontinuités hydrauliques locales, influençant la hauteur d'eau, la vitesse du courant et peuvent sinon empêcher les déplacements des organismes aquatiques, au moins les compliquer (passages busés, chenaux artificiels, ...). Ils sont la plupart du temps connus localement, mais l'information n'est pas mobilisable de façon homogène à des échelles spatiales plus agrégées. Des proxies de l'analyse de risque Syrah sont utilisables, mais l'enjeu est ici de passer d'un risque à un impact avéré, ayant du sens pour la question des réservoirs biologiques. Les travaux sont en cours pour apprécier statistiquement et en fonction des configurations géographiques les liens entre Syrah_CE (risque d'altération des processus hydromorphologiques) et Aurah_CE (caractérisation des altérations, Valette et al., 2010), mais les résultats ne seront pas disponibles dans le cadre de la présente étude.

3.5 Caractéristiques de l'habitat physique des réservoirs biologiques

La qualité des habitats est grandement déterminée par l'intégrité des processus naturels à l'origine de leur construction (approche Directive Cadre sur l'Eau). Les facteurs de contrôle principaux sont les régimes hydrologiques et sédimentaires créant et entretenant dynamiquement une diversité de structures physiques. L'environnement proche, comme la présence de ripisylves, a également une importance tant pour l'intégrité de la structure physique de ces habitats, pour la conservation de la qualité physico-chimique de l'eau (température, nutriments, ...), que pour les apports nutritifs sous forme de matière organique végétale grossière.

L'identification, voire la caractérisation des zonages d'intérêt peut utilement s'appuyer sur des variables décrivant les pressions anthropiques susceptibles d'altérer ces processus (de type Syrah_CE), comme le propose l'analyse des réservoirs biologiques existants (voir ci-après). On verra qu'il existe des différences entre grands types de réservoirs selon l'espèce ou la communauté guide concernée.

Plus directement, les variables caractérisant la physico-chimie de l'eau constituent le socle préalable permettant de qualifier le réservoir biologique qui, sur ces paramètres élémentaires, doit nécessairement requérir les conditions d'un "Bon Etat".

En résumé, les variables d'intérêt concernent d'une part, les facteurs de contrôle de la dispersion et de la mobilité dans le réseau cible, et d'autre part l'intégrité des habitats des espèces cibles au niveau des réservoirs biologiques. Compte tenu de la complexité des processus mis en œuvre, une approche innovante dans la façon d'appréhender les facteurs et les échelles devra être imaginée dans le but de construire des outils pragmatiques⁷ d'évaluation.

⁷ En analysant différentes approches de conservation, Linke et al. (2011) parviennent à la conclusion qu'une démarche de planification efficace devrait s'efforcer de respecter les principes « CARE » (en anglais) : Compréhensive, Adéquate, Représentative et Efficente (CARE). Compréhensive s'entend par la représentation la plus large possible des espèces et des processus à maintenir dans les zones protégées. Adéquate fait référence au design des zonages qui doivent veiller à assurer la persistance des différents attributs de la diversité. Représentative reprend l'idée d'un spectre large de biodiversité régionale. Efficente suppose la meilleure utilisation possible des ressources allouées à la conservation et la minimisation des effets négatifs pour les autres usages.

4. Analyse de la structure et de la géographie des réseaux de réservoirs biologiques définis par le SDAGE (données existantes)

La définition des réservoirs biologiques dans le bassin Rhône Méditerranée a connu plusieurs étapes :

- établissement de listes et cartes des aires candidates dans la version du SDAGE soumis à consultation du public en 2008, expertises par les services de l'Etat et l'Onema en 2008 ;
- finalisation de la première liste générale en juin 2009 ;
- travaux de révision de la liste de 2013 à 2015 avec, notamment, une formalisation et une consolidation des argumentaires pour lesquels l'Onema a été mobilisé. (A noter que ces travaux ont permis de formaliser la différence entre réservoirs biologiques et espaces de protection d'une ou plusieurs espèces menacées) ;
- liste révisée courant 2015 et jointe au SDAGE 2016 – 2021.

4.1 Les informations disponibles

Chaque cours d'eau du réseau appartenant à l'un des 664 réservoirs biologiques est identifié à partir de BD CARTHAGE® et chaque réservoir biologique est identifié par un code, un nom, des espèces ciblées, l'existence de frayères, le type de fonctionnement (diffusion aval et/ou amont et/ou affluents), et un commentaire permettant de préciser l'argumentaire du classement.

Il convient de noter que de nombreux petits cours d'eau (têtes de bassin) qualifiés en réservoir biologique ne font pas partie du réseau de masses d'eau "Directive Cadre" qui constitue lui-même une simplification du réseau : le réseau des Masses d'eau courante de surface représente 43 415 km environ à comparer à 76 770 km de réseau "ordonné" utilisé pour l'analyse. Parmi ces masses d'eau 17 320 km correspond à des réservoirs biologiques, 7 100 km environ (30 % du linéaire total des Réservoirs Biologiques) est constitué par le "petit chevelu", petits cours d'eau de tête de bassin non pris en compte par le réseau des Masses d'Eau (fig. 4.1).

L'analyse de ces informations permet de resituer les réservoirs biologiques dans un contexte naturel différencié.

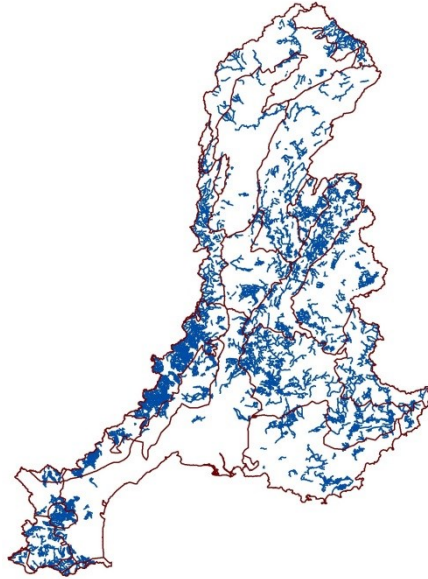


Figure 4.1. Carte des réservoirs biologiques du bassin Rhône Méditerranée (liste 2015).

Le cadre de régionalisation utilisé dans l'analyse s'appuie sur les hydroécorégions dans la version développée à l'échelle européenne, différenciant notamment Jura, Préalpes du Nord, Bas Dauphiné et Piedmont Alpes Jura dans l'HER « Jura-Préalpes du Nord » (Wasson et al., 2004).

4.2 Bilan quantitatif

Le linéaire de cours d'eau inclus dans les réservoirs biologiques représente environ 34 % du réseau hydrographique global soit 24 400 km sur 76 700 km. Mais sa répartition est variable selon le territoire concerné (fig. 4.1). Une première approche consiste à observer cette répartition dans les différentes HER du bassin (fig. 4.2).

On constate une sous-représentation en proportion dans l'espace méditerranéen (18 %), qui reste à relativiser car le réseau hydrographique très dense sur BD CARTHAGE® concerne une grande proportion de cours d'eau intermittents.

Les espaces de plaines et piedmonts, notamment le sillon central du bassin, sont également concernés par des proportions très limitées (21 %).

En revanche, les moyennes montagnes cristallines sont très représentées (50 %), comme les massifs du Jura et les Préalpes (46 %). Les hautes montagnes (Alpes internes du Nord et du Sud et Pyrénées) se situent à un niveau intermédiaire (34 %).

Plusieurs explications peuvent être invoquées, notamment les pressions très fortes à fortes en plaines et piedmonts et dans l'espace méditerranéen, et l'hydro-électricité très présente dans les Alpes internes et les Pyrénées. Mais le caractère intermittent de nombreux cours d'eau en zone méditerranéenne, et l'intérêt halieutique plus limité dans les plaines et piedmonts peuvent constituer un autre élément d'explication.

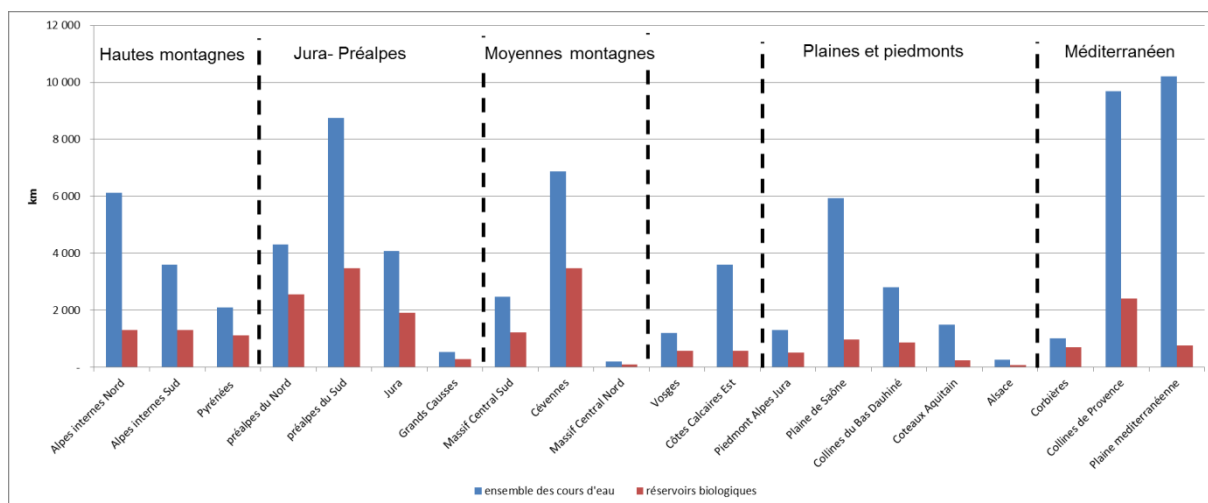


Figure 4.2. Répartition des réservoirs biologiques par HER du bassin Rhône Méditerranée (liste 2015).

Si on analyse les répartitions par taille de cours d'eau en utilisant les rangs de Strahler (fig. 4.3), on décèle des tendances assez nettes :

- en montagne, les très petits et petits cours d'eau (rangs 1, 2 et 3) sont nettement dominants, avec les très petits cours d'eau très majoritaires dans les moyennes montagnes cristallines (Cévennes),
- les réservoirs biologiques de l'espace méditerranéen (Collines de Provence) concernent plutôt des cours d'eau petits et moyens (rangs 2, 3, 4),
- les secteurs de plaines et piedmonts contiennent plus de cours d'eau moyens et grands (rangs 3, 4, 5 voire 6).

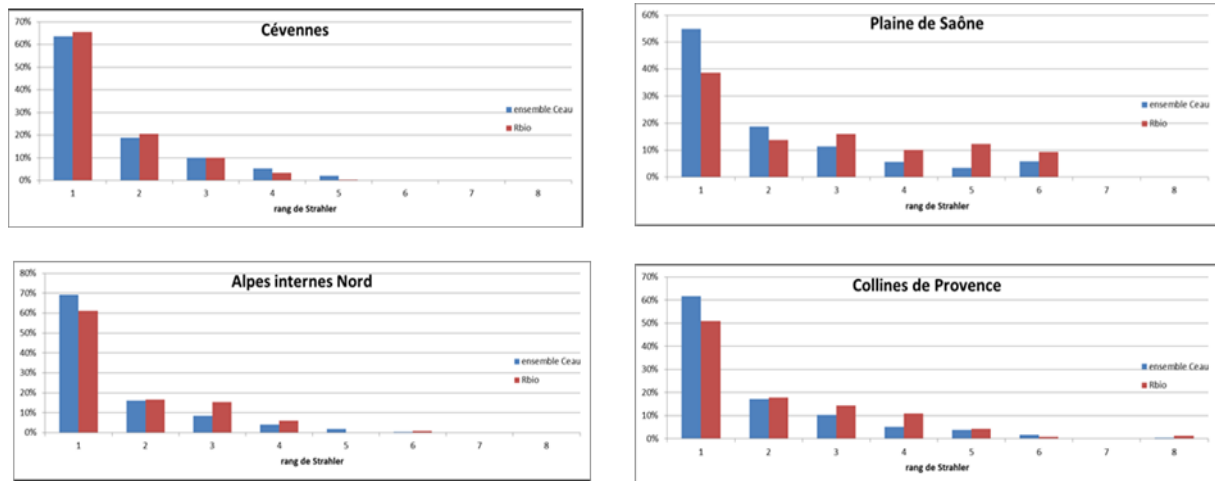


Figure 4.3. Répartition du linéaire de réservoir biologique par rang de Strahler pour quatre hydroécotons. Répartition de l'ensemble du réseau par rang de Strahler (bleu).

4.3 Bilan qualitatif

L'examen de la répartition des espèces ciblées permet de comprendre les logiques à l'origine de l'établissement de la liste. Treize espèces de poissons ont été ciblées, accompagnées de l'Ecrevisse à pieds blancs (*Austropotamobius pallipes*), couvrant des espèces avec des statuts de protection UICN (Union Internationale de Conservation de la Nature) variables allant de la « Préoccupation mineure » pour la Truite fario (*Salmo trutta fario*) au « Danger critique d'extinction » pour l'Apron du Rhône (*Zingel asper*).

Pour les espèces les plus fréquentes dans le bassin, on retrouve une répartition des réservoirs biologiques globalement assez proportionnelle avec leur répartition « naturelle » : la Truite fario avec une préférence pour les cours d'eau de montagne, le Barbeau méridional couvrant la partie Sud du bassin, le Blageon moins représenté dans les Alpes internes... (fig. 4.4).

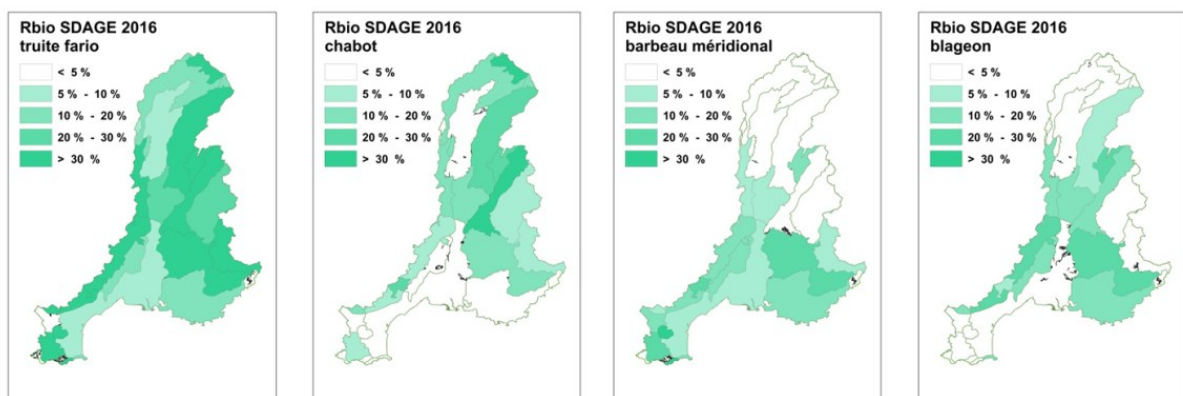


Figure 4.4. Carte de répartition des réservoirs biologiques par espèce ciblée pour la Truite fario (TRF), le Chabot commun (CHA), le Barbeau méridional (BAM) et le Blageon (BLN). Les classes correspondent à la proportion de linéaire de réservoir biologique par rapport au linéaire total de cours d'eau dans une HER donnée.

Les réservoirs biologiques sont plus localisés dans certaines HER pour cinq espèces, plus exigeantes en termes de caractéristiques d'habitat et de type de cours d'eau (fig. 4.5).

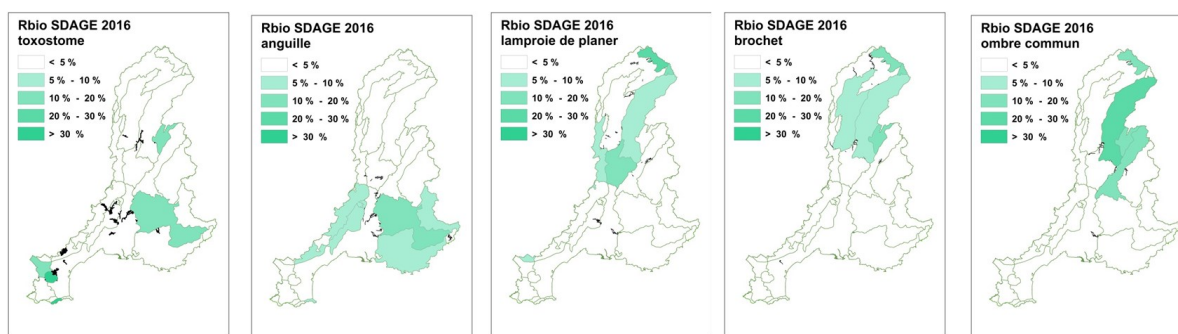


Figure 4.5. Carte de répartition des réservoirs biologiques par espèce ciblée pour le Toxostome (TOX), l'Anguille (ANG), la Lamproie de Planer (LPP), le Brochet (BRO) et l'Ombre commun (OBR). Les classes correspondent à la proportion de linéaire de réservoir biologique par rapport au linéaire total de cours d'eau dans une HER donnée.

Les dernières espèces ne concernent plus que quelques tronçons individualisés en lien avec la rareté de l'espèce considérée, que celle-ci soit en situation de vulnérabilité forte, ou tout simplement plutôt rare dans le bassin (fig. 4.6).

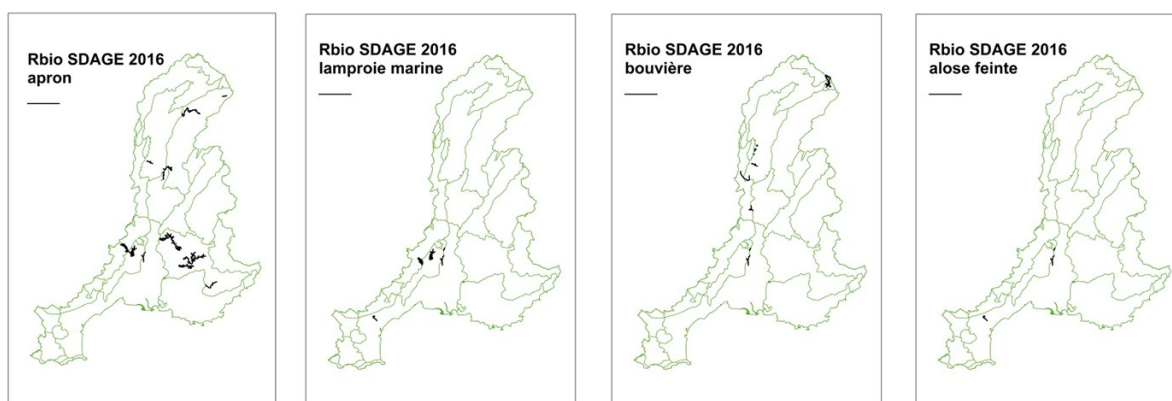


Figure 4.6. Carte des réservoirs biologiques par espèce ciblée pour l'Apron (APR), la Lamproie marine (LPM), la Bouvière (BOU) et l'Alose feinte (ALF).

Le cas de l'Ecrevisse à pieds blancs, bien qu'espèce en danger (statut UICN) faisant l'objet d'une vigilance particulière, concerne un assez grand nombre de réservoirs biologiques (15 % du linéaire total), en deuxième position derrière la Truite fario.

Les assemblages d'espèces ciblées ont une « signature » nettement régionale, ce qui correspond également à la répartition naturelle des espèces :

- une nette prépondérance de la Truite fario dans les Alpes internes et les Pyrénées (69 à 74 % du linéaire des réservoirs biologiques) ;
- l'assemblage Truite, Ecrevisse à pieds blancs, Chabot représente 54 à 78 % des réservoirs biologiques des Préalpes sud et nord et Jura ;

- la Truite et l'Écrevisse à pieds blancs représentent 64 % sur la bordure orientale du massif central (Cévennes) ;
- les réservoirs biologiques des plaines et piedmonts et de la région méditerranéenne concernent un panel plus diversifié d'espèces avec des variations de proportions liées aux préférences géographiques : le Brochet en plaine de Saône vs. l'Anguille en Collines de Provence.

En résumé : i) une logique piscicole pleinement assumée tant dans l'évaluation de la continuité que dans le choix des espèces cibles, ii) une préoccupation de préservation des espaces de qualité existant le plus souvent en tête de bassin, même si des seuils y sont très présents, iii) une logique de maintien et de préservation d'habitats d'espèces relativement rares ou en régression (Brochet, Ombre) voire en situation critique (Apron).

4.4 Les réservoirs biologiques et les pressions anthropiques

4.4.1 Hydro-morphologie

Une analyse rapide des données de pressions hydro-morphologiques disponible dans le cadre de SYRAH-CE (Valette et al., 2012) montre des différences entre l'échantillon des sous-tronçons correspondant aux réservoirs biologiques et l'ensemble du réseau de Rhône Méditerranée. Ces différences sont faibles, quoique significatives (test de Mann-Whitney), au moins pour les indicateurs associés aux pressions s'exerçant sur les berges (taux de végétation 10 m., 30 m., taux d'urbanisation 100 m., taux de franchissement), ce qui permet de constater que ces espaces sont un peu moins sollicités (Tableau 4.1).

Tableau 4.1 - Répartition des quantiles et des valeurs moyenne des indicateurs de pressions SYRAH-CE

indicateur	échantillon	25 %	médiane	75%	moyenne	p
taux de végétation 10 m	réseau hydrogr.	48.8	81.6	100	70.7	< 0.0001
	réservoirs biol.	64.6	91.6	100	78.1	< 0.0001
taux de végétation 30 m	réseau hydrogr.	34.1	73	86.73	59	< 0.0001
	réservoirs biol.	47.8	62	92.6	67.3	< 0.0001
taux urbanisation 100 m	réseau hydrogr.	0	0	0.12	5.5	< 0.0001
	réservoirs biol.	0	0	0	4.1	< 0.0001
taux de franchissement	réseau hydrogr.	0.48	1.04	1.91	1.4	< 0.0001
	réservoirs biol.	0.44	0.92	1.67	1.24	< 0.0001

L'examen des taux d'étagement (densité de seuils pondérés par la pente) montre des répartitions comparables entre les deux échantillons.

Les masses d'eau connectées (intersectées) avec les réservoirs biologiques constituent un sous ensemble des masses d'eau cours d'eau du bassin Rhône Méditerranée.

L'examen des pressions identifiées à l'origine de "risques de non atteinte des objectifs environnementaux" lors de l'Etat des lieux 2014 confirme l'existence d'une différence entre les caractéristiques des réservoirs biologiques et celles de l'ensemble des masses d'eau du bassin (Tableau 4.2).

Tableau 4.2 - Proportion des masses d'eau affectées par une pression hydromorphologique (Etat des lieux 2014)

Risques à l'origine du RNAOE	Continuité	Morphologie	Hydrologie	Prélèvement
ME réservoirs biologiques	446/ 895 50%	329/ 895 37%	328/ 895 37%	202/895 23%
ME de l'ensemble du bassin	1188/ 2633 45%	1261/2633 48%	876/2633 33%	543/2633 21%

Une autre approche consiste à examiner la répartition du nombre de sous-trançons (USRA) en fonction du degré d'altération le plus probable pour les éléments de qualité structure des rives, structure et substrat du lit et profondeur-largeur. On retrouve toujours une tendance des réservoirs biologiques à être moins affectés par des risques d'altération, mais sans différence forte (fig. 4.7).

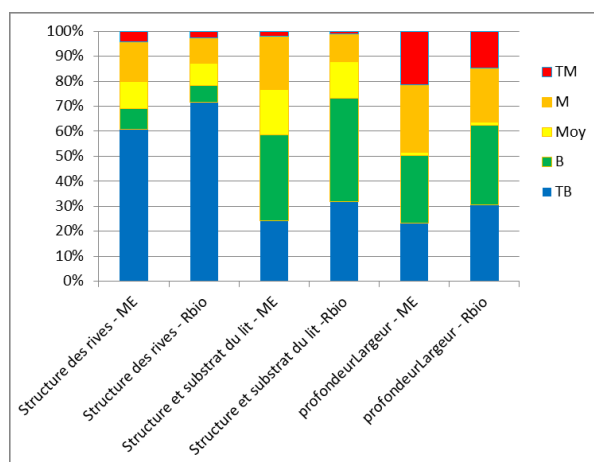


Figure 4.7. Différences de répartition de la classe d'altération la plus probable entre réservoirs biologiques et ensemble du réseau pour la structure des rives, la structure et le substrat du lit et la profondeur-largeur (Syrah_CE, 2017).

4.4.2. Pollutions

On retrouve des proportions comparables de masses d'eau présentant des risques liés aux pressions de pollution ponctuelles, mais nettement inférieures en ce qui concerne les risques liés aux pollutions diffuses en particulier pour les pesticides (Tabl. 4.3).

Tableau 4.3 - Proportion des masses d'eau affectées par une pression de pollution (Etat des lieux 2014)

Risques à l'origine du RNAOE	Ponctuel urbain	Ponctuel substance	Diffus	Diffus nitrate	Diffus pesticide
ME réservoirs biologiques	146/ 895 16%	53/ 895 6%	123/ 895 14%	20/895 2%	100/895 11%
ME de l'ensemble du bassin	497/ 2633 19%	234/2633 9%	666/2633 25%	124/2633 5%	599/2633 23%

4.4.3. Evaluation de l'Etat Ecologique

Par rapport à l'ensemble des Masses d'eau, on constate que celles concernées par des réservoirs biologiques sont proportionnellement plus nombreuses en état Bon, Très Bon (63.2 % vs. 52.2%) avec un nombre moins élevé de masses d'eau d'état Moyen (26.2 % vs. 29.3 %) et d'état Médiocre, Mauvais (10.4 % vs. 18.3 %).

