

# CHAPITRE VI CHAPITRE ECOLOGIE

**Auteurs :**

**Jérôme Belliard**

**Véronique Rosset**

Philippe Usseglio-Polatera

Ivan Bernez

<b>CHAPITRE VI CHAPITRE ECOLOGIE .....</b>	<b>1</b>
<b>VI.1 INTRODUCTION .....</b>	<b>4</b>
<b>VI.2 ANALYSE DU CORPUS BIBLIOGRAPHIQUE .....</b>	<b>4</b>
VI.2.1 Nombre de publications par année .....	6
VI.2.2 Répartition du nombre de publications par pays .....	6
VI.2.3 Répartition des références par principaux titres de revues.....	7
VI.2.4 Analyse des mots-clés auteurs.....	7
<b>VI.3 EFFETS D'UNE RETENUE SUR LES COMPARTIMENTS BIOLOGIQUES DU COURS D'EAU .....</b>	<b>8</b>
VI.3.1 Réponses aux changements hydrologiques.....	8
<i>VI.3.1.a- Effets sur les cours d'eau « pérennes » .....</i>	<i>10</i>
<i>VI.3.1.b- Effets sur les cours d'eau intermittents .....</i>	<i>13</i>
VI.3.2 Réponses aux changements géomorphologiques .....	13
VI.3.3 Réponses aux changements physico-chimiques.....	13
<i>VI.3.3.a- Température de l'eau et oxygène dissous .....</i>	<i>14</i>
<i>VI.3.3.a.i- Teneur en nutriments et fertilisants.....</i>	<i>15</i>
<i>VI.3.3.a.ii- Acidité (pH) des eaux .....</i>	<i>16</i>
<i>VI.3.3.a.iii- Pesticides : insecticides et herbicides .....</i>	<i>16</i>
<i>VI.3.3.a.iiii- Eléments traces métalliques (ETM).....</i>	<i>17</i>
VI.3.4 La retenue : un obstacle à la dispersion.....	17
VI.3.5 La retenue, support de biodiversité mais source d'espèces exogènes souvent invasives .....	20
<i>VI.3.5.a- Biodiversité patrimoniale.....</i>	<i>21</i>
<i>VI.3.5.b- Comment favoriser cette biodiversité ?.....</i>	<i>24</i>
<i>VI.3.5.c- Espèces exogènes, souvent invasives .....</i>	<i>25</i>
VI.3.6 Exemples de réponse multifactorielle : réponses des communautés d'invertébrés benthiques en présence d'une retenue .....	28
VI.3.7 Effets des opérations de vidange sur les biocénoses.....	31
<b>VI.4 EFFETS DES RETENUES SUR LES COMPARTIMENTS BIOLOGIQUES DU COURS D'EAU ET DE SON BASSIN-VERSANT .....</b>	<b>33</b>
VI.4.1 Des effets largement liés à la densité de retenues sur un bassin-versant.....	33
VI.4.2 Serial Discontinuity Concept .....	37
VI.4.3 La fragmentation des habitats et l'évolution de la connectivité du milieu influencent en profondeur les biocénoses aquatiques.....	39
<i>VI.4.3.a- Fragmentation du réseau hydrographique, conséquences génétiques et effets sur la variabilité des populations .....</i>	<i>39</i>

<i>VI.4.3.b- Connectivité, témoin de la perméabilité de la matrice paysagère .....</i>	<i>42</i>
<i>VI.4.4 Des outils et méthodes mobilisables pour aborder les impacts écologiques .....</i>	<i>45</i>
<i>VI.4.4.a- Méthodes d'évaluation dédiées aux impacts de premier ordre en appui à la décision publique .....</i>	<i>45</i>
<i>VI.4.4.a.i- Cadre d'analyse globale.....</i>	<i>45</i>
<i>VI.4.4.a.ii- Des bio-indicateurs et des métriques fonctionnelles qui répondent à la présence de retenues .....</i>	<i>46</i>
<i>VI.4.4.a.iii- Méthodes d'évaluation des risques liés aux impacts hydrologiques.....</i>	<i>47</i>
<i>VI.4.4.a.iii- Méthode axée sur les espèces à enjeux .....</i>	<i>50</i>
<i>VI.4.4.a.iiii- Méthode axée sur l'identification des ouvrages les plus impactant .....</i>	<i>51</i>
<i>VI.4.4.b- Méthodes d'évaluation destinées à prévoir l'évolution des communautés à l'échelle du territoire.....</i>	<i>52</i>
<i>VI.4.4.b.i- Modèles de métapopulation et impact potentiel de la fragmentation des réseaux hydrographiques. ....</i>	<i>52</i>
<i>VI.4.4.b.ii- Notion de métacommunauté.....</i>	<i>52</i>
<i>VI.4.4.b.iii- Modélisation des réseaux écologiques .....</i>	<i>52</i>
<b>VI.5 CONCLUSION.....</b>	<b>55</b>
Références bibliographiques.....	56

## VI.1 INTRODUCTION

Ce chapitre aborde l'effet des retenues\*<sup>1</sup> sur les biocénoses aquatiques et le fonctionnement écologique des cours d'eau dans sa globalité. Au vu du peu d'études traitant spécifiquement des petites retenues et encore moins de leur impact sur l'écologie des cours d'eau, ce chapitre s'appuie également très largement sur des études abordant d'autres systèmes tels que les mares\*, les étangs\*, les lacs naturels ou les grands barrages, parfois les zones humides ou les barrages de castor, et dont les résultats nous ont paru pouvoir être pour partie extrapolés au cas des petites retenues. Pour une étude donnée, la nature de l'objet traité, son usage ou son mode de gestion ne sont pas toujours explicités. Cette absence de précisions et de détails quant à la nature des objets traités est plus particulièrement prégnante dans le cas des études portant sur l'effet cumulé des ouvrages et abordant une multitude de plans d'eau\*. Ceci constitue à coup sûr une des limitations fortes des enseignements et conclusions qui ont pu être tirés de l'analyse bibliographique. Par ailleurs de nombreuses études ne précisent pas l'emprise spatiale et temporelle de l'impact écologique des retenues, limitant d'autant la portée de leurs résultats.

Néanmoins, la littérature déjà connue des experts couplée à cette recherche spécifique a permis d'apporter un certain nombre d'éléments de connaissances, méthodes et outils qui sont transposables dans le cadre de cette expertise.

Ce chapitre présente d'une part l'influence d'une retenue considérée isolément sur les communautés d'organismes aquatiques, puis aborde les effets cumulés des retenues sur les biocénoses aquatiques et le fonctionnement des cours d'eau en général. Il aborde à la fois les espèces susceptibles de bénéficier des habitats créés par les retenues et les communautés propres aux cours d'eau et susceptibles d'être affectées négativement par ces ouvrages. Il traite, d'autre part, des méthodes ou des démarches qui peuvent être mobilisées pour analyser et évaluer, de manière qualitative et quantitative l'impact cumulé des retenues sur cette biodiversité.

## VI.2 ANALYSE DU CORPUS BIBLIOGRAPHIQUE

Cette analyse s'appuie sur l'examen des références bibliographiques issues de différentes requêtes mais également de la consultation d'autres références jugées pertinentes. Les requêtes bibliographiques choisies ont été réalisées sans restriction temporelle et en sélectionnant les continents et pays suivants : Europe, Amérique du Nord, Australie, Nouvelle Zélande, Afrique du sud, Inde.

1/ ("hill reservoir" or "small reservoir" or pond or lake or impoundment or reservoir or dam or weir or "storage reservoir" or "hill dam" or "hillside catchment reservoir") and (metacommunity or metapopulation or meta-community or meta-population) avec 151 références au total.

2/ ("hill reservoir" or "small reservoir" or pond or lake or impoundment or reservoir or dam or weir or "storage reservoir" or "hill dam" or "hillside catchment reservoir") and (metacommunities or metapopulations or meta-communities or meta-populations) avec 68 références au total.

3/ (head water\* or pond or ponds or dam or dams or reservoir or reservoirs or tank or tanks) and (fragmentation or network or networks or connectivity or connectivities or discontinuity or discontinuities) and (flora or fauna or fish\* or invertebrate\* or amphibian\* or "aquatic bird\*" or "aquatic insect\*" or macrophyte\* or diatome\* or "invasive species" or "exotic species") avec 134 références au total.

---

<sup>1</sup> Les termes signalés par un astérisque \*sont définis dans un glossaire en fin de rapport

4/ ((headwater\* or pond or ponds or dam or dams or reservoir or reservoirs or tank or tanks) and (impact or impacts or assessment or effect or effects) and (flora or fauna or fish\* or invertebrate\* or amphibian\* or "aquatic bird\*" or "aquatic insect\*" or macrophyte\* or diatome\* or "invasive species" or "exotic species")) avec 717 références au total

5/ (headwater\* or pond\* or dam\* or reservoir\* or tank or tanks) and (riparian or "lateral connectivity") and (flora or fauna or fish\* or invertebrate\* or amphibian\* or "aquatic bird\*" or "aquatic insect\*" or macrophyte\* or diatome\* or "invasive species" or "exotic species") avec 68 références au total

6/ (headwater\* or pond\* or dam\* or reservoir\* or tank or tanks) and metacommunities or meta-communities or metacommunity or meta-community or meta-population or metapopulation and flora or fauna or fish\* or invertebrate\* or amphibian\* or "aquatic bird\*" or "aquatic insect\*" or macrophyte\* or diatome\* or "invasive species" or "exotic species") avec 32 références au total

Au final, après une sélection réalisée sur la base des titres et des résumés, il s'avère que les experts ont effectué leurs lectures et analyses sur :

- 136 références pour l'ichtyofaune ;
- 118 références pour les amphibiens ;
- 100 références pour les macro-invertébrés benthiques ;
- et 45 références pour les macrophytes.

L'analyse bibliométrique a été effectuée sur un corpus comprenant 379 références issues du Web of Science. Elle a été réalisée à partir de la fonctionnalité « Analyze results » proposée par le Web of Science pour ce qui concerne le nombre de publications par année, les principaux auteurs du corpus, les pays publiant, les titres de revues, les Wos catégories. L'analyse sur les mots clés a ensuite été effectuée à partir du logiciel Mathéo Analyzer.

Au vu du peu d'études traitant spécifiquement des petites retenues et de leur impact sur l'écologie des cours d'eau, la recherche bibliographique conduite dans le cadre de cette expertise ne visait pas à mettre en évidence uniquement les impacts qui s'appliquent aux retenues, mais également à d'autres petits plans d'eau semblables tels que les mares, les étangs, les barrages de castor. La littérature déjà connue des experts ainsi que cette recherche spécifique a permis néanmoins d'apporter un certain nombre d'éléments-clés.

La recherche bibliographique n'a pas permis d'apporter des éléments précis sur la biodiversité perdue par la création d'une retenue, la plupart des études disponibles ignorant les caractéristiques des habitats préexistant à l'édification de l'ouvrage. Néanmoins, quelques travaux comparant les retenues avec des milieux aquatiques naturels permettent d'éclairer cette question.

Comme évoqué ci-dessus l'analyse de la littérature s'est plus particulièrement focalisée sur certains groupes (macrophytes, macro-invertébrés benthiques, poissons, amphibiens). D'autres groupes potentiellement concernés par la problématique des retenues, comme les algues, le zooplancton ou les oiseaux, n'ont pas fait l'objet de recherche ciblée et approfondie mais n'ont pas pour autant été totalement écartés. Par ailleurs les travaux basés sur des approches d'écologie des communautés ou des approches populationnelles ont été plus particulièrement fouillés. Les études traitant de l'impact des retenues sur le fonctionnement écologique des écosystèmes et notamment sur leur fonctionnement trophique ont été peu exploitées (néanmoins les travaux traitant spécifiquement de cette question semblent peu nombreux). Des éléments qui relèvent de ces questions de fonctionnement trophique sont néanmoins pour partie évoqués dans le chapitre consacré à la physico-chimie.

Enfin il convient de souligner que la très grande majorité des travaux analysés porte sur des retenues en connexion avec le réseau hydrographique.

## VI.2.1 Nombre de publications par année

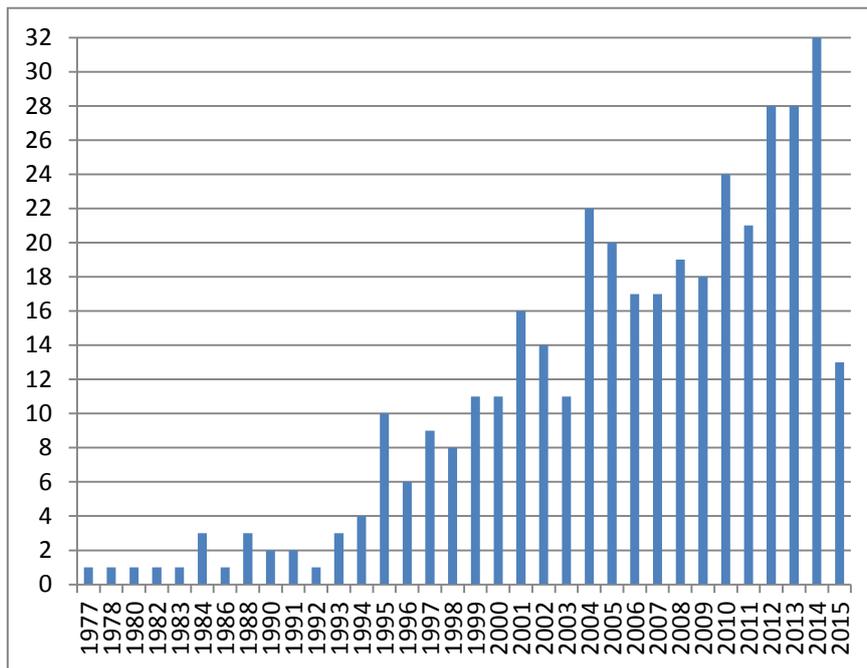


Figure 1 : Répartition du nombre de publications par année.

L'analyse des années de publication des références montre que l'analyse s'est concentrée sur des publications relativement récentes et que ce domaine est très actif, comme l'illustre la Figure 1.

## VI.2.2 Répartition du nombre de publications par pays

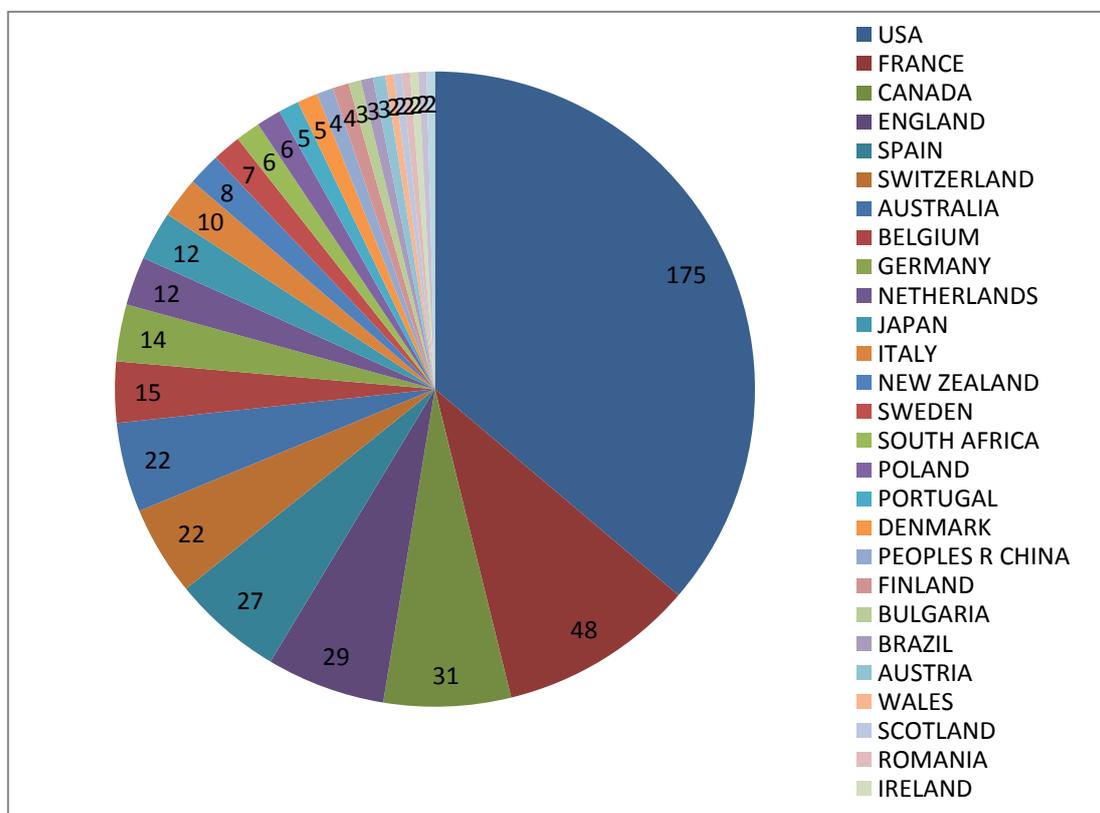


Figure 2 : Répartition du nombre de publications par pays.

La Figure 2 montre la très grande prédominance des publications nord-américaines, même si les sources européennes – a priori plus conformes à notre contexte – ont une part significative.

### VI.2.3 Répartition des références par principaux titres de revues

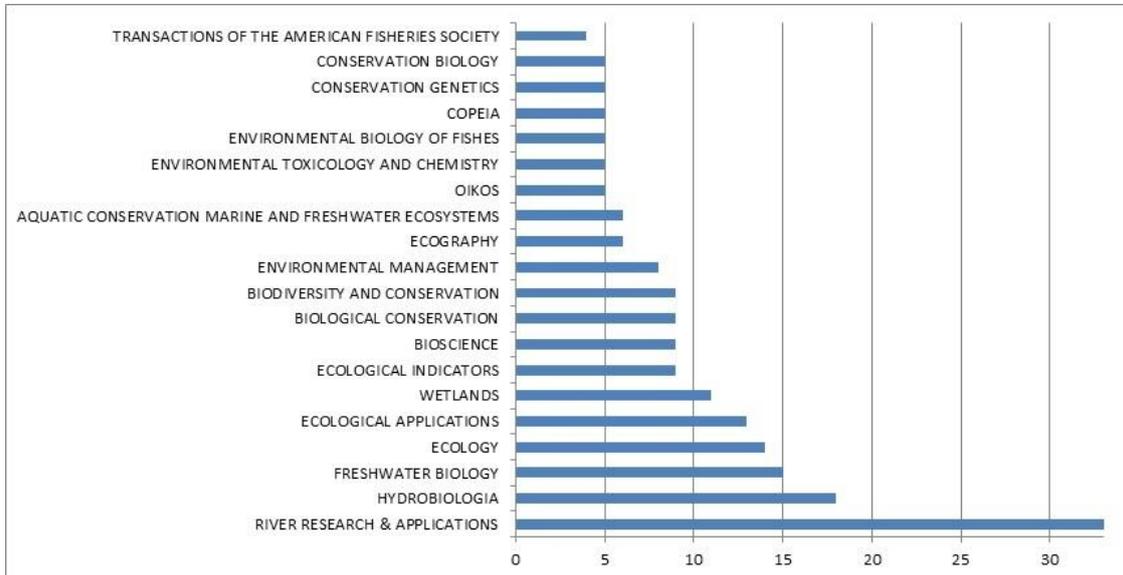


Figure 3 : Répartition des références par principaux titres de revues.

### VI.2.4 Analyse des mots-clés auteurs

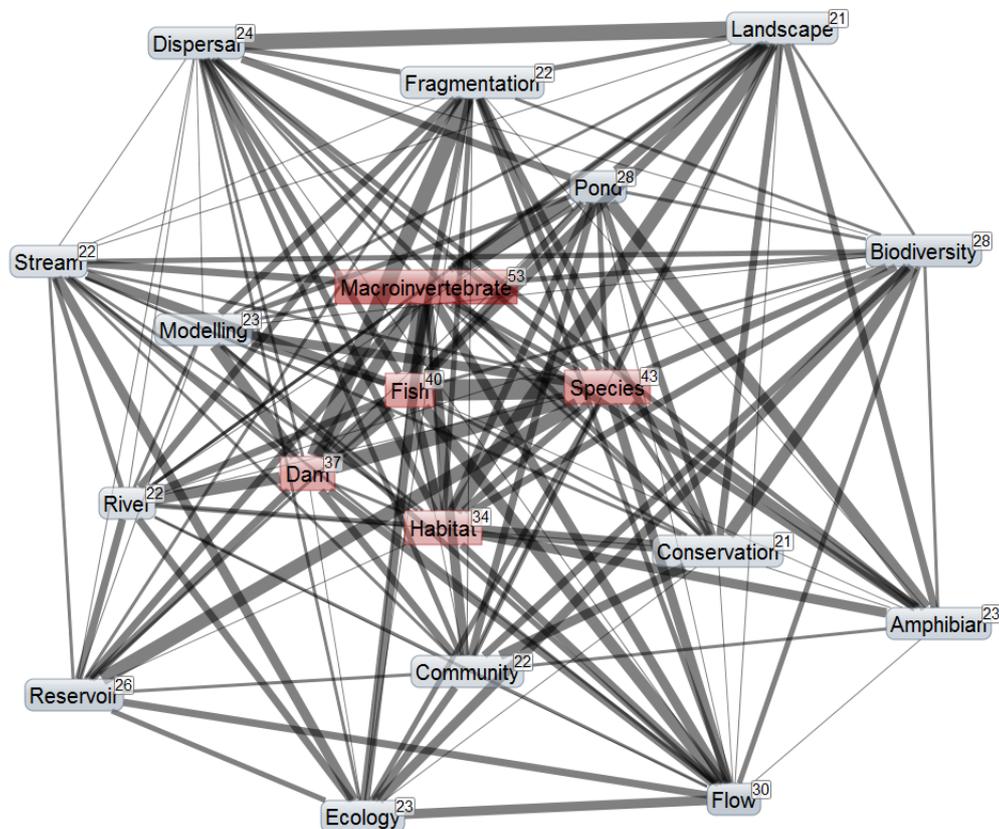


Figure 4 : Analyse des mots-clés auteurs (à partir de 20 occurrences).

L'analyse s'est portée sur les mots-clés ayant une occurrence supérieure à 20. En rouge, figurent les 5 mots-clés ayant le plus d'occurrences. Le lien entre chaque mot-clé correspond à leur cooccurrence dans une même publication.

Pour analyser les effets d'une ou de plusieurs retenues sur les biocénoses aquatiques, il convient d'analyser, en premier lieu, les réponses des organismes vivants aquatiques à l'échelle locale en termes de changements abiotiques et biotiques et en second lieu, d'analyser les réponses des communautés biologiques à l'échelle régionale, notamment par les changements dans les assemblages d'habitats et de leur connectivité mais également par le biais de méthodes qualitatives ou quantitatives qui permettent d'évaluer l'impact cumulé des retenues sur la biodiversité et le fonctionnement écologique dans sa globalité.

## **VI.3 EFFETS D'UNE RETENUE SUR LES COMPARTIMENTS BIOLOGIQUES DU COURS D'EAU**

### **VI.3.1 Réponses aux changements hydrologiques**

L'une des conséquences marquantes de l'implantation d'une retenue sur un cours d'eau est la transformation de l'hydrologie en aval de la restitution, transformation qui peut prendre des formes diverses selon le type de retenue et son mode de gestion. Ainsi les travaux qui se sont intéressés aux modifications hydrologiques générées par les retenues et leurs conséquences écologiques évoquent, selon les contextes, des diminutions quantitatives des débits, des amortissements des crues et/ou des étiages, la multiplication des fluctuations à court terme, la désynchronisation des régimes hydrologiques par rapport au régime naturel pouvant aller jusqu'à l'inversion entre périodes de hautes eaux et période de basses eaux (Baxter, 1977 ; Bain, Finn *et al.*, 1988 ; Bednarek, 2001 ; Poff et Hart, 2002 ; Freeman et Marcinek, 2006 ; Sabo, Bestgen *et al.*, 2012). Ces modifications de l'hydrologie sont susceptibles de se répercuter sur la faune et la flore autochtones (voir (Navarro-Llacer, Baeza *et al.*, 2010) pour un exemple d'impact multi-compartiments biologiques). Logiquement le risque d'altération de l'état écologique augmente avec l'augmentation de l'intensité de l'altération des débits (voir par exemple (Taylor, Seilheimer *et al.*, 2014). Dans une synthèse récente, dépassant le cadre strict de l'impact des retenues, Poff et Zimmerman (2010) ont dressé un bilan détaillé des différents modes d'altération des régimes hydrologiques et de leurs conséquences écologiques potentielles considérant à la fois les organismes aquatiques et ceux exploitant les habitats rivulaires (Cf. Tableau 1).

Tableau 1 : Impacts des altérations hydrologiques sur les organismes aquatiques et ripariens mis en évidence dans la littérature scientifique (Source : Poff et Zimmerman, 2010).

Composant de flux	Organismes étudiés	Nombre total d'articles	Nature de l'altération	Réponses écologiques générales
Amplitude	Aquatiques	71	Stabilisation (perte de débits extrêmement élevés et/ou faibles)	Perte d'espèces sensibles Diversité réduite Assemblages altérés et taxon dominant Abondance réduite Augmentation d'espèces non natives
	Ripariens	28	Une plus grande amplitude des débits extrêmes haut et/ou bas	Perturbation du cycle de vie Réduction de la richesse en espèces Assemblages altérés et abondance relative des taxons Perte d'espèces sensibles
Fréquence	Aquatiques	12	Diminution de la fréquence des débits de pointe	"Recrutement" altéré Echec de l'établissement des plantules Terrestrialisation de la flore Augmentation du succès des espèces allochtones Baisse de la richesse en espèces Empiètement de la végétation sur les canaux Augmentation du couvert riparien Assemblages altérés
	Ripariens	4	Diminution de la fréquence des débits de pointe	Reproduction saisonnière Reproduction réduite Diminution de l'abondance ou disparition des espèces piscicoles indigènes Diminution de la richesse des espèces endémiques et sensibles Réduction de l'habitat pour les poissons juvéniles
Durée	Aquatiques	7	Diminution de la durée d'inondation des plaines inondables	Changement dans la composition de la communauté Réductions de la richesse spécifique Augmentation de la production de bois
	Ripariens	18	Diminution de la durée de l'inondation des plaines inondables	Diminution de l'abondance des poissons juvéniles Changement dans l'assemblage des poissons juvéniles Perte d'espèces spécialistes des plaines inondables dans les assemblages de communautés de mollusques
Timing	Aquatiques	12	Changements dans la saisonnalité des débits de pointe	Réduction du taux de croissance ou de mortalité Assemblages altérés Terrestrialisation ou desertification dans la composition des espèces Réduction de l'aire des plantes ripariennes ou du couvert forestier Augmentation de l'abondance des espèces allochtones
	Ripariens	4	Augmentation de la prévisibilité	Perturbation des indices de frai Diminution de la reproduction et du "recrutement" Changement dans la structure de l'assemblage Changement de la diversité et de la structure des assemblages Perturbation des indices de frai Diminution de la reproduction et du "recrutement"
Taux de changement	Aquatiques	3	Perte des débits de pointe saisonniers	Réduction du "recrutement" des plantes ripariennes Invasion des espèces de plantes ripariennes exotiques Réduction de la croissance des plantes et de l'augmentation de la mortalité Réduction de la richesse en espèces et du couvert de plantes
	Ripariens	2	Réduction de la variabilité	Augmentation de l'abondance des écrevisses
Non spécifié	Aquatiques	4	Augmentation de la variabilité	Augmentation des schistosomiasis Diminution de la survie de la germination et de la croissance des plantes Diminution de l'abondance et changement dans l'assemblage des espèces d'oiseaux d'eau
	Aquatiques	4	Régulation des cours d'eau ; Type non spécifié	Diminution de la richesse spécifique Augmentation de l'abondance de certains taxons macroinvertébrés Pas de changement

### VI.3.1.a- Effets sur les cours d'eau « pérennes »

Au-delà de ces situations extrêmes, un grand nombre de retenues, soit du fait des prélèvements pour l'irrigation, soit en exacerbant l'évaporation, sont susceptibles de conduire à une baisse des débits d'étiages estivaux qui s'accompagne d'une élévation de température et donc d'une modification des conditions d'habitat, pénalisante pour les espèces rhéophiles\*, et simultanément psychrophiles\*. Ainsi en Géorgie (USA) en aval de retenues faisant l'objet de prélèvements d'eau on constate un impact sur les communautés piscicoles qui se manifeste en particulier par un déclin des espèces strictement attachées aux habitats fluviaux, ce déclin étant d'autant plus marqué que les prélèvements en eau sont importants (Freeman et Marcinek, 2006). De manière remarquable, sur cette zone d'étude, Freeman et Marcinek (2006) ont comparé des situations où les prélèvements en eau étaient effectués dans une retenue (implantée sur le cours d'eau) et d'autres où les prélèvements étaient réalisés directement dans le cours d'eau. Ils ont pu montrer que les sites où les prélèvements d'eau étaient réalisés dans les retenues présentaient les communautés de poissons les plus impactées. Ceci suggère que dans certaines situations le réservoir peut exacerber les conséquences des prélèvements (par exemple en réduisant les restitutions aval par faible débit) mais aussi plus globalement que l'effet « réservoir » ne se limite pas au seul impact hydrologique.

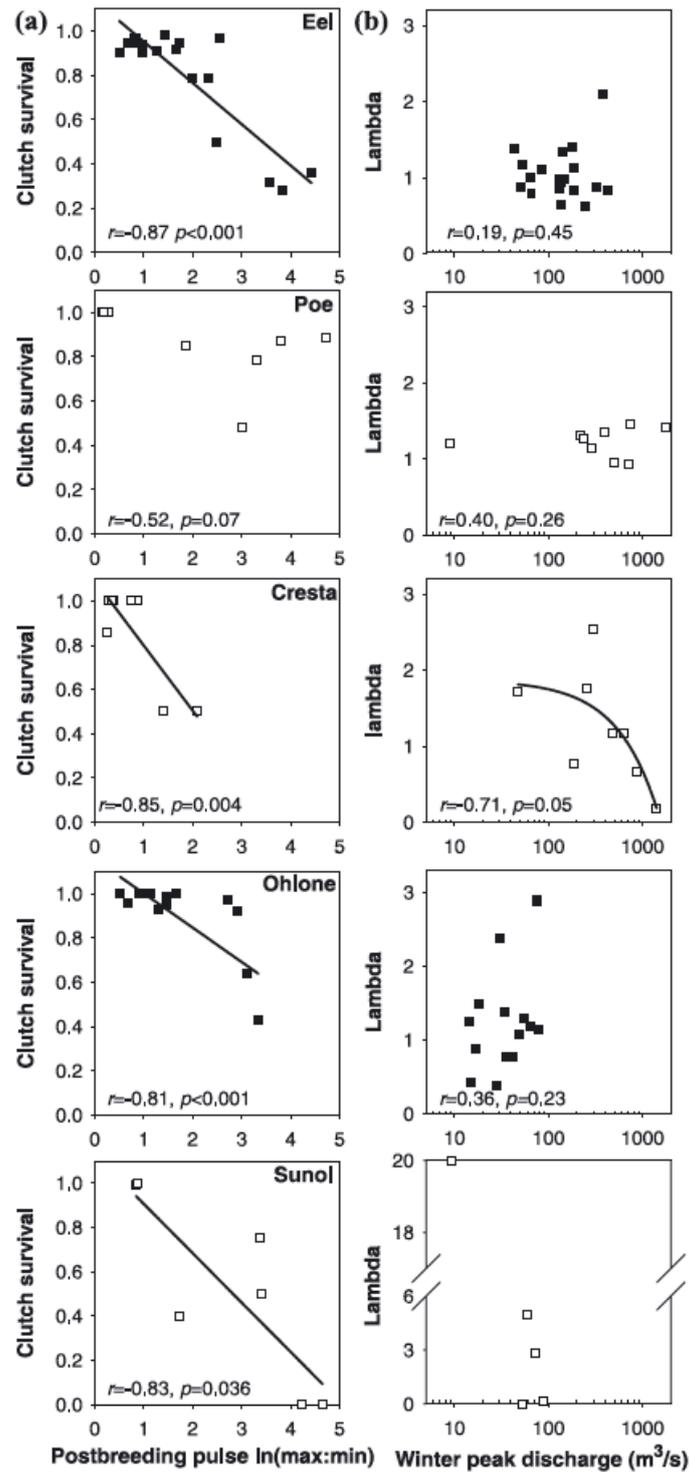
La modification des débits en aval de retenues peut se traduire par une perte d'habitat pour les espèces piscicoles typiques du cours d'eau (Baran, Delacoste *et al.*, 1995 ; Costa, Martinez-Capel *et al.*, 2012) et *a contrario* favoriser l'implantation d'espèces exotiques (Marchetti et Moyle, 2001).

Au-delà de la nature de la retenue et de son mode de gestion, les effets hydrologiques qu'elle génère et les réponses biologiques induites dépendent fortement du contexte naturel. Ainsi Sabo, Bestgen *et al.* (2012), à partir de cas d'étude situés dans des contextes géomorphologiques variés, ont pu montrer que les modifications hydrologiques des retenues et les impacts biologiques générés étaient tamponnés d'autant plus rapidement que le cours d'eau était situé dans un réseau hydrographique dense. Dans une configuration différente, en Oklahoma (USA), Taylor, Seilheimer *et al.* (2014) ont démontré que l'effet de retenues (utilisées pour la gestion des débits et l'alimentation en eau) sur le régime hydrologique et *in fine* sur les communautés de poissons se faisait ressentir beaucoup plus fortement sur un cours d'eau en contexte semi-aride, naturellement intermittent, que sur un cours d'eau en contexte subtropical.

Plusieurs travaux suggèrent que les impacts écologiques sont plus particulièrement prégnants lorsque la retenue conduit à une désynchronisation du régime hydrologique par rapport au régime naturel notamment des périodes de hautes eaux et de basses eaux, les nouvelles conditions hydrologiques ne permettant plus aux espèces de réaliser leur cycle biologique dans des conditions satisfaisantes (Vanicek, 1970 ; Costa, Martinez-Capel *et al.*, 2012 ; Taylor, Seilheimer *et al.*, 2014).