L'échelle d'évaluation de l'Etat Ecologique et des pressions est différente de celle des réservoirs, il convient donc de rester prudent sur ces résultats qui peuvent gommer des réalités locales plus en lien avec la nature du réservoir.

De manière logique, les pressions s'exerçant sur les milieux aquatiques sont systématiquement moins élevées sur les espaces désignés en réservoirs biologiques, avec des différences qui restent globalement faibles par rapport à l'ensemble du réseau Il convient de rappeler que ces pressions permettent, au moins partiellement, les fonctions écologiques qui ont motivé l'identification du réservoir.

5. Analyse de la structure et de la géographie du réseau des réservoirs biologiques définis par le SDAGE (données et modèles construits pour l'expertise)

5.1. Approche méthodologique générale

Afin de caractériser la structure et la géographie des réservoirs biologiques du bassin Rhône-Méditerranée, nous avons choisi de nous appuyer sur les données hydrobiologiques issues des réseaux de suivi nationaux, qui offrent une bonne couverture spatiale du bassin avec un maillage relativement dense. Le réseau actuel des réservoirs biologiques ayant été établi d'après une expertise « piscicole » et une grande partie de ce réseau ciblant tout ou partie du cycle biologique de la Truite fario (voir

partie 4), nous avons également choisi de nous focaliser dans un premier temps sur cette espèce afin de développer et consolider une démarche méthodologique applicable ensuite à d'autres espèces de poissons, à des taxons de macroinvertébrés et/ou à des métriques synthétiques d'intérêt (par exemple la richesse taxonomique).

La première étape de cette démarche consiste à définir la niche écologique de l'espèce, analysée ici à l'aune des différents facteurs hydroclimatiques, géographiques, hydrographiques et anthropiques. L'approche choisie consiste à faire le lien entre l'aire de distribution de l'espèce observée à l'échelle du bassin Rhône-Méditerranée et des variables environnementales telles que la température, l'altitude, la distance à la source ou l'urbanisation (voir partie 3 sur les variables d'intérêt). Cette étape permet ensuite de représenter des projections d'aires de distribution attendues pour des scénarios donnés d'évolution du climat, de l'occupation du sol, ou de tout autre déterminant ayant un effet significatif sur la répartition actuelle de l'espèce.

La seconde étape a consisté ensuite à confronter le réseau des réservoirs biologiques à une ou plusieurs distributions (actuelle ou futures) afin d'évaluer leur niveau de recouvrement à l'aide d'une approche dite de « priorisation spatiale ».

La dernière étape procède quant à elle d'un changement d'échelle, pour lequel on s'appuiera sur un modèle « général » tel que défini lors des étapes précédentes afin d'identifier localement, à l'échelle du bassin versant (sous bassins du SDAGE par exemple), des écarts potentiels à ce référentiel, et de tenter ensuite de les interpréter à l'aide de variables plus pertinentes à cette échelle de travail, comme l'occupation du sol, les altérations hydromorphologiques, les afférences de nappes souterraines, la présence de seuils, la fragmentation de la ripisylve, etc. Pour finir, lorsque c'est possible, cette étape peut avantageusement bénéficier de jeux de données complémentaires de ceux issus des réseaux nationaux, collectés auprès des structures locales de gestion (syndicats, fédérations, conseils généraux ou autres) pour affiner les interprétations des réponses observées à l'échelle du bassin versant.

5.2. Caractérisation du réseau des réservoirs biologiques ciblant la Truite fario

5.2.1. Données utilisées

Suivant l'approche décrite ci-avant, des relevés d'abondance des espèces de poissons ont été compilées sur 640 sites issus des réseaux de suivi nationaux (RCS, RCR et RCO) sur le bassin Rhône-Méditerranée au cours la décennie 2004-2013 (fig. 5.1). Le jeu de données représente un ensemble de 2235 relevés à partir desquels une valeur moyenne de densité (ind. ha^{-1}) de la Truite fario a été calculée pour chacun des sites. On vérifie ainsi que les fortes valeurs se distribuent principalement autour des Alpes, des Préalpes et du Jura, des bordures orientales des Pyrénées et du Massif Central et de la bordure méridionale des Vosges (fig. 5.1).

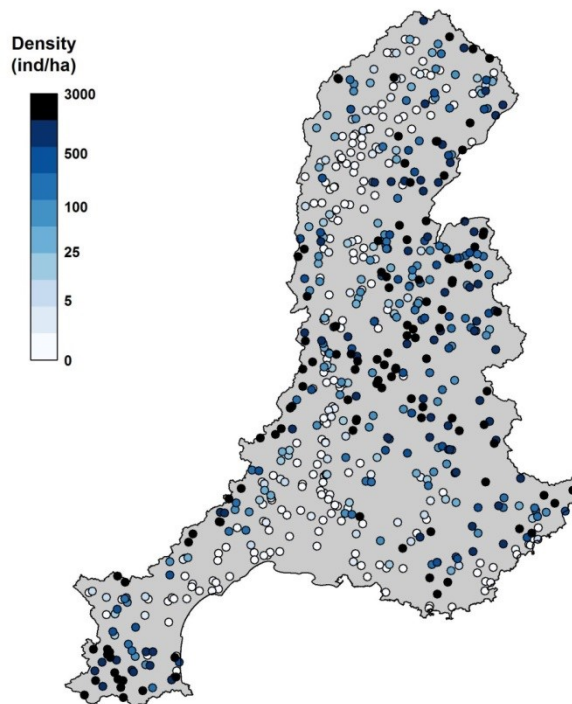


Figure 5.1. Densité de la Truite fario observée sur les 640 sites issus des réseaux de suivi nationaux.

Différentes variables environnementales ont ensuite été sélectionnées et définies pour l'ensemble des 640 sites afin de décrire la « niche » de la truite à l'échelle du bassin RM. Elles concernent :

- le climat (données Safran Météo-France) : température de l'air moyenne du trimestre le plus chaud, saisonnalité intra-annuelle de la température de l'air (définie comme l'écart-type x 100), cumul de précipitations du trimestre le plus humide, saisonnalité intra-annuelle des précipitations (définie comme le coefficient de variation) ;
- la géo-hydrographie (données MNT IGN et BD Carthage) : altitude, distance à la source, surface du bassin versant, pente du lit mineur, pente de la vallée ;
- l'hydrologie (données Syrah_CE et Snelder et al. 2013) : puissance spécifique, puissance de vallée, probabilité d'intermittence ;
- l'occupation du sol (données Corine Land Cover) : agriculture, urbanisation.

5.2.2. Effet relatif des variables environnementales

L'effet des variables environnementales sur la densité de la truite est évalué à l'aide d'un modèle statistique de distribution d'espèce de type « modèle additif généralisé » (voir par exemple Buisson et al. (2008) pour les détails méthodologiques). On commence par définir autant de modèles qu'il existe de combinaisons possibles des différentes variables environnementales citées précédemment. On précisera que pour chaque combinaison testée, les variables non climatiques sont préalablement décorrélatées des variables climatiques lorsque cela est nécessaire. Le meilleur modèle est ensuite sélectionné sur la base du pourcentage de variance expliquée (coefficient R^2) et de la significativité de l'ensemble des variables explicatives. Dans le cas de la truite, le meilleur modèle se

trouve être celui qui s'exprime en fonction des quatre variables climatiques, de la distance à la source et de l'altitude. Ce modèle permet d'expliquer environ 55% des variations de densité de la truite observées sur les 640 sites. L'effet individuel de la température du trimestre le plus chaud explique à lui seul près de 30% de la variabilité. Il est complété par celui des précipitations du trimestre le plus humide et celui, joint, des variables topographiques (altitude et distance à la source), à hauteur de 10% chacun. Les variables relatives à la saisonnalité climatique ont un effet plus marginal bien que significatif.

A ce stade de l'analyse, les résultats mettent donc en évidence une structuration très importante des populations de Truite fario sur le bassin RM par quatre grands déterminants que sont les températures extrêmes chaudes, la quantité de précipitations en période humide, la distance à la source et l'altitude. Le fait que ces quatre facteurs, parmi quatorze testés, expliquent à eux seuls la moitié des variations de densité de l'espèce sur plus de 600 sites est à mettre en regard des forts contrastes topographiques et climatiques qui caractérisent le bassin.

Par ailleurs, il est intéressant de noter que la réponse aux températures chaudes se présente sous la forme d'une courbe en cloche avec des densités maximales autour de 14-15°C puis une diminution rapide des valeurs observées au-delà de 15-16°C (fig. 5.2). Des sites actuellement considérés comme thermiquement favorables, c'est-à-dire présentant des densités importantes de truite (cadres supérieurs, fig. 5.2), pourraient donc être affectés plus ou moins sévèrement par une élévation de température selon leur positionnement de part et d'autre de cette cloche. Grossièrement, on peut distinguer (i) des sites à risque faible, pour lesquels la température moyenne du trimestre le plus chaud est inférieure à 14-15°C (partie de courbe en bleu, fig. 5.2), qui seraient peu affectés voire légèrement favorisés par un réchauffement modéré, et (ii) des sites à risque fort, avec des températures estivales plus importantes, qui pourraient changer de statut pour la truite et seraient affectés proportionnellement à l'élévation de température (partie de courbe en rouge, fig. 5.2). Géographiquement, l'extrapolation de ce classement à l'ensemble du réseau hydrographique montre clairement que les cours d'eau ou parties de cours d'eau « à risque » sont distribués sur les secteurs actuellement favorables de plaine et de moyenne montagne, à savoir les Préalpes, le Jura, les Vosges, le Massif Central et le bas des Pyrénées orientales (fig. 5.3). Seules les parties hautes des Alpes, des Pyrénées et, dans une moindre mesure, du Massif Central présentent des cours d'eau où le risque est limité (fig. 5.3).

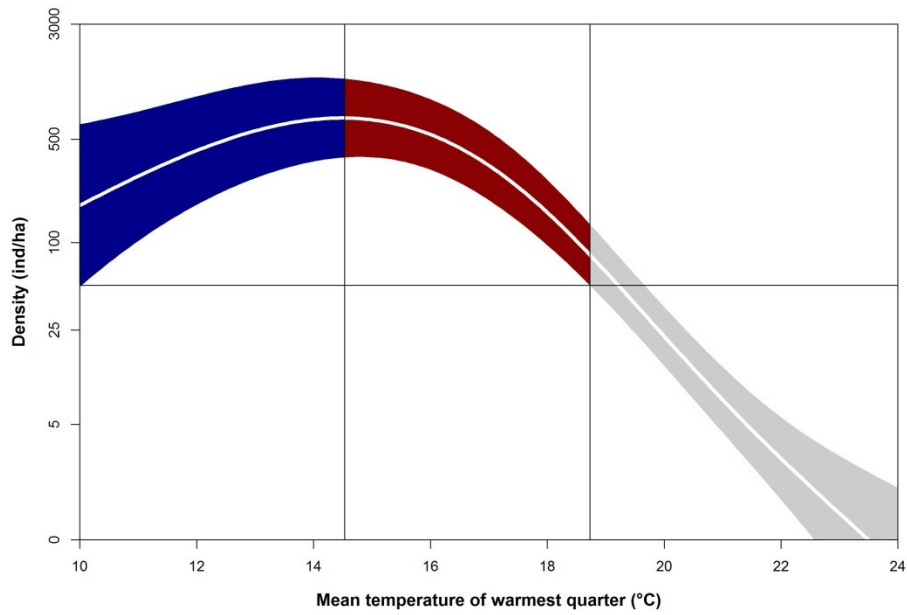


Figure 5.2. Relation entre densité de la truite et température de l'air moyenne du trimestre le plus chaud. Les couleurs et cadrans correspondent à un découpage approximatif de part et d'autre du sommet de la courbe en cloche.

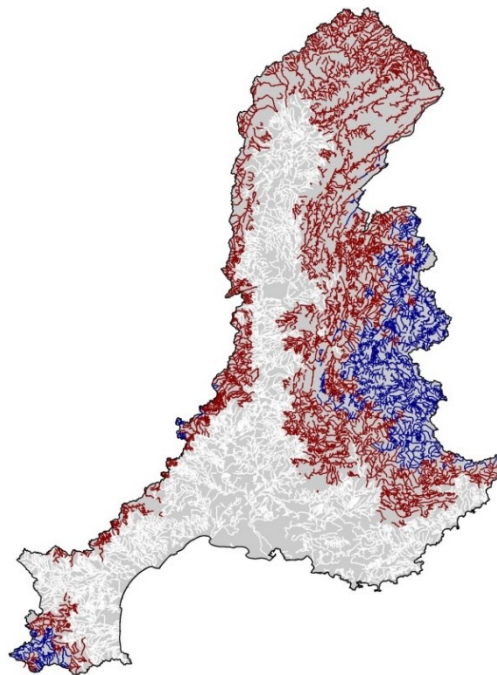


Figure 5.3. Carte des températures de l'air moyenne du trimestre le plus chaud. Projection sur le réseau hydrographique des tronçons de cours d'eau "à risque" (en bleu, risque faible ; en rouge, risque fort ; en blanc, conditions défavorables)

5.2.3. Autocorrélations spatiales

Considérant qu'une partie du signal non capté par le modèle de distribution pouvait être liée à des facteurs abiotiques non considérés ici ainsi qu'à des facteurs biologiques intrinsèques, en particulier la dispersion, nous nous sommes intéressés plus précisément à la part de variabilité (45%) non expliquée par les déterminants environnementaux (résidus). En effet, on peut s'attendre à ce que la probabilité de présence de la truite sur un site donné soit d'autant plus grande que l'espèce est présente sur un site proche, en raison de conditions environnementales similaires et/ou du déplacement d'individus. Un krigeage⁸ ordinaire a donc été appliqué sur les résidus du modèle de distribution afin de voir s'il existait ou non un lien entre corrélation et distance entre sites. Des outils permettant de faire la distinction entre distance euclidienne (ligne droite) et distance hydrologique (le long du cours d'eau) ont été utilisés. Sans entrer dans les considérations techniques et statistiques liées à ces outils, on retiendra que la prise en compte des corrélations spatiales permet d'expliquer environ 13% de la variabilité présente au sein des résidus du modèle de distribution (soit 6% de la variabilité totale de la densité).

5.2.4. Distribution actuelle de la Truite fario à l'échelle du bassin Rhône-Méditerranée

L'intégration simultanée d'une composante abiotique décrivant l'habitat favorable de la truite et d'une composante spatiale représentant sa dissémination et l'effet de déterminants « cachés » conduit à un modèle final qui explique plus de 60% des variations de densité de l'espèce à l'échelle du bassin RM. Ce résultat significatif offre la possibilité d'extrapoler des valeurs attendues de densités de la truite fario à l'ensemble du réseau hydrographique du bassin, découpé en tronçons (environ 22000) pour lesquels on aura extrait les valeurs pour les différents facteurs explicatifs (températures, précipitations, distance à la source et altitude) et défini les distances euclidiennes et hydrologiques nécessaires à l'interpolation des corrélations spatiales résiduelles (fig. 5.4).

⁸ Le krigeage est, en géostatistique, la méthode d'estimation linéaire garantissant le minimum de variance. Le krigeage réalise l'interpolation spatiale d'une variable régionalisée par calcul de l'espérance mathématique d'une variable aléatoire, utilisant l'interprétation et la modélisation du variogramme expérimental.

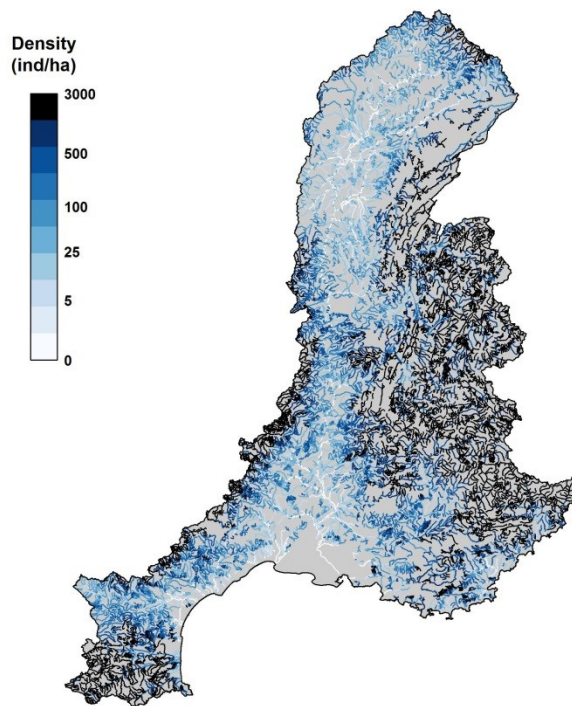


Figure 5.4. Valeurs attendues de densité de la Truite fario sur le réseau hydrographique Rhône-Méditerranée pour la période actuelle.

5.2.5. Distribution future de la Truite fario sous scénario de changement climatique

De la même manière, nous nous sommes appuyés sur les prédictions de température et précipitations issues des simulations atmosphériques du projet EURO-CORDEX pour extraire les valeurs des quatre variables climatiques sur chacun des 22000 tronçons à des horizons proche (décennie 2019-2028), moyen (décennie 2044-2053) et lointain (décennie 2069-2078), selon deux scénarios de changement climatique, un considéré comme optimiste (RCP4.5, émissions stables de gaz à effet de serre, GES), l'autre comme pessimiste (RCP8.5, émissions en constante augmentation). Les simulations de six modèles climatiques différents ont été extraites pour chaque couple horizon-scénario. Les valeurs de densités de la truite attendues (moyennes et écart-types) pour ces différentes simulations sont ensuite projetées à l'aide du modèle de distribution décrit précédemment (fig. 5.5 et 5.6).

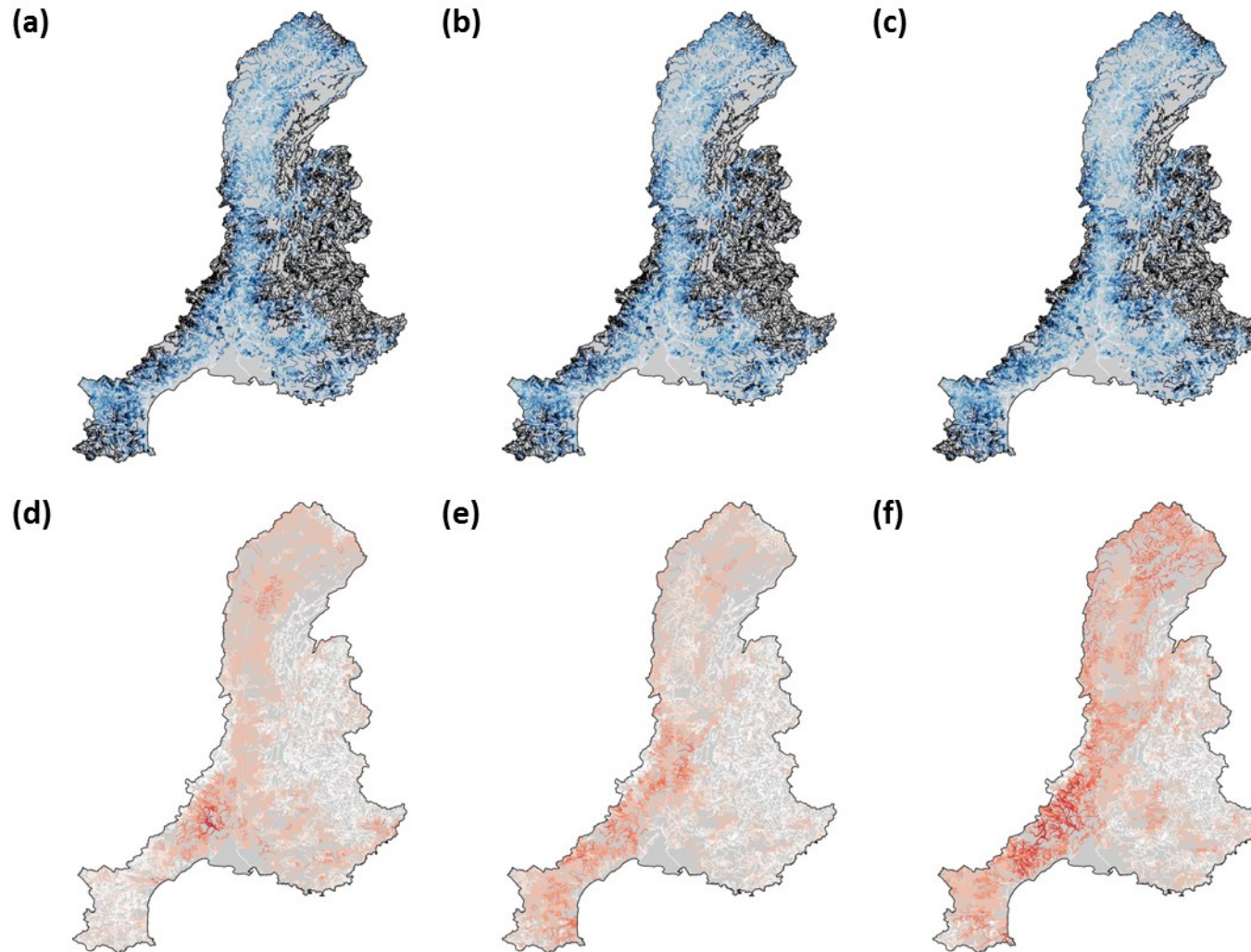


Figure 5.5. Valeurs attendues de densité de la Truite fario pour les trois horizons dans le cas du scénario RCP4.5. (émissions stables de GES) : a) horizon proche (2019-2028), b) horizon moyen (2044-2053), c) horizon lointain (2069 – 2078). Ecartes types des résultats : d) horizon proche (2019-2028), e) horizon moyen (2044-2053), f) horizon lointain (2069 – 2078).

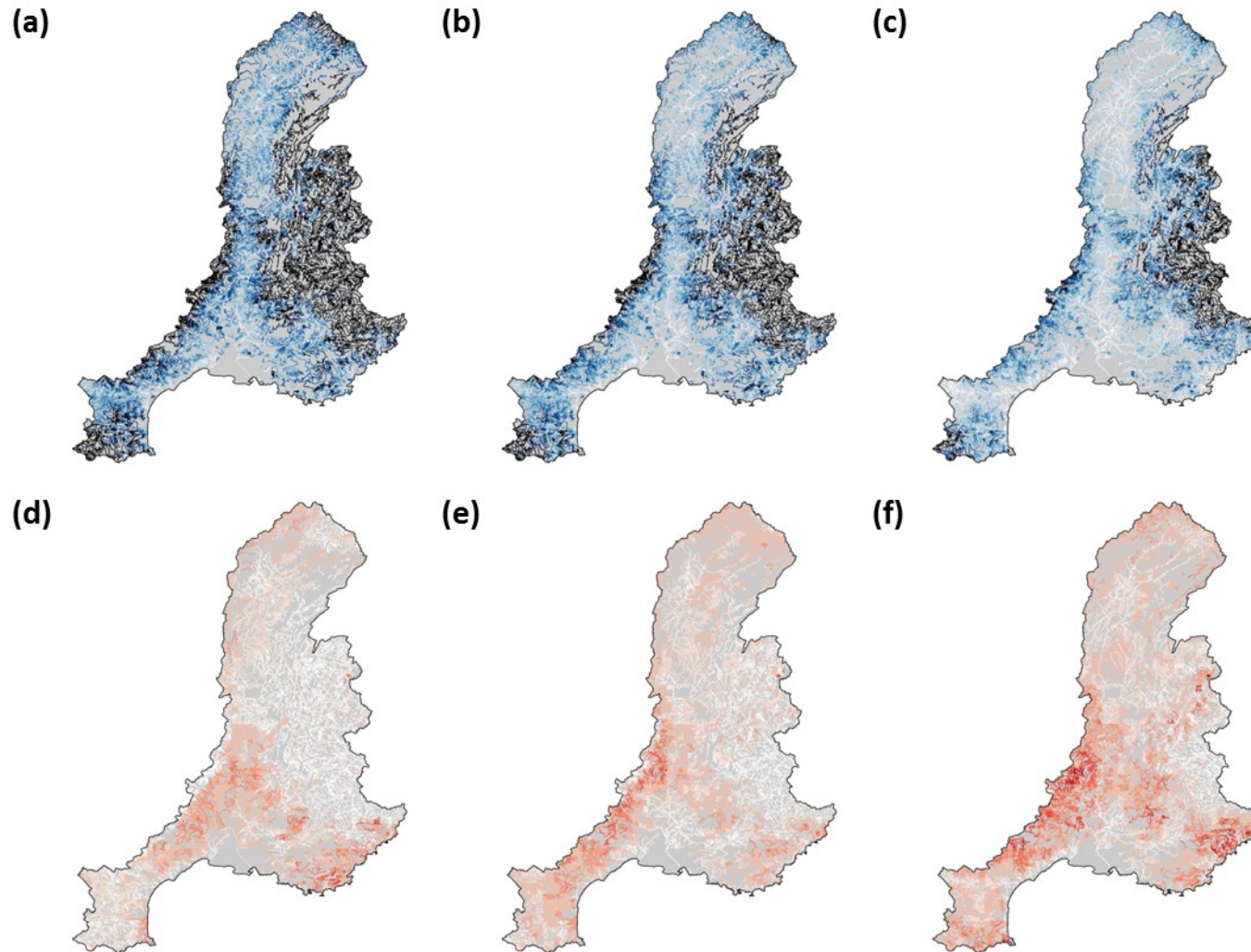


Figure 5.6. Valeurs attendues de densité de la Truite fario pour les trois horizons dans le cas du scénario RCP8.5 (émissions de GES en constante augmentation) : a) horizon proche (2019-2028), b) horizon moyen (2044-2053), c) horizon lointain (2069 – 2078). Ecartis types des résultats : d) horizon proche (2019-2028), e) horizon moyen (2044-2053), f) horizon lointain (2069 – 2078).