A cet égard, les retenues gérées pour le soutien d'étiage, qui sont généralement considérées comme bénéfiques pour le fonctionnement écologique des cours d'eau dans la mesure où elles atténuent la sévérité des étiages, peuvent générer des impacts non négligeables sur les compartiments biologiques. En effet, ce mode de gestion tend à inverser le cycle hydrologique naturel (avec un stockage dans la retenue en hiver et une restitution, effaçant l'étiage naturel en été) et à écrêter les événements extrêmes. La réduction ou la disparition des crues et débordements qui en résultent se révèle préjudiciable au fonctionnement écologique du cours d'eau, par exemple pour sa forêt alluviale. Par ailleurs, ce mode de gestion conduisant à une désynchronisation de l'hydrologie du cours d'eau et de la phénologie des organismes, est potentiellement néfaste à la plupart des espèces. Ainsi le maintien artificiel de hauts débits estivaux se révèle néfaste à la reproduction et au développement des jeunes stades de poissons (Vanicek, 1970). Comme pour les grands barrages\*, si la gestion des petites retenues simule la variation journalière, saisonnière et annuelle des débits, les espèces et les réseaux trophiques naturels auront plus de chance de perdurer (Power, Dietrich *et al.*, 1996 ; Poff, Richter *et al.*, 2010). Une altération de la saisonnalité des débits a un effet marqué sur les espèces d'amphibiens inféodées aux cours d'eau, telles que la salamandre tachetée en France. La grenouille nord-américaine *Rana boylei*, qui se reproduit uniquement en cours d'eau, est plus souvent absente à l'aval de

retenues (grandes ou petites) et ses populations sont cinq fois plus petites dans les rivières régulées que dans les rivières naturelles (Kupferberg, Palen *et al.*, 2012). Un suivi temporel sur plusieurs décennies sur 5 cours d'eau a montré qu'un indicateur hydrologique potentiel de ces différences est le débit hivernal maximal qui est fortement et positivement corrélé à la survie des pontes (Kupferberg, Palen *et al.*, 2012). Kupferberg, Palen *et al.* (2012) suggèrent également que les populations présentes à l'aval des retenues pourraient être limitées par l'absence « de signaux environnementaux » cohérents : les signaux saisonniers (durée du jour, température) et les signaux hydrodynamiques (profondeur, vitesse du cours d'eau) qui déterminent habituellement la sélection des sites de ponte et la libération des œufs ne seraient alors plus couplés à des conditions environnementales favorables au développement de la génération suivante quelques semaines ou mois plus tard, hypothéquant ainsi l'efficacité de la reproduction. L'importance du « timing » des forts débits a également été mise en évidence pour cette même espèce *Rana boylei* sur une rivière de Californie dont le débit a diminué de 10 à 30% sous l'effet de deux grands barrages.



**Figure 5 :** Pilotes hydrologiques potentiels de l'abondance de la grenouille à pattes jaunes du Piémont (*Rana boylei*) dans la fourche sud de la rivière Eel, la fourche nord de la rivière Feather, et les bassins versants de l'Alameda Creek ; a) Proportion de pontes survivant à l'abrasion et à l'exondation comme fonction du rapport du débit journalier maximal sur le débit journalier minimal lors du développement embryonnaire (taille des échantillons = nombre d'années avec des données disponibles :  $n_{Eel} = 18$ ,  $n_{Poe} = 11$ ,  $n_{Cressa} = 10$ ,  $n_{Ohlone} = 15$ ,  $n_{Sunol} = 7$ ) ; b) variations annuelles d'abondance (coefficient lambda) déduites du débit maximal [en  $\ln(m^3/s)$ ] au cours de l'hiver précédent (carrés blancs= secteurs régulés, carrés noirs = secteurs non régulés,  $r$  = coefficient de corrélation de Pearson) (Source : (Kupferberg, Palen *et al.*, 2012).

### **VI.3.1.b- Effets sur les cours d'eau intermittents**

Les cours d'eau intermittents, qui sont importants en nombre et en linéaire, (Datry, Arscott *et al.*, 2011), abritent une biodiversité locale faible, mais régionalement une biodiversité élevée (Larned, Datry *et al.*, 2010 ; Acuna, Datry *et al.*, 2014 ; Datry, Larned *et al.*, 2014). Les rivières intermittentes participent à des processus écosystémiques importants (Larned, Datry *et al.*, 2010) et fournissent de nombreux services environnementaux, tels que le contrôle des crues, le transport des eaux usées et l'irrigation par submersion (Snelder, Datry *et al.*, 2013). Certaines retenues peuvent contribuer à pérenniser les écoulements à l'aval en période estivale. Paradoxalement, une telle situation peut avoir un impact écologique négatif pour des cours d'eau naturellement intermittents dont la faune et la flore étaient initialement adaptées aux périodes d'assec.

### **VI.3.2 Réponses aux changements géomorphologiques**

La présence de barrages sur le continuum « rivière » constitue des pièges à sédiments, altérant le transport et la dissémination des graines et propagules, qui sont elles-mêmes piégées dans ces sédiments. Ils ont donc des conséquences écologiques directes sur de nombreuses espèces végétales à dissémination hydrochorique. Classiquement les secteurs les plus homogènes le long du gradient amont-aval ont les niveaux de richesse les plus faibles. Une étude sur la rivière Elwha (côte pacifique US), préalablement à l'effacement de ses barrages en 2014 (Brown et Chenoweth, 2008), a bien montré cet effet filtre par une étude amont-aval du lac de barrage: l'abondance de graines des plantes ripariennes est réduite de 90%, leur richesse de 84%, de manière identique en surface et au niveau du fond, suggérant par ailleurs que la flottabilité des graines n'est pas un facteur principal d'hydrochorie\* et que le piégeage dans les sédiments est bien le processus fonctionnel majeur. Cet effet filtre amont-aval des barrages hydroélectriques, a été également mis en évidence sur des communautés macrophytiques dans de petits fleuves côtiers bretons et normands (Bernez, Daniel *et al.*, 2004). Sur trois fleuves de compositions et de richesses très différentes, 60% des plantes aquatiques présentes à l'amont du barrage sont retrouvées à l'aval. Par ailleurs les communautés situées à l'aval présentent une certaine spécificité, i.e. une composition non retrouvée ailleurs sur le continuum. La qualité grossière des substrats à l'aval des ouvrages (effet filtre des sédiments fins en amont couplé à la chasse des sédiments légers en aval lors des périodes de crue ou de production hydroélectrique) sélectionne un type déterminé de flore aquatique. Le pavage sédimentaire (transport des sédiments fins qui ne sont plus renouvelés par les apports amont et maintien en place des sédiments les plus grossiers) en aval des ouvrages est également susceptible d'engendrer des impacts importants sur les habitats des communautés animales. A titre d'exemple chez les poissons, la reproduction des espèces lithophiles\* (comme les salmonidés) peut être gravement affectée par un déficit en gravier à l'aval des barrages (Bednarek, 2001).

### **VI.3.3 Réponses aux changements physico-chimiques**

Les paramètres physico-chimiques de l'eau jouent un rôle important sur les espèces végétales et animales des cours d'eau comme des petits plans d'eau. De nombreux ouvrages de référence décrivent les effets des paramètres thermiques et chimiques sur les communautés présentes dans un écosystème d'eau douce.

Les nombreux changements physico-chimiques rapportés dans le chapitre consacré à la physico-chimie, devraient avoir un impact sur les différents groupes biologiques autochtones. Des réponses biotiques sont attendues non seulement au niveau de la retenue elle-même mais également dans le tronçon aval du cours d'eau concerné.

La littérature scientifique offre de nombreuses preuves d'un impact négatif de la composition physico-chimique de l'eau provenant de petits plans d'eau sur les communautés lotiques non-adaptées à ses caractéristiques, sans qu'il soit pour autant toujours possible d'isoler le ou les paramètre(s) impliqué(s) dans les effets observés. Aux Etats-Unis, des tests en laboratoire comme des observations *in situ* ont montré chez les Amphibiens des défauts de développement, des modifications des cycles de vie et des effets délétères qui se répercutent du stade larvaire au stade adulte, lorsque les organismes ont été en contact avec de l'eau provenant de petits plans d'eau (Fort, Propst *et al.*, 1999) ; (Chelgren, Rosenberg *et al.*, 2006).

### ***VI.3.3.a- Température de l'eau et oxygène dissous***

Les effets de la température et de la teneur en oxygène dissous sont traités simultanément au niveau de la retenue et à l'aval de celle-ci.

La température de l'eau joue un rôle important sur les espèces animales et végétales aquatiques. Pour beaucoup de groupes biologiques aquatiques comme terrestres, le nombre d'espèces augmente avec l'augmentation de la température associée à la diminution de l'altitude ou de la latitude. Il y a donc des effets potentiels non-négligeables des changements de température de l'eau liés aux retenues sur les biocénoses. L'importance de ce paramètre est confirmée pour les espèces animales et végétales lenticules mais une revue de cette littérature n'est pas l'enjeu de cette expertise. Aucun élément quantitatif consistant et généralisable n'a pu être mis en évidence par la présente expertise pour les Amphibiens.

En aval des retenues, l'impact des modifications thermiques a en particulier été mis en évidence sur des poissons et des macro-invertébrés mais cet impact se révèle extrêmement variable selon le type de retenue et son mode de gestion. Les grandes retenues, stratifiées, restituant des eaux hypolimniques, conduisent en aval à un réchauffement des eaux hivernales mais surtout à un refroidissement des eaux estivales qui peut affecter de manière considérable les communautés en place, entraînant une réduction (voire une disparition) des espèces d'eau chaude et une progression des espèces d'eau froide provenant de l'amont ou cantonnées initialement à des micro-refuges (e.g. au niveau des confluences avec des ruisseaux froids) ou parfois introduites de manière délibérée (cf. partie consacrée aux espèces invasives) (Baxter, 1977 ; Poff et Hart, 2002 ; Quinn et Kwak, 2003). Cette configuration particulière a pu être mise à profit pour développer localement des populations de salmonidés exotiques exploitées ensuite par la pêche amateur (voir par exemple (Vanicek *et al.*, 1970 ; Quinn et Kwak, 2003). Les eaux hypolimniques restituées par certaines retenues se révèlent également appauvries en oxygène dissous, impactant les communautés à l'aval (Bednarek, 2001). Ainsi sur 9 sites expérimentaux (barrages hydroélectriques) du Tennessee (USA) la mise en œuvre d'opérations de gestion destinées à réoxygéner les rejets avant leur restitution au cours d'eau a permis une amélioration notable des communautés locales de macro invertébrés benthiques avec notamment une augmentation de la richesse taxonomique et de l'abondance totale, une progression significative des EPT (Ephéméroptères, Plécoptères, Trichoptères) et une réduction de la proportion des taxons les plus tolérants à la désoxygénation (Bednarek et Hart, 2005).

Un phénomène inverse a été observé pour des plans d'eau restituant à l'aval des eaux de surface potentiellement réchauffées, par rapport aux apports amont. Ainsi en étudiant une dizaine de petites retenues du Michigan (USA), Lessard et Hayes (2003) constatent que le réchauffement de l'eau entre l'amont immédiat de la retenue et sa restitution aval, qui atteignait en moyenne 2.7°C, s'accompagnait d'une augmentation de la richesse spécifique\* (essentiellement liée à l'implantation d'espèces thermophiles\*) et d'une réduction des espèces psychrophiles (salmonidés et cottidés) plus particulièrement affectées par une température de l'eau

supérieure à 20°C. Ces mêmes auteurs constatent une baisse sensible de la richesse en EPT des communautés de macros invertébrées benthiques, même si la richesse taxonomique globale ne semble pas affectée.

### VI.3.3.a.i- Teneur en nutriments et fertilisants

Dans une mare ou un étang, la richesse spécifique est maximale pour des teneurs en nutriments intermédiaires. Elle diminue pour des taux de nutriments faibles ou forts (Chase et Leibold, 2002). Cependant, si cette relation connue est une tendance globale, elle peut varier selon le groupe biologique considéré. Ainsi la flore aquatique ou les éphéméroptères répondent négativement à l'eutrophisation, alors que les gastéropodes et les amphibiens y sont apparemment moins sensibles (Menetrey, Sager *et al.*, 2005 ; Menetrey, Oertli *et al.*, 2008 ; Rosset, Angelibert *et al.*, 2014), même si d'autres travaux ont au contraire, pour les amphibiens, décrit des effets négatifs de l'eutrophisation sur leur développement, leur croissance et leur survie. Des expérimentations en mésocosmes, aux Etats-Unis, ont également mis en évidence des modifications de la mobilité, du comportement alimentaire ainsi que de la mortalité des larves de 5 espèces d'amphibiens typiques des milieux lenticques (la grenouille maculée de l'Oregon (*Rana pretiosa*), la grenouille à pattes rouges (*Rana aurora*), le crapaud boréal (*Bufo boreas*), la rainette du Pacifique (*Hyla regilla*), et la salamandre foncée (*Ambystoma gracile*) sous l'effet de la pollution de l'eau aux nitrites et aux nitrates (Marco, Quilchano *et al.*, 1999). Il a pu également être démontré dans certains cas un rôle négatif d'une forte concentration en azote total sur les peuplements d'amphibiens. Ainsi, une étude sur 40 étangs agricoles et naturels aux Etats-Unis a mis en évidence une richesse spécifique et un succès reproducteur plus importants dans les étangs ayant une teneur en azote total faible (Knutson, Richardson *et al.*, 2004). Les différences inter-études observées ne semblent pas dues aux concentrations en nutriments considérées qui sont similaires, mais pourraient provenir d'autres facteurs chimiques, hydrologiques ou liés au paysage entourant l'écosystème considéré.

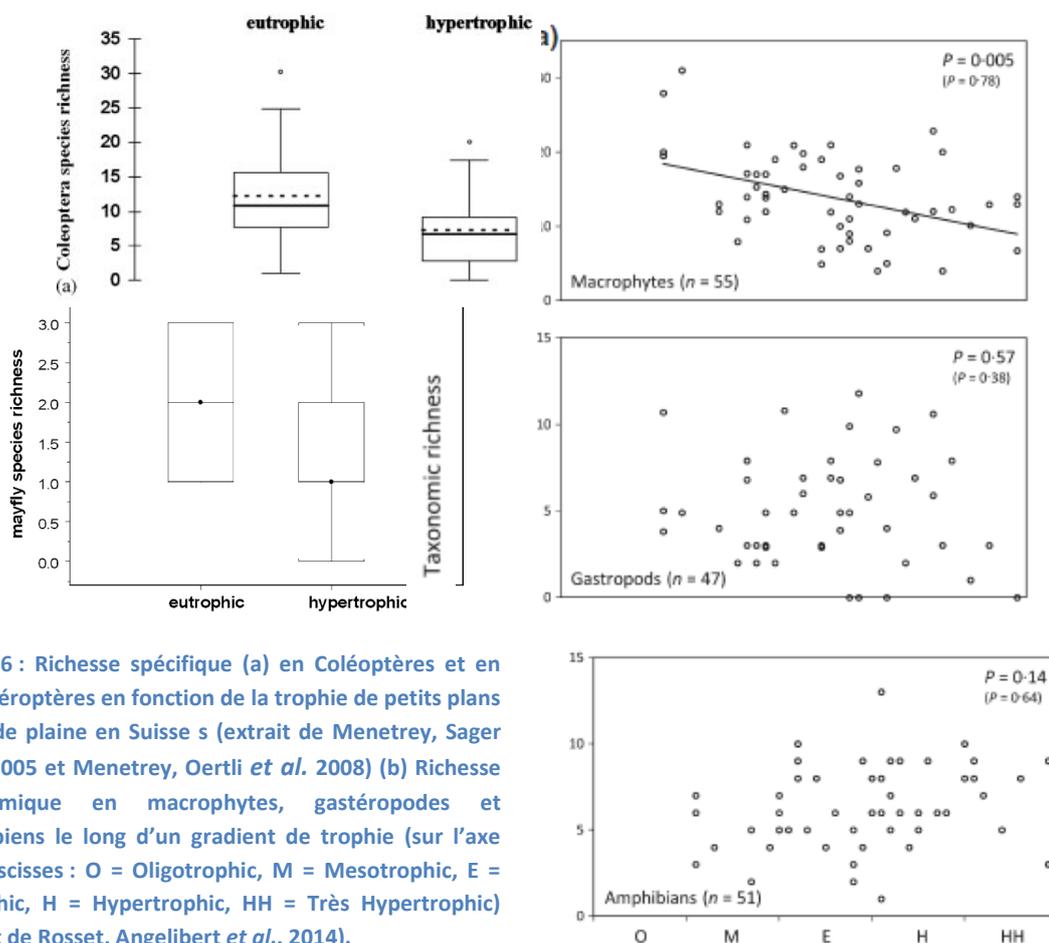


Figure 6 : Richesse spécifique (a) en Coléoptères et en Ephéméroptères en fonction de la trophie de petits plans d'eau de plaine en Suisse s (extrait de Menetrey, Sager *et al.* 2005 et Menetrey, Oertli *et al.* 2008) (b) Richesse taxonomique en macrophytes, gastéropodes et amphibiens le long d'un gradient de trophie (sur l'axe des abscisses : O = Oligotrophic, M = Mesotrophic, E = Eutrophic, H = Hypertrophic, HH = Très Hypertrophic) (Extrait de Rosset, Angelibert *et al.*, 2014).

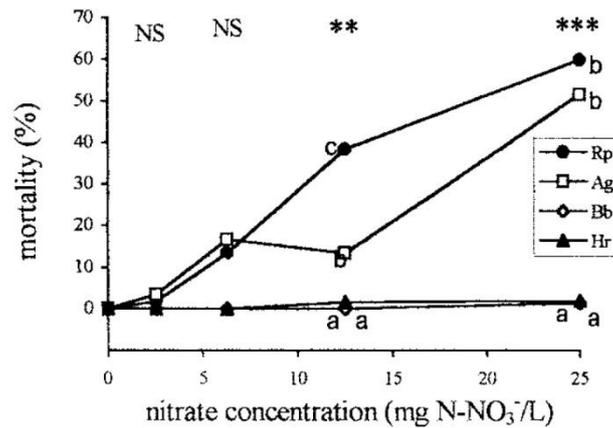


Figure 7 : Comparaison de la sensibilité aux nitrates des larves de quatre espèces d'amphibiens via le facteur « mortalité » après 15 jours d'exposition. Rp : *Rana pretiosa*, Bb : *Bufo boreas*, Hr : *Hyla regilla*, Ag : *Ambystoma gracile*. Niveaux de signification des ANOVAs à un critère de classification pour chaque concentration en nitrates (NS = Non significatif si  $p > 0,05$  ; \*\* pour  $p < 0,01$  ; \*\*\* pour  $p < 0,001$ ) et résultats des tests « post hoc » pour les ANOVAs ayant identifié une hétérogénéité significative des réponses chez les 4 espèces (les différentes lettres indiquent des différences interspécifiques significatives de mortalité) (Source : Marco, Quilchano *et al.*, 1999).