Les valeurs de densité attendues avec le scénario RCP4.5 (émissions stables de GES) montrent une légère augmentation de la couverture spatiale pour l'horizon proche, et peu de changements pour les horizons moyen et lointain. Une plus grande variabilité (traduite par l'écart type des résultats) est visible en secteur périphérique (densité moyenne à faible de la truite), limitée sur le secteur des Cévennes, pour l'horizon proche, et s'étendant à la bordure orientale du massif Central et l'amont du bassin de la Saône pour les horizons moyen et lointain (Figure 5.5).

Les valeurs de densité attendues avec le scénario RCP8.5 (émissions de GES en constante augmentation) montrent une réduction progressive de l'aire de répartition de la truite qui se trouve ainsi limitée à l'horizon lointain aux parties hautes des massif montagneux (Alpes Centrales, Pyrénées et Massif Central) avec une quasi disparition dans la bordure orientale du Massif Central et les Préalpes du Sud. La variabilité est aussi marquée sur la bordure orientale du Massif Central, tout en affectant également les cours d'eau des Préalpes du Sud et du Nord aux horizons moyen et lointain (Figure 5.6).

Une représentation plus synthétique sous forme d'indice peut être proposée en agrégeant à l'échelle du bassin Rhône Méditerranée la « niche favorable » pour la Truite fario qui prend en compte les linéaires de cours d'eau, pondérés par les densités prédites. L'indice proposé, le Species Range Change (SRC) serait le ratio entre changement de conditions favorables et condition favorable initiale. Pour les deux scénarios retenus, on constate une légère augmentation pour l'horizon proche (les régions les plus froides seraient colonisées par l'espèce), puis une décroissance de l'indice, nettement plus rapide pour le scénario pessimiste (RCP 8.5) (Figure 5.7)

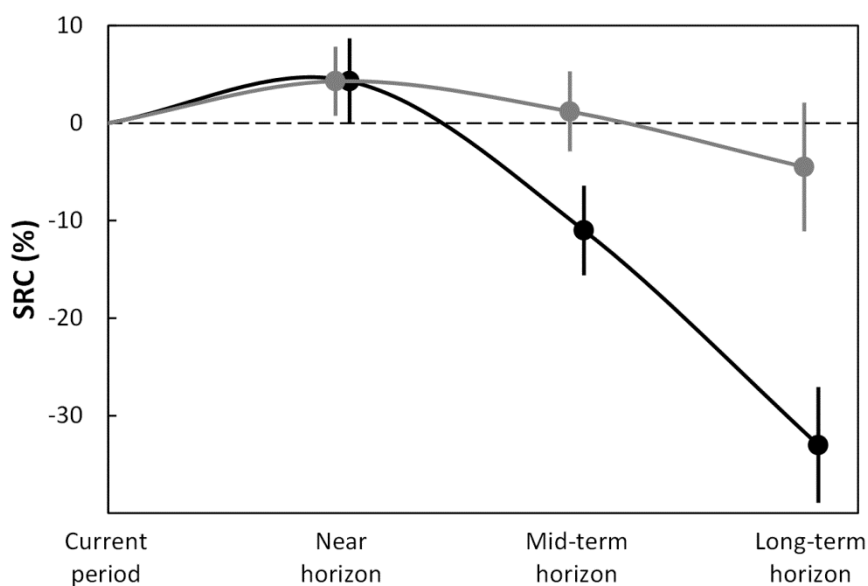


Figure 5.7. Species Range Change (SRC) : indice synthétique exprimant la variation de la représentativité des conditions favorables à l'échelle du bassin Rhône Méditerranée. La courbe grise correspond au scénario RCP 4.5, la courbe noire au scénario RCP 8.5.

Le modèle de distribution de densité de la Truite fario montre une décroissance sur les horizons moyen et lointain, tendancielle pour le scénario stable d'émissions de GES (RCP4.5), fortement aggravée pour le scénario d'émissions en constante augmentation (RCP8.5), à l'échelle du bassin Rhône Méditerranée. Les secteurs les plus affectés sont ceux situés en périphérie des régions montagneuses : Alpes Centrales, Pyrénées et Massif Central.

5.2.6. Réseaux prioritaires et réservoirs biologiques

Méthodologie

A partir des données spatiales disponibles (milieux et biologie), il est possible d'envisager de prioriser les espaces (ici des tronçons de cours d'eau) en fonction de leur importance en terme de qualité et de connectivité pour la truite fario ou les autres espèces/communautés ciblées. Le logiciel Zonation⁹ développé dans le cadre d'un projet européen par l'Université d'Helsinki a été conçu pour répondre à ce type de problématique en permettant de prendre en compte les paramètres liés à l'écologie (espèces ou écosystèmes ciblés), l'habitat, dans un environnement de contraintes spatiales (propriétés privées, gestion de l'espace) (Figure 5.8).

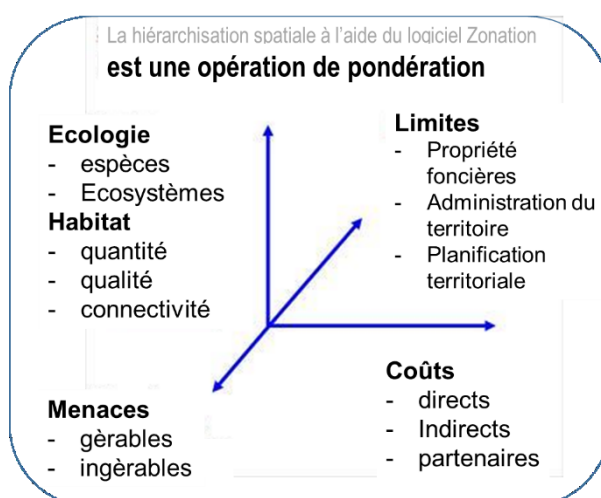


Figure 5.8. Logiciel Zonation. Principes et objectifs

Ce logiciel permet d'identifier un zonage optimal en fonction des facteurs retenus, l'algorithme procédant par itération successive en conservant les espaces les plus favorables tout en minimisant la perte marginale de valeur et en tenant compte des besoins de connectivité. Les auteurs considèrent que les résultats sont utilisables pour définir des priorités en terme de conservation, mais également identifier les secteurs où l'activité humaine causerait le moins de dommages à l'enjeu écologique ciblé. La version V4 utilisée est compatible avec des logiciels de SIG courants et peut intégrer les résultats de modélisation statistique.

Le logiciel Zonation V4 a donc été utilisé dans un premier temps afin de définir un réseau "optimal" (en fonction des informations disponibles et des modélisations effectuées au préalable) que nous appellerons par la suite réseau "analytique". Ce **réseau « analytique »** est donc mis en perspective par rapport au réseau initial de réservoirs biologiques dit **réseau « expert »** afin d'identifier les potentiels écarts, et les possibilités d'évolution de ce dernier.

⁹https://www.syke.fi/en-US/Research_Development/Nature/Specialist_work/Zonation_in_Finland/Zonation_software

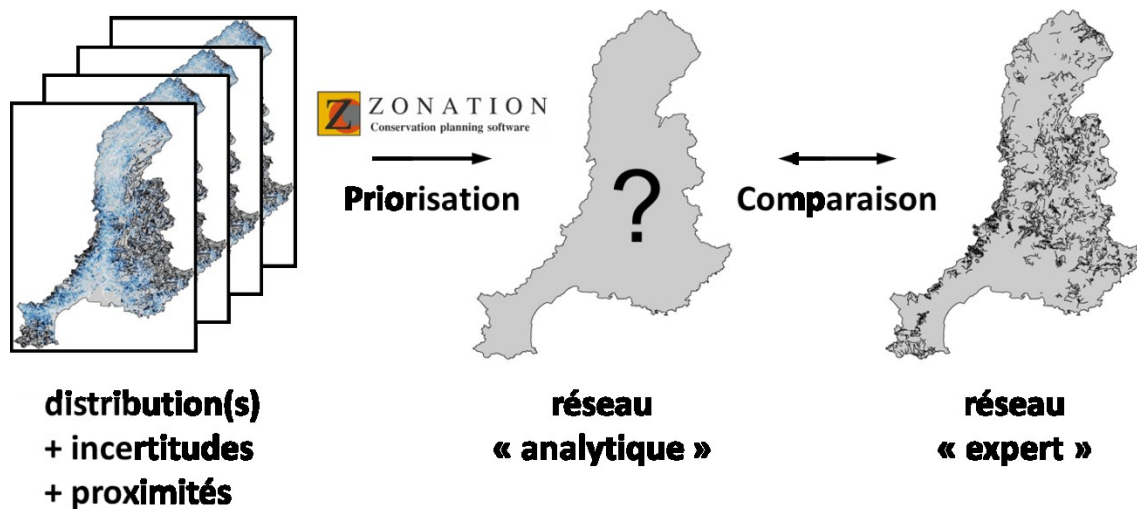


Figure 5.9. Principe général de l'approche de priorisation spatiale pour l'identification des réseaux prioritaires analytiques et la comparaison avec le réseau expert existant des réservoirs biologiques.

Application au modèle de distribution actuel de la Truite fario

En s'appuyant uniquement sur les densités prédites par le modèle de distribution pour la période présente, et sans prendre en compte d'éventuels effets de proximité, on obtient les résultats suivants exprimés sous la forme de courbes de performance. Ces courbes de performance représentent la valeur de l'espace protégé vis-à-vis de l'objectif ciblé (exprimée par la densité de truites modélisée) en fonction de la quantité d'espace protégée (exprimée en proportion de longueur du réseau hydrographique sous protection).

On constate une différence entre ces courbes avec un écart de performance à couverture spatiale équivalente entre un réseau optimal (48%, fig. 5.10.a) et le réseau des réservoirs biologiques (40%, fig. 5.10.b) pour une proportion de longueurs de cours d'eau de 34 % environ de réseau hydrographique sous protection (proportion de tronçons du réseau actuel de réservoirs biologiques).

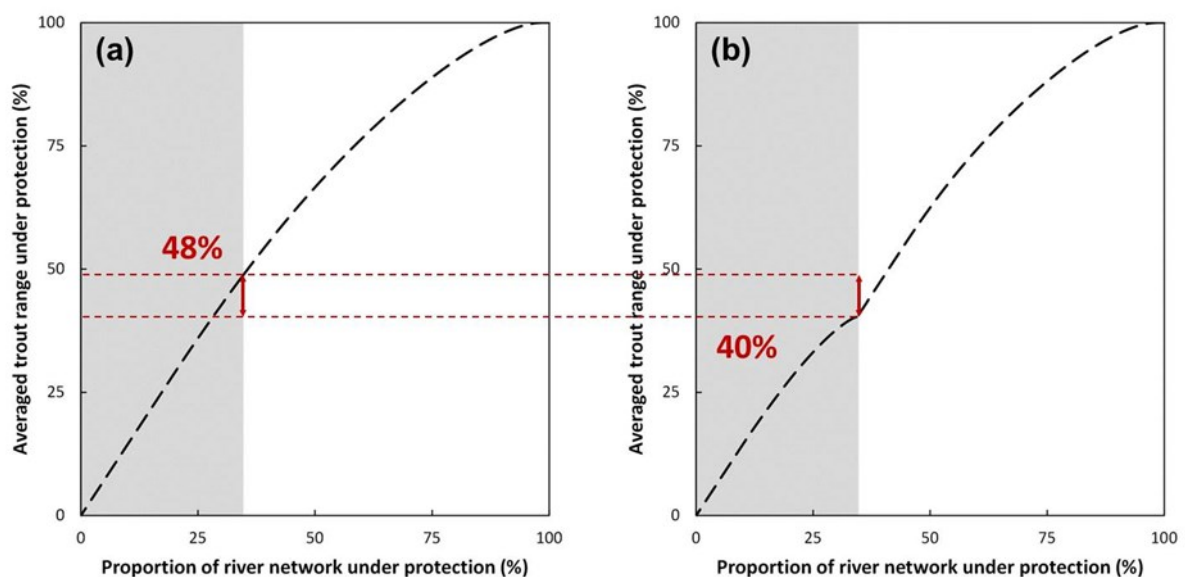


Figure 5.10. Courbes de performance (a) pour un réseau prioritaire optimal (analytique) et (b) pour le réseau des réservoirs biologiques (expert).

Les tronçons de cours d'eau proposés sous protection ne sont pas les mêmes selon leur mode de définition, il est donc également important de comparer et d'analyser leur répartition spatiale. Il apparaît que, dans le cas de la Truite fario pour les densités actuelles, le niveau de recouvrement entre un réseau analytique et le réseau expert est de 50% (fig. 5.11). On constate que les espaces ciblés dans le réseau expert qui ne sont pas pris en compte par la procédure analytique correspondent à des secteurs géographiques situés plus en périphérie de la zone de répartition principale de la truite : altitudes limitées, plus faibles pentes, températures moins fraîches. Ce résultat apparaît logique dans la mesure où l'analyse des experts tenait compte de caractéristiques locales non forcément prises en compte par les paramètres généraux d'entrée utilisés par la procédure analytique.

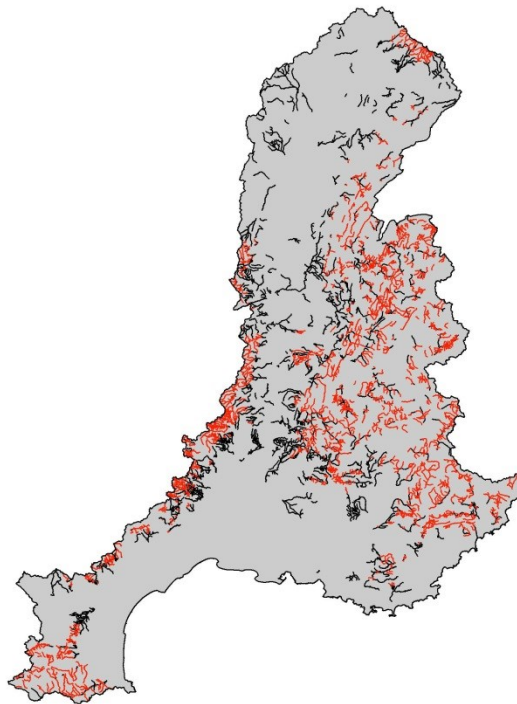


Figure 5.11. Niveau de recouvrement entre un réseau prioritaire optimal (analytique) et le réseau des réservoirs biologiques (expert) : en rouge, tronçons communs aux deux réseaux, en noir, réservoirs biologiques non prioritaires d'après l'analyse.

Application aux modèles de distribution dans différentes configurations climatiques

Cette approche a été répétée pour 140 configurations qui prennent en compte (i) les prédictions futures selon les deux scénarios de changement climatique (soit six modèles par scénario sur trois horizons), (ii) leurs incertitudes à travers des pondérations variables, et (iii) la prise en compte des effets de proximité (configuration du réseau, fragmentation). L'analyse des écarts de performance pour une couverture de protection équivalente (fig. 5.12) entre des réseaux prioritaires optimaux et le réseau des réservoirs biologiques permet de constater un écart légèrement supérieur à 10 % (pour les médianes).

Pour examiner les écarts en terme de niveau de recouvrement, une relation entre le nombre minimal de fois où des tronçons sont considérés prioritaires parmi les 140 réseaux optimaux et la proportion cumulée du réseau des réservoirs biologiques représentée par ces tronçons a été établie (fig. 5.13).

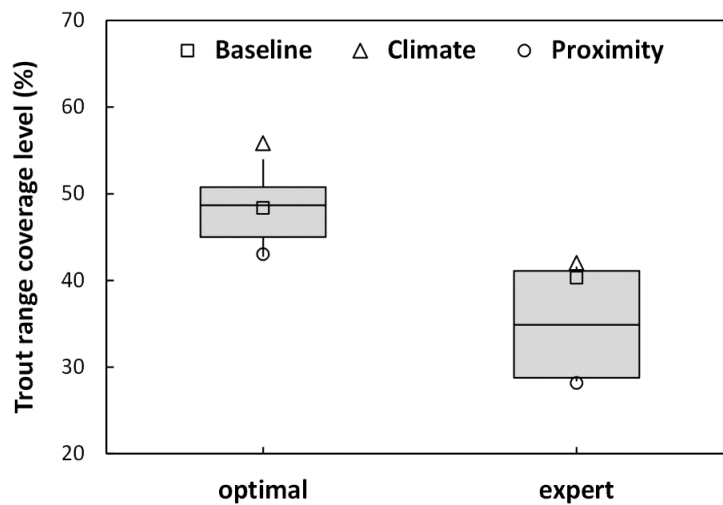


Figure 5.12. Boxplots des niveaux de performance obtenus, à couverture spatiale équivalente, pour les réseaux prioritaires analytiques et le réseau des réservoirs biologiques dans les 140 configurations.

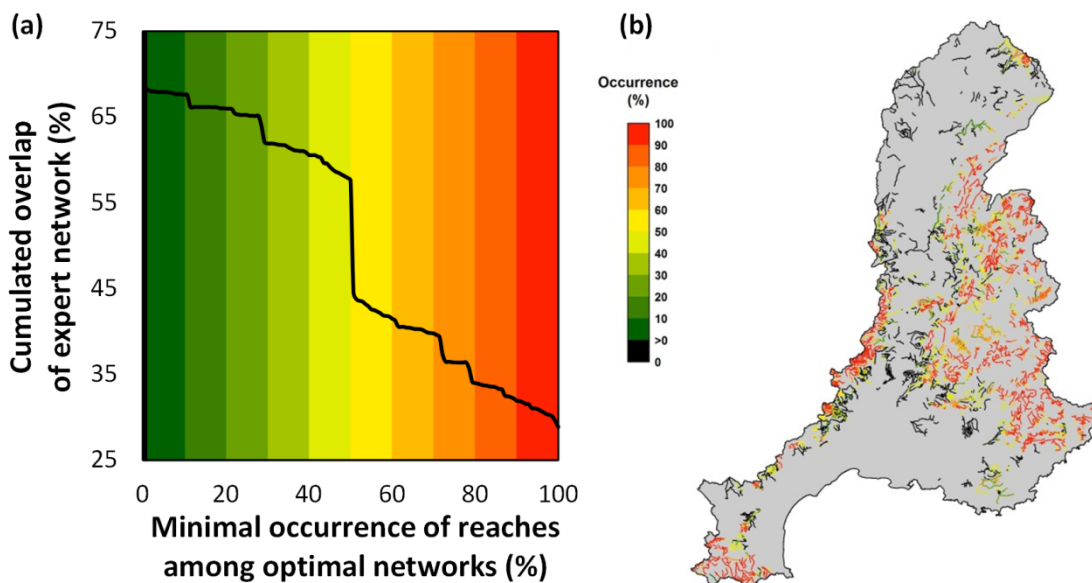


Figure 5.13. Niveau de recouvrement entre des réseaux prioritaires optimaux (analytiques) et le réseau des réservoirs biologiques (expert). (a) Relation entre le nombre minimal de fois où des tronçons sont considérés prioritaires parmi les 140 réseaux optimaux et la proportion cumulée du réseau des réservoirs biologiques représentée par ces tronçons. (b) Cartographie des tronçons du réseau des réservoirs biologiques d'après leur occurrence au sein des réseaux optimaux selon la même échelle de couleurs.

On constate que plus de 25% de tronçons du réseau expert (RBio) ressortent dans 100% des réseaux analytiques). Si le tronçon est retenu dans l'une des 140 configurations, il a presque 70 % de chances de faire partie du réseau expert. On peut observer par ailleurs que pour 50 % d'occurrence dans les

différentes configurations du réseau optimal, les proportions de recouvrement du réseau expert varient fortement passant de 60 % à 45 % environ (fig. 5.13.a).

La répartition de ces occurrences d'appartenance au réseau optimal sur le réseau de réservoirs biologiques (réseau expert) est fortement structurée spatialement : le noyau dur (80-100%) est clairement situé dans les massifs montagneux (Alpes, Préalpes, Pyrénées, Massif central), tandis que les plus faibles occurrences, voire les absences de superposition se retrouvent dans les cours d'eau de collines et de plaines.

En se limitant au cas de l'espèce Truite fario, et en utilisant un logiciel de hiérarchisation de la zonation spatiale pour identifier les espaces prioritaires appliqué au réseau hydrographique, il apparaît que 50 % du réseau actuel de réservoirs biologiques est commun avec un réseau optimal théorique basé sur les densités actuelles, ce qui est remarquable en soit compte tenu des différences de méthodes utilisées pour leur identification. Les principales différences correspondent à des situations locales non intégrées par le modèle de distribution. L'application aux différentes configurations climatiques en intégrant également la proximité permet de constater que le "noyau dur" de réseau optimisé (80-100 % d'occurrence selon les configurations) correspond à 30 % environ du réseau de réservoirs biologiques et se situe dans les massifs montagneux ; à l'inverse, les occurrence les plus faibles correspondent à des secteurs plus marginaux en terme de répartition pour la truite : plaines et collines, correspondant probablement à des caractéristiques locales peu ou pas traduites par les modèles, mais prises en compte par les experts.

5.2.7. Déclinaison des modèles généraux à l'échelle des sous-bassins du SDAGE

Si cette comparaison réalisée à l'échelle du bassin du Rhône et des côtiers méditerranéens permet d'entrevoir des principes généraux, il s'avère intéressant de "descendre" à grain plus fin pour examiner à l'échelle des tronçons, les résultats exposés ci-dessus, soit dans un objectif de compréhension du réseau actuel de réservoirs biologiques, soit, de manière plus pragmatique, pour apporter des éléments complémentaires d'information aux échelons locaux de gestion des cours d'eau.

Pour atteindre cet objectif, une routine sous le logiciel R a été développée permettant pour chaque sous bassin versant du SDAGE Rhône Méditerranée de produire des cartes intégrant le réseau de réservoirs biologiques actuels et les résultats de hiérarchisation obtenus avec le logiciel Zonation4.

Cas du bassin du Guiers

Les sorties cartographiques produites par la routine R correspondent aux modalités suivantes :

- carte des tronçons inclus dans le réseau des réservoirs biologiques actuel,
- carte des valeurs d'occurrence d'appartenance aux réseaux analytiques des tronçons du réseau des réservoirs biologiques,
- carte des valeurs d'occurrence d'appartenance aux réseaux analytiques des tronçons situés hors du réseau des réservoirs biologiques,
- carte des tronçons potentiellement intéressants pour compléter le réseau des réservoirs biologiques. Ces tronçons sont identifiés en fonction de la densité de truite prédite par le modèle de distribution actuel.

Dans cet exemple, on constate la forte présence relative du réseau de réservoirs biologiques (fig. 5.14.a), explicable par la situation de ce bassin qui prend sa source dans le massif de la Chartreuse (Préalpes du Nord) et recouvre un avant pays de collines à pressions limitées. Les éléments relatifs à l'environnement de ce sous bassin sont développés dans le chapitre 6. Les valeurs d'occurrence d'appartenance aux réseaux analytiques sont globalement fortes (> 80 %) hormis pour les axes principaux (Guiers vif, Guiers mort) et leurs affluents en dehors du secteur montagneux (fig. 5.14.b). Deux affluents de l'émissaire principal (le Guiers) ne sont pas retenus dans les réseaux analytiques.

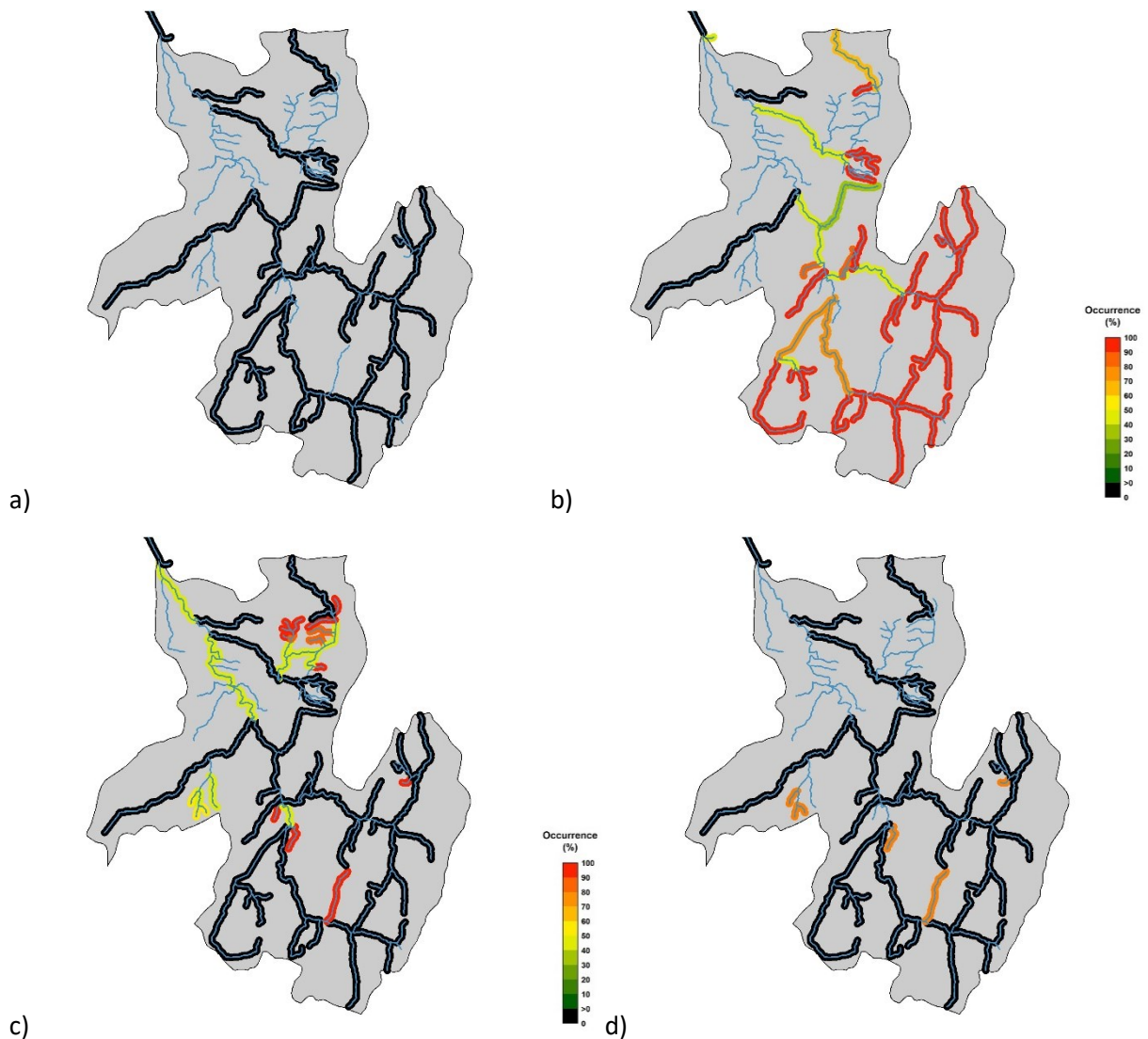


Figure 5.14. Réservoirs biologiques ("truite") dans le sous-bassin "Guiers-Aiguebelette" du SDAGE Rhône Méditerranée a) Réservoirs biologiques (en noir) b) occurrence du réseau analytique sur tronçons Rbio (gradient d'occurrence parmi les 140 réseaux analytiques, voir Fig. 5.13) c) occurrence du réseau analytique sur tronçons hors Rbio (gradient d'occurrence parmi les 140 réseaux analytiques, voir Fig. 5.13) d) tronçons potentiellement intégrables au réseau de réservoirs biologiques

Les tronçons hors réservoirs biologiques avec des valeurs d'occurrence non nulles (fig. 5.14.c) correspondent :

- aux affluents des tronçons réservoirs biologiques dans le secteur montagneux,
- à quelques têtes de bassins dans le secteur aval de collines de l'avant pays,
- à l'émissaire principal en aval (pour une valeur d'occurrence de l'ordre de 50 %).