Plusieurs études montrent également que les fertilisants à base d'azote pourraient contribuer au déclin de certains peuplements d'Amphibiens dans les paysages agricoles (e.g. (Berger, 1989 ; Hecnar, 1995).

Si de nombreuses études mettent en évidence de fortes réponses des biocénoses à un gradient croissant des teneurs en nutriments avec une tendance générale de courbe en cloche, la grande majorité des études sont des exemples climatiquement et géographiquement contrastés qui ne permettent pas de conclure à des seuils quantitatifs ou à des relations statistiques valides à large échelle spatiale. Comme pour la température, il est donc difficilement possible en l'état actuel de prévoir/prédire les réponses et les processus de colonisation suite à l'implantation d'une retenue.

### VI.3.3.a.ii- Acidité (pH) des eaux

Le pH exerce une action de sélection forte sur les organismes et nombreux sont ceux qui ne peuvent pas survivre en conditions acides. Ainsi, la richesse spécifique en macrophytes comme en macro invertébrés benthiques ou en poissons est généralement nettement plus faible en conditions acides. Des expérimentations en mésocosmes ont montré que le pH joue également un rôle fort sur la physiologie des organismes. Par exemple, un faible pH diminuerait le succès de reproduction ou la survie des amphibiens directement, mais également indirectement via des modifications du réseau trophique (Sadinski et Dunson, 1992 ; Horne et Dunson, 1995).

### VI.3.3.a.iii- Pesticides : insecticides et herbicides

Ces différentes substances fréquemment utilisées dans les cultures intensives ou les espaces naturels aménagés (e.g. golfs, parcs) peuvent ruisseler jusque dans les retenues où elles peuvent potentiellement produire une action toxique sur les espèces animales et végétales. Leur effet est certain et a déjà été démontré par de nombreuses études (Oertli et Frossard, 2013). Leur effet n'est par contre pas facile à mettre en évidence car ces substances sont invisibles et leur analyse est relativement complexe et coûteuse. De plus, les effets peuvent varier selon la composition spécifique du milieu récepteur, rendant l'évaluation des réponses des biocénoses encore plus complexe (Rohr et Crumrine, 2005).

### VI.3.3.a.iii- Eléments traces métalliques (ETM)

La pollution des eaux par les éléments traces métalliques peut provenir de rejets d'usine ou d'épandages agricoles. La pollution métallique est un problème général, pas lié spécifiquement aux retenues. Les ETM sont reconnus comme fortement toxiques, car ils ne sont pas biodégradables et sont bio-accumulés le long de la chaîne alimentaire. Des expérimentations en mésocosmes ont montré par exemple que les concentrations en ETM diminuaient le succès reproducteur des amphibiens directement, mais également indirectement en modifiant la composition en algues (Horne et Dunson, 1995).

En conclusion, l'intensité des relations entre compartiments biotiques (incluant les macros invertébrés) et variables environnementales en zones humides est assez variable. Un lien avec la conductivité électrique, la concentration en Ca<sup>2+</sup> et la transparence de l'eau ont déjà été mis en évidence (Albers et Camardese, 1993) ; Trichkova, Tyufekchieva *et al.*, 2013). Si Rooney et Bayley (2012) considèrent que tous les compartiments biologiques qu'ils ont étudiés (incluant les invertébrés et les macrophytes) sur 32 zones humides de caractéristiques variées (de plans d'eau de référence à des déversoirs d'orage) sont individuellement de bons indicateurs des conditions environnementales locales, ils soulignent par contre le peu de concordance dans leurs réponses, d'autant plus si le plan d'eau est plus artificialisé, de sorte que la réponse d'un compartiment biotique donné ne pourra pas forcément permettre de prédire la réponse des autres compartiments. La prise en compte simultanée de deux compartiments biotiques dans le diagnostic écologique, qui permet d'augmenter marginalement l'efficacité du diagnostic, n'offre toutefois pas un rapport quantité d'information supplémentaire apportée/coût de l'acquisition suffisamment intéressant pour être envisageable (Rooney et Bayley, 2012). Les paramètres physico-chimiques qui paraissent les plus étroitement liés à la distribution locale des invertébrés sont la turbidité, la conductivité et la concentration en chlorophylle a (Brainwood et Burgin, 2006). Leur distribution est également fortement dépendante des caractéristiques de l'habitat incluant l'épaisseur du sédiment, le degré de couverture de la canopée et la diversité des habitats disponibles (Brainwood et Burgin, 2006).

Culler, Smith *et al.* (2014) considèrent par contre que la relation invertébrés/paramètres physico-chimiques est faible, en partie parce que les interactions entre la forme du plan d'eau, les conditions microclimatiques locales et les variations saisonnières sont complexes, mais ces interactions sont des déterminants majeurs des patrons d'organisation des assemblages d'invertébrés dans les plans d'eau. Cette diversité des réponses potentielles des communautés macro benthiques dans des plans d'eau qui diffèrent en forme, taille, conditions hydrologiques et microclimatiques et saisonnalité, ne peut qu'augmenter les difficultés à mettre au point une méthode de biomonitoring commune, utile à la définition d'une stratégie de gestion. Certains auteurs proposent l'utilisation de la diversité spécifique des assemblages de macro invertébrés pour évaluer le degré d'intégrité des plans d'eau artificiels (e.g. Awal et Svozil, 2010).

## VI.3.4 La retenue : un obstacle à la dispersion

Dans leur synthèse consacrée à la manière dont les retenues affectent les écosystèmes d'eau courante, Poff et Hart (2002) ont souligné l'importance de la fragmentation biologique générée par ces aménagements et démontré comment la retenue et le barrage associé pouvaient impacter la dispersion des organismes et ainsi modifier durablement les communautés vivantes des cours d'eau à une échelle locale et régionale. Ces effets sur les processus de dispersion se manifestent selon deux modalités en apparence antinomiques : pour certaines espèces, la retenue et surtout l'ouvrage associé constituent une barrière partiellement ou totalement infranchissable et à l'inverse pour d'autres espèces la retenue constitue un habitat « source » à partir duquel des processus de dispersion pourront se mettre en œuvre vers les cours d'eau.

Lorsqu'elle est implantée sur le réseau hydrographique, une retenue, en générant un habitat très différent du cours d'eau, mais surtout en raison de l'ouvrage qui en est à l'origine (digue, barrage...), constitue potentiellement un obstacle à la dispersion des êtres vivants. Selon les organismes et leurs caractéristiques biologiques et écologiques (taille, capacité de déplacement, stratégie de dispersion, existence éventuelle d'une phase terrestre...) l'obstacle peut être perçu et vécu de manière très diverse (Fuller *et al.*, 2015). Ainsi, on comprend aisément qu'un poisson, cantonné strictement au milieu aquatique, sera potentiellement beaucoup plus fortement impacté par l'obstacle généré par une retenue qu'un insecte amphibiotique qui possède une phase adulte avec possibilité de dispersion aérienne.

L'impact négatif des retenues et barrages a été plus particulièrement souligné pour les espèces de poissons amphihalins. L'obstacle généré, en limitant ou empêchant les migrations, est susceptible de réduire fortement voire d'entraîner la disparition des populations en particulier en amont des retenues (Baxter, 1977 ; Reyes-Gavilán, Garrido *et al.*, 1996 ; Bednarek, 2001 ; Han, Fukushima *et al.*, 2008). Cet impact est plus particulièrement sensible pour les espèces anadromes (espèces amphihalines dont la reproduction se déroule en eau douce) dans la mesure où, si les retenues coupent l'accès aux frayères, elles peuvent conduire à l'extinction des populations (y compris en aval des ouvrages) sur des bassins versants entiers. Mais, de fait, l'obstacle à la dispersion généré par une retenue ne se limite pas aux seuls grands migrateurs et touche potentiellement l'ensemble des espèces piscicoles. Ainsi de très nombreux travaux évoquent un déficit en espèces ou un déclin drastique de certaines populations en amont des retenues et attribuent cette situation à la réduction voire la disparition des processus de dispersion et de recolonisation entraînées par la mise en place de l'ouvrage (Winston, Taylor *et al.*, 1991 ; Luttrell, Echelle *et al.*, 1999 ; Wilde et Ostrand, 1999 ; Quist, Hubert *et al.*, 2005 ; McLaughlin, Porto *et al.*, 2006 ; Harford et McLaughlin, 2007 ; Matthews et Marsh-Matthews, 2007 ; Kashiwagi et Miranda, 2009). En dehors des poissons amphihalins, certaines espèces semblent plus particulièrement vulnérables à ce phénomène ; en particulier celles qui ont développé des stratégies de migration (par exemple entre le cours d'eau principal et ses tributaires), les espèces strictement inféodées aux cours d'eau (« riverine species » en anglais) et plus largement les espèces rhéophiles (Winston, Taylor *et al.*, 1991 ; Luttrell, Echelle *et al.*, 1999 ; Wilde et Ostrand, 1999 ; Harford et McLaughlin, 2007 ; Kashiwagi et Miranda, 2009 ; Baumsteiger et Aguilar, 2014). En Amérique du Nord la vulnérabilité particulière des poissons de rivière ayant développé des stratégies de ponte pélagique a été démontrée (Winston, Taylor *et al.*, 1991). En effet lorsque la retenue est trop proche des zones de ponte, les œufs dérivants ne disposent plus du temps nécessaire pour se développer et sont piégés dans la retenue où ils ne peuvent éclore. A noter cependant que ce mode de reproduction concerne peu d'espèces de poissons en Europe et *a fortiori* en France. Si certains traits semblent favoriser la vulnérabilité des espèces aux discontinuités générées par les retenues, cette vulnérabilité peut être exacerbée par les caractéristiques des cours d'eau. Ainsi il a été démontré que le risque d'extinction locale des poissons en amont des retenues était renforcé sur les cours d'eau naturellement intermittents pour lesquels la pérennité à long terme des communautés dépend étroitement des processus de recolonisation par l'aval (Winston, Taylor *et al.*, 1991 ; Wilde et Ostrand, 1999). A l'inverse, localement, en aval de la retenue, on peut assister à l'accumulation plus ou moins épisodique de poissons dont la migration vers l'amont est bloquée par l'ouvrage (Santos, Albiéri *et al.*, 2013).

La cause anthropogénique primaire du déclin des amphibiens en Europe est la perte d'habitat par destruction et fragmentation (Stuart, Chanson *et al.*, 2004). Les modifications du cours d'eau par des grands barrages ont fragmenté les populations déjà restreintes d'une espèce de salamandre rare aux Etats-Unis, *Eurycea junaluska* (Chattin, Forester *et al.*, 2007). Les grands barrages provoquent aussi des effets d'isolement génétique sur une espèce végétale riparienne dans 4 rivières alpines d'Europe, soulignant que ce type de barrière peut avoir un effet marqué sur les populations de plantes ripariennes (Werth, Schoedl *et al.*, 2014). Ces effets ont également été étudiés chez les populations de poissons qui, du fait de leur dépendance stricte vis-à-vis du milieu aquatique sont potentiellement fortement affectées par ces aménagements. A titre d'exemple, pour une espèce peu mobile comme l'épinoche (*Gasterosteus aculeatus*), (Raeymaekers, Raeymaekers *et al.*, 2009) évaluent à environ 4% la perte de variation génétique entre des populations situées en aval immédiat

d'ouvrages (plus riches du point de vue génétique) et les populations situées à l'amont immédiat de ces mêmes ouvrages (petits barrages de moulin installés depuis 2 à 10 siècles). Cet exemple souligne le processus d'érosion de la diversité génétique des populations isolées en amont d'obstacles (barrages seuils, retenues, réservoirs...), situation observée sur une très large gamme d'espèces présentant des capacités de dispersion très diverses comme des salmonidés (Yamamoto, Morita *et al.*, 2004 ; Winans, Gayeski *et al.*, 2015), des cottidés (Junker, Peter *et al.*, 2012) ou des cyprinidés (Blanchet, Rey *et al.*, 2010). Cette perte de diversité génétique s'expliquerait notamment par une difficulté voire une impossibilité de franchissement des ouvrages de l'aval vers l'amont.

Quelques travaux ont tenté de quantifier les processus d'extinction de populations (de poissons), dans une portion de réseau hydrographique isolée par une retenue (ou tout autre ouvrage ou évènement ayant entraîné une déconnexion). Ils montrent que la probabilité d'extinction d'une population est d'autant plus importante que la taille du bassin isolé est réduite et que la déconnexion est plus ancienne (Morita et Yamamoto, 2002 ; Morita, Morita *et al.*, 2009 ; Hugueny, Movellan *et al.*, 2011 ; Peterson, Rieman *et al.*, 2014). La relation reliant la probabilité d'extinction d'une population à la taille du bassin déconnecté et à la durée de la déconnexion (Cf. Figure 8), établie par (Hugueny, Movellan *et al.*, 2011), suggère que le risque d'extinction augmente très rapidement pour les bassins les plus petits. Ainsi des bassins versants isolés de quelques kilomètres carrés sont susceptibles de connaître des extinctions significatives en quelques décennies seulement, alors que sur des bassins versants plus grands (quelques centaines de kilomètres carrés) le risque d'extinction deviendrait pratiquement négligeable à cette échelle de temps. Il convient néanmoins de souligner que cette relation a été établie pour des bassins par ailleurs relativement peu impactés par les activités humaines, l'augmentation des pressions anthropiques conduisant à un accroissement significatif du risque d'extinction locale, du fait de la plus faible diversité et de la dégradation des habitats disponibles (Morita et Yamamoto, 2002 ; Peterson, Rieman *et al.*, 2014). On peut noter également que, une fois isolées dans une zone restreinte en amont d'une retenue, la coexistence entre deux espèces écologiquement proches, donc compétitrices potentielles, devient plus précaire conduisant généralement à terme à l'extinction de l'une d'entre elles (Tsuboi, Endou *et al.*, 2010).

Le lien entre probabilité d'extinction d'une population et durée d'isolement suggère donc que sur une portion de bassin isolée par une retenue et en l'absence de processus de recolonisation, la communauté de poissons va connaître une érosion progressive (sur des pas de temps longs) du nombre d'espèces. Ceci est corroboré par des observations à long terme qui témoignent que les extinctions locales peuvent se manifester plusieurs décennies après l'établissement de l'obstacle en lien parfois avec des évènements exceptionnels (crues ou étiages sévères par exemple) précipitant la disparition des populations déjà fragilisées (Winston, Taylor *et al.*, 1991 ; Quinn et Kwak, 2003 ; Quist, Hubert *et al.*, 2005 ; Matthews et Marsh-Matthews, 2007).

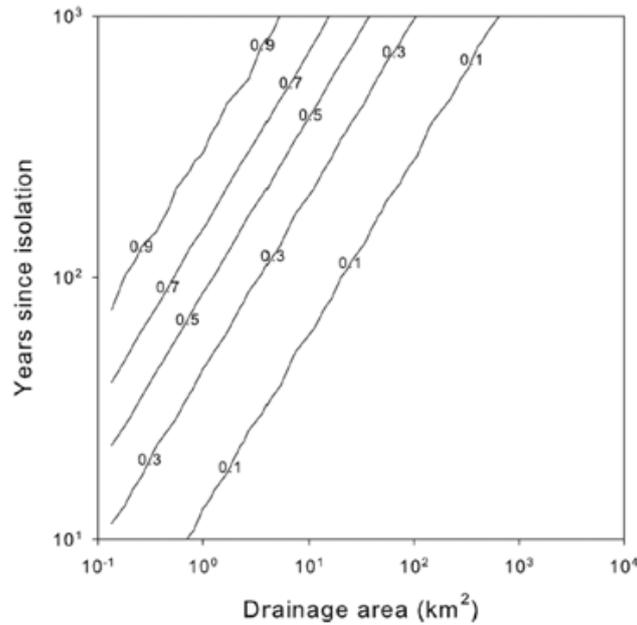


Figure 8 : Courbes estimant la probabilité d’extinction de populations isolées de poissons résidents, en fonction de la taille du bassin drainé et de la durée écoulée depuis l’isolement du bassin. Extrait de Fuller *et al.* (2015) sur la base de résultats issus de (Hugueny, Movellan *et al.*, 2011).

### VI.3.5 La retenue, support de biodiversité mais source d’espèces exogènes souvent invasives

Une ou plusieurs retenues dans le bassin versant d’un cours d’eau détruit un milieu préexistant, cours d’eau ou zone humide, et le remplace par un milieu d’origine anthropique. La recherche bibliographique n’a pas permis d’apporter des éléments sur la biodiversité perdue par la création d’une retenue, mais il est évident que la création d’une retenue modifie directement la quantité d’habitats disponible pour les espèces de rivière (Ignatius et Jones, 2014) ainsi que pour les espèces de zones humides (Brinson et Malvarez, 2002). Par contre, de nombreux chercheurs ont étudié la biodiversité présente dans des retenues comme dans des plans d’eau naturels ou anthropiques en général.