In fine, les tronçons potentiellement intéressants (fig. 5.14.d) se cantonnent aux affluents internes au secteur de la Chartreuse, ainsi qu'à quelques tronçons limités de tête de bassin dans l'avant pays.

Pour ce sous bassin, il ressort que le réseau de réservoirs biologiques correspond assez bien aux simulations, deux affluents de l'émissaire principal non pris en compte par la modélisation ont été retenus par les experts, les raisons de ce choix dépassent probablement l'espèce truite sensu stricto.

Cas du bassin de la Bourbre

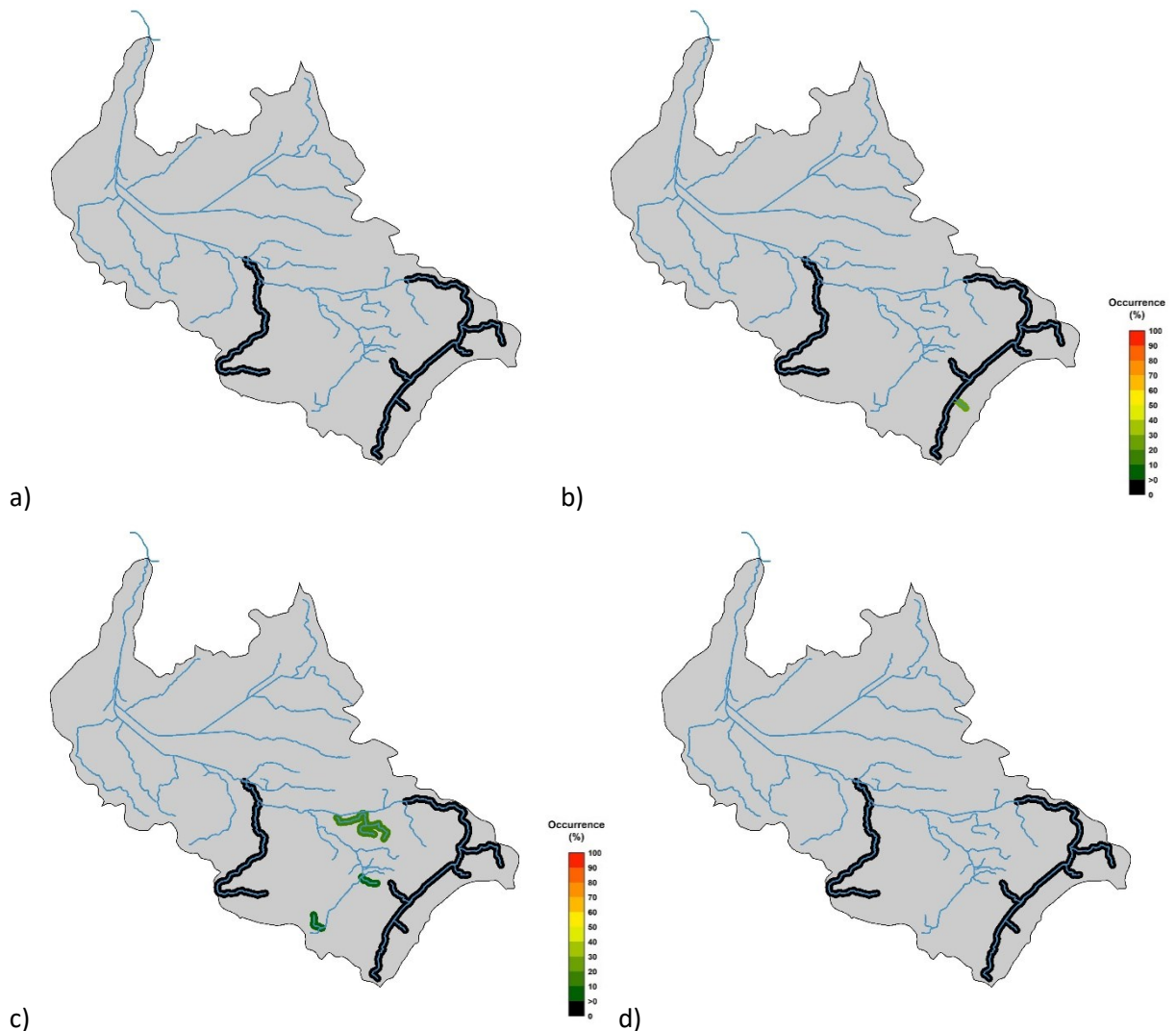


Figure 5.15. Réservoirs biologiques ("truite") dans le sous-bassin "Bourbre" du SDAGE Rhône Méditerranée a) Réservoirs biologiques (en noir) b) occurrence du réseau analytique sur tronçons Rbio c) occurrence du réseau analytique sur tronçons hors Rbio d) tronçons

potentiellement intégrables au réseau de réservoirs biologiques (pour (b) et (c) gradient d'occurrence parmi les 140 réseaux analytiques, voir Fig. 5.13)

La présence de tronçons classés dans le réseau de réservoirs biologiques est beaucoup plus limitée (fig. 5.15.a) ce qui est explicable au regard de la situation de ce bassin versant dans un secteur de collines, voire de plaine alluviale pour la partie aval. Il apparaît qu'un seul petit tronçon est concerné par les modèles analytiques avec, de plus, une valeur d'occurrence faible (fig. 5.15.b). Les tronçons hors réservoirs biologiques concernés par des valeurs d'occurrence non nulles (mais qui restent faibles) se limitent à quelques petits tronçons situés sur la partie amont du bassin (fig. 5.15.c). Au regard du modèle de distribution actuelle de la Truite fario, aucun tronçon potentiel n'est identifié dans ce bassin (fig. 5.15.d).

On peut donc retenir que ce sous bassin n'est pas a priori prioritaire pour une gestion conservatoire de l'espèce truite sensu stricto, en dehors des deux tronçons ciblés par les experts locaux :

- la Bourbre amont où sont également ciblés la Lamproie de Planer, l'Ecrevisse à pieds blanc et le Chabot ;
- l'Agnay, cours d'eau présentant des caractéristiques thermiques et morphologiques locales favorable à la truite, mais ces caractéristiques ne sont pas prises en compte par un modèle géographique décrivant les cours d'eau à une échelle plus large (apport d'eaux souterraines localisé, caractéristiques morphologiques liées à des matériaux hérités).

5.3. Réservoirs biologiques et communautés d'invertébrés

5.3.1. Données utilisées

De la même manière que pour les poissons, des données relatives aux communautés d'invertébrés benthiques ont été compilées sur 760 sites issus des réseaux de suivi nationaux (RCS, RCR et RCO) sur le bassin Rhône-Méditerranée pour la période 2009-2013 (fig. 5.16). Le jeu de données représente ainsi un ensemble de 3008 relevés faunistiques renseignant sur la présence ou l'absence de 330 taxons appartenant aux ordres des Plécoptères, Trichoptères, Ephéméroptères, Hétéroptères, Coléoptères, Diptères, Odonates, Amphipodes, Isopodes, et Décapodes et aux classes des Bivalves et Gastéropodes.

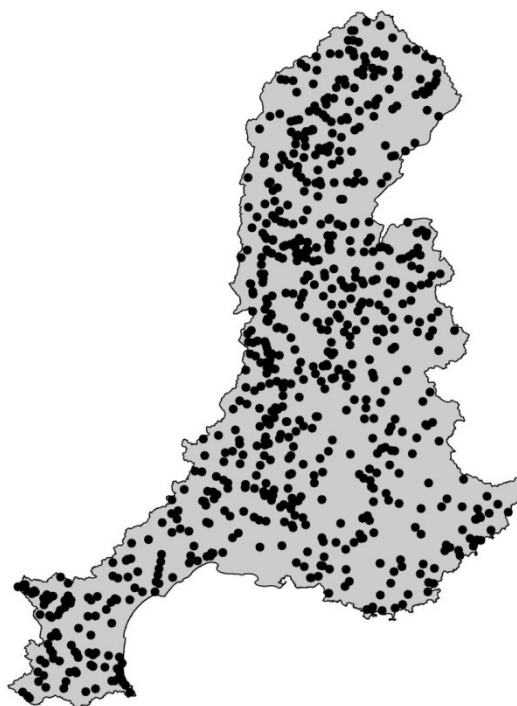


Figure 5.16. Localisation des 760 sites pour lesquels des données relatives aux macroinvertébrés ont été collectées.

5.3.2. Géographie des réservoirs biologiques et répartition des invertébrés

Contrairement à la Truite fario et aux autres espèces de poissons ciblés (voir partie 4), et hormis le cas particulier de l'écrevisse à pattes blanches, aucun taxon invertébré n'est spécifiquement visé par le réseau actuel des réservoirs biologiques. Nos premières investigations portant sur ces organismes se sont donc attachées à confronter la géographie des réservoirs à la répartition des différents taxons. Pour cela, nous nous sommes appuyés sur une comparaison des occurrences de chaque taxon entre, d'une part, les sites positionnés sur un réservoir biologique et, d'autre part, ceux situés en-dehors. Les tailles des deux ensembles de sites étant très différentes, avec 241 en réservoirs biologiques et 519 en-dehors, nous avons procédé à un échantillonnage aléatoire de 241 sites parmi les 519 localisés en-dehors des réservoirs, répété mille fois, afin de comparer la distribution des occurrences ainsi obtenues (1000) à l'occurrence observée sur les 241 sites localisés en réservoirs (fig. 5.17).

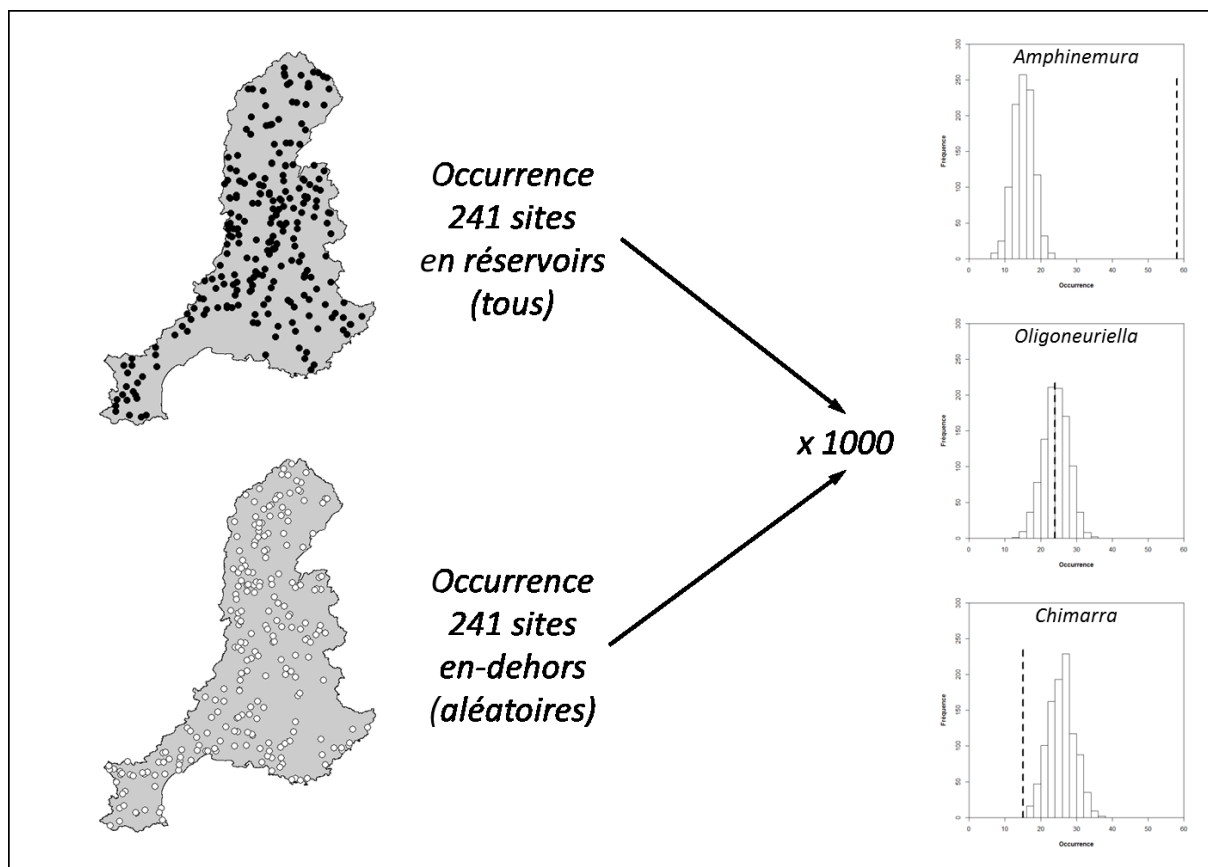


Figure 5.17. Description schématique de la démarche de comparaison des occurrences de taxon entre sites positionnés en réservoirs biologiques (points noirs) et sites positionnés en-dehors (points blancs). On considère qu'il existe une différence significative de répartition lorsqu'au moins 95% des occurrences simulées « hors réservoirs » (histogrammes blancs) sont strictement inférieures ou supérieures à l'occurrence observée « en réservoirs » (pointillés noirs). Par exemple, le genre *Amphinemura* (Plécoptère) présente une occurrence significativement plus forte sur les sites en réservoirs que sur les sites en-dehors (en haut à droite), le genre *Oligoneuriella* (Ephéméroptère) présente des occurrences comparables entre les sites en réservoirs et les sites en-dehors (au milieu à droite) et le genre *Chimarra* (Trichoptère) présente une occurrence significativement plus faible sur les sites en réservoirs que sur les sites en-dehors (en bas à droite).

Cette approche appliquée à l'ensemble des 330 taxons qui constituent le jeu de données montre ainsi que les réservoirs biologiques accueillent de manière privilégiée un tiers de ces taxons (113 taxons sur 330 ; fig. 5.18). Dans le cas des taxons appartenant aux ordres des Ephéméroptères, Plécoptères et Trichoptères (ou « EPT ») – considérés comme les organismes généralement les plus sensibles aux différentes perturbations, notamment thermiques et physico-chimiques – ce ratio atteint plus de la moitié des taxons (77 taxons sur 143). On peut donc estimer que le réseau des réservoirs biologiques recouvre relativement bien les aires de répartition actuelles de ces taxons. Cependant, l'examen individuel de ces distributions met en évidence des patrons géographiques régionalisés dont un certain nombre sont similaires à celui observé pour la *Truite fario* (fig. 5.1). Par conséquent, les enseignements tirés de l'approche développée précédemment sur cette espèce (partie 5.2) nous amènent à nous

questionner sur la pérennité de cette situation, en particulier dans le cadre du changement climatique. De même, nous pouvons nous interroger sur le devenir des taxons dont les aires de distribution coïncident d'ores et déjà mal avec le réseau des réservoirs, en raison notamment d'une préférence marquée de ces organismes pour les zones les plus aval des cours d'eau. Une approche fondée sur des modèles de distribution telle que développée pour la truite peut alors être appliquée pour illustrer certaines des réflexions qui peuvent être menées pour tenter de répondre à ces questionnements.

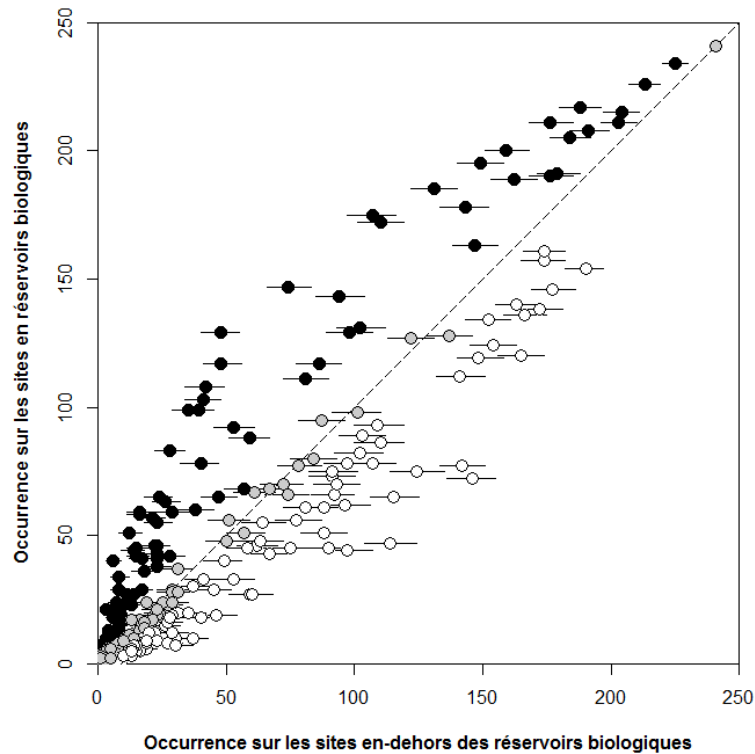


Figure 5.18. Représentation de la comparaison des occurrences entre sites positionnés en réservoirs biologiques (axe vertical) et sites positionnés en-dehors (axe horizontal) pour les 330 taxons. Sur l'axe horizontal, les points sont positionnés à la moyenne des occurrences simulées « hors réservoirs ». Les barres d'erreur représentent les 95% de valeurs d'occurrence autour de cette moyenne. D'après la figure 5.16, il existe donc une différence significative de répartition pour un taxon donné lorsque la barre d'erreur correspondante ne croise pas la droite 1:1 (ligne pointillée). Les points noirs représentent donc les taxons avec une occurrence significativement plus forte sur les sites en réservoirs biologiques que sur les sites en-dehors, les points gris les taxons avec des occurrences comparables entre les sites en réservoirs et les sites en-dehors et les points blancs les taxons avec une occurrence significativement plus faible sur les sites en réservoirs que sur les sites en-dehors.

5.3.3. Distribution actuelle des Ephéméroptères, Plécoptères et Trichoptères à l'échelle du bassin Rhône-Méditerranée

Des modèles de distribution appliqués à une sélection de 47 genres d'EPT mono-spécifiques ou représentés par deux espèces à l'écologie similaire ont été réalisés. On peut observer que les patrons de distributions géographiques varient d'un taxon à l'autre, et semblent parfois dépendant de contraintes d'environnement plus complexes que pour le cas de la Truite fario (fig. 5.19).

Si le plécoptère *Amphinemura* semble avoir une aire de répartition inféodée aux régions de montagne, l'éphéméroptère *Acentrella* semble inféodé aux cours d'eau de Préalpes du Sud et le trichoptère *Micrasema* très présent sur le secteur cévenol et les Pyrénées orientales apparaît également dans d'autres régions de moyennes montagnes.

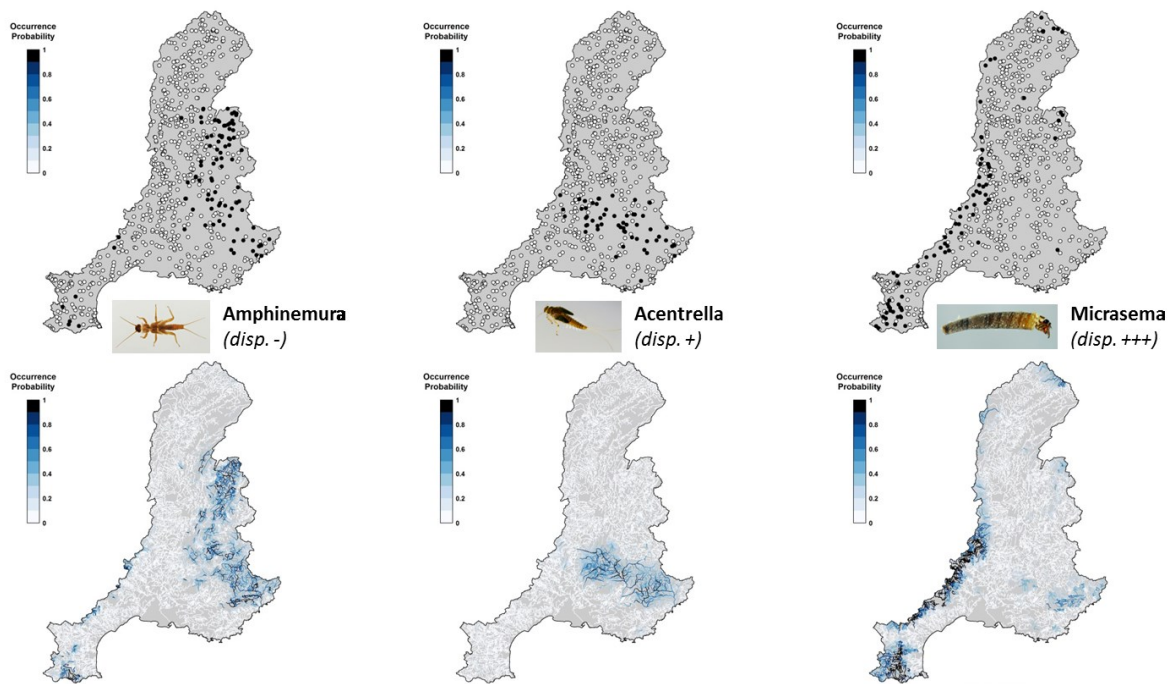


Figure 5.19. Exemples d'aires de répartition attendues sur le réseau hydrographique Rhône-Méditerranée pour la période actuelle : *Amphinemura* (Plécoptère), *Acentrella* (Ephéméroptère) et *Micrasema* (Trichoptère).

5.3.4. Réseaux prioritaires et réservoirs biologiques

Comme dans l'analyse précédente réalisée pour la Truite fario, on obtient des écarts de performance du même ordre de grandeur lorsque les réseaux analytiques issus des modèles de distribution sont mis en perspective du réseau de réservoirs biologiques.

L'examen des niveaux de recouvrement renvoie également des résultats comparables que la priorité soit donnée aux espèces rares (45%) ou à la richesse taxonomique (50%). Globalement, on peut retenir que 60% du réseau des réservoirs biologiques est identifié comme prioritaire pour au moins un de ces deux critères (fig. 5.20), 35% pour les deux à la fois. L'examen de la répartition spatiale du recouvrement à l'échelle du bassin montre une légère inflexion par rapport à la répartition spatiale obtenue avec la truite : les secteurs périphériques des zones de relief, voire des cours d'eau de plaine

sont plus souvent concernés par ce recouvrement, les tronçons situés dans les secteurs de montagne sont moins systématiquement concernés.

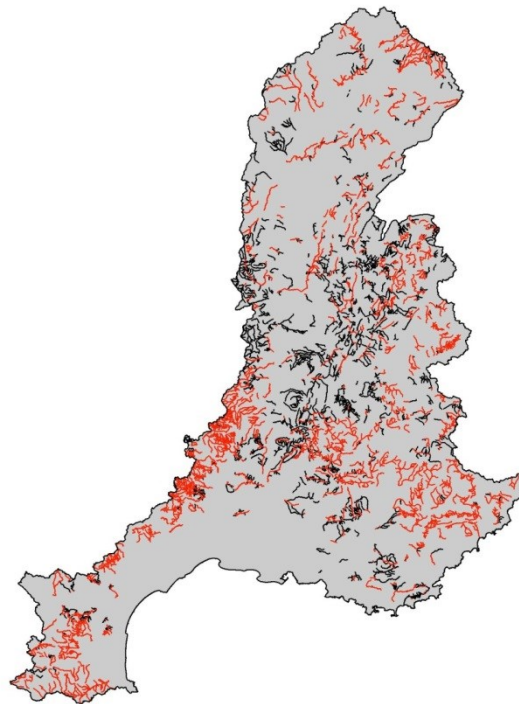


Figure 5.20. Niveau de recouvrement entre des réseaux prioritaires optimaux (analytiques) et le réseau des réservoirs biologiques (expert) : en rouge, réservoirs biologiques identifiés comme prioritaires pour les espèces rares et/ou la richesse taxonomique d’après les analyses, en noir, réservoirs biologiques non prioritaires.

5.3.5. Approche communautaire

Pour finir, si ces modèles individuels ne peuvent pas être appliqués à l’ensemble des 330 taxons en raison d’hétérogénéités taxonomiques et géographiques trop importantes, ils peuvent avantageusement appuyer et illustrer une démarche plus générale menée sur la composition des communautés d’invertébrés. En effet, l’utilisation d’une analyse d’ordination sur le tableau faunistique [330 taxons x 760 sites] met en évidence une structuration très forte des relevés d’invertébrés selon un gradient pouvant être qualifié de « typologie longitudinale », c’est-à-dire intégrant différents gradients longitudinaux liés à la température, aux vitesses d’écoulement, au niveau trophique, aux charges organiques et polluantes (fig. 5.21). Or, les proximités entre taxons révélées par ce type d’analyse sont synonymes de répartitions, ici spatiales, similaires. Les taxons pour lesquels des modèles de distribution individuels sont applicables peuvent donc renseigner sur les aires de répartition actuelles et futures des taxons « voisins » (fig. 5.21).

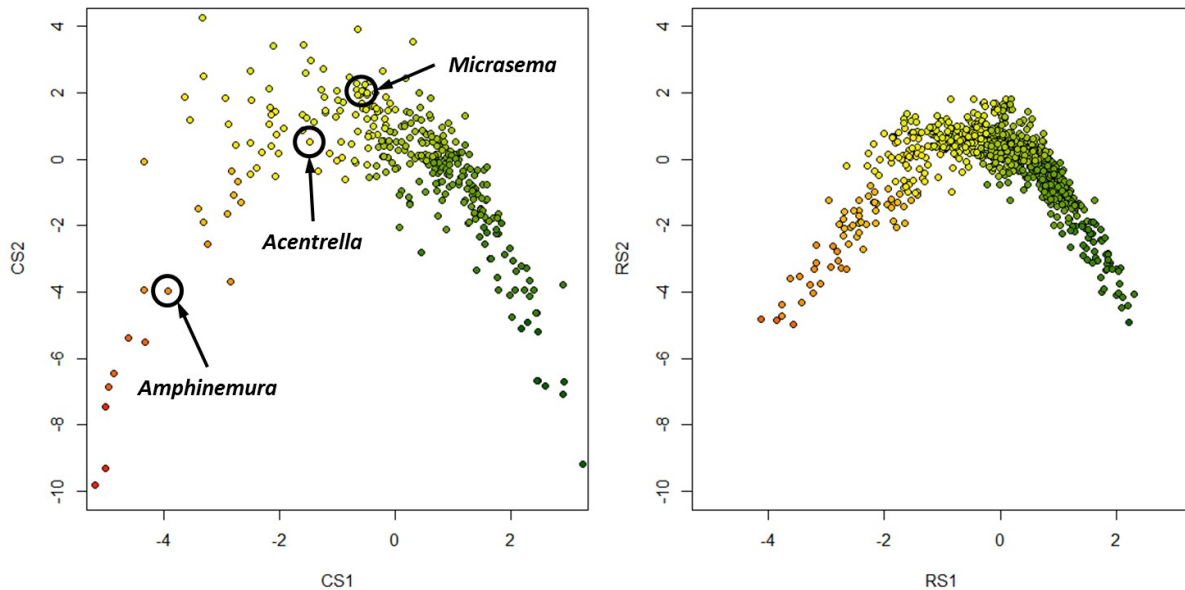


Figure 5.21. Résultats de l'analyse d'ordination (analyse factorielle des correspondances) du tableau faunistique [330 taxons x 760 sites]. Projection des taxons (à gauche) et des sites (à droite) sur le premier plan factoriel. Les positions des trois genres utilisés comme exemples pour le développement de modèles de distribution individuels sont précisées. Le gradient typologique est représenté selon dix niveaux par une palette de couleurs allant du rouge (amont) au vert (aval).

L'ensemble peut alors aider à l'interprétation de la projection spatiale du niveau typologique des communautés d'invertébrés et son évolution attendue (fig. 5.22), à savoir une augmentation progressive sur le bassin Rhône-Méditerranée due à la fois à la contraction des distributions des taxons caractéristiques des premiers niveaux typologiques (valeurs tendant vers 0, couleurs orange-rouge, exemple Perlodes) et à l'expansion des distributions des taxons caractéristiques des derniers niveaux typologiques (valeurs tendant vers 10, couleurs vertes, exemple Ecnomus).

5.3.6. Communautés de macroinvertébrés à l'échelle des sous bassins versant

Les résultats obtenus ont pu être valorisés par la routine R décrite ci-dessus pour la truite, à la nuance près que seul le modèle analytique pour la distribution actuelle des communautés est pris en compte, et que les résultats sont présentés par l'intermédiaire d'une variable de diversité¹⁰ d'une part, et de spécificité d'autre part. Il est donc possible d'appréhender la répartition des tronçons dans les différentes catégories à l'échelle des sous bassins versants du SDAGE.

¹⁰ diversité : (richesse spécifique) nombre d'espèces (en réalité de taxons) présentes dans un milieu donné,

spécificité : présence d'espèces rares à l'échelle du secteur étudié (bassin Rhône Méditerranée)

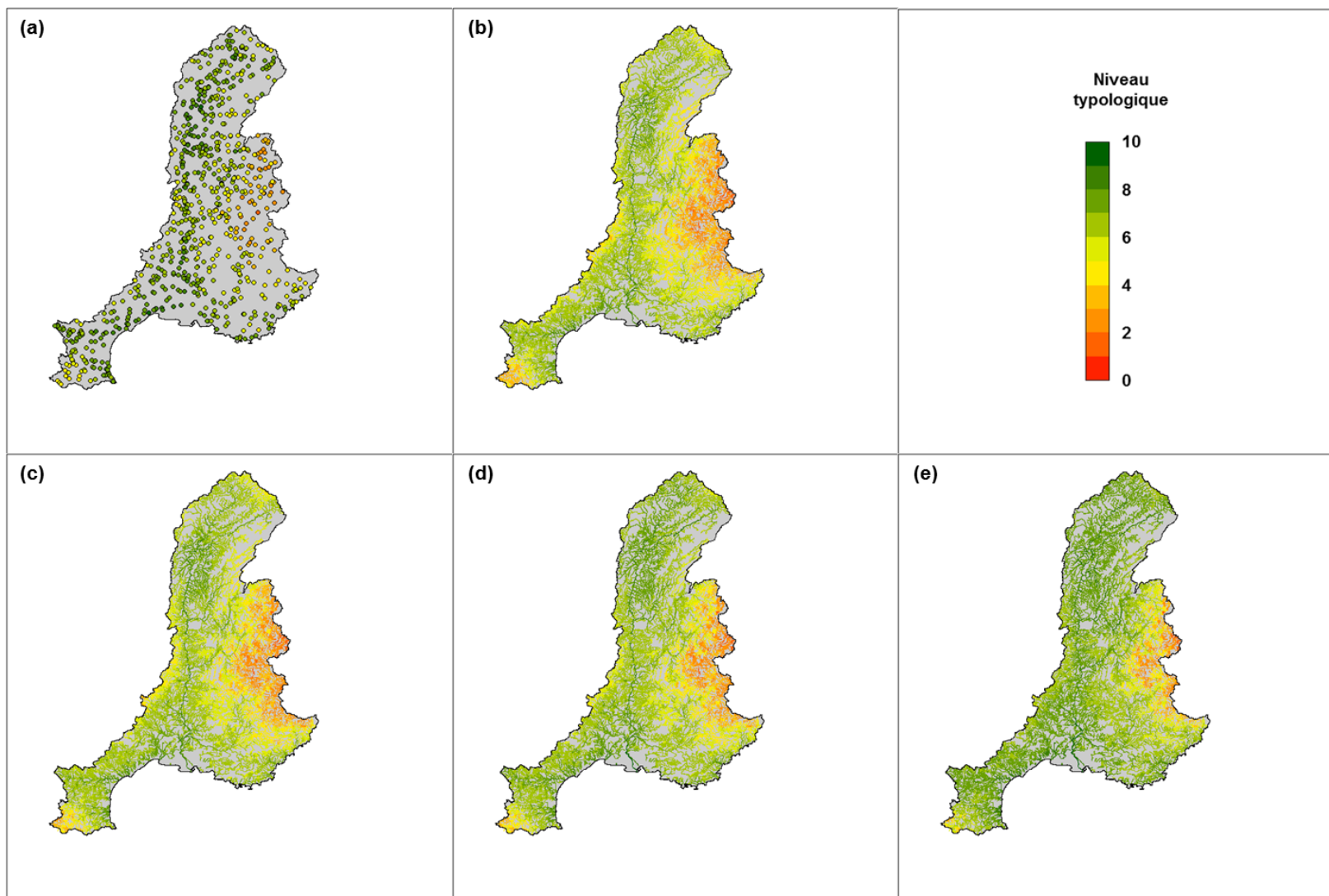


Figure 5.22. Niveau typologique observé sur les 760 sites (a) et niveau typologique attendu sur le réseau hydrographique pour la période actuelle (b) et les horizons proche (c), moyen (d) et lointain (e) d'après un modèle similaire aux modèles de distribution utilisés précédemment. Le gradient typologique reprend les dix niveaux de la figure 5.21.

Le cas du bassin de la Seille (Val de Saône) est proposé à titre d'illustration. L'ensemble du bassin versant de ce cours d'eau est situé dans la plaine de Bresse, délimitée à l'Est par le Revermont, premier relief du Jura où une majorité de cours d'eau prennent leur source. L'exutoire de la Seille est la Saône au niveau de Tournus.

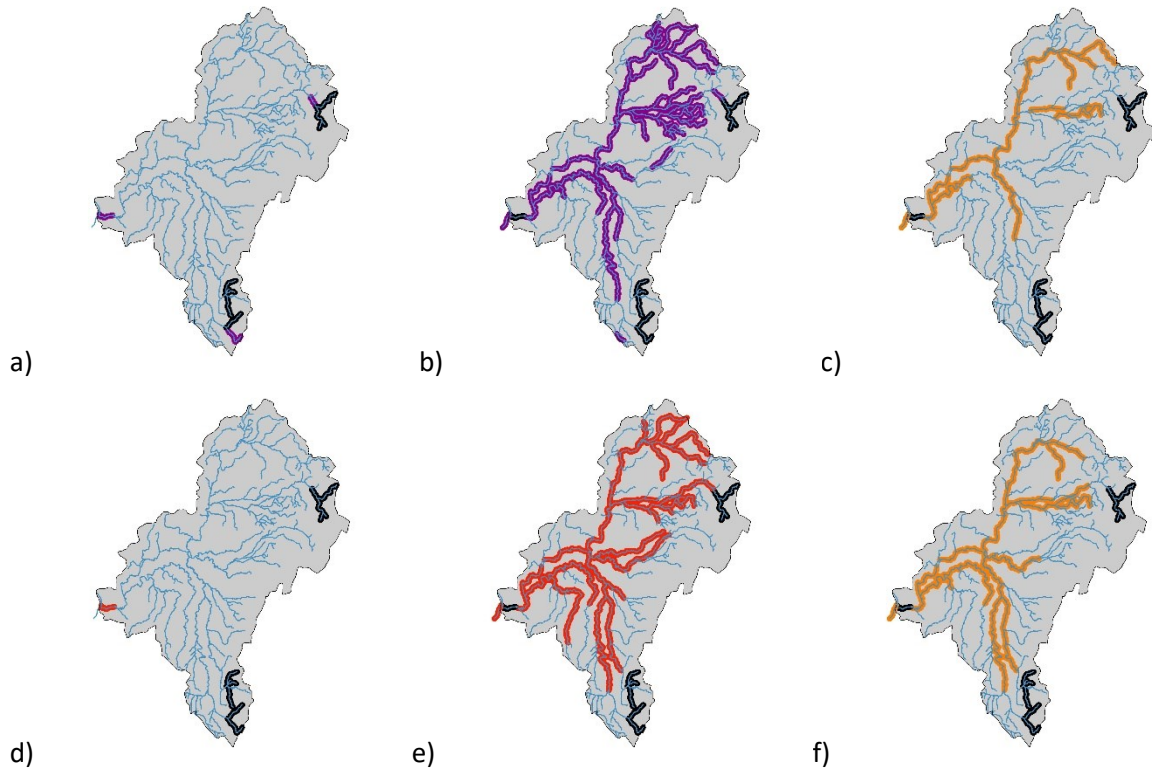


Figure 5.23. Réservoirs biologiques et modèles analytiques pour les macroinvertébrés fondés sur la spécificité (a,b,c) et la diversité (d,e,f). Tronçons prioritaires sur réservoirs biologiques (a,d). Tronçons prioritaires hors réservoirs biologiques (b,e). Tronçons candidats (c,f)

Le réseau de réservoirs biologiques est peu représenté dans ce bassin versant de plaine à fortes pressions agricoles (voir chapitre 6). Les quelques tronçons concernés sont les têtes de bassin situées dans les contreforts du Jura (espèces ciblées: truite, chabot, écrevisse à pieds blancs), et le tronçon aval de confluence avec la Saône (espèces ciblées : brochet, bouvière). L'aperçu rapide de ces cartes montre qu'une grande partie du réseau hydrographique se révèle "prioritaire" au regard des enjeux de préservation de diversité et de spécificité des macroinvertébrés. La différence entre ces deux modalités d'objectif réside surtout dans le fait que la spécificité privilégie en plus les têtes de bassin en plaine et les petits affluents, la diversité se retrouvant plus dans les cours d'eau de taille intermédiaire dans un continuum. Mais la sélection de candidats potentiels par ces modèles concerne grosso modo les mêmes milieux intermédiaires. On constate donc que l'examen attentif des enjeux concernant les macroinvertébrés aquatiques peut localement se révéler différent des enjeux liés à la faune piscicole.

5.4. Quel environnement pour les tronçons potentiellement candidats ?

Dans la mesure où les tronçons ciblés par le réseau actuel de réservoirs biologiques sont caractérisés par des pressions plus faibles que la moyenne constatée sur l'ensemble du réseau hydrographique ([paragraphe 4.4](#)), il apparaît intéressant d'analyser en quoi l'environnement des tronçons candidats

proposés varie par rapport à celui des réservoirs biologiques. En effet, ces espaces, s'ils n'ont pas été retenus par les experts locaux, peuvent être soumis à des pressions peu compatibles avec cet objectif de conservation. Nous proposons ici une analyse globale pouvant servir de support à l'analyse locale par les experts en charge de la gestion des milieux aquatiques.

Cette analyse repose sur la comparaison, à l'échelle du bassin Rhône Méditerranée, des variables d'environnement naturel (altitude, pente, puissance de vallée¹¹, superficie de bassin versant) et de variables de pressions identifiées dans le cadre du projet SYRAH_CE (Valette et al., 2012) : urbanisation à proximité des berges, recouvrement de la ripisylve, taux d'étagement, auxquelles s'ajoutent l'occupation du sol au niveau du tronçon.

On constate que les variables caractérisant l'environnement à l'échelle des tronçons varient selon la variable biologique ciblée (tableau 5.1).

Tableau 5.1 Comparaison des variables naturelles de contrôle de fonctionnement des tronçons en fonction de leur appartenance aux réseaux.

Tronçon SYRAH CE	réseau total	réservoirs biologiques	candidat TRF	candidats MINV spécificité	candidats MINV diversité
Longueurs cumulées (km)	46 171	18 069	3 677	5 116	5 717
Altitude aval en m (moy)	512	543	966	396	290
pente lit mineur % (moy)	9	8	19	5	4
puissance de vallée (moy)	114	115	258	64	41
Surf BV amont en km (moy)	142	527	185	2 954	2 150

Si le réseau de réservoirs biologiques présente des caractéristiques proches du réseau hydrographique global, à l'exception de la taille moyenne traduite par la surface du bassin versant amont, les candidats potentiels ciblés par les modèles, présentent des différences nettes pour les valeurs moyennes.

Les tronçons candidats pour la truite se retrouvent plus dans des secteurs en altitude, avec des pentes fortes et des valeurs de puissance importantes, alors que pour les macroinvertébrés c'est dans les tronçons d'altitudes, de pentes et de puissance plus faibles (notamment pour la diversité) que l'on retrouve les candidats pour des tailles de cours d'eau plus grandes. Ces résultats sont très cohérents avec les cartes présentées précédemment (fig. 5.11 et 5.20).

En ce qui concerne les éléments structurant les pressions exercées sur les tronçons, que l'on illustre avec le type d'occupation de sol intersectée avec le tronçon, on observe également des différences entre les réseaux (fig. 5.24). Le réseau de réservoirs biologiques présente un profil moins centré sur les pressions anthropiques fortes (urbain et agricole intensif), 20 % versus 30 % pour le réseau hydrographique, cette différence passant au bénéfice de la forêt. Les tronçons candidats diffèrent entre un profil plutôt "naturel" (81 % d'espaces naturels : forêt, pelouses, espaces ouverts, zones humides et surface en eau) pour les tronçons candidats "truite", et un profil plus tolérant vis-à-vis des occupations de sol anthropisées, avec 55 % d'espaces naturels pour les candidats "macroinvertébrés" pour lesquels les profils des cibles spécificité et diversité sont très proches.

¹¹ Valeur adimensionnelle utilisant p pente de la vallée, Q99 débit spécifique de crue W: $p \cdot Q99 \cdot 0,981$. Cette valeur est utile à titre de comparaison, à large échelle (Valette et al., 2012)

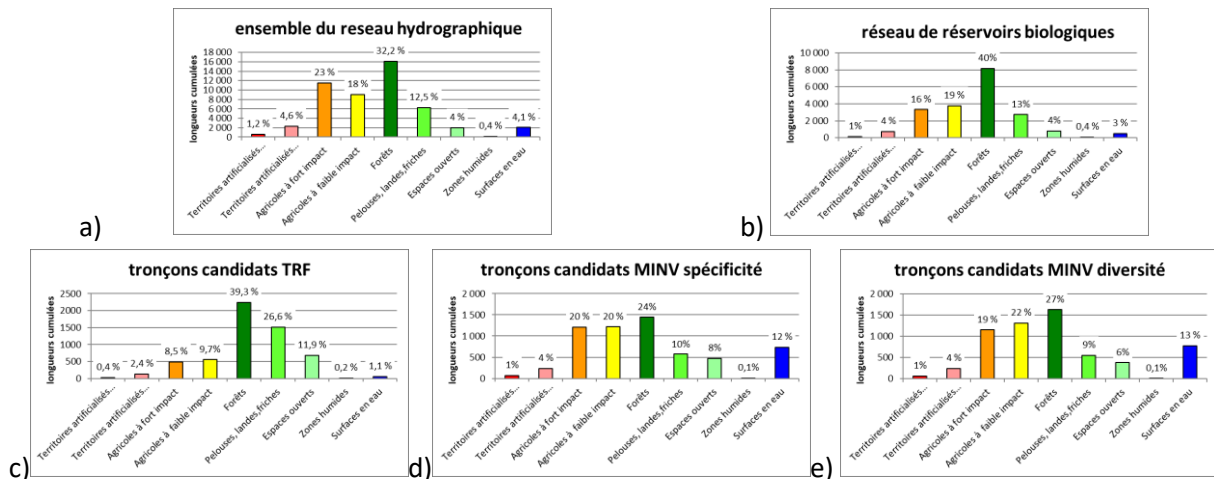


Figure 5.24. Occupation du sol et tronçons des réseaux a) hydrographique b) de réservoirs biologiques du SDAGE c) des tronçons candidats truites d) des tronçons candidats pour la spécificité des communautés macroinvertébrés e) des tronçons candidats pour la diversité des communautés macroinvertébrés.

5.5. Potentiels d'améliorations et perspectives

L'approche initiale développée sur les données relatives à la truite permet de tirer des enseignements importants de la confrontation entre la géographie des réservoirs biologiques et les aires de distribution actuelles et futures des organismes, y compris lorsque la démarche est appliquée aux macroinvertébrés. Certaines voies d'amélioration sont néanmoins envisageables. Parmi elles, une meilleure caractérisation des déterminants environnementaux constitue une perspective majeure. En particulier, bien que les métriques climatiques se soient avérées satisfaisantes pour le développement des modèles de distribution, il est nécessaire de rappeler qu'elles s'appuient sur la température de l'air. Elles permettent donc de retranscrire les principaux contrastes climatiques régionaux des bassins Rhône-Méditerranée mais pas les patrons spatiaux plus fins qui nécessiteraient d'avoir accès à la température de l'eau. De même, des métriques hydrologiques d'intérêt biologique, basées sur des reconstitutions de chroniques de débit, pourraient permettre d'affiner les patrons captés par les modèles. De la même manière, les projections des aires de répartition issues des modèles de distribution s'appuient sur l'hypothèse d'une dispersion illimitée des différents organismes (truite et invertébrés). Or, la possibilité qu'ils ont d'occuper effectivement leur niche favorable et d'en suivre les déplacements liés au changement climatique peut être fortement limitée par leurs capacités intrinsèques de dissémination ainsi que la présence éventuelle d'obstacles naturels ou anthropiques.

Les développements méthodologiques présentés jusqu'ici, éventuellement améliorés selon les différentes pistes proposées, peuvent ainsi conduire à des modèles généraux (de densité de la truite, d'occurrences de taxons invertébrés, de niveau typologique des communautés d'invertébrés, etc) déclinables à l'échelle du bassin versant. L'interprétation des écarts locaux à ces modèles généraux, potentiellement aidée par la caractérisation de descripteurs pertinents à cette échelle (afférence de nappe, intermittence, occupation du sol, seuils, ripisylve, etc), pourra alors s'avérer riche d'enseignements du point de vue opérationnel. Dans ce contexte stratégique de travail à double-

échelle, l'utilisation de données complémentaires collectées auprès de structures locales de gestion (syndicats, fédérations, conseils généraux ou autres) s'avère d'une aide précieuse.

6. Focus sur 4 bassins géographiques tests, aux configurations contrastées

En choisissant d'approfondir l'analyse de bassins cibles, nos buts sont de :

- changer d'échelle en abordant un grain plus fin afin de mieux comprendre les relations communautés/environnement dans le contexte ciblé des réservoirs biologiques,
- répondre localement aux questions :
 - qu'est-ce qui différencie le réseau actuel de réservoirs biologiques du reste du réseau ?
 - la structuration des pressions sur le réseau est-elle homogène sur l'ensemble du bassin ?
 - les données biologiques disponibles suivent-elles localement les patrons observés à l'échelle du bassin ?
 - à l'échelle des bassins versants, n'est-on pas dans la situation d'analyser des cas particuliers différents à chaque fois ?
 - existe-t-il des "drivers" pertinents visibles à l'échelle locale, difficiles à appréhender à l'échelle du bassin entier, qui structurent fortement la présence des réservoirs biologiques ?

Les 4 bassins tests ont été retenus en fonction de différences géographiques susceptibles d'induire des différences fortes dans la structure et la composition des communautés et par là même dans la construction du réseau de réservoirs biologiques : un bassin versant méditerranéen, l'**Orb** ; un bassin versant de la bordure orientale du Massif Central, retenu pour sa position médiane dans le bassin, le **Doux**; un ensemble de bassins de plaine continentale situé sur l'axe Saône, **Chalaronne-Veyre-Reyssouze-Seille** (Bresse – Val de Saône) ; un bassin de montagne sur les Préalpes du Nord, le **Guiers**. Ces quatre bassins montrent des caractéristiques assez différentes, témoins de la variabilité observable dans le bassin Rhône Méditerranée.

6.1 Réservoirs biologiques et milieu naturel

Suivant les secteurs, la proportion de réservoirs biologiques passe de 3,5 % (Val de Saône – Bresse) à 41,5 % (Guiers) du linéaire BDCARTHAGE® (Tabl. 6.1 ; fig. 6.1).

Tableau 6.1. Représentativité des réservoirs biologiques dans les 4 bassins versants cibles

BV	Surface (km ²)	longueur (km) Bdcarthage	longueur (km) Rbio	Réservoirs biologiques %	Altitude moyenne (m) SYRAHCE	Altitude moyenne (m) Rbio	Pente % SYRAH CE	Pente % Rbio
Guiers	610	566	235	41,5	494	1114	8.2%	10.3%
Doux	631	814	238	29,2	435	707	6.4 %	5.9%
Orb	1 589	2155	422	19,6	263	560	8.3 %	9.1%
Bresse	3 997	3656	127	3,5	213	248	0.7%	0.7%

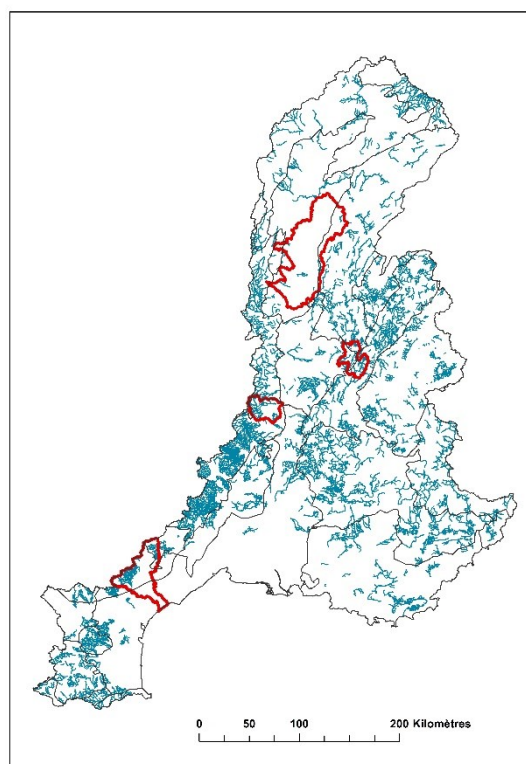


Figure 6.1. Situation des bassins versants tets (en bleu : réservoirs biologiques, en rouge : les bassins versants).