Bien qu’ils ne représentent qu’un très petit pourcentage de l’espace métropolitain français (environ 300 000 ha, soit à peine 0,05 % du territoire), les petits plans d’eau sont des milieux de vie indispensables pour de nombreuses espèces dont certaines sont rares et en danger à l’échelle nationale et européenne (Oertli, Biggs *et al.*, 2005). Ce sont également des sites de reproduction privilégiés pour les amphibiens, dont certains sont très menacés en France (e.g. sonneur à ventre jaune (*Bombina variegata*), triton marbré (*Triturus marmoratus*), triton crêté (*Triturus cristatus*), etc.). Les petits plans d’eau comme par exemple les mares, hauts-lieux de la biodiversité, constituent ainsi des milieux refuges pour de nombreuses espèces animales et végétales (Sajaloli et Limoges, 2004). Cependant, il faut souligner que ces derniers sont généralement des écosystèmes qui présentent une forte « naturalité » et sont, de ce fait, assez éloignés, du système des « retenues » envisagé dans l’expertise.

### VI.3.5.a- Biodiversité patrimoniale

Même s'ils sont d'origine anthropique, les petits plans d'eau peuvent toutefois abriter des communautés animales et végétales intéressantes. Dans certains cas, ces retenues peuvent abriter en effet des espèces d'intérêt patrimonial (espèces rares et/ou sur liste rouge).

En ce qui concerne les Amphibiens, l'importance au niveau régional de la biodiversité abritée par certains plans d'eau d'origine anthropique a été signalée par plusieurs auteurs. Une étude intéressante suggère que la salamandre tachetée (*Salamandra salamandra*), espèce déposant généralement ses œufs dans des cours d'eau de tête de bassin, pourrait également utiliser des petites retenues sur les cours d'eau comme lieu de reproduction, bien qu'elle supporte mal les températures de l'eau élevées et les faibles taux d'oxygène (Reinhardt, Steinfartz *et al.*, 2013).

#### Encadré 6 : Les amphibiens, indicateurs potentiels de l'effet des retenues sur le milieu ?

Les Amphibiens se divisent en trois groupes généralement considérés comme des ordres : les anoures (grenouilles, crapauds et rainettes), les urodèles (tritons et salamandres) et les apodes. La plupart des amphibiens ont un cycle de vie à deux phases : terrestre et aquatique. La plupart des espèces effectuent des migrations annuelles entre le milieu aquatique et terrestre et sont amenées à parcourir plusieurs centaines de mètres, voire plusieurs kilomètres (Duguet, Melki *et al.*, 2003). Ces migrations ont des coûts énergétiques et entraînent des risques élevés de mortalité. En plus des migrations annuelles, certains individus se dispersent vers des sites éloignés de leur site de naissance.

En France, 39 espèces d'amphibiens sont recensées sur le territoire métropolitain (UICN, MNHN *et al.*, 2009). Parmi ces espèces, environ un cinquième (7 espèces) sont sur Liste Rouge (UICN, MNHN *et al.*, 2009). La grande majorité des espèces d'amphibiens présentes en France métropolitaine sont des espèces inféodées aux mares, étangs et zones humides et non aux cours d'eau. Seule une dizaine d'espèces peuvent être considérées comme – au moins en partie - inféodées aux cours d'eau et donc potentiellement affectées par la présence de retenues sur les cours d'eau. Il s'agit de l'euprocte des Pyrénées (*Calotriton asper*), de l'euprocte de Corse (*Euproctus montanus*), de la salamandre tachetée (*Salamandra salamandra*), de la salamandre de Corse (*Salamandra corsica*) et de la grenouille des Pyrénées (*Rana pyrenaica*) ainsi que, dans une moindre mesure, de l'alyte accoucheur (*Alytes obstetricans*), du sonneur à ventre jaune (*Bombina variegata*), du discoglosse sarde (*Discoglossus sardus*), du discoglosse peint (*Discoglossus pictus*) et du pélodyte ponctué (*Pelodytes punctatus*). Il est à noter que, parmi ces espèces, seul le sonneur à ventre jaune est une espèce sur liste rouge (VU, vulnérable). Les espèces de zones humides peuvent être également négativement impactées par les retenues.

L'impact des retenues sur les amphibiens pourrait donc être divisé entre : (i) impact sur les espèces inféodées aux cours d'eau, (ii) impact sur les espèces inféodées aux milieux stagnants (mares, étangs, retenues, a priori généralement positif par création d'un habitat nouveau pour ces espèces). La 1<sup>ère</sup> problématique est une problématique géographiquement localisée, car la distribution de 4 des espèces concernées est limitée à 2 zones restreintes de France, la Corse et les Pyrénées. Seule la salamandre tachetée est une espèce fréquente en France. La seconde problématique est plus générale car elle concerne un pool d'espèces présent dans toute la France métropolitaine.

Tableau 2 : Extrait de la Liste rouge des Amphibiens (UICN, MNHN *et al.*, 2009).

Nom scientifique	Nom commun	Catégorie Liste rouge France	Catégorie Liste rouge mondiale
<i>Rana arvalis</i>	Grenouille des champs	CR	LC
<i>Salamandra lanzai</i>	Salamandre de Lanza	CR	VU
<i>Pelobates fuscus</i>	Pélobate brun	EN	LC
<i>Rana pyrenaica</i>	Grenouille des Pyrénées	EN	EN
<i>Bombina variegata</i>	Sonneur à ventre jaune	VU	LC
<i>Pelobates cultripès</i>	Pélobate cultripède	VU	NT
<i>Salamandra atra</i>	Salamandre noire	VU	LC
<i>Discoglossus montalentii</i>	Discoglosse corse	NT	NT
<i>Bufo viridis</i>	Crapaud vert	NT	LC
<i>Pelophylax perezii</i>	Grenouille verte de Perez	NT	LC
<i>Pelophylax lessonae</i>	Grenouille verte de Lessonae	NT	LC
<i>Speleomantes strinatii</i>	Spéléropès de Strinati	NT	NT
<i>Calotriton asper</i>	Calotriton des Pyrénées	NT	NT
<i>Alytes obstetricans</i>	Alyte accoucheur	LC	LC

Les petits étangs agricoles (farm ponds en anglais) sont également capables d'abriter une certaine biodiversité. En Australie, par exemple, Markwell et Fellows (2008) ont montré que ces habitats artificiels pouvaient aider au maintien de la biodiversité régionale en macro invertébrés, en particulier du fait de la forte densité d'étangs dans le paysage (« stepping-stones »). Aux USA, par exemple, lorsque ces petits étangs agricoles sont gérés correctement, ils peuvent contribuer au maintien de populations d'amphibiens dans des paysages où les mares, étangs et zones humides sont rares (Knutson, Richardson *et al.*, 2004). D'autres études ont mis en évidence des richesses locales et régionales dans les étangs piscicoles relativement élevées en comparaison avec celles des étangs et mares naturels (Wezel, Oertli *et al.*, 2014) et ont montré que ces milieux pouvaient abriter des espèces inscrites sur Liste Rouge, comme par exemple une libellule, la Leucorrhine à gros thorax (*Leucorrhinia pectoralis*) (Leclerc, Angélibert *et al.*, 2010). Cependant, la présence de poissons dans ces étangs peut être défavorable aux populations de macroinvertébrés et d'amphibiens, comme cela a été montré pour une libellule de la famille des Libellulidés aux Etats-Unis (Morin, 1984).

Les mares et étangs créés plus particulièrement comme abreuvoirs pour le bétail (cattle ponds en anglais) peuvent jouer un rôle crucial pour la persistance des amphibiens dans des paysages agricoles, sans nécessairement servir de lieux de reproduction mais plutôt de « stepping-stones » (Beebee, 1997 ; Curado, Hartel *et al.*, 2011).

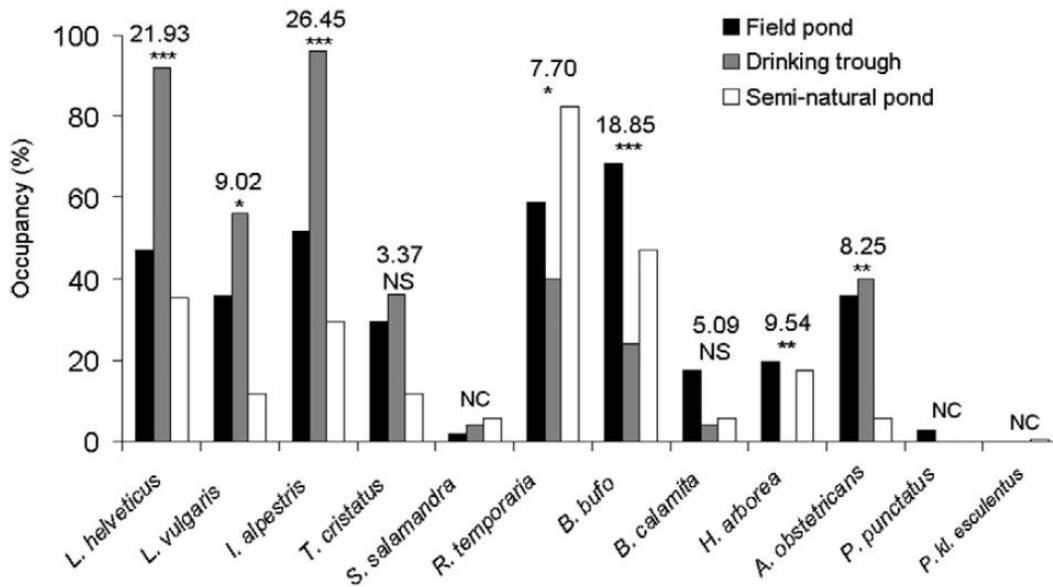


Figure 9 : Occupation par des espèces d'amphibiens de trois catégories d'étangs en 1974 – 1975. Les valeurs situées au-dessus des barres représentent les valeurs du test statistique G (test de conformité voisin du test du  $\chi^2$ ). \* =  $p < 0,05$ , \*\* =  $p < 0,01$ , \*\*\* =  $p < 0,0001$ , NS = non significatif et NC = Test G non calculé. Les étangs étudiés étaient 159 étangs, 27 abreuvoirs et 21 étangs semi-naturels (Source : Curado, Hartel *et al.*, 2011).

Les réservoirs d'autoroute sont un autre exemple de plans d'eau anthropiques qui peuvent contribuer à la biodiversité régionale, notamment pour les macros invertébrés et les amphibiens (Le Viol, Mocq *et al.*, 2009 ; Le Viol, Chiron *et al.*, 2012). De même, certains petits plans d'eau créés pour la rétention des eaux pluviales peuvent abriter une diversité et une structure\* des communautés d'invertébrés similaires à celles de petits plans d'eau naturels (Hassall et Anderson, 2015).

Les petits plans d'eau temporaires créés naturellement par les barrages de castor sont également des réservoirs de biodiversité potentiels. Ils abritent un nombre d'espèces de macro invertébrés similaire à celui du cours d'eau naturel, mais les communautés ressemblent à celles présentes dans les habitats peu courants des cours d'eau de plus grand ordre de Strahler avec une proportion plus élevée de prédateurs et de collecteurs (Naiman, Johnston *et al.*, 1988 ; Dalbeck, Luscher *et al.* (2007) montrent notamment que, lors de la réintroduction des castors en Allemagne, ces nouveaux plans d'eau ont été colonisés par la totalité du pool régional d'espèces potentielles d'amphibiens, incluant même des espèces qui étaient absentes (le crapaud accoucheur (*Alytes obstetricans*), le crapaud commun (*Bufo bufo*) et la grenouille verte (*Rana kl. esculenta*)) ou rares (la grenouille rousse (*Rana temporaria*)) avant la réapparition des castors. Sous climat arctique, les plans d'eau les plus âgés créés par les castors abritent des populations plus importantes de la grenouille des bois (*Rana sylvatica*), du fait de la sélection par les adultes de plans d'eau plus ouverts dont les températures de l'eau sont plus élevées (Stevens, Paszkowski *et al.*, 2006) . Cependant, les températures « élevées » citées dans cette étude ne sont nullement comparables aux augmentations de température dues aux retenues sous climat tempéré. Dans un contexte biogéographique différent (montagnes de l'Est des Etats-Unis), une espèce de salamandre est particulièrement adaptée aux plans d'eau récemment créés par les castors du fait qu'ils soient temporaires et que leur distribution dans le paysage change constamment (Gill, 1978).

De très nombreuses publications ont montré que les plans d'eau artificiels et notamment les retenues pouvaient constituer des milieux favorables pour l'avifaune et les oiseaux aquatiques (canards, grèbes, hérons...) en particulier, à la fois en période de migration, d'hivernage et de reproduction. Ceux-ci se révèlent d'autant plus attractifs que les milieux aquatiques naturels sont rares ou dégradés (Baxter, 1977 ; Froneman, Mangnall *et al.*, 2001 ; Sebastian-Gonzalez, Sanchez-Zapata *et al.*, 2010). Pour ce groupe faunistique, la taille du

plan d'eau constitue un élément de première importance pour expliquer la richesse et l'abondance des espèces (Froneman, Mangnall *et al.*, 2001 ; Paracuellos et Telleria, 2004 ; Sanchez-Zapata, Anadon *et al.*, 2005 ; Sebastian-Gonzalez et Green, 2014). Par ailleurs, la diversité structurelle et l'abondance de la végétation, tant au niveau des berges que du plan d'eau lui-même, tendent à favoriser la diversité des espèces soulignant ainsi l'importance de l'existence d'une mosaïque d'habitats diversifiée pour garantir l'attractivité des retenues (Froneman, Mangnall *et al.*, 2001 ; Paracuellos et Telleria, 2004 ; Sanchez-Zapata, Anadon *et al.*, 2005 ; Sebastian-Gonzalez, Sanchez-Zapata *et al.*, 2010). Pour des retenues d'irrigation du sud-est de l'Espagne dont l'étanchéité est assurée par des films plastiques, celles dont le fond et les berges sont recouverts de sédiments, et qui en conséquence connaissent un développement significatif de végétation, abritent plus d'espèces et en plus grande abondance que les retenues dont le film d'étanchéité est laissé nu (Sanchez-Zapata, Anadon *et al.*, 2005 ; Sebastian-Gonzalez, Sanchez-Zapata *et al.*, 2010). Ainsi, les retenues les plus artificialisées restent en définitive très peu attractives pour l'avifaune. L'importance de la connectivité est également soulignée par plusieurs travaux (Froneman, Mangnall *et al.*, 2001 ; Sebastian-Gonzalez, Sanchez-Zapata *et al.*, 2010) : à caractéristiques d'habitat équivalentes, un plan d'eau situé à proximité d'autres plans d'eau abriterait globalement plus d'oiseaux qu'un plan d'eau isolé.

Si les retenues artificielles peuvent constituer des milieux propices aux oiseaux aquatiques, des éléments comparatifs suggèrent néanmoins que leur attractivité pour l'avifaune est moindre que celle de zones aquatiques naturelles (Ma, Li *et al.*, 2004). Le rôle potentiellement favorable des retenues pour la protection et le développement des oiseaux d'eau doit donc être relativisé au regard du contexte régional, *a fortiori* lorsque la mise en place des retenues se traduit par la destruction de zones humides préexistantes.

En conclusion, des petits plans d'eau anthropiques abritent une certaine biodiversité, mais pas nécessairement une biodiversité identique aux plans d'eau naturels, comme mis en évidence au Kenya par Vignoli, Pau *et al.* (2010). Les bénéfices en termes de biodiversité de la construction d'une retenue qui pourrait protéger des espèces lenticules rares, devraient donc être mis en balance avec les coûts possibles de la déstabilisation d'un cours d'eau intact (Ebel et Lowe, 2013). Bien qu'il soit connu que la construction de mares et étangs ait un bénéfice pour la richesse régionale en augmentant l'hétérogénéité des habitats aquatiques (Gee, Smith *et al.*, 1997), un nombre trop important de milieux stagnants sur un cours d'eau tendra à diminuer cette hétérogénéité et la biodiversité abritée.

### ***VI.3.5.b- Comment favoriser cette biodiversité ?***

Les caractéristiques physiques (dimensions, profondeur, développement des berges...) des retenues peuvent être extrêmement diverses et dépendent de l'usage de la retenue, mais également de l'emprise disponible et de la topographie du milieu récepteur. De nombreuses recommandations concernant la création, la gestion et la restauration des mares et étangs peuvent s'appliquer aux retenues. Ces recommandations visent à maximiser une biodiversité lenticule indigène sans pour autant pénaliser le cours d'eau voisin. D'une manière générale, on peut dire qu'une grande variété de formes le long du linéaire et en transversal, favorise positivement la biodiversité animale et végétale (Oertli et Frossard, 2013).

- **Des rives aux pentes faibles (0 à 20°).**

L'association de différents profils de berge sur un même plan d'eau est souhaitable et la présence de berges en pente douce est particulièrement favorable à la biodiversité. De faibles pentes favorisent le développement de vastes et diversifiées ceintures de végétation, de zones « refuges » sans présence de poissons et plus chaudes favorisant certains amphibiens et macro invertébrés et une augmentation des zones d'alimentation pour

l'avifaune. Dans le cas particulier des retenues, des pentes faibles sur une berge de la retenue pourraient également limiter l'intensité du marnage sur les autres berges.

- **Un pourtour du plan d'eau varié et découpé**

Plus le pourtour est varié avec des rives ondulantes et de nombreux diverticules, plus grande sera sa capacité d'accueil pour les espèces animales et végétales, car (i) l'augmentation du linéaire d'interface terre-eau qui comporte une biodiversité élevée et (ii) un pourtour irrégulier induisent une diversité de micro habitats élevée. Les structures permettant d'obtenir cette diversité morphologique sont nombreuses : anses, îlots, queues d'étangs, touradons, troncs, et souches, etc.