L'examen des pentes de tronçons ne permet guère de considérer ce facteur d'identification comme prépondérant d'identification, en dehors des cas où les réservoirs biologiques sont principalement situés en tête de bassin versant (Orb et Guiers).

6.2 Occupation des sols des bassins versants et autres pressions

Des différences dans la répartition et la structure géographique de l'occupation des sols sont nettes d'un bassin à l'autre (fig. 6.2) avec :

- un secteur assez fortement anthropisé (Bresse – Val de Saône) marqué par une occupation d'agriculture intensive dominante ponctuée par un pôle urbain (agglomération de Bourg en Bresse),
- deux bassins avec des occupations de sols contrastées entre l'amont (forêts et espaces naturels) et l'aval (agriculture intensive et urbanisation) pour lesquels la répartition des réservoirs biologiques est soit localisée en tête de bassin (bassin de l'Orb), soit répartie dans l'ensemble du bassin (bassin du Guiers),
- un bassin relativement homogène avec une interpénétration des espaces agricoles dans les espaces naturels et forestiers (bassin du Doux).

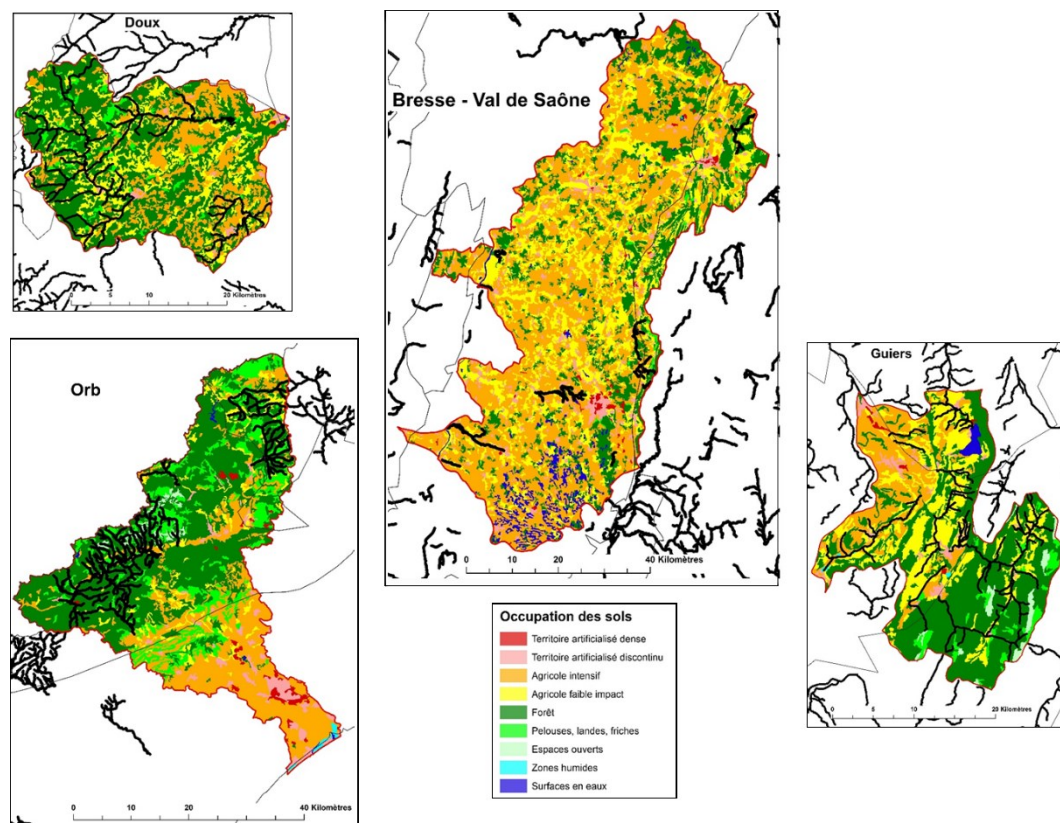


Figure 6.2. Occupation des sols (Corine Land Cover) des quatre bassins tests – Les réservoirs biologiques sont représentés en traits noirs.

La comparaison de ces bassins révèle des situations contrastées en termes de répartition de pressions exercées à l'échelle des bassins, qui, à elles seules, n'expliquent pas les choix d'identification des réservoirs biologiques.

En effet, la présence d'hydro-électricité (bassin du Guiers), et l'interconnexion avec des milieux différents (axe Saône pour Bresse, axe Rhône pour le Guiers) ont également été prises en compte dans les logiques d'identification.

En revanche, l'exploitation du ROE (recensement des obstacles à l'écoulement) s'avère délicate du fait de l'hétérogénéité encore marquée de cette base qui ne permet pas au stade de complétude actuel (version 09-2018) de faire des analyses statistiques robustes à l'échelle de ces bassins.

6.3 Etat écologique des masses d'eau (SDAGE 2016)

L'échelle des bassins versants permet de mieux comprendre pourquoi on constate des proportions relativement élevées de réservoirs biologiques dans des classes d'état écologique moyennes à médiocres (même si ces classes d'état sont meilleures que celles du réseau hydrographique pris dans son ensemble).

En effet, quand l'état écologique moyen à médiocre devient dominant à l'échelle régionale (cas du Val de Saône), les réservoirs biologiques identifiés appartiennent fréquemment à des masses d'eau relevant de ces catégories. On retrouve également cette situation dans le cas du bassin du Guiers à

l'aval, notamment quand les réservoirs biologiques concernent des milieux annexes de grands cours d'eau ou d'interfaces entre milieux.

Ces réservoirs biologiques pourraient donc constituer un noyau de priorisation des actions de restauration

6.4 Argumentaire et espèces cibles à l'origine de l'identification des réservoirs biologiques

Deux types de situation se révèlent :

- les réservoirs biologiques situés en tête de bassin ciblent plus particulièrement Truite fario, écrevisse à pieds blanc, chabot et, dans une moindre mesure, barbeau méridional et blageon. Ceux-ci se situent majoritairement dans des contextes naturels ou peu anthropisés. Les bassins de l'Orb et du Doux (bordure orientale du Massif Central) correspondent assez bien à ces caractéristiques ;
- les réservoirs biologiques constituant des "spots" de biodiversité ciblant des espèces plus rares ou en difficulté à cause d'une perte généralisée d'une partie de leur habitat. La répartition de ces réservoirs est alors plus complexe à décrire, car différents éléments clefs déterminants pour l'espèce cible, seuls ou en association, ont prévalu pour leur identification : connexion avec un milieu annexe, interface/confluence, zone de résurgence de nappe, caractéristiques hydromorphologiques particulières. Les secteurs du Val de Saône et de l'aval du bassin du Guiers sont assez typiques de ces situations ; on le constate également dans le cas de la Bourbre évoqué ci-dessus (paragraphe [5.2.7.](#)). L'amélioration de la connaissance spatiale de certains facteurs clés comme les obstacles à l'écoulement et la température permettrait d'améliorer le processus de désignation.

6.5 Déclinaison des résultats obtenus avec les modèles analytiques dans chacun des bassins tests

6.5.1. Bassin versant du Guiers

Le cas du bassin versant du Guiers, dont les résultats sont présentés ci-dessus ([fig. 5.14](#)) permet de mettre en valeur cette analyse de l'environnement : des valeurs d'occurrence élevée pour la truite sont constatées dans le secteur plus naturel de la Chartreuse au Sud du bassin versant, et plus sporadiquement sur les têtes de bassin des affluents du cours d'eau aval. Néanmoins les valeurs d'occurrence moyennes (de l'ordre de 50 %) affectées à l'émissaire principal aval montre que ce dernier est susceptible de jouer un rôle non négligeable en terme de circulation des organismes entre l'amont du bassin versant et les affluents plus à l'aval. C'est un secteur qui n'est pas retenu actuellement dans le réseau de réservoirs biologiques, probablement en lien avec sa qualité physico chimique, les obstacles existants et sa morphologie.

6.5.2. Bassin versant du Doux

Dans le cas du bassin versant du Doux, on constate que les occurrences des modèles analytiques augmentent en tête du bassin versant, mais aussi que l'émissaire principal à l'aval reste malgré tout concerné dans 50 % des configurations. Ici aussi, il n'a pas été retenu dans le réseau de réservoirs biologiques ([fig. 6.3.](#)). On peut également noter qu'une partie des affluents situés plutôt vers l'aval ne présentent pas de potentialité "truite" selon ces modèles.

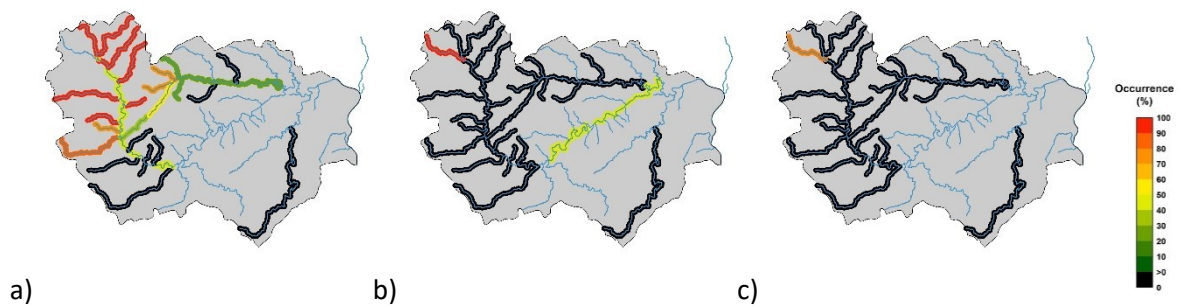


Figure 6.3. Bassin du Doux. Réservoirs biologiques et modèles analytiques pour la truite. (a) Tronçons prioritaires sur réservoirs biologiques, (b) tronçons prioritaires hors réservoirs biologiques (pour (a) et (b) gradient d'occurrence parmi les 140 réseaux analytiques, voir Fig. 5.13), (c) tronçons candidats.

En ce qui concerne les macroinvertébrés, il apparaît qu'une grande partie des tronçons présentant un potentiel en terme de diversité recouvre les réservoirs biologiques (fig.6.4.), s'y ajoutent les affluents plus à l'aval et l'émissaire principal.

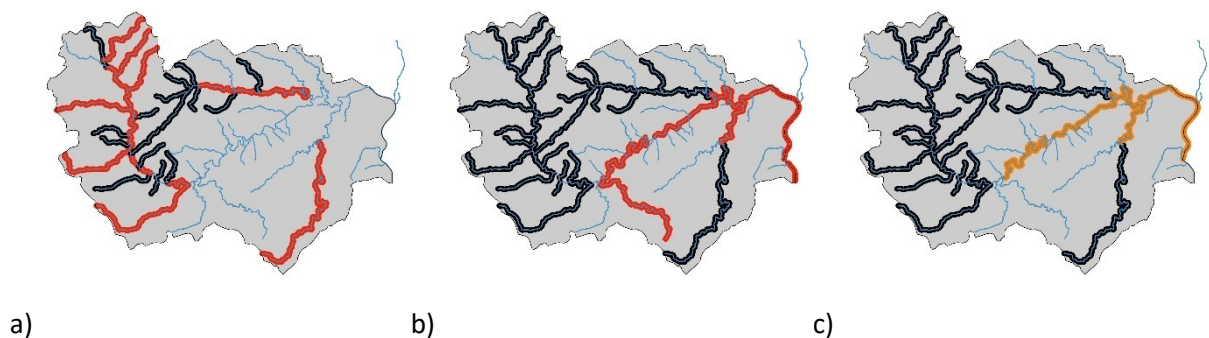


Figure 6.4. Bassin du Doux. Réservoirs biologiques et modèles analytiques pour les macroinvertébrés (diversité). (a) Tronçons prioritaires sur réservoirs biologiques, (b) tronçons prioritaires hors réservoirs biologiques, (c) tronçons candidats.

En ce qui concerne le volet spécificité, moins de tronçons semblent concernés, mais l'émissaire principal, le Doux reste toujours bien identifié (fig.6.5.).

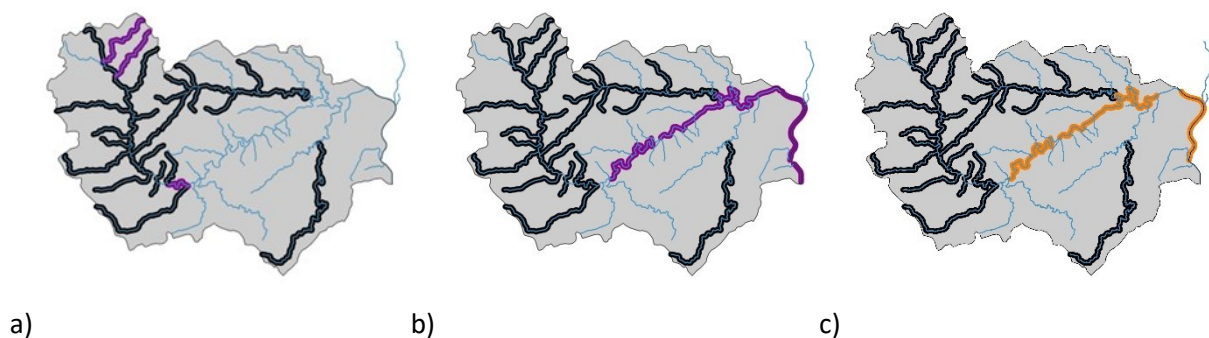


Figure 6.5. Bassin du Doux. Réservoirs biologiques et modèles analytiques pour les macroinvertébrés (spécificité). (a) Tronçons prioritaires sur réservoirs biologiques, (b) tronçons prioritaires hors réservoirs biologiques, (c) tronçons candidats.

Si l'on prend en compte ces trois aspects biologiques on constate que le réseau actuel de réservoirs biologiques présente un ensemble cohérent. Comme dans le cas du Guiers, l'émissaire principal du bassin versant sur la moitié aval est un espace digne d'intérêt en terme de potentiel biologique ; il en est de même pour les affluents aval. Ce sont autant d'espaces sur lesquels pourrait porter une discussion future sur l'intérêt d'étendre le linéaire de réservoirs biologiques

6.5.3. Bassin versant de l'Orb

Pour ce bassin versant, les tronçons potentiels issus des modèles analytiques confirment en partie le réseau expert en tête de bassin, avec un potentiel plus marqué au Nord Est du bassin versant, y compris pour les tronçons hors réservoirs biologiques (fig.6.4). Si pour la truite, le potentiel de conditions favorables semble moins marqué à l'Ouest, il convient de rappeler que les espèces cibles sont aussi l'Ecrevisse, le Toxostome et la Vandoise. A l'Est, en revanche, le réseau expert cible essentiellement la truite et le barbeau méridional. Les tronçons "candidats" en termes de conditions favorables pour la truite hors réseau actuel se situent donc plutôt à l'Est et dans la partie centrale du haut bassin versant.

Il convient de préciser que cette approche générale garde des limites pour ce bassin versant : plusieurs sources karstiques alimentent des affluents de l'Orb et du Jaur, modifiant localement les conditions thermiques et hydrologiques dans un sens parfois plus favorable pour la truite que peuvent le montrer des modèles fondés sur des données géographiques générales.

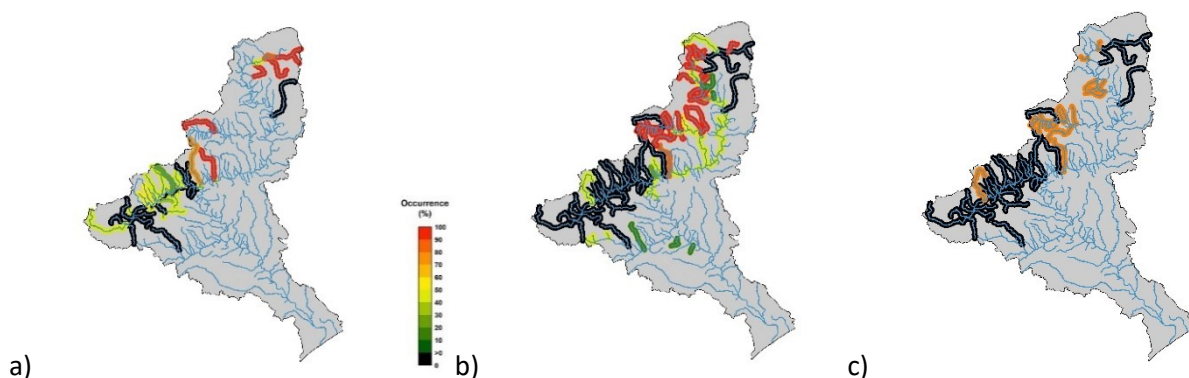


Figure 6.6. Bassin de l'Orb. Réservoirs biologiques et modèles analytiques pour la truite. (a) Tronçons prioritaires sur réservoirs biologiques, (b) tronçons prioritaires hors réservoirs biologiques (pour (a) et (b) gradient d'occurrence parmi les 140 réseaux analytiques, voir Fig. 5.13), (c) tronçons candidats.

Si l'on examine les résultats des modèles en ce qui concerne les macroinvertébrés pour ce bassin versant, on observe que la quasi-totalité du réseau hydrographique présente un intérêt tant en termes de diversité que de spécificité (fig. 6.7. et 6.8.). Ceci s'explique par plusieurs facteurs : (i) la situation en région Méditerranéenne avec des régimes hydrologiques contrastés, quand ils ne sont pas intermittents, et (ii) un amont de bassin versant relativement préservé. Il apparaît donc dans ce cas que le potentiel pour les macroinvertébrés est important, et que l'ensemble de ce bassin versant mérite une attention particulière en termes de préservation (voire de restauration), en particulier l'émissaire principal l'Orb, dont l'état actuel (SDAGE 2016 – 2021) reste à un niveau moyen sur certains tronçons, même s'il figure bien en objectif de bon état.

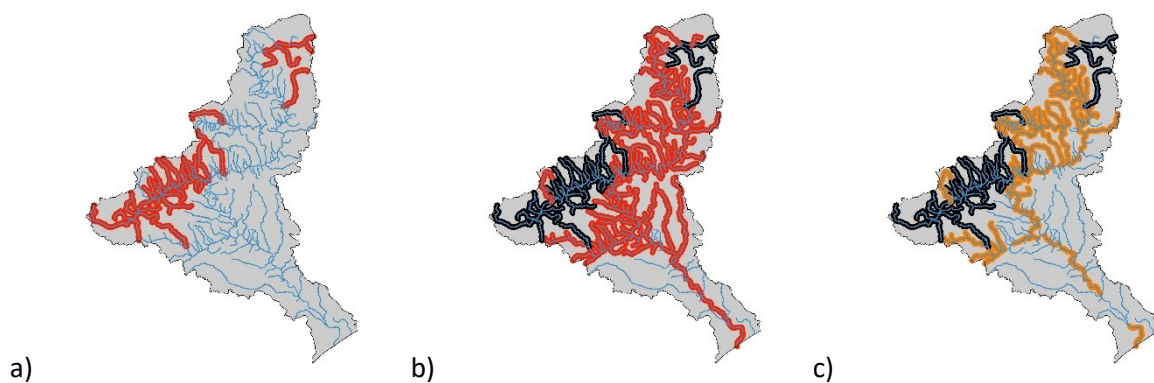


Figure 6.7. Bassin de l'Orb. Réservoirs biologiques et modèles analytiques pour les macroinvertébrés (diversité). (a) Tronçons prioritaires sur réservoirs biologiques, (b) tronçons prioritaires hors réservoirs biologiques, (c) tronçons candidats.

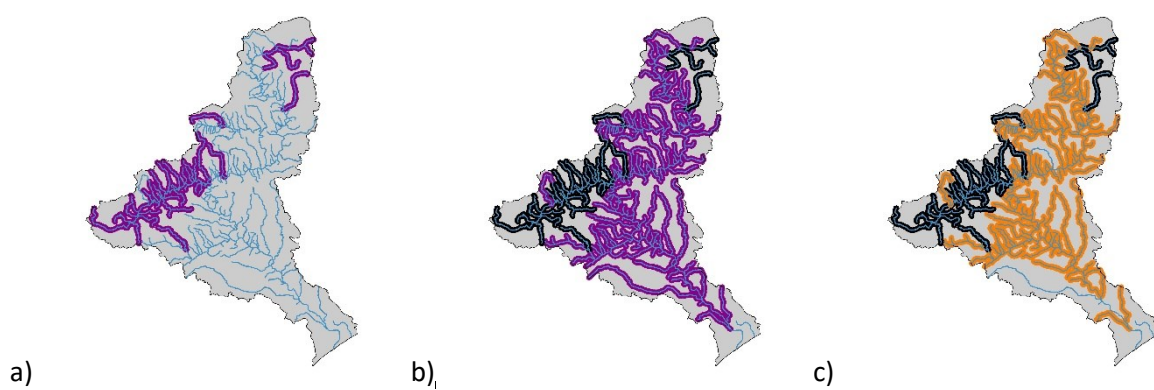


Figure 6.8. Bassin de l'Orb. Réservoirs biologiques et modèles analytiques pour les macroinvertébrés (spécificité). (a) Tronçons prioritaires sur réservoirs biologiques, (b) tronçons prioritaires hors réservoirs biologiques, (c) tronçons candidats.

6.5.3. La Bresse (Plaine de Saône à l'aval de la confluence avec le Doubs)

Dans ce secteur géographique, le réseau actuel de réservoirs biologiques est limité d'une part aux affluents de la Saône et à quelques cours d'eau situés en périphérie (têtes de bassin) pour la plupart. L'espèce cible n'est jamais la truite seule, et elle n'est mentionnée que pour ces derniers. Les modèles analytiques confirment que le potentiel "truite" est nul à très faible sur les cours d'eau de cette région dont les conditions (sauf configurations particulières très locales) sont défavorables à cette espèce.

Mais comme mentionné au paragraphe 5.3.6. dans l'analyse du sous bassin versant de la Seille, la situation est complètement différente pour les macroinvertébrés, tant en termes de diversité que spécificité. On constate que la majorité des quelques réservoirs biologiques existants sont concernés par un potentiel macroinvertébrés, ainsi qu'une partie assez importante des principaux axes du réseau hydrographique, de manière plus généralisée pour l'aspect diversité (fig. 6.9 et 6.10). De nombreux tronçons candidats existent donc dans cet espace. Comme pour le bassin de l'Orb, une grande majorité des tronçons ciblés en priorité sont dans un état écologique moyen à mauvais, mais ils sont dotés d'un objectif de bon état dans le SDAGE 2016-2021 actuel.

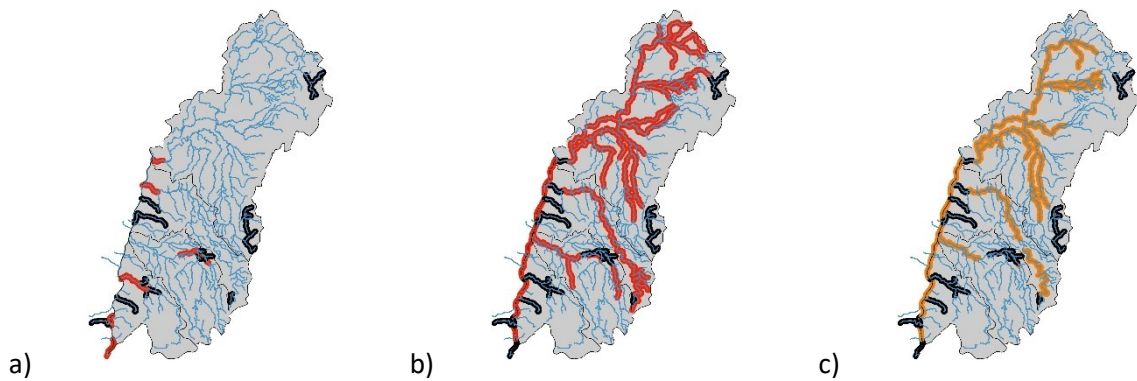


Figure 6.9. Plaine de Saône. Réservoirs biologiques et modèles analytiques pour les macroinvertébrés (diversité). (a) Tronçons prioritaires sur réservoirs biologiques, (b) tronçons prioritaires hors réservoirs biologiques, (c) tronçons candidats.

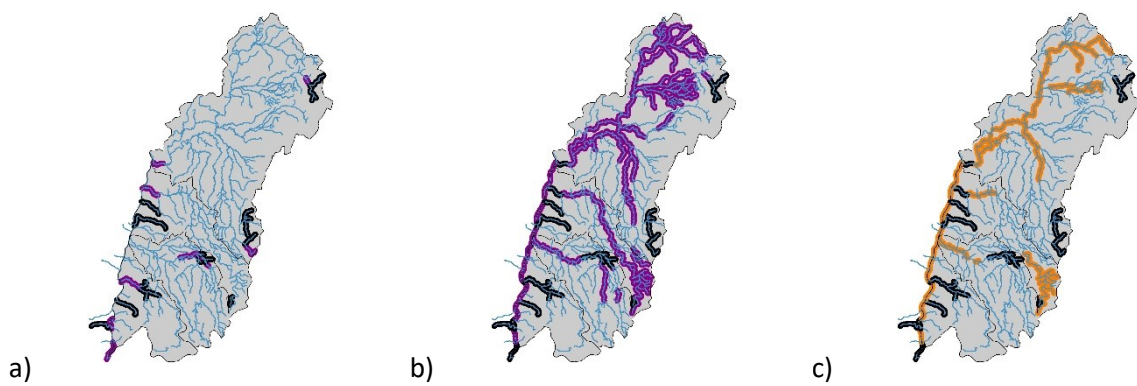


Figure 6.10. Plaine de Saône. Réservoirs biologiques et modèles analytiques pour les macroinvertébrés (spécificité). (a) Tronçons prioritaires sur réservoirs biologiques, (b) tronçons prioritaires hors réservoirs biologiques, (c) tronçons candidats.