- **Une surface pas forcément la plus grande possible**

La biodiversité peut profiter d'un grand nombre de petits étangs. La surface du plan d'eau est déterminante pour les libellules, mais pas pour la végétation, les autres macros invertébrés et les amphibiens (Oertli, Auderset Joye *et al.*, 2002). De plus, des plans d'eau de petite taille peuvent avoir une forte valeur dans la conservation de certaines espèces, notamment les amphibiens.

Knutson, Richardson *et al.* (2004) recommandent également des actions de gestion telles que limiter l'accès au plan d'eau pour le bétail pour augmenter la qualité de l'eau et réduire les apports d'azote.

S'il est important de favoriser une biodiversité indigène et riche dans ces petits plans d'eau lorsque leur construction est indispensable, il est difficile de rentrer dans des détails plus précis de recommandations de création et de gestion car elles vont dépendre du groupe biologique et de l'espèce considérée. Par exemple, pour les Amphibiens, peu de caractéristiques environnementales sont importantes de manière générale, car il y a une grande variabilité dans les besoins spécifiques de chaque espèce (Stumpel et van der Voet, 1998).

Au-delà de l'aménagement des retenues pour leur potentiel écologique propre, il est également important de concevoir leur design de façon à minimiser les impacts sur le cours d'eau récepteur. En ce qui concerne l'augmentation de la température en sortie de retenue, un moyen d'action est de concevoir des retenues avec un petit rapport surface/volume, de modifier les exutoires afin qu'ils proviennent du fond de la retenue ou de diminuer le débit sortant proportionnellement au débit du cours d'eau (Ebel et Lowe, 2013).

### ***VI.3.5.c- Espèces exogènes, souvent invasives***

Quelle que soit leur taille, les retenues et réservoirs artificiels contribuent significativement à l'implantation d'espèces aquatiques exotiques potentiellement invasives et favorisent leur diffusion ultérieure dans les écosystèmes adjacents (Havel, Lee *et al.*, 2005 ; Ebel et Lowe, 2013). Ce phénomène touche bien entendu plus spécialement les poissons dont de nombreuses espèces ont fait ou font encore l'objet d'introductions volontaires, mais il concerne en fait un grand nombre de groupes (par exemple : les macrophytes, mollusques, insectes, macro crustacés, amphibiens, zooplancton, parasites ou pathogènes...), souvent par le biais d'introductions non intentionnelles (Keller, Ermgassen *et al.*, 2009). L'ampleur que peut atteindre le phénomène peut être illustrée à travers quelques exemples extrêmes. Sur un affluent du Colorado (USA) dont les assemblages de poissons étaient presque exclusivement constitués d'espèces natives, on constate, 5 ans après la construction d'un réservoir, que les espèces exotiques constituent 90% des effectifs dans la retenue elle-même et environ 80% dans le cours d'eau en aval (Martinez, Chart *et al.*, 1994). En Espagne, en zone méditerranéenne, les réservoirs (essentiellement destinés à l'irrigation et l'alimentation en eau) abritent davantage d'espèces de poissons exotiques que d'espèces natives (Clavero, Hermoso *et al.*, 2013) et pour le bassin du Guadiana, 40 % des réservoirs n'abritent que des espèces exotiques, les espèces autochtones y étant absentes (Clavero et Hermoso, 2011). Même si, la place de ces espèces reste en général plus modeste, de très nombreux travaux font le lien entre retenues et espèces exotiques et invasives et ce pour des zones géographiques extrêmement diverses (voir (Falke et Gido, 2006 ; Poulet, 2007 ; Han, Fukushima *et al.*, 2008 ;

Johnson, Olden *et al.*, 2008 ; Banks et Duggan, 2009 ; Mercado-Silva, Helmus *et al.*, 2009 ; Hermoso, Clavero *et al.*, 2011 ; Santos, Albiéri *et al.*, 2013) pour quelques exemples à travers différents continents) confirmant le caractère général de ce phénomène.

### Encadré 7 : Le plan d'eau : une source de colonisation

En substituant un habitat lotique par un habitat lentique, l'implantation d'une retenue va permettre le développement de tout un cortège d'espèces d'eau calme initialement peu ou pas représentées dans le cours d'eau, espèces qui vont pouvoir ensuite coloniser le cours d'eau adjacent tant vers l'amont que vers l'aval (Baxter, 1977 ; Bednarek, 2001 ; (Fuller, Doyle *et al.*, 2015). Ainsi pour les communautés de poissons, l'importance des retenues comme sources d'individus pour les cours d'eau qui leur sont connectés est régulièrement évoquée (voir par exemple (Penczak et Kruk, 2005 ; Poulet, 2007 ; Beatty, Rahel *et al.*, 2009) et a notamment été plus particulièrement soulignée dans le cas des espèces invasives (voir le paragraphe spécifiquement consacré à ces espèces). A noter que ce phénomène ne se limite pas aux retenues artificielles mais s'observe également pour des plans d'eau naturels comme des lacs (Degerman et Sers, 1994) ou des retenues de castors (Snodgrass et Meffe, 1998). Par ailleurs, une fois implantées dans le cours d'eau les espèces issues du plan d'eau sont susceptibles d'impacter négativement via des interactions biotiques (compétition, prédation) les espèces caractéristiques du milieu courant (Winston, Taylor *et al.*, 1991 ; Degerman et Sers, 1994 ; Luttrell, Echelle *et al.*, 1999 ; Quist, Hubert *et al.*, 2005 ; Matthews et Marsh-Matthews E., 2007). Toutefois la colonisation des espèces issues du plan d'eau, souvent de grande taille, peut être contrainte dans les ruisseaux de tête de bassin du fait de leur faible profondeur (Falke et Gido, 2006). Dans la mesure où les retenues contribuent à l'apport d'espèces distinctes au cours d'eau, leur multiplication à l'échelle d'un bassin versant est susceptible de modifier profondément les patterns régionaux de biodiversité (Snodgrass et Meffe, 1998).

Dans des travaux de synthèse récents, Havel, Lee *et al.* (2005) et Havel, Kovalenko *et al.* (2015) ont tenté de formaliser les raisons qui rendaient les réservoirs artificiels particulièrement attractifs et favorables aux espèces exotiques et invasives en comparaison avec des milieux naturels analogues et en ont dégagé trois causes majeures : (1) les réservoirs sont soumis à des flux de propagules (apports de nouveaux organismes) importants via des connexions physiques (réseaux hydrographiques, canaux...) et/ou l'importance des activités humaines impliquées dans le transfert d'organismes (navigation commerciale, loisirs comme la pêche, la baignade ou la navigation...) ; (2) les réservoirs constituent des milieux fortement artificialisés qui présentent en général à la fois un enrichissement en nutriments et des fortes fluctuations des conditions environnementales (par exemple de niveau d'eau ou des conditions physicochimiques), deux facteurs favorables à l'implantation de nouvelles espèces ; (3) enfin, du fait de l'intensité des pressions humaines et de la jeunesse de tels milieux, les réservoirs abritent en général des communautés et des interactions biotiques simplifiées qui les rendent plus particulièrement vulnérables aux invasions. Par ailleurs les auteurs soulignent qu'une fois implantée dans un réservoir, une espèce invasive peut ensuite développer des processus de colonisation vers les milieux aquatiques voisins, soit naturellement (via le réseau hydrographique), soit par l'intermédiaire des activités humaines, et étendre ainsi sa distribution à travers le territoire (effet « stepping-stones »).

Une étude menée dans la région des Grands Lacs nord-américains (USA) en comparant la situation de plusieurs centaines de réservoirs artificiels avec des lacs naturels a permis de quantifier ces phénomènes (Johnson, Olden *et al.*, 2008). Elle se révèle d'autant plus intéressante qu'elle aborde la situation de 5 espèces invasives très différentes du point de vue de leurs caractéristiques biologiques et écologiques : une plante aquatique (*Myriophyllum spicatum*), un mollusque bivalve (*Dreissena polymorpha*), un crustacé planctonique (*Bythotrephes longimanus*), un poisson (*Osmerus mordax*) et une écrevisse (*Orconectes rusticus*). Sur cette

zone, le risque pour un plan d'eau d'être occupé par une espèce invasive est 2,4 à 7,8 fois plus élevé (selon le taxon) dans un réservoir artificiel que dans un lac naturel. Cette colonisation plus forte des réservoirs *a priori* multi-usages par les espèces invasives s'explique en partie par des caractéristiques internes aux plans d'eau (taille, physico-chimie par exemple), la continuité (lien direct avec le réseau hydrographique) et la fréquentation humaine (navigation de loisir). Lorsque ces facteurs sont pris en compte, les réservoirs restent très sensiblement plus colonisés par les espèces invasives que les lacs naturels (facteur 2,1 à 300 selon le taxon) confirmant que les retenues artificielles possèdent des caractéristiques intrinsèques les rendant particulièrement vulnérables aux phénomènes d'invasions biologiques. Pour deux des taxons étudiés (*Myriophyllum spicatum* et *Dreissena polymorpha*), les auteurs ont pu montrer qu'en réduisant les distances entre plans d'eau, l'établissement des réservoirs avait augmenté le risque d'implantation des espèces invasives dans les lacs naturels (de 10 et 50% respectivement pour ces deux taxons) illustrant ainsi l'effet « stepping-stones » précédemment évoqué et montrant comment les retenues peuvent contribuer à étendre l'aire de répartition des espèces exotiques dans les paysages aquatiques.

Les liens positifs entre l'intensité des pressions anthropiques (appréhendées via des proxys aussi divers que l'occupation des sols, la fréquentation humaine des plans d'eau ou la densité de routes par exemple) et l'ampleur de la colonisation des retenues par les espèces invasives ont été relevés à de nombreuses reprises (Han, Fukushima *et al.*, 2008 ; Johnson, Olden *et al.*, 2008 ; Clavero, Hermoso *et al.*, 2013 ; Kizuka, Akasaka *et al.*, 2014 ; Tamayo et Olden, 2014) et confirment les hypothèses précédemment évoquées selon lesquelles la diffusion des espèces par l'homme et l'artificialisation des milieux favoriseraient l'installation des espèces exotiques dans la retenue (Havel, Lee *et al.*, 2005). Ainsi les retenues seraient d'autant plus sensibles aux invasions biologiques (et en conséquence feraient peser d'autant plus de risques sur les espèces autochtones) qu'elles seraient artificialisées et situées dans un contexte de forte anthropisation. A l'inverse, les plans d'eau abritant déjà des communautés d'espèces fortement structurées seraient plus résistants aux invasions biologiques comme le suggèrent les liens négatifs parfois observés entre richesse en espèces natives et richesse en espèces exotiques (Banks et Duggan, 2009 ; Clavero, Hermoso *et al.*, 2013 ; Havel, Kovalenko *et al.*, 2015).

Si la présence d'espèces exotiques est favorisée dans la retenue elle-même, elle l'est aussi dans le cours d'eau à la fois en amont (Han, Fukushima *et al.*, 2008) et en aval (Martinez, Chart *et al.*, 1994), (Kizuka, Akasaka *et al.*, 2014) par exemple) du plan d'eau. Des liens positifs entre la richesse en espèces exotiques dans le cours d'eau et la proximité d'une retenue ont été mis en évidence (Hermoso *et al.*, 2011). Ceci suggère que les retenues jouent un rôle de source d'espèces exotiques vis-à-vis des cours d'eau. Par ailleurs les changements environnementaux générés par les retenues contribuent à favoriser l'implantation durable des espèces exotiques en aval. Ce phénomène a été illustré dans le cas de retenues rejetant des eaux hypolimniques : le refroidissement estival du cours d'eau permet l'implantation durable d'espèces d'eau froide auparavant absentes (cette configuration a été fréquemment mise à profit aux Etats Unis pour développer des pêcheries en salmonidés en aval de retenues – voir par exemple Vanicek *et al.* (1970), Quinn et Kwak (2003). De même l'artificialisation du régime des débits en aval des retenues favoriserait l'implantation d'espèces exotiques dans le cours d'eau, comme souligné à plusieurs reprises (Martinez *et al.*, 1994 ; Poff, Allan *et al.*, 1997 ; Marchetti et Moyle, 2001 ; Clavero et Hermoso, 2011). Ce phénomène est notamment observé lorsque les retenues atténuent l'impact biologique des perturbations naturelles telles que les crues, en homogénéisant le régime hydrologique (Moyle et Light, 1996).

Confirmant contribuait à l'accentuation de la diffusion de deux espèces très différentes (une plante et un bivalve) par la mise en place des retenues, Johnson, Olden *et al.* (2008) ont pu démontrer l'effet additif des retenues artificielles dans les processus de colonisation des espèces invasives. En fait, pour les espèces strictement aquatiques, c'est probablement l'interaction entre retenues et réseau hydrographique (qui constitue une des voies de colonisation essentielles) qui détermine l'expansion des espèces (Vander Zanden et

Olden, 2008 ; Treguier, Roussel *et al.*, 2011). Pour des espèces qui s'affranchissent en partie du milieu aquatique, la continuité du réseau hydrographique est sans doute moins déterminante. Une température relativement élevée de l'eau favoriserait également l'établissement des espèces invasives (Ficetola, Thuiller *et al.*, 2007) suggérant que pour certaines d'entre-elles une interaction entre développement des retenues et réchauffement climatique pourrait accélérer leur progression.

En lien avec l'arrivée des espèces exotiques, les retenues contribuent à modifier les patterns de biodiversité à l'échelle régionale et accentuent les phénomènes d'homogénéisation faunistique. Ainsi, en comparant les communautés de poissons de réservoirs avec celles des écosystèmes préexistants (portions de cours d'eau) dans le bassin du Guadiana (Espagne), Clavero et Hermoso (2011) constatent que l'implantation de retenues induit une baisse importante de la diversité  $\beta$  (diversité entre sites), qui contribue ainsi à une certaine homogénéisation des assemblages de poissons. A l'échelle des cours d'eau, sur la partie aval du bassin du Colorado (USA), Pool et Olden (2012) ont constaté une homogénéisation de la faune piscicole qui résulterait pour partie de la progression des espèces exotiques. Cette homogénéisation, tant taxonomique que fonctionnelle, s'explique notamment par l'implantation de retenues dans le bassin hydrographique.

Paradoxalement, mais de manière beaucoup plus ponctuelle, les obstacles engendrés par les retenues peuvent limiter la progression des espèces exotiques issues de l'aval (Havel, Lee *et al.*, 2005 ; Beatty, Rahel *et al.*, 2009) et contribuer ainsi à la préservation de populations d'espèces menacées isolées en tête de bassin. De telles situations seraient plus particulièrement susceptibles d'être rencontrées dans des paysages déjà fortement aménagés et artificialisés (Jackson et Pringle, 2010).

### VI.3.6 Exemples de réponse multifactorielle : réponses des communautés d'invertébrés benthiques en présence d'une retenue

La composition taxonomique des assemblages de macro invertébrés benthiques dans les plans d'eau a été directement reliée à l'hydropériode\*, la profondeur et le niveau de recouvrement de la canopée en zone littorale (Bischof, Hanson *et al.*, 2013), à la transparence, la concentration en chlorophylle-a et la conductivité (Brainwood et Burgin, 2006) et à l'importance des variations de hauteur d'eau pour les peuplements rivulaires (notamment les bivalves peu mobiles ; Howells, Mather *et al.*, 2000). Le peuplement est en général dominé par certains insectes (diptères, éphéméroptères), des bivalves et des oligochètes (e.g. Buys, Stojak *et al.* (2015)). Au sein d'un groupe faunistique donné, les différents taxons ne sont pas affectés de la même façon. Ainsi chez les Ephéméroptères, alors que l'abondance des Baetidae et Caenidae augmente dans les sites influencés par une forte densité de retenues, l'abondance des Heptageniidae ou des Teloganodidae décroît (Mantel, Hughes *et al.*, 2010), en fonction de leurs préférences alimentaires et habitationnelles et de la disponibilité en ressources trophiques et refuges correspondants (Brittain et Saltveit, 1989). Les drivers majeurs de cette structure peuvent intervenir à diverses échelles d'observation spatiale : ainsi les caractéristiques du « bassin-versant » [e.g. l'altitude, la surface du plan d'eau, la proportion de prairies dans le bassin-versant, la présence de torrents (considérés comme refuges)] semblent les plus importantes pour expliquer la structure locale d'un peuplement d'insectes alors que l'organisation des assemblages d'amphibiens paraît plus liée au contexte environnemental local (Santi, Mari *et al.*, 2010).

La richesse taxonomique des assemblages d'invertébrés dans la retenue, est généralement plus faible que dans le secteur en amont (Tiemann, Dodd *et al.*, 2007 ; Ozulug, 2012 ; Vaikasas, Palaima *et al.*, 2013). Quand aucun effet sur la richesse taxonomique est observé (e.g. Pilger et Gido, 2012) sur les Bivalves Unionidae, une homogénéisation des traits biologiques au sein de l'assemblage d'espèces peut être constatée. La richesse

taxonomique varie également suivant les plans d'eau et suivant les habitats disponibles au sein du plan d'eau (Brainwood et Burgin, 2006). La richesse en famille d'invertébrés, la richesse générique en Coléoptères et la richesse en familles d'EPT sont d'ailleurs de bons indicateurs du statut écologique des plans d'eau (Menetrey, Oertli *et al.*, 2011). La richesse taxonomique augmente avec l'augmentation de l'hydropériode (Brooks 2000, (Batzer, 2004) même si elle est alors essentiellement déterminée par une augmentation du nombre d'espèces rares dans les plans d'eau avec une hydropériode étendue (Batzer, 2004). La richesse taxonomique peut également dépendre de l'occupation de l'espace dans le bassin-versant (plus le bassin-versant présente une forte proportion d'agriculture intensive, plus la richesse taxonomique est élevée), ce qui a été notamment montré pour les Diptères Chironomidae ; (Campbell, Haro *et al.*, 2009), et ne répond pas systématiquement à un enrichissement en nutriments, même si dépendant de la structure (e.g. corrélation positive avec la biomasse) de la végétation macrophytique (Declerck, Bakker *et al.*, 2011). L'hydropériode (Brooks, 2000) et les caractéristiques physiques du plan d'eau (Bischof, Hanson *et al.*, 2013) sont par contre peu explicatives de la présence et de l'abondance des assemblages de macro invertébrés (Palik, Batzer *et al.*, 2001; Batzer *et al.*, 2004 Hanson, Bowe *et al.*, 2009). Une baisse de densité des peuplements d'invertébrés est cependant fréquemment observée dans la retenue par rapport au témoin amont (e.g. Ogbeibu et Oribhabor, 2002 ; Vaikasas, Palaima *et al.*, 2013). Une sédimentation élevée et/ou un fort niveau de contamination par les nutriments peuvent expliquer une polluo-sensibilité plus faible des invertébrés dans certains plans d'eau (e.g. de l'assemblage de Chironomidae (Campbell, Haro *et al.*, 2009) et une réduction de la richesse en groupes trophiques (Declerck, Bakker *et al.*, 2011).