Le changement d'échelle réalisé avec l'analyse de quatre bassins versants tests est riche d'enseignements. Il apporte des éléments complémentaires quant aux processus généraux d'identification des réservoirs biologiques. Les situations d'anthropisation différenciée de ces bassins versants exprimées par l'occupation des sols ont vraisemblablement influencé le choix. Par ailleurs, certaines conditions de milieu très locales ont aussi joué : des afférences de nappe, non « visibles » à plus gros grain, mais connues par expertise locale sont favorables au maintien de certaines espèces dans des environnements dégradés. Il a également pu être montré toute la richesse d'informations complémentaires apportée par une approche centrée sur les macroinvertébrés : elle met clairement en évidence de nouveaux espaces d'intérêt et leur complémentarité notamment pour des portions de réseau à pente moins forte, situées plus à l'aval et à des altitudes moins élevées.

7. Discussion générale

7.1. Etat actuel des réservoirs biologiques : solidité, fragilité

L'analyse approfondie de la littérature scientifique relative à la notion complexe de réservoir biologique, réalisée dans ce rapport, confirme tout le bien-fondé de ce concept réglementaire apparu dans la loi sur l'eau de 2006. Derrière les notions de dispersion des organismes et de connectivité des cours d'eau, de leurs corridors et de leurs nappes d'eau souterraine, on retrouve le concept de résilience, particulièrement important dans le contexte de milieux aquatiques soumis à des pressions anthropiques multiples, diffuses et ponctuelles dans un cadre climatique incertain marqué par une probable augmentation des températures, voire une raréfaction estivale de la ressource en eau.

Le réseau des 664 réservoirs biologiques du SDAGE 2016-2021 du bassin Rhône Méditerranée a été construit par expertise sur la base d'une connaissance de terrain, et argumentés sur la base de 13 espèces poissons et d'une espèce d'écrevisse (à pieds blancs). L'analyse de sa structure spatiale en montre toute la cohérence ainsi que la prise en compte de particularités géographiques très intéressantes, qui échappent le plus souvent à des modèles généraux descendants ou « top-down ».

Ainsi, pour l'espèce Truite fario par exemple, si de nombreux réservoirs biologiques ciblant cette espèce sont situés en têtes de bassin de l'étage montagnard, il est également possible d'identifier dans les secteurs périphériques des espaces marqués par des afférences de nappes phréatiques, voire des caractéristiques granulométriques particulières créant des conditions favorables à cette espèce au sein d'un espace géographique globalement peu favorable au regard de la connaissance générale disponible.

Pour illustrer ce type de situation, nous pouvons citer les exemples des réservoirs de l'Irance, la Veyle et la Chalaronne (RbioD00086, 00087, 00088), alimentées pour partie par la nappe des cailloutis du Pliocène de la Dombes, et du réservoir de l'Agny (RbioD00263) également alimenté par une nappe phréatique. Ces milieux particuliers dans des espaces aux conditions moins favorables (Fig. 5.15), constituent bien des espaces de reproduction potentiels susceptibles d'alimenter le réseau hydrographique qui lui est connecté, même si celui-ci ne présente pas les caractéristiques considérées comme optimales en terme de conditions géographiques, mais aussi de pressions anthropiques. De ce fait, l'enjeu de la connectivité dans les tronçons hydrographiques de proximité prend une dimension particulière quand on intègre cette réalité. L'intérêt de la mise en œuvre de cette disposition est d'avoir identifié (quels cours d'eau, quels tronçons?) et documenté (espèces clé argumentaires) chacun de ces espaces afin de rendre plus cohérente et plus efficiente la protection règlementaire, en privilégiant une gestion adaptée tant du réservoir biologique lui-même que de ses tronçons connectés. L'exercice a été étendu dans une perspective de réchauffement climatique à long terme, pour simuler le statut futur des réservoirs biologiques délimités et en tester la résilience probable. L'efficacité des délimitations actuelle et future réside in fine dans la réappropriation de leur signification par la communauté des gestionnaires et des intervenants locaux. Dans une logique de gestion adaptative qui prévaut au moins depuis 20 ans, avec l'adoption de la Directive Cadre européenne sur l'eau, il serait grandement souhaitable qu'une évaluation périodique et attentive des processus fonctionnels des réservoirs biologiques et des tronçons environnants soit envisagée sur le long terme afin de garantir l'objectif initial dans un contexte en évolution tant au niveau des pressions directes que sur un plan hydroclimatique susceptible de provoquer des changements non prévisibles aujourd'hui.

7.2. Une méthodologie pragmatique initiale ciblée sur le poisson qui s'avère satisfaire un spectre plus large d'organismes de la notion de réservoir biologique : l'objectif est atteint

Le chantier de délimitation initié en 2007 s'est appuyé sur une logique d'espèces piscicoles clé, alors que la définition réglementaire précise bien que les réservoirs biologiques "... comprennent une ou plusieurs zones de reproduction ou d'habitat des espèces de phytoplanctons, de macrophytes et de phytobenthos, de faune benthique invertébrée ou d'ichtyofaune, et permettent leur répartition dans un ou plusieurs cours d'eau du bassin versant". En effet ce chantier initial s'est appuyé sur le réseau d'experts constitué par l'ONEMA (créé à partir du Conseil Supérieur de la Pêche) dont l'actuel Office Français de la Biodiversité (OFB) est en partie l'actuel héritier. Ce réseau d'experts a présenté l'avantage important (outre la capacité de mobilisation et de répartition sur l'ensemble du bassin Rhône Méditerranée) de proposer une analyse à la fois homogène à l'échelle du bassin Rhône Méditerranée et précise à l'échelle des tronçons de cours d'eau. Les espèces cibles identifiées peuvent être regroupées en trois catégories : i) les espèces représentatives de milieux de qualité plus ou moins préservés (Truite fario, Ecrevisse, Chabot, Barbeau, Blageon), ii) les espèces inféodées à des espaces géographiques et des conditions d'habitat particulières (Brochet, Lamproie de Planer, Toxostome, Ombre commun), iii) les espèces vulnérables, voire en danger d'extinction, dont les réservoirs biologiques identifiés constituent les derniers espaces d'habitats estimés viables à l'heure actuelle (Apron, Bouvière, Lamproie marine, Alose feinte).

Même si cette approche pouvait sembler restrictive au regard de la définition réglementaire (l'ichtyofaune est seule mentionnée à l'exception de l'écrevisse à pieds blancs), l'analyse approfondie réalisée dans ce rapport qui a mobilisé des modèles de répartition d'espèces et des algorithmes de priorisation spatiale, révèle des performances comparables de recouvrement de ces espaces tant pour la truite que pour la diversité ou la spécificité des macroinvertébrés (en ciblant les taxons d'EPT (Ephéméroptères, Plécoptères, Trichoptères) caractérisant les milieux sensibles) de l'ordre de 50 %. En revanche, les tronçons prioritaires pour les macroinvertébrés concernent le plus souvent des milieux différents que ceux identifiés pour l'espèce truite, avec des tronçons de cours d'eau de taille moyenne, de plus faible pente et de moindre altitude (et d'exigences thermiques moins élevées). Et, du fait de ces caractéristiques géographiques, ces milieux sont plus souvent affectés par des pressions d'origine anthropique, diffuses ou ponctuelles et de toutes natures.

Compte tenu de la différence de méthodologie employée pour identifier ces espaces (modélisation théorique vs. évaluation et expertise de terrain) dans l'univers complexe des milieux aquatiques, on peut considérer que la cohérence des résultats est excellente à l'échelle du bassin Rhône Méditerranée, confirmant la qualité du travail fourni en première étape pour l'établissement de la liste et la qualification des réservoirs biologiques.

7.3. Existe-t-il des configurations à retoucher ?

La question de modifications possibles du réseau actuel de réservoirs biologiques se pose alors, si l'on imagine vouloir poursuivre une application à la lettre des textes réglementaires.

Pour le cas des macroinvertébrés, relativement bien connus car échantillonnés depuis les années 90, et utilisés pour l'évaluation de l'état écologique, nous avons effectué des choix méthodologiques en analysant les données en limitant l'analyse aux 47 genres d'EPT mono-spécifiques ou représentés par deux espèces à l'écologie similaire (soit 47 sur 330 identifiés dans le bassin Rhône Méditerranée sur le jeu de données disponibles et utilisées) et étudié les traits de diversité (richesse taxonomique) et de spécificité (présence d'espèces rares). Les résultats très nombreux des modélisations réalisées dans le cadre de cette étude, pourront s'avérer utiles afin de renforcer les outils de hiérarchisation d'intervention en terme de restauration et de remédiation. Ils sont à compléter dans le futur par l'acquisition de nouvelles connaissances concernant les macroinvertébrés, notamment sur leurs modes et capacités de dispersion complexes (selon le stade de développement) et plus diversifiés (d'un taxon à l'autre) et moins bien connus (distances de propagation, obstacles à la dispersion, ...).

En ce qui concerne les macrophytes et le phytobenthos, si les processus de dispersion sont probablement moins complexes, les connaissances en termes d'habitats et de dynamique de colonisation mériteraient d'être plus approfondies avant d'envisager un regard critique du réseau de réservoirs biologiques sous l'angle de ces compartiments biologiques.

7.4. Les menaces dans un contexte de changement global

Les prédictions disponibles actuellement selon les scénarios envisagés ont fait l'objet d'une application à l'échelle des 22 000 tronçons du réseau hydrographique du bassin Rhône Méditerranée en reprenant les paramètres modélisables susceptibles d'influencer la distribution spatiale de la Truite fario d'une part, et le niveau typologique des communautés de macroinvertébrés (reconstruit à partir des données de suivi disponibles), d'autre part.

On constate que la sensibilité à la température de l'air constitue le principal vecteur de l'évolution décrite, les modèles climatiques régionaux n'indiquant de tendances fiables que pour cette variable. Les travaux scientifiques en cours montrent que la relation entre température de l'eau et température de l'air n'est pas simplement linéaire et dépend de facteurs d'environnement plus complexes, le plus souvent locaux. Il apparaît donc que ces prédictions sont encore largement perfectibles tant dans les ordres de grandeurs que dans la distribution spatiale des évolutions des communautés biologiques.

Par ailleurs, les modèles climatiques régionaux peinent à apporter des éléments précis quant à l'évolution de l'hydrologie, moteur principal du transport des sédiments pour les débits élevés. Des marges importantes de connaissances existent encore tant sur la connaissance de l'évolution des débits élevés que celles relatives à l'évolution des stocks de sédiments en place et de leur mobilisation. La quantité et la qualité des sédiments constituent pourtant un facteur clef de la qualité des zones de reproduction et d'habitat de nombreuses espèces (faune et flore) des milieux aquatiques.

Parmi les espaces identifiés à l'heure actuelle comme réservoir biologique, un certain nombre d'entre eux sont vulnérables face aux projections climatiques couplées aux modèles statistiques de distribution. Il a pu être constaté lors des reconnaissances locales effectuées dans des bassins tests, que ce type de réservoir possédait des caractéristiques singulières par rapport aux tronçons de cours d'eau environnant (thermie, granulométrie, ...), mais sans pour cela disposer d'éléments en ce qui concerne la pérennité de ces caractéristiques face au changement global. Même si ces espaces peuvent être aujourd'hui considérés comme des piliers locaux de résilience des écosystèmes

aquatiques, leur pérennité méritera une évaluation complémentaire dans une perspective à moyen – long terme.

7.5. Résultats obtenus et mesures de gestion

L'analyse de la définition du concept de réservoir biologique met en évidence les notions :

- de qualité de l'espace réservoir en ce qui concernent les fonctions de reproduction, de refuge voire d'alimentation de la faune et flore aquatique ciblées,
- de connectivité, support indispensable à la dispersion équilibrée des organismes dans le réseau hydrographique périphérique aux réservoirs.

La mise en œuvre des actions de gestion adaptées passent donc par des analyses à une échelle locale prenant en compte les caractéristiques du réservoir biologique et de ses espèces clé.

Il apparaît difficile d'établir une liste exhaustive de ces actions, on peut toutefois en identifier les axes principaux. Une approche en termes de fonctions (reproduction, alimentation, refuge, dispersion) constitue un préalable. Si la conservation de celles-ci face aux évolutions de l'environnement (changement global ou pressions anthropiques diverses) constitue une première étape, l'amélioration, voire la remédiation de celles-ci par rapport à la situation actuelle est le plus souvent indispensable.

Conclusion

L'étude réalisée permet de mettre en évidence la bonne cohérence du réseau de réservoirs biologiques au regard des objectifs initiaux centrés sur les espèces piscicoles. Elle propose les bases méthodologiques d'un travail généralisable à différentes échelles géographiques et pour différentes cibles biologiques. De surcroît, les modèles peuvent être utilisés de façon prospective, en testant différents scénarios d'évolutions climatiques futures pour voir en quoi les situations contemporaines vont s'avérer robustes ou au contraire fragiles dans le temps. Au terme de cette expertise, le cadre général d'analyse des bassins versants a été renforcé, offrant la possibilité de marier les nouveaux modèles de distribution d'espèces et de priorisation spatiale aux outils déjà mobilisables, par exemple sur les contraintes pesant sur la morphologie ou l'hydrologie ou concernant d'autres pressions. L'étude permet d'entrevoir les questions futures à approfondir en termes de recherche : si la connaissance des conditions de vie et de dispersion des salmonidés est assez bien maîtrisée à ce jour, il n'en va pas de même pour les autres espèces de poissons ciblées. Par ailleurs, les connaissances relatives aux modes de dispersion, aux distances parcourues et aux contraintes à la mobilité des macroinvertébrés nécessitent encore de nombreuses investigations avant de permettre l'élaboration de modèles plus efficaces que ce que l'on peut proposer à l'heure actuelle.

Glossaire

Réservoir biologique : cours d'eau ou parties de cours d'eau qui comprennent une ou plusieurs zones de reproduction ou d'habitat des espèces aquatiques et permettent leur répartition dans un ou plusieurs cours d'eau du bassin versant (L214-17 du Code de l'Environnement). Ils sont nécessaires au maintien ou à l'atteinte du bon état écologique des cours d'eau d'un bassin versant.

Diversité alpha : (richesse spécifique) nombre d'espèces (en réalité de taxons) présentes dans un milieu donné.

Bêta diversité : taux de remplacement des espèces le long d'un gradient (climatique, altitude, ...) dans une région donnée

Métapopulation : ensemble de populations d'une même espèce réparties dans l'espace, entre lesquelles il existe des échanges plus ou moins réguliers et importants d'individus. La survie d'une métapopulation est donc dépendante du bon état des connexions entre ses populations : les extinctions locales sont en effet alors compensées par les phénomènes de migration et de dispersion d'une population à une autre

Méta communauté : ensemble de communautés locales liées par la dispersion de plusieurs espèces potentiellement en interaction

Résilience : capacité d'un système vivant (écosystème, biome, population, biosphère) à retrouver les structures et les fonctions de son état ex ante après une perturbation.

Résistance : capacité d'un système à se maintenir (ou maintenir son fonctionnement) face à une perturbation.

Niche écologique : milieu occupé par une espèce, du point de vue de ses relations avec les autres espèces et de son mode d'alimentation. Concept qui traduit à la fois la « position » occupée par un organisme, une population ou plus généralement une espèce dans un écosystème, et l'ensemble des conditions nécessaires à une population viable de cet organisme. Décrite par des caractéristiques physico-chimiques (le milieu) et des paramètres biologiques incluant les interactions avec l'espèce et les espèces avoisinantes ainsi que le milieu lui-même.

Modèle de distribution : modèle de régression visant à prédire la distribution spatiale d'une espèce (occurrence, abondance, densité) en fonction de variables environnementales observées.

Modèle additif généralisé (GAM) : modèle statistique fondé sur l'addition de fonctions de transformation des variables explicatives qui intègrent potentiellement des effets non linéaires. En ce sens, il peut être vu comme une généralisation des modèles de régression linéaire. Il est couramment utilisé en écologie spatiale pour modéliser des distributions d'espèces.

Priorisation spatiale : analyse visant à définir les zones prioritaires pour la conservation d'une ou plusieurs espèce(s) au sein d'un ensemble spatial donné. Les unités élémentaires de l'ensemble spatial considéré sont classées par ordre de priorité à l'aide d'algorithmes selon différents critères (écologie, habitat, limites administratives, coûts financiers, etc).

Références

- Alexander, L.C., Hawthorne, D.J., Palmer, M.A. and Lamp, W.O. (2011). Loss of genetic diversity in the North American mayfly *Ephemera invaria* associated with deforestation of headwater streams. *Freshwater Biology*. **56**(7): 1456-1467.
- Alexander, L.C., Fritz, K.M., Schofield, K.A., Autrey, B.C., Demeester, J.E., Golden, H.E., Goodrich, D.C., Kepner, W.G., Kiperwas, H.R., Lane, C.R., Leduc, S.D., Leibowitz, S.G., Mcmanus, M.G., Pollard, A.I., Ridley, C.E., Vanderhoof, M.K. and Wigington, P.J. (2018). Featured Collection Introduction: Connectivity of Streams and Wetlands to Downstream Waters. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association*. **54**(2): 287-297.
- Allan, J.D. (2004). Landscapes and riverscapes: the influence of land use on stream ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. **35**: 257-284.
- Anderson, C.D., Epperson, B.K., Fortin, M.J., Holderegger, R., James, P.M., Rosenberg, M.S., Scribner, K.T. and Spear, S. (2010). Considering spatial and temporal scale in landscape-genetic studies of gene flow. *Molecular Ecology*. **19**(17): 3565-3575.
- Auerbach, D.A., Deisenroth, D.B., Mcshane, R.R., McCluney, K.E. and Poff, N.L. (2014). Beyond the concrete: accounting for ecosystem services from free-flowing rivers. *Ecosystem Services*. **10**: 1-5.
- Baatrup-Pedersen, A., Larsen, S.E., Andersen, D.K., Jepsen, N., Nielsen, J. and Rasmussen, J.J. (2018). Headwater streams in the EU Water Framework Directive: Evidence-based decision support to select streams for river basin management plans. *Science of The Total Environment*. **613-614**: 1048-1054.
- Baglinière, J.-L. and Maisse, G. (2002). La biologie de la Truite commune (*Salmo trutta* L.) dans la rivière Scorff, Bretagne : une synthèse des études de 1972 à 1997. *Productions Animales* 5 (15), 319-331.
- Barquín, J., Benda, L.E., Villa, F., Brown, L.E., Bonada, N., Vieites, D.R., Battin, T.J., Olden, J.D., Hughes, S.J., Gray, C. and Woodward, G. (2015). Coupling virtual watersheds with ecosystem services assessment: a 21st century platform to support river research and management. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water*. **2**(6): 609-621.
- Baudoin, J.-M., Burgun, V., Chanseau, M., Larinier, M., Ovidio, M., Sremski, W., Steinbach, P. and Voegtli, B. (2014). Informations sur la Continuité Ecologique - ICE -Evaluer le franchissement des obstacles par les poissons. Principes et méthodes. Comprendre pour agir, Onema, 204 p.
- Baxter, C.V., Fausch, K.D. and Saunders, W.C. (2005). Tangled webs: Reciprocal flows of invertebrate prey link streams and riparian zones. *Freshwater Biology*. **50**: 201-220.
- Beaufort, A., Lamouroux, N., Pella, H., Datry, T. and Sauquet, E. (2018). Extrapolating regional probability of drying of headwater streams using discrete observations and gauging networks. *Hydrology & Earth System Sciences*. **22**(5):
- Belmar, O., Velasco, J., Gutiérrez-Cánovas, C., Mellado-Díaz, A., Millán, A. and Wood, P.J. (2013). The influence of natural flow regimes on macroinvertebrate assemblages in a semiarid Mediterranean basin. *Ecohydrology*. **6**(3): 363-379.
- Benson, M.H. and Garmestani, A.S. (2011). Can we manage for resilience? The integration of resilience thinking into natural resource management in the United States. *Environmental Management*. **48**(3): 392-399.

- Besemer, K., Singer, G., Quince, C., Bertuzzo, E., Sloan, W. and Battin, T.J. (2013). Headwaters are critical reservoirs of microbial diversity for fluvial networks. *Proc. R. Soc. B.* **280**(1771): 20131760.
- Biggs, J., Nicolet, P., Mlinaric, M. and Lalanne, T. (2014). Report of the Workshop on the Protection and Management of Small Water Bodies. European Environmental Bureau (EEB), Brussels. 23 p.
- Biggs, J., Von Fumetti, S. and Kelly-Quinn, M. (2017). The importance of small waterbodies for biodiversity and ecosystem services: implications for policy makers. *Hydrobiologia.* **793**(1): 3-39.
- Boltz, F., Poff, N.L., Folke, C., Kete, N., Brown, C.M., Freeman, S.S.G., Matthews, J.H., Martinez, A. and Rockström, J. (2019). Water is a master variable: solving for resilience in the modern era. *Water Security.* **8**: 100048.
- Boulton, A.J. and Lake, P.S. (1990). The ecology of two intermittent streams in Victoria, Australia. I. Multivariate analyses of physicochemical features. *Freshwater Biology.* **24**: 123-141.
- Boulton, A.J. and Lake, P.S. (1992a). The ecology of two intermittent streams in Victoria, Australia. II. Comparisons of faunal composition between habitats, rivers and years. *Freshwater Biology.* **27**: 99-121.
- Boulton, A.J. and Lake, P.S. (1992b). The ecology of two intermittent streams in Victoria, Australia. III. Temporal changes in faunal composition. *Freshwater Biology.* **27**: 123-138.
- Brittain, J.E. and Eikeland, T.J. (1988). Invertebrate drift - A review. *Hydrobiologia.* **166**: 77-93.
- Brown, A.V. and Armstrong, M.L. (1985). Propensity to drift downstream among various species of fish. *Journal of Freshwater Ecology.* **3**(1): 3-17.
- Brown, B.L., Swan, C.M., Auerbach, D.A., Campbell Grant, E.H., Hitt, N.P., Maloney, K.O. and Patrick, C. (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**(1): 310-327.
- Bruno, D., Gutiérrez-Cánovas, C., Sánchez-Fernández, D., Velasco, J. and Nilsson, C. (2016). Impacts of environmental filters on functional redundancy in riparian vegetation. *Journal of Applied Ecology.* **53**(3): 846-855.
- Buffam, I., Laudon, H., Temnerud, J., Mörth, C.M. and Bishop, K. (2007). Landscape-scale variability of acidity and dissolved organic carbon during spring flood in a boreal stream network. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences.* **112**(G1):
- Buisson, L., Blanc, L. and Grenouillet, G. (2008). Modelling stream fish species distribution in a river network: the relative effects of temperature versus physical factors. *Ecology of Freshwater Fish.* **17**(2): 244-257.
- Bunn, S.E. and Arthington, A.H. (2002). Basic Principles and Ecological Consequences of Altered Flow Regimes for Aquatic Biodiversity. *Environmental Management.* **30**(4): 492-507.
- Burcher, C.L., Valett, H.M. and Benfield, E.F. (2007). The land-cover cascade: Relationships coupling land and water. *Ecology.* **88**(1): 228-242.
- Burt, T., Pinay, G., Grimm, N. and Harms, T. (2013). Between the Land and the River: River Conservation and the Riparian Zone. In: *River Conservation: Challenges and Opportunities*. Sabater, S. and Eloegi, A. (Eds.). Fundacion BBVA, pp.215-241.

- Carlson, A.K., Taylor, W.W., Schlee, K.M., Zorn, T.G. and Infante, D.M. (2017). Projected impacts of climate change on stream salmonids with implications for resilience-based management. *Ecology of Freshwater Fish*. **26**(2): 190-204.
- Carter, J.G., Lamarra, V.A. and Ryel, R.J. (1986). Drift of larval fishes in the upper Colorado River. *Journal of Freshwater Ecology*. **3**(4): 567-577.
- Chandesris, A., Souchon, Y. and Van Looy, K. (2017a). Températures des cours d'eau. Panorama des préoccupations et méthodes d'approche dans la littérature scientifique. RAPPORT DE SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE. Irstea Lyon, UR Riverly, Laboratoire d'Hydroécologie Quantitative. Agence de l'eau Rhône Méditerranée Corse, Lyon. 82 p.
- Chandesris, A., Souchon, Y. and Van Looy, K. (2017b). Cours d'Eau et Température. Adaptation aux Changements Environnementaux. Rapport Irstea Lyon, UR Riverly, Laboratoire d'Hydroécologie Quantitative. Agence de l'eau Rhône Méditerranée Corse, Lyon. 81 p.
- Clarke, A., Macnally, R., Bond, N. and Lake, P.S. (2008). Macroinvertebrate diversity in headwater streams: a review. *Freshwater Biology*. **53**: 1707-1721.
- Datry, T., Larned, S.T. and Tockner, K. (2014a). Intermittent rivers: a challenge for freshwater ecology. *BioScience* **64**: 229-235.
- Datry, T., Larned, S., Fritz, K., Bogan, M., Wood, P.J., Meyer, E. and Santos, A. (2014b). Broad-scale patterns of invertebrate richness and community composition in temporary rivers: effects of flow intermittence. *Ecography*. **37**(1): 94-104.
- Datry, T., Pella, H., Leigh, C., Bonada, N. and Hugueny, B. (2016). A landscape approach to advance intermittent river ecology. *Freshwater Biology*. **61**(8): 1200-1213.
- Datry, T., Boulton, A.J., Bonada, N., Fritz, K., Leigh, C., Sauquet, E., Tockner, K., Hugueny, B. and Dahm, C.N. (2018). Flow intermittence and ecosystem services in rivers of the Anthropocene. *Journal of Applied Ecology*. **55**(1): 353-364.
- Davis, C.D., Epps, C.W., Flitcroft, R.L. and Banks, M.A. (2018). Refining and defining riverscape genetics: How rivers influence population genetic structure. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water*. **5**(2): e1269.
- Del Rosario, R.B. and Resh, V.H. (2001). Interstitial invertebrate assemblages associated with small-scale subsurface flowpaths in perennial and intermittent California streams. *Archiv Für Hydrobiologie*. **150**(4): 629-640.
- Décamps, H. (2011). River networks as biodiversity hotlines. *Comptes Rendus Biologies*. **334**(5-6): 420-434.
- Dodds, W.K. and Oakes, R.M. (2008). Headwater influences on downstream water quality. *Environmental Management*. **41**(3): 367-377.
- Dynesius, M. and Nilsson, C. (1994). Fragmentation and flow regulation of river systems in the northern third of the world. *Science*. **266**(5186): 753-762.
- Falkenmark, M., Wang-Erlandsson, L. and Rockström, J. (2019). Understanding of water resilience in the Anthropocene. *Journal of Hydrology X*. **2**: 100009.