Un substrat moins mobile, des températures plus élevées et une disponibilité en nutriments plus forte contribuent généralement à une prolifération du périphyton (e.g. des algues vertes filamenteuses) en aval des réservoirs, qui détermine une modification de la nature et de la quantité des ressources trophiques disponibles pour les producteurs secondaires (Blinn, Shannon *et al.*, 1998 ; Munn et Brusven, 2004 ; Chester et Norris, 2006). Certains genres de diatomées ont été identifiés comme plus abondants dans les cours d'eau régulés [e.g. les genres *Aulacoseira*, *Cyclotella* et *Synedra* à l'aval de huit réservoirs dans le réseau hydrographique de la rivière Hawkesbury-Nepean (Australie), (in Grown et Grown, 2001) ; confirmant les travaux précédents de Grown (1999), même si le mode de gestion de la retenue (i.e. débit réservé ou non) n'a pas d'influence notable sur la composition du peuplement diatomique, ce qui n'est pas le cas pour les macro invertébrés benthiques (cf. e.g. Stevens, Shannon *et al.*, 1997). Cette augmentation du nombre de taxons de diatomées à l'aval d'un barrage a été mise en relation avec une part plus importante d'habitats lenticques dans le secteur aval (Grown, 1999). Cependant, la plupart des études comparatives « inter-compartiments biologiques » et « inter-types de pression » montrent que les diatomées benthiques répondent faiblement aux perturbations hydrologiques, aussi bien à l'échelle du tronçon de rivière qu'à l'échelle du microhabitat (e.g. (Hering, Johnson *et al.*, 2006), le BWQI (un système saprobique développé pour le Brésil par (Lobo, Callegaro *et al.*, 2002) ; (Lobo, Callegaro et al. 2004) étant la métrique basée sur les assemblages de diatomées considérée par Dahm, Hering *et al.* (2013) comme la plus efficace pour répondre aux conditions hydromorphologiques à large échelle spatiale.

La diversité peut être jusqu'à deux fois moins importante à l'aval d'une retenue que dans le bassin amont (Bredenhand et Samways, 2009), en partie du fait d'une sédimentation accrue d'éléments fins et/ou vaseux (Kairo, Mols *et al.*, 2011), mais l'impact peut être très variable selon le mode de gestion des débits (Maynard et Lane, 2012).

La réponse de la métrique «richesse taxonomique» constatée à l'aval d'une retenue dépend fortement du groupe taxonomique considéré et du contexte environnemental local. Si aucune réponse significative n'est parfois identifiée (Casas, Zamora-Munoz *et al.*, 2000), une réduction de la richesse taxonomique globale à l'aval de la retenue en micro invertébrés (e.g. Ostracodes ; Ozulug, 2012) ou en macro invertébrés (e.g. Vaikasas,

Palaima *et al.*, 2013) est souvent constatée (e.g. pour les 3 principaux groupes d'invertébrés – Diptères, Oligochètes et Ephéméroptères - par rapport à une situation témoin (Ogbeibu et Oribhabor, 2002). Cette richesse peut devenir faible voire nulle à l'aval d'une retenue pour des assemblages d'espèces majoritairement rhéophiles et polluo-sensibles tels que les assemblages d'Ephéméroptères, de Plécoptères et de Trichoptères (Chester et Norris, 2006, Morley, Duda *et al.*, 2008, Bredenhand et Samways, 2009) ou augmenter pour des groupes d'espèces globalement plus limnophiles\* et plus polluo-tolérants (Chironomidae). Comme pour la richesse taxonomique, cet effet négatif observé à l'aval (comme à l'amont) de la retenue peut être dû à une sédimentation d'éléments fins et/ou vaseux (Kairo, Mols *et al.*, 2011).

Si le changement de régime des débits peut avoir peu d'impact sur la richesse taxonomique (Maynard et Lane, 2012), les soutiens d'étiage peuvent par contre avoir un effet positif sur la richesse taxonomique à l'aval de la retenue (Mackie, Chester *et al.*, 2013), au moins à court terme (1-4 semaines). Mbaka et Mwaniki (2015) font une synthèse de 94 articles concernant les effets écologiques en aval de petites retenues construites par l'homme. Les effets des petits ouvrages ont été examinés d'une part sur les caractéristiques physico-chimiques (89%) et d'autre part sur les assemblages de macro-invertébrés (49%). La plupart des études ne montrent pas d'effets significatifs sur les variables physico-chimiques en aval des petites retenues, mais observent des variations de l'abondance et de la richesse des assemblages de macro-invertébrés.

La diversité taxonomique, qui prend en compte à la fois la richesse en taxons et la plus ou moins grande régularité de distribution des individus (équitabilité/dominance) au sein des taxons, plus élevée en zone littorale (Colas, Archaimbault *et al.*, 2011) au sein des retenues, est également positivement corrélée à la longueur de l'hydropériode (Brooks, 2000). La dominance d'un petit nombre de taxons (e.g. les Chironomidae) est favorisée par une hydropériode courte (Brooks, 2000). Des changements de structure (en termes de richesse, densité, composition) peuvent être indirectement liés à une prolifération facilitée de plantes invasives qui rendent alors le milieu défavorable à certains groupes taxonomiques (e.g. Ephéméroptères ; cf. Stiers, Crohain *et al.* (2011)).

Chez certaines populations d'invertébrés (e.g. mollusques Lymnaeidae), une augmentation du taux de prévalence des parasites (trématodes) a été observée dans la retenue, peut-être en relation avec un niveau d'eutrophisation plus élevé (Soldanova et Kostadinova, 2011).

## VI.3.7 Effets des opérations de vidange sur les biocénoses

Bien qu'il s'agisse d'un évènement rare, la vidange fait partie intégrante du cycle « normal » de gestion de la plupart des retenues. Ces opérations peuvent être motivées pour des raisons variées (surveillance et entretien de digues, récolte des poissons dans les étangs de pisciculture, restitution complète de l'eau pour le soutien des débits d'étiage...) mais, dans bien des cas c'est la problématique de gestion des sédiments qui en est à l'origine, les vidanges permettant l'évacuation vers l'aval d'une partie des sédiments piégés dans la retenue ou autorisant leur curage. Paradoxalement, si ces opérations de vidange constituent une préoccupation majeure pour les gestionnaires et les pouvoirs publics, elles n'ont finalement suscité que peu d'intérêt dans le monde de la recherche académique notamment quant à leurs conséquences écologiques. Pour l'essentiel, les travaux disponibles se sont intéressés aux cas des retenues hydroélectriques (voir par exemple Gutzmer *et al.*, 1996 ; Crosa, Castelli *et al.*, 2010 ; Espa, Castelli *et al.*, 2013), même si, plus ponctuellement, des réservoirs présentant d'autres types d'usages ont également été considérés (Doeg et Koehn, 1994 ; Mastrorillo et Dauba, 1999).

Les opérations de vidanges de retenues se manifestent avant tout par un relargage des sédiments piégés dans la retenue entraînant une augmentation très importante des MES, et en général une diminution temporaire, parfois très conséquente, de la teneur en oxygène ainsi qu'une augmentation concomitante de la teneur en ammonium (Gray et Ward, 1982 ; Garric, Migeon *et al.*, 1990 ; Crosa, Castelli *et al.*, 2010 ; Espa, Castelli *et al.*, 2013). Ces modifications peuvent parfois s'accompagner d'une augmentation de la température de l'eau (Gutzmer *et al.*, 1996).

Les vidanges, par les modifications physico-chimiques considérables qu'elles induisent, constituent un traumatisme pour le cours d'eau situé en aval avec des conséquences potentielles sur les organismes à la fois sur le court terme et le long terme. D'autre part, la possibilité de contaminations toxiques associées est parfois évoquée ou abordée pour comprendre l'impact biologique des vidanges de retenues (Mastrorillo et Dauba, 1999 ; Peter, Castella *et al.*, 2014). Les conséquences les plus frappantes des vidanges de retenues pour les organismes aquatiques sont les mortalités piscicoles qui accompagnent quasi systématiquement ce type d'opérations (Garric, Migeon *et al.*, 1990 ; Gutzmer *et al.*, 1996 ; Crosa, Castelli *et al.*, 2010). Il est très probable que ces mortalités touchent l'ensemble des êtres vivants, mais elles restent bien entendu beaucoup plus discrètes pour les organismes de petite taille. L'ampleur et l'étendue de ces mortalités dépendent à l'évidence de facteurs propres aux cours d'eau et aux retenues (taille du cours d'eau vs. taille de la retenue, volume de sédiments piégés...) mais certaines pratiques permettent de limiter les impacts (choix de la saison des vidanges, contrôle des débits restitués...). Des vidanges mal maîtrisées peuvent cependant se révéler véritablement catastrophiques. Ainsi la vidange du barrage de Génissiat sur le Rhône a entraîné des mortalités piscicoles massives jusqu'à Lyon situé 170 km en aval de la retenue, ces mortalités ayant été évaluées à 200 tonnes dans les 100 premiers kilomètres à l'aval de la retenue (Roux 1984, in Pattée 1988). Pour une espèce comme la truite (*Salmo trutta*) c'est à la fois le déficit en oxygène dissous et l'augmentation des teneurs en MES dans les eaux de vidange qui expliquent les mortalités et des modèles prédictifs basés sur ces paramètres ont été développés pour prédire la sévérité de l'impact des vidanges (Garric *et al.*, 1990 ; Crosa, Castelli *et al.*, 2010 ; Espa, Castelli *et al.*, 2013). Même s'il n'y a pas unanimité quant aux valeurs seuils à respecter pour la protection des écosystèmes aquatiques (Crosa, Castelli *et al.*, 2010), il est à noter que les teneurs en MES observées lors des vidanges peuvent fréquemment dépasser 10 g/L (et parfois beaucoup plus), ce qui est considérablement plus élevé que la teneur de 25 mg/L préconisée par (Alabaster et Lloyd 1982) et reprise dans la directive européenne portant sur la qualité des eaux douces pour la vie piscicole (2006/44/CE).

Les vidanges ont des impacts immédiats particulièrement forts sur les communautés de macro invertébrés. Ainsi plusieurs suivis réalisés quelques kilomètres en aval d'une retenue montrent des diminutions d'abondance de 90 % ou plus en comparaison à la situation de prévidange (Gray et Ward, 1982 ; Crosa, Castelli *et al.*, 2010 ; Espa, Castelli *et al.*, 2013). La richesse taxonomique totale est également fortement affectée (diminution de 20 à 50 % selon les cas (cf. Doeg et Koehn, 1994 ; Crosa, Castelli *et al.*, 2010 ; Espa, Castelli *et al.*, 2013). Certains taxons se révèlent plus particulièrement sensibles aux vidanges. Ainsi en aval d'un lac alpin, une

vidange a conduit à une diminution de 70 % du nombre d'EPT alors que dans le même temps la richesse taxonomique totale ne diminuait que de 45 % (Espa, Castelli *et al.*, 2013). De même des taxons tels que *Protonemura* (Plecoptera), *Ecdyonurus* (Ephemeroptera), Chironomidae, Simuliidae (Diptera) sont cités comme plus particulièrement vulnérables aux vidanges (Gray et Ward, 1982 ; Crosa, Castelli *et al.*, 2010). La disparition ou une nette réduction des effectifs de 57 espèces de Trichoptères et d'Ephéméroptères sur une seule station du Rhône à Lyon pendant la période 1959-1982 ont été directement mises en relation avec une homogénéisation de la mosaïque d'habitats benthiques liée à un effet « retenue » (création du barrage de Pierre-Bénite à l'aval du site d'étude en 1966 dont l'effet « retenue » était encore sensible au niveau du point d'étude), fortement exacerbé par les vidanges régulières des barrages situés en amont, qui ont contribué à un colmatage et à une désoxygénation accrus et durables des espaces interstitiels (Usseglio-Polatera et Bournaud, 1989). Les espèces de Trichoptères et d'Ephéméroptères racleuses de périlithon (scrapers) et broyeuses de débris organiques grossiers (shredders) ont été les plus affectées. Parallèlement un petit nombre d'espèces filtreuses ou consommatrices de fins dépôts organiques (deposit-feeders) a été favorisé. Plus ponctuellement, l'augmentation de certains taxons suite aux vidanges semble résulter d'un processus de dérive. A titre d'exemple, Gray et Ward (1982) ont observé une augmentation rapide post-vidange (i.e. dans les heures qui suivent) des densités d'oligochètes à quelques kilomètres en aval du barrage. Cette sensibilité différentielle des taxons d'invertébrés face aux vidanges conduit à un réarrangement de la diversité fonctionnelle des communautés (Peter, Castella *et al.*, 2014).

Plusieurs travaux concordent pour reconnaître la forte résilience de communautés d'invertébrés après vidange. Ainsi, en dépit d'impacts immédiats parfois considérables, les communautés d'invertébrés montrent en général un retour à leur structure initiale dans les quelques semaines ou mois suivant la vidange (Gray et Ward, 1982 ; Crosa, Castelli *et al.*, 2010 ; Espa, Castelli *et al.*, 2013). Ce processus peut néanmoins s'opérer de manière plus ou moins complexe et chaotique. Ainsi sur un cours d'eau Australien, Doeg et Koehn (1994) ont observé un retour rapide de la communauté d'invertébrés à sa situation initiale (45 jours après vidange) mais cette étape a été suivie de phases récurrentes de dégradations/récupérations dans les mois qui ont suivi au gré d'évènements de remise en suspension de particules fines qui s'étaient déposées lors de la vidange.

Les vidanges ont également des impacts immédiats potentiellement importants sur les populations de poissons en aval des retenues. Sur des cours d'eau alpins, des diminutions des effectifs de truite (*Salmo trutta*) de l'ordre de 70% ont été observées à quelques kilomètres en aval de retenues (Crosa, Castelli *et al.*, 2010 ; Espa, Castelli *et al.*, 2013). Dans un contexte totalement différent, l'espèce endémique australienne *Gadopsis marmoratus*, poisson d'eau douce, présente des déclin d'effectifs de 60 à 90 % selon la proximité de la retenue (Doeg et Koehn, 1994). Pour ces deux espèces, les juvéniles sont plus affectés que les adultes, d'où un impact plus fortement marqué sur les effectifs que sur les biomasses.

Contrairement aux communautés d'invertébrés qui se révèlent particulièrement résilientes face aux opérations de vidange, les populations de poissons semblent affectées beaucoup plus durablement. Sur une population de truite alpine, Crosa, Castelli *et al.* (2010) postulent que l'effacement de l'impact de la vidange devrait prendre plusieurs années. De même les populations de *Gadopsis marmoratus* précédemment évoquées sont encore loin d'avoir retrouvé leurs effectifs initiaux deux ans et demi après la vidange. Le travail de Mastrorillo et Dauba (1999) sur un cours d'eau de l'Ariège confirme le caractère durable des impacts sur les poissons. Ainsi 10 mois après vidange, par opposition au vairon qui semble peu affecté, on détecte encore un impact sensible sur les abondances de deux espèces benthiques : le goujon (*Gobio gobio*) et surtout la loche franche (*Barbatula barbatula*), en lien probable avec le colmatage et le compactage de leurs habitats. Par ailleurs pour ces deux espèces, le recrutement de juvéniles s'est révélé perturbé laissant entrevoir des désordres durables dans la dynamique de leurs populations.

Enfin les vidanges peuvent provoquer un relargage d'éléments toxiques et une augmentation de la biodisponibilité de ces éléments qui sont susceptibles d'engendrer des impacts durables sur les communautés vivantes situées en aval (Peter, Castella *et al.*, 2014).

En définitive, une retenue est susceptible d'impacter l'ensemble des organismes aquatiques, tant en son sein qu'à son aval, et son amont, notamment via les modifications des conditions abiotiques qu'elle génère. L'ampleur et la nature de ces impacts sont cependant contexte-dépendants, et donc variables en fonction, entre autres, du type de retenue, de son usage, de son mode de gestion, et du contexte naturel dans lequel la retenue s'insère, comme illustré dans la figure ci-après.