- Faure, J.-P. and Caudron, A. (2016). Etude de la répartition micro-géographique de la diversité génétique des populations de Truite commune (*Salmo trutta*), département 69. Suivi du décloisonnement du bassin versant de l'Yzeron. DAAPPMA 69, 19 p.
- Fausch, K.D., Torgersen, C.E., Baxter, C.V. and Li, H.W. (2002). Landscapes to riverscapes: bridging the gap between research and conservation of stream fishes. *BioScience*. **52**(6): 1-16.
- Feld, C.K., Fernandes, M.D.R.P., Ferreira, M.T., Hering, D., Ormerod, S.J., Venohr, M. and Gutiérrez-Cánovas, C. (2018). Evaluating riparian solutions to multiple stressor problems in river ecosystems—A conceptual study. *Water research*.
- Ferguson, A., Reed, T.E., Cross, T.F., McGinnity, P. and Prodöhl, P.A. (2019). Anadromy, potamodromy and residency in brown trout *Salmo trutta*: the role of genes and the environment. *Journal of fish biology*. **95**(3): 692-718.
- Finn, D.S., Bonada, N., Múrria, C. and Hughes, J.M. (2011). Small but mighty: headwaters are vital to stream network biodiversity at two levels of organization. *Journal of the North American Benthological Society*. **30**(4): 963-980.
- Folke, C. (2003). Freshwater for resilience: a shift in thinking. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. **358**(1440): 2027-2036.
- Folke, C., Carpenter, S., Elmqvist, T., Gunderson, L., Holling, C.S. and Walker, B. (2002). Resilience and sustainable development: Building adaptive capacity in a world of transformations. *Ambio*. **31**(5): 437-440.
- Frissell, C.A., Liss, W.J., Warren, C.E. and Hurley, M.D. (1986). A hierarchical framework for stream habitat classification: viewing streams in a watershed context. *Environmental Management*. **10**(2): 199-214.
- Fryirs, K.A. and Brierley, G.J. (2013). *Geomorphic Analysis of River Systems. An approach to Reading Landscape*. Wiley-Blackwell, 325 p.
- Gido, K.B., Whitney, J.E., Perkin, J.S. and Turner, T.F. (2016). Fragmentation, connectivity and fish species persistence in freshwater ecosystems. *Conservation of freshwater fishes*. 292-323.
- Gomi, T., Sidle, R.C. and Richardson, J.S. (2002). Understanding processes and downstream linkages of headwater systems. *BioScience*. **52**(10): 905-916.
- Gurnell, A., Rinaldi, M., Belletti, B., Bizzi, S., Blamauer, B., Braca, G., Buijse, A., Bussetini, M., Camenen, B. and Comiti, F. (2016). A multi-scale hierarchical framework for developing understanding of river behaviour to support river management. *Aquatic sciences*. **78**(1): 1-16.
- Haggerty, S.M., Batzer, D.P. and Jackson, C.R. (2002). Macroinvertebrate assemblages in perennial headwater streams of the Coastal Mountain range of Washington, USA. *Hydrobiologia*. **479**(1-3): 143-154.
- Hansen, G.J., Gaeta, J.W., Hansen, J.F. and Carpenter, S.R. (2015). Learning to manage and managing to learn: sustaining freshwater recreational fisheries in a changing environment. *Fisheries*. **40**(2): 56-64.
- Hanski, I. (1999). Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamic landscapes. *Oikos* **87**: 209-219.

- Heino, J., Melo, A.S. and Bini, L.M. (2015). Reconceptualising the beta diversity-environmental heterogeneity relationship in running water systems. *Freshwater Biology*. **60**(2): 223-235.
- Heino, J., Alahuhta, J., Ala-Hulkko, T., Antikainen, H., Bini, L.M., Bonada, N., Datry, T., Erős, T., Hjort, J. and Kotavaara, O. (2017). Integrating dispersal proxies in ecological and environmental research in the freshwater realm. *Environmental Reviews*. **25**(3): 334-349.
- Herbert, M.E., McIntyre, P.B., Doran, P.J., Allan, J.D. and Abell, R. (2010). Terrestrial reserve networks do not adequately represent aquatic ecosystems. *Conservation Biology*. **24**(4): 1002-1011.
- Hill, B.H., Kolka, R.K., McCormick, F.H. and Starry, M.A. (2014). A synoptic survey of ecosystem services from headwater catchments in the United States. *Ecosystem Services*. **7**: 106-115.
- Holling, C.S. (1973). Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **4**: 1-23.
- Hynes, H.B.N. (1975). Edgardo baldi memorial lecture. The stream and its valley. *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*. **19**: 1-15.
- John, K.R. (1964). Survival of fish in intermittent streams of the Chiricahua Mountains, Arizona. *Ecology*. **45**(1): 112-119.
- Johnson, L.B. and Host, G.E. (2010). Recent developments in landscape approaches for the study of aquatic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*. **29**(1): 41-66.
- Johnson, M.F., Thorne, C.R., Castro, J.M., Kondolf, G.M., Mazzacano, C.S., Rood, S.B. and Westbrook, C. (2020). Biomic river restoration: A new focus for river management. *River Research and Applications*. **36**(1): 3-12.
- Kark, S., Levin, N., Grantham, H.S. and Possingham, H.P. (2009). Between-country collaboration and consideration of costs increase conservation planning efficiency in the Mediterranean Basin. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. **106**(36): 15368-15373.
- Kaushal, S.S., McDowell, W.H. and Wollheim, W.M. (2014). Tracking evolution of urban biogeochemical cycles: past, present, and future. *Biogeochemistry*. **121**(1): 1-21.
- Krutz, L.J., Gentry, T.J., Senseman, S.A., Pepper, I.L. and Tierney, D.P. (2006). Mineralisation of atrazine, metolachlor and their respective metabolites in vegetated filter strip and cultivated soil. *Pest management science*. **62**(6): 505-514.
- Lassaletta, L., Garcia-Gomez, H., Gimeno, B.S. and Rovira, J.V. (2010). Headwater streams: neglected ecosystems in the EU Water Framework Directive. Implications for nitrogen pollution control. *Environmental Science & Policy*. **13**(5): 423-433.
- Leibowitz, S.G., Wigington, P.J., Schofield, K.A., Alexander, L.C., Vanderhoof, M.K. and Golden, H.E. (2018). Connectivity of Streams and Wetlands to Downstream Waters: An Integrated Systems Framework. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association*. **54**(2): 298-322.
- Leigh, C., Boulton, A.J., Courtwright, J.L., Fritz, K., May, C.L., Walker, R.H. and Datry, T. (2016). Ecological research and management of intermittent rivers: an historical review and future directions. *Freshwater Biology*. **61**(8): 1181-1199.
- Lefebvre T., Moncorps S. (coordination), (2010). Les espaces protégés français : une pluralité d'outils au service de la conservation de la biodiversité. *Comité français de l'UICN, Paris, France*.

- Lin, C.-H., Lerch, R.N., Goynes, K.W. and Garrett, H.E. (2011). Reducing Herbicides and Veterinary Antibiotics Losses from Agroecosystems Using Vegetative Buffers. *Journal of Environmental Quality*. **40**: 791-799.
- Linke, S., Turak, E. and Nel, J. (2011). Freshwater conservation planning: the case for systematic approaches. *Freshwater Biology*. **56**(1): 6-20.
- Macdonald, H.C., Ormerod, S.J. and Bruford, M.W. (2017). Enhancing capacity for freshwater conservation at the genetic level: a demonstration using three stream macroinvertebrates. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. **27**(2): 452-461.
- Magalhaes, M.F., Beja, P. and Schlosser, I.J. (2007). Effects of multi-year droughts on fish assemblages of seasonally drying Mediterranean streams. *Freshwater Biology*.
- Maridet, L. (1995). Rôle des formations végétales riveraines. Recommandations pour une gestion régionalisée. Rapport final, Cemagref BEA/LHQ, Ministère de l'Environnement, Direction de l'Eau, SDMAP PARIS, 69 p.
- Maridet, L. and Collin-Huet, M.P. (1995). La végétation aux abords des rivières : source de vie et d'équilibre. Plaquette Ministère de l'environnement, 14 p.
- Marshall, J.C., Acuña, V., Allen, D.C., Bonada, N., Boulton, A.J., Carlson, S.M., Dahm, C.N., Datry, T., Leigh, C., Negus, P., Richardson, J.S., Sabater, S., Stevenson, R.J., Steward, A.L., Stubbington, R., Tockner, K. and Vander Vorste, R. (2018). Protecting U.S. temporary waterways. *Science*. **361**(6405): 856-857.
- Mazor, T., Possingham, H.P. and Kark, S. (2013). Collaboration among countries in marine conservation can achieve substantial efficiencies. *Diversity and Distributions*. **19**(11): 1380-1393.
- McClain, M.E., Boyer, E.W., Dent, C.L., Gergel, S.E., Grimm, N.B., Groffman, P.M., Hart, S.C., Harvey, J.W., Johnston, C.A., Mayorga, E., McDowell, W.H. and Pinay, G. (2003). Biogeochemical hot spots and hot moments at the interface of terrestrial and aquatic ecosystems. *Ecosystems*. **6**(4): 301-312.
- McCluney, K.E., Poff, N.L., Palmer, M.A., Thorp, J.H., Poole, G.C., Williams, B.S., Williams, M.R. and Baron, J.S. (2014). Riverine macrosystems ecology: sensitivity, resistance, and resilience of whole river basins with human alterations. *Frontiers in Ecology and the Environment*. **12**(1): 48-58.
- McDonough, O., Hosen, J. and Palmer, M. (2011). Temporary streams: the hydrology, geography, and ecology of non-perennially flowing waters. In: Elliot, H.S., Martin, L.E. (Eds.), *River Ecosystems: Dynamics*. Nova Science Publ. Inc., Management and Conservation, 259-290.
- Meador, M.R. and Matthews, W.J. (1992). Spatial and temporal patterns in fish assemblage structure of an intermittent Texas stream. *American Midland Naturalist*. **127**(1): 106-114.
- Merriam, E.R. and Petty, J.T. (2016). Under siege: Isolated tributaries are threatened by regionally impaired metacommunities. *Science of The Total Environment*. **560-561**: 170-178.
- Meyer, J.L., Strayer, D.L., Wallace, J.B., Eggert, S.L., Helfman, G.S. and Leonard, N.E. (2007a). The contribution of headwater streams to biodiversity in river networks. *Journal of the American Water Resources Association*. **43**(1): 86-103.
- Meyer, J.L., Beilfuss, R., Kaplan, L.A., Carpenter, Q., Newbold, D., Semlitsch, R., Strayer, D.L., Watzin, M.C., Woltemade, C.J., Zedler, P.H. and Zedler, J.B. (2007b). Where rivers are born: the scientific

imperative for defending small streams and wetlands. American Rivers and the Sierra Club, Washington, D.C., 26 p.

Millennium Ecosystem Assessment (2005). Synthesis report. Island, Washington, DC

Modesto, V., Ilarri, M., Souza, A.T., Lopes-Lima, M., Douda, K., Clavero, M. and Sousa, R. (2018). Fish and mussels: Importance of fish for freshwater mussel conservation. *Fish and Fisheries*. **19**(2): 244-259.

Morton, E.R., Mcgrady, M.J., Newton, I., Rollie, C.J., Smith, G.D., Mearns, R. and Oli, M.K. (2018). Dispersal: a matter of scale. *Ecology*. **99**(4): 938-946.

Nadeau, T.L. and Rains, M.C. (2007). Hydrological connectivity between headwater streams and downstream waters: How science can inform policy. *Journal of the American Water Resources Association*. **43**(1): 118-133.

Naiman, R.J., H. Decamps, and M. Pollock, 1993. The Role of Riparian Corridors in Maintaining Regional Biodiversity. *Ecological Applications* 3:209-212.

Naiman, R.J., Decamps, H. and McClain, M.E. (2010). *Riparia: ecology, conservation, and management of streamside communities*. Academic Press.

Naman, S.M., Rosenfeld, J.S. and Richardson, J.S. (2016). Causes and consequences of invertebrate drift in running waters: from individuals to populations and trophic fluxes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **73**(8): 1292-1305.

Neeson, T.M., Ferris, M.C., Diebel, M.W., Doran, P.J., O'hanley, J.R. and McIntyre, P.B. (2015). Enhancing ecosystem restoration efficiency through spatial and temporal coordination. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. **112**(19): 6236-6241.

Neeson, T.M., Smith, S.D.P., Allan, J.D. and McIntyre, P.B. (2016). Prioritizing ecological restoration among sites in multi-stressor landscapes. *Ecological Applications*. **26**(6): 1785-1796.

Nicolas, V., Oraison, F., Souchon, Y. and Van Looy, K. (2012). Restaurer l'hydromorphologie des cours d'eau et mieux maîtriser les nutriments, une voie commune ? *Comprendre Pour Agir*, Onema, Vincennes. 8 p.

Niemi, G.J., Devore, P., Detenbeck, N., Taylor, D., Lima, A., Pastor, J., Yount, J.D. and Naiman, R.J. (1990). Overview of case studies on recovery of aquatic systems from disturbances. *Environmental Management*. **14**(5): 571-587.

Peterson, B.J., Wollheim, W.M., Mulholland, P.J., Webster, J.R., Meyer, J.L., Tank, J.L., Marti, E., Bowden, W.B., Valett, H.M., Hershey, A.E., McDowell, W.H., Dodds, W.K., Hamilton, S.K., Gregory, S. and Morrall, D.D. (2001). Control of nitrogen export from watersheds by headwater streams. *Science*. **292**(5514): 86-90.

Peterson, E.E., Hanks, E.M., Hooten, M.B., Ver Hoef, J.M. and Fortin, M.-J. (2019). Spatially structured statistical network models for landscape genetics. *Ecological Monographs*. **89**(2): e01355.

Poff, N.L., Allan, J.D., Bain, M.B., Karr, J.R., Prestegard, K.L., Richter, B.D., Sparks, R.E. and Stromberg, J.C. (1997). The natural flow regime. A paradigm for river conservation and restoration. *BioScience*. **47**(11): 769-784.

- Rasmussen, J.J., Baattrup-Pedersen, A., Wiberg-Larsen, P., Mcknight, U.S. and Kronvang, B. (2011). Buffer strip width and agricultural pesticide contamination in Danish lowland streams: Implications for stream and riparian management. *Ecological engineering*. **37**(12): 1990-1997.
- Rasmussen, J.J., Mcknight, U.S., Loinaz, M.C., Thomsen, N.I., Olsson, M.E., Bjerg, P.L., Binning, P.J. and Kronvang, B. (2013). A catchment scale evaluation of multiple stressor effects in headwater streams. *Science of the Total Environment*. **442**: 420-431.
- Riley, W.D., Potter, E.C.E., Biggs, J., Collins, A.L., Jarvie, H.P., Jones, J.I., Kelly-Quinn, M., Ormerod, S.J., Sear, D.A., Wilby, R.L., Broadmeadow, S., Brown, C.D., Chanin, P., Copp, G.H., Cowx, I.G., Grogan, A., Hornby, D.D., Huggett, D., Kelly, M.G., Naura, M., Newman, J.R. and Siriwardena, G.M. (2018). Small Water Bodies in Great Britain and Ireland: Ecosystem function, human-generated degradation, and options for restorative action. *Science of The Total Environment*. **645**: 1598-1616.
- Roberts, W.M., Stutter, M.I. and Haygarth, P.M. (2012). Phosphorus retention and remobilization in vegetated buffer strips: a review. *Journal of environmental quality*. **41**(2): 389-399.
- Sartori, M. and Brittain, J.E. (2015). Order Ephemeroptera. In: *Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates (Fourth Edition)*. Elsevier, pp.873-891.
- Schindler, D.E., Hilborn, R., Chasco, B., Boatright, C.P., Quinn, T.P., Rogers, L.A. and Webster, M.S. (2010). Population diversity and the portfolio effect in an exploited species. *Nature*. **465**(7298): 609-612.
- Schlösser, I.J. (1995). Critical landscape attributes that influence fish population dynamics in headwater streams. *Hydrobiologia*. **303**: 71-81.
- Schofield, K.A., Alexander, L.C., Ridley, C.E., Vanderhoof, M.K., Fritz, K.M., Autrey, B.C., Demeester, J.E., Kepner, W.G., Lane, C.R. and Leibowitz, S.G. (2018). Biota connect aquatic habitats throughout freshwater ecosystem mosaics. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association*. **54**(2): 372-399.
- Schultheis, A., Weigt, L. and Hendricks, A. (2002). Gene flow, dispersal, and nested clade analysis among populations of the stonefly *Peltoperla tarteri* in the southern Appalachians. *Molecular Ecology*. **11**(3): 317-327.
- Scribner, K.T., Lowe, W.H., Landguth, E., Luikart, G., Infante, D.M., Whelan, G.E. and Muhlfeld, C.C. (2016). Applications of Genetic Data to Improve Management and Conservation of River Fishes and Their Habitats. *Fisheries*. **41**(4): 174-188.
- Sedell, J.R., G.H. Reeves, F.R. Hauer, J.A. Stanford, and C.P. Hawkins (1990). Role of Refugia in Recovery From Disturbances: Modern Fragmented and Disconnected River Systems. *Environmental Management*. **14**: 711–24. <https://doi.org/10.1007/BF02394720>
- Selkoe, K.A., Scribner, K.T. and Galindo, H.M. (2015). Waterscape genetics—applications of landscape genetics to rivers, lakes, and seas. *Landscape Genetics: Concepts, Methods, Applications*. Chichester (UK): John Wiley & Sons Ltd. 220-246.
- Skoulikidis, N.T., Sabater, S., Datry, T., Morais, M.M., Buffagni, A., Dörflinger, G., Zogaris, S., Del Mar Sánchez-Montoya, M., Bonada, N. and Kalogianni, E. (2017). Non-perennial Mediterranean rivers in Europe: status, pressures, and challenges for research and management. *Science of The Total Environment*. **577**: 1-18.

- Snelder, T.H., Datry, T., Lamouroux, N., Larned, S.T., Sauquet, E., Pella, H. and Catalogne, C. (2013). Regionalization of patterns of flow intermittence from gauging station records. *Hydrology and Earth System Sciences*. 17: p-1685.
- Soranno, P.A., Cheruvilil, K.S., Bissell, E.G., Bremigan, M.T., Downing, J.A., Fergus, C.E., Filstrup, C.T., Henry, E.N., Lottig, N.R., Stanley, E.H., Stow, C.A., Tan, P.-N., Wagner, T. and Webster, K.E. (2014). Cross-scale interactions: quantifying multi-scaled cause–effect relationships in macrosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*. **12**(1): 65-73.
- Sork, V.L. and Waits, L. (2010). Contributions of landscape genetics – approaches, insights, and future potential. *Molecular Ecology*. **19**(17): 3489-3495.
- Stanley, E.H., Fisher, S.G. and Jones, J.B. (2004). Effects of water loss on primary production: A landscape-scale model. *Aquatic Sciences*. **66**(1): 130-138.
- Stoll, S., Breyer, P., Tonkin, J.D., Früh, D. and Haase, P. (2016). Scale-dependent effects of river habitat quality on benthic invertebrate communities — Implications for stream restoration practice. *Science of The Total Environment*. **553**: 495-503.
- Sweeney, B.W., Bott, T.L., Jackson, J.K., Kaplan, L.A., Newbold, J.D., Standley, L.J., Hession, W.C. and Horwitz, R.J. (2004). Riparian deforestation, stream narrowing, and loss of stream ecosystem services. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. **101**(39): 14132-14137.
- Sweeney, B.W. and Newbold, J.D. (2014). Streamside forest buffer width needed to protect stream water quality, habitat, and organisms: a literature review. *Journal of the American Water Resources Association*. **50**(3): 560-584.
- Sweeney, B.W. and Blaine, J.G. (2016). River conservation, restoration, and preservation: rewarding private behavior to enhance the commons. *Freshwater Science*. **35**(3): 755-763.
- Tonkin, J.D., Altermatt, F., Finn, D.S., Heino, J., Olden, J.D., Pauls, S.U. and Lytle, D.A. (2018). The role of dispersal in river network metacommunities: Patterns, processes, and pathways. *Freshwater Biology*. **63**(1): 141-163.
- Torterotot, J.-B., Perrier, C., Bergeron, N.E. and Bernatchez, L. (2014). Influence of Forest Road Culverts and Waterfalls on the Fine-Scale Distribution of Brook Trout Genetic Diversity in a Boreal Watershed. *Transactions of the American Fisheries Society*. **143**(6): 1577-1591.
- Torterotot, J.-B. and Caudron, A. (2018). Quel potentiel des outils génétiques pour étudier le rétablissement de la connectivité des habitats piscicoles? *Sciences Eaux Territoires*. (1): 62-67.
- U.S. Environmental Protection Agency (EPA). (2015). Connectivity of streams and wetlands to downstream waters: a review and synthesis of the scientific evidence. Office of Research and Development, US EPA, Washington D.C. 408 p.
- Valette, L., Chandèsris, A., Malavoi, J.R., Souchon, Y. and Willet, B. (2010). Protocole AURAH-CE Audit RAPide de l'Hydromorphologie des Cours d'Eau. Méthode de recueil d'informations complémentaires à SYRAH-CE sur le terrain. Pôle Hydroécologie des cours d'eau Onema-Cemagref Lyon MAEP-LHQ, 35 p.

- Valette, L., Piffady, J., Chandesris, A. and Souchon, Y. (2012). SYRAH-CE : description des données et modélisation du risque d'altération de l'hydromorphologie des cours d'eau pour l'Etat des lieux DCE. Pôle Hydroécologie des cours d'eau Onema-Irstea Lyon, MALY-LHQ, 104 p.
- Van Looy, K., Tormos, T. and Souchon, Y. (2014). Disentangling dam impacts in river networks. *Ecological Indicators*. 37A, 10-20. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.10.006>.
- Van Looy, K., Tormos, T., Souchon, Y. and Gilvear, D. (2017). Analyzing riparian zone ecosystem services bundles to instruct river management. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services & Management*. **13**(1): 330-341.
- Vannote, R.L., Minshall, G.W., Cummins, K.W., Sedell, J.R. and Cushing, C.E. (1980). The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **37**: 130-137.
- Vidon, P., Allan, C., Burns, D., Duval, T.P., Gurwick, N., Inamdar, S., Lowrance, R., Okay, J., Scott, D. and Sebestyen, S. (2010). Hot Spots and Hot Moments in Riparian Zones: Potential for Improved Water Quality Management. *Journal of the American Water Resources Association*. **46**(2): 278-298.
- Waldman, J., Wilson, K.A., Mather, M. and Snyder, N.P. (2016). A Resilience Approach Can Improve Anadromous Fish Restoration. *Fisheries*. **41**(3): 116-126.
- Ward, J.V. (1997). Riverine landscapes: Biodiversity patterns, disturbance regimes, and aquatic conservation. *Biological Conservation*. **83**(3): 269.
- Wasson, J.G., Chandesris, A., Garcia Bautista, A., Pella, H. and Villeneuve, B. (2004). Rebecca Deliverable D 14: Report on relations linking pressures, chemistry and biology in rivers and tools assessing these linkages. 6th Framework Programme. Part 2 Pressures, Land-use: European Hydro-Ecoregions. In: REBECCA Work Package 4: Rivers. Friberg, N. (Ed.). European Commission, 308 p.
- Wasson, J.G., Décamps, H., Blondel, J., Joly, P., Luginbuhl, Y. and Gril, J.J. (2008). L'arbre, la rivière et l'homme. Conseil Scientifique du Patrimoine Naturel et de la Biodiversité, Paris. 63 p.
- Weller, D.E. and Baker, M.E. (2014). Cropland Riparian Buffers throughout Chesapeake Bay Watershed: Spatial Patterns and Effects on Nitrate Loads Delivered to Streams. *Journal of the American Water Resources Association*. **50**(3): 696-712.
- Wiens, J.A. (2002). Riverine landscapes: taking landscape ecology into the water. *Freshwater Biology*. **47**(4): 501-515.
- Wipfli, M.S., Richardson, J.S. and Naiman, R.J. (2007). Ecological Linkages Between Headwaters and Downstream Ecosystems: Transport of Organic Matter, Invertebrates, and Wood Down Headwater Channels. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association*. **43**(1): 72-85.
- Wipfli, M.S. and Baxter, C.V. (2010). Linking ecosystems, food webs, and fish production: subsidies in salmonid watersheds. *Fisheries*. **35**(8): 373-387.
- Yount, J.D. and Niemi, G.J. (1990). Recovery of lotic communities and ecosystems from disturbance a narrative review of case-studies. *Environmental Management*. **14**: 547-569.



Centre Lyon-Grenoble Auvergne Rhône Alpes
5, rue de la Doua CS 20244
69625 VILLEURBANNE

Rejoignez-nous sur :



<https://www.inrae.fr/centres/lyon-grenoble-auvergne-rhone-alpes>