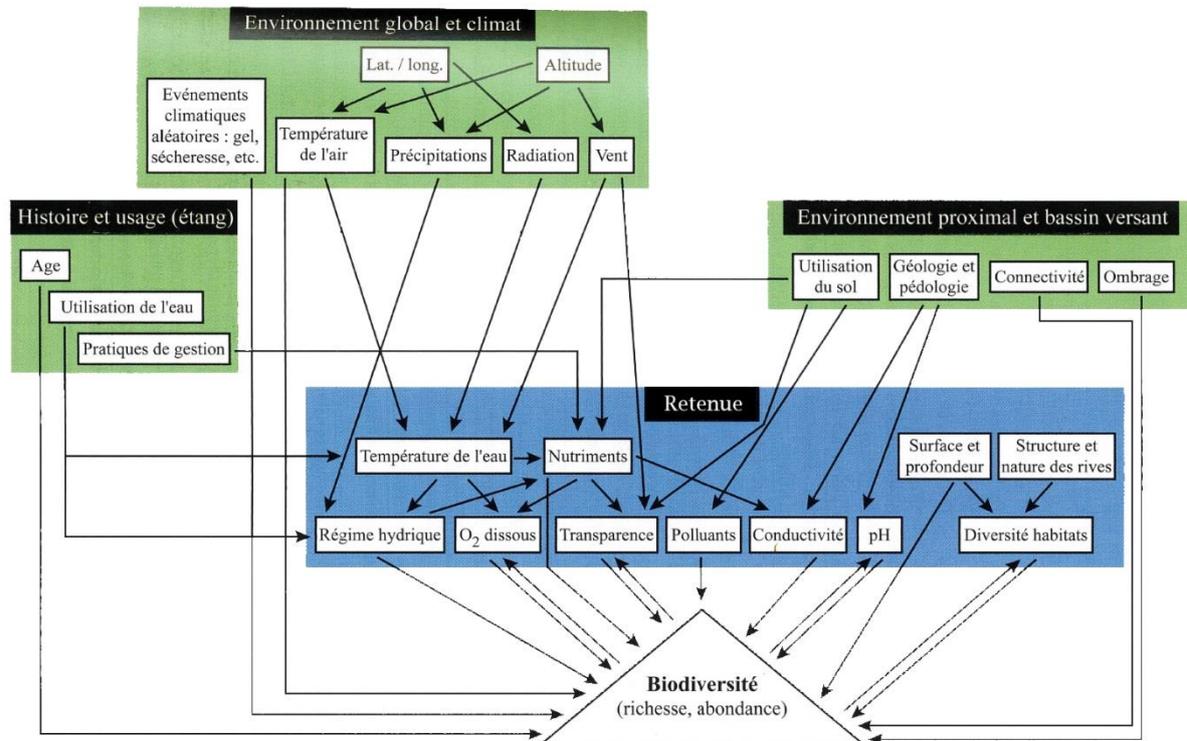


Figure 10 : Facteurs de contrôle de biodiversité à l'intérieur d'une retenue (Oertli et Frossard, 2013).

## VI.4 EFFETS DES RETENUES SUR LES COMPARTIMENTS BIOLOGIQUES DU COURS D'EAU ET DE SON BASSIN-VERSANT

On ne sait que peu de choses sur l'influence de lacs ou de retenues multiples dans un réseau de rivières et sur l'effet de la forme et de l'organisation du réseau sur ces influences (Jones et Hunt, 2010), ou sur les conséquences écologiques de retenues de moins de 15 m de haut (Santucci, Gephard *et al.*, 2005).

### VI.4.1 Des effets largement liés à la densité de retenues sur un bassin-versant

Les bassins versants d'Afrique du Sud ayant une forte densité de retenues (small farm dams) présentent des valeurs faibles d'un indice biotique national (de type ASPT ; i.e. « Average Score Per Taxon ») basé sur les macro-invertébrés benthiques (Mantel, Muller *et al.*, 2010). En particulier, les taxa opportunistes qui sont tolérants à la pollution (e.g. mollusques, hétéroptères) et capables d'exploiter des habitats variés (e.g. Chironomidés) ainsi que ceux qui préfèrent les faibles courants augmentent, alors que les taxa sensibles à la pollution et aux perturbations diminuent en abondance (e.g. Trichoptères).

Santucci, Gephard *et al.* (2005) ont étudié les impacts de 15 retenues sur cours d'eau de 0.8 à 9 m de haut et de 44 à 183 m de long sur une rivière de 171 km de long, la Fox River dans l'Illinois, USA. Les retenues occupaient 47% de la longueur de la rivière et 55% de sa surface dans la zone étudiée. Ce sont des retenues peu profondes (profondeur moyenne = 2,1m), sans usage ou utilisées pour l'hydroélectricité ou l'eau potable. Leurs résultats montrent que ces retenues ont un impact très marqué sur l'intégrité biologique de la rivière. Les effets locaux sur les macros invertébrés sont une augmentation de la densité des filtreurs, comme certains chironomidés (Diptères) ou certains hydropsychidés (Trichoptères) dans les stations situées à l'aval des retenues et une augmentation de l'abondance et de la richesse en EPT des zones situées juste en amont de la retenue. Les effets locaux pour les poissons sont faibles, les communautés ne diffèrent pas statistiquement entre les zones courantes et les zones impactées par les retenues, mais il y a une richesse spécifique plus importante et une abondance des poissons de pêche de loisir (sport fish) plus forte dans les zones courantes. Au contraire, les stations impactées par les retenues sont dominées par des espèces tolérantes et omnivores, comme la carpe commune. Ces effets locaux sur les macros invertébrés et les poissons ne semblent pas se cumuler le long du profil longitudinal, c'est-à-dire qu'ils ne paraissent pas plus marqués à l'aval qu'à l'amont de la rivière. Les effets à l'échelle du paysage quant à eux se cumulent et sont liés à la fragmentation du bassin par les retenues. Cette étude montre que même des retenues relativement petites peuvent avoir des effets profonds sur l'intégrité biologique des rivières.

### Encadré 8 : Effets des retenues sur les têtes de bassin

Les manifestations extrêmes d'effet écologique liées à l'hydrologie s'observent sur les retenues de tête de bassin utilisées pour l'irrigation qui peuvent intercepter, en période estivale, la totalité des écoulements et donc induire en aval des assècs étendus et prolongés particulièrement délétères pour la faune et la flore du cours d'eau. De telles modifications perturbent les communautés animales et végétales des têtes de bassin versant, alors que ces milieux qui constituent plus des  $\frac{3}{4}$  du linéaire du réseau hydrographique sont des sources d'eau, de sédiments et de biodiversité importantes (Leopold, Wolman *et al.*, 1964 ; Hansen, 2001). Si certains de ces milieux peuvent être perçus comme peu propices à la biodiversité du fait de leur faible diversité locale (diversité alpha\* : nombre d'espèces observées sur une localité donnée), l'isolement des têtes de bassin, leur grande hétérogénéité d'habitats physiques ainsi que les différentes capacités et opportunités de dispersion des individus, contribuent ensemble à une diversité régionalement élevée (diversités bêta\* et gamma\* : les espèces observées à l'échelle d'une région) (Clarke, Mac Nally *et al.*, 2008).

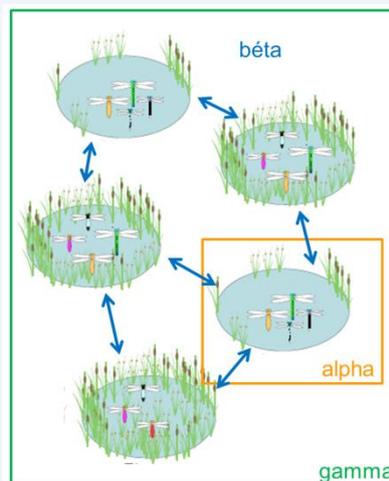


Figure 11 : Illustration des trois différentes échelles spatiales de mesure de la biodiversité spécifique (Source : © hepia).

De plus, les processus écologiques ayant lieu dans les têtes de bassin, e.g. la décomposition de la matière organique ou le cycle des nutriments, peuvent être vitaux pour maintenir la « santé » des réseaux de cours

d'eau entiers (Clarke, Mac Nally *et al.*, 2008). Une modification de l'hydrologie dans les têtes de bassin aura donc des conséquences négatives sur l'écologie des têtes de bassin versant elles-mêmes, mais également sur l'écologie du réseau hydrographique aval. Par exemple, une augmentation des apports en nutriments par ruissellement du fait de pratiques agricoles intensives dans les têtes de bassin versant peut provoquer une eutrophisation en aval ainsi qu'une hypoxie côtière (Freeman, Pringle *et al.*, 2007) En termes d'écologie, une altération cumulée de plusieurs têtes de bassin versant peut réduire la viabilité des populations inféodées aux têtes de bassin, mais également des espèces qui occupent une gamme de tailles de cours d'eau plus importante, mais pour qui les têtes de bassin diversifient le réseau de métacommunautés\* ou améliorent la survie de certains stades de vie (Freeman, Pringle *et al.*, 2007).

La prise en compte explicite des effets cumulés des barrages sur des communautés d'invertébrés est rare.

Nichols, Norris *et al.* (2006) ont cependant tenté de quantifier les effets physiques, chimiques et biologiques d'une série de trois barrages successifs au fonctionnement différent (en termes de volume et de régime de restitution à la rivière) sur la rivière Cotter (74 km de long, 482 km<sup>2</sup> de BV ; Australie) à travers les données obtenues sur 25 sites distribués sur le cours principal et ses affluents. En suivant la démarche de (Petts, 1980), ils évaluent les effets de premier ordre (i.e. changements dans la qualité de l'eau, la charge sédimentaire et le régime des débits), de second ordre (i.e. des changements de profil transversal, dans la mobilité des sédiments de fond, et la production primaire, comme conséquences des effets de premier ordre) et de troisième ordre (i.e. les modifications dans la structure et la composition des assemblages d'organismes des différents compartiments biologiques, incluant les macros invertébrés, comme conséquences à la fois des effets de premier et second ordres). Une réduction de 27 à 45% (suivant la saison) du débit moyen journalier après régulation est observée, avec réduction de la fréquence des crues d'amplitude modérée ; mais aucun effet notable des barrages sur la qualité de l'eau n'a été mis en évidence. Une contraction de plus de 75% de la section mouillée en aval des prises d'eau pour l'alimentation de la ville de Canberra, un enchâssement accentué du sédiment benthique grossier (stabilité augmentée), une réduction d'environ 40% du nombre annuel de jours au-delà du débit critique et une croissance accrue des algues filamenteuses ont été observés à l'aval des barrages par rapport aux sites de référence. Les assemblages d'invertébrés benthiques à l'aval des barrages présentaient relativement plus de taxons polluo-tolérants (chironomidés, oligochètes, acariens) et relativement moins de taxons polluo-sensibles (EPT), avec une récupération quasi-complète observée environ 4 km à l'aval de la retenue pour le barrage intermédiaire. Les auteurs ont considéré que l'effet « barrière » des barrages combiné avec le maintien de faibles débits étaient les facteurs majeurs déterminant l'abondance et la richesse des communautés d'invertébrés, notamment dans le premier kilomètre à l'aval de chaque barrage.

Sanderson, Eyre *et al.* (2005) ont tenté (i) d'expliquer la distribution de certains macros invertébrés aquatiques dans une mosaïque de 76 mares et étangs permanents ou temporaires de 3 à 1320 m<sup>2</sup> dans un paysage péri-urbain de Grande-Bretagne et (ii) de relier la présence de 10 de ces espèces [de cycles biologiques contrastés, i.e. 4 coléoptères (C), 2 trichoptères (T), 2 mollusques (M) et 2 crustacés (Cr)] à des mesures de permanence, de taille et de conditions environnementales des plans d'eau (e.g. couverture et structure de la végétation, distance au cours d'eau le plus proche), sur la base de modèles logistiques. Pour déterminer si la présence d'une espèce dans un plan d'eau donné augmentait la probabilité de présence de cette espèce dans le plan d'eau voisin, une série de modèles a été construite. La relation, pour toutes les espèces, était étroitement associée aux variations de l'hydropériode (i.e. water permanence ;  $p = 0,001$ ), puis de la surface du plan d'eau ( $p = 0,003$ ) et de la structure de la végétation ( $p = 0,005$ ). Pour la plupart des dix espèces étudiées, les effets spatiaux significatifs mis en évidence par les modèles l'étaient sur de courtes distances (e.g. < 200 m pour la distance inter-plans d'eau permettant une colonisation réussie) avant de décroître rapidement [(e.g. pour *Anacaena globulus* (C), *Limnephilus lunatus* (T), *Lymnaea peregra* (M) et *Gammarus pulex* (Cr)]. Pour deux espèces cependant [*Limnephilus centralis* (T), *Laccobius bipunctatus* (C)], la relation atteint une asymptote et

les auteurs considèrent alors que ce sont des variations dans les capacités de dissémination qui sont alors le facteur majeur déterminant la distribution spatiale des espèces, d'où la nécessité de prendre en compte une mesure d'autocorrélation spatiale lors de l'évaluation de la distribution des macros invertébrés benthiques à petite et moyenne échelles spatiales. Dans les sites influencés par une forte densité de petites retenues, le peuplement invertébré est caractérisé par une proportion plus élevée de taxons ubiquistes (eurytopes) et limnophiles (Mantel *et al.*, 2010)

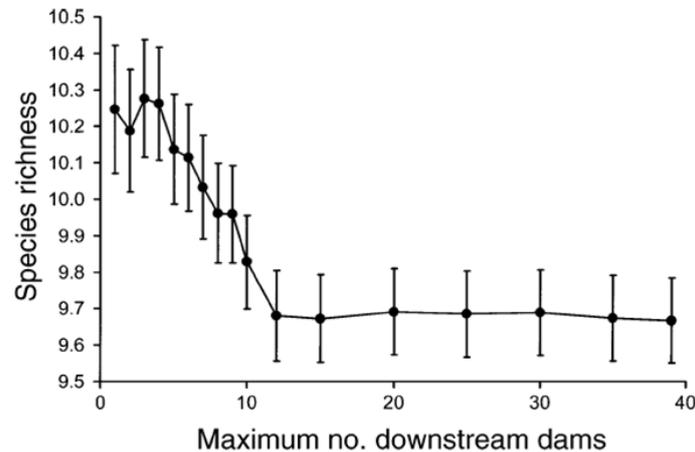


Figure 12 : Richesse des espèces (+/- 1 SE) de poissons compte tenu du nombre de barrages situés en aval pour des cours d'eau du Wisconsin. Les valeurs de l'axe des abscisses indiquent le nombre maximal de barrages en aval des cours d'eau de 1<sup>er</sup> ordre qui ont été inclus dans l'estimation de chaque point de la courbe. Pris hors contexte, le graphe suggère que l'augmentation du nombre de barrages en aval se traduit par une diminution nette de la richesse en espèces (Source : Cumming, 2004).

Les travaux cherchant à prendre en compte de manière explicite l'effet des retenues/barrages sur les assemblages de poissons sont également assez rares et il est par conséquent difficile d'en déduire des enseignements précis généralisables. Des quelques exemples disponibles, il ressort néanmoins que l'impact cumulé des ouvrages ne se limite généralement pas à simple effet additif mais obéit à des patterns plus complexes. En étudiant plus de 13000 sites dans le Wisconsin (USA), Cumming (2004) constate que la richesse en espèces de poissons est affectée négativement par la multiplication des ouvrages situés en aval, notamment dans des cours d'eau de tête de bassin (rang de Strahler de 1) (Cf. Figure 12), mais l'effet des barrages sur la richesse en espèces reste néanmoins limité au regard de l'influence d'autres facteurs confondants (liés notamment aux caractéristiques naturelles des cours d'eau).

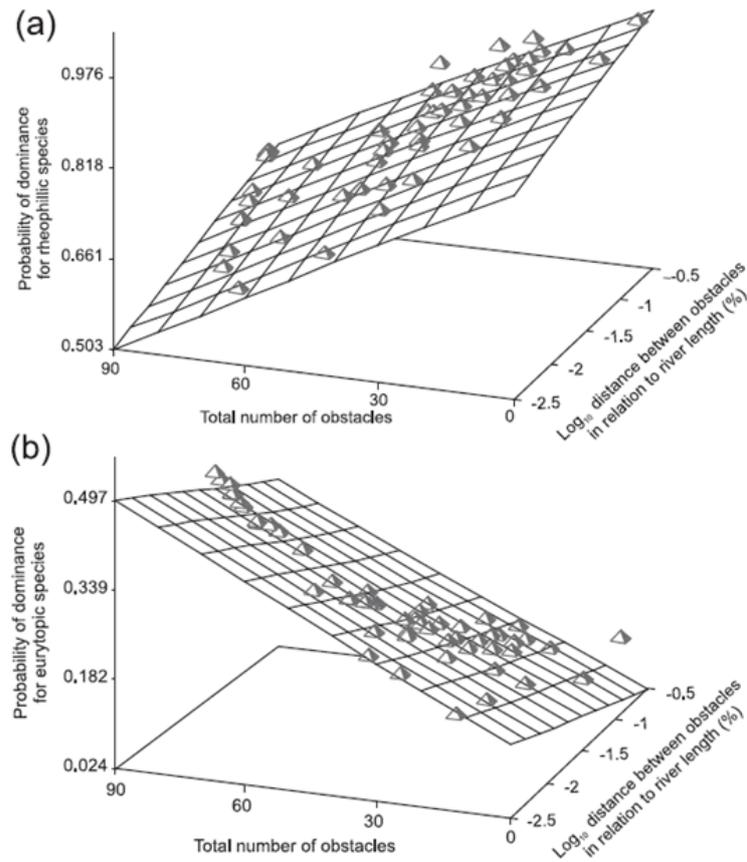


Figure 13 : Probabilité de dominance pour des espèces de poissons rhéophiles (a) et eurytopes (b) en fonction du nombre total d'obstacles et de la distance entre les obstacles rapportée (%) à la longueur de la rivière (Musil, Horky *et al.*, 2012).

Dans un contexte radicalement différent Musil *et al.* (2012) ont examiné l'influence des retenues (regroupant à la fois des grands barrages et des petits ouvrages au fil de l'eau) sur les assemblages de jeunes poissons de l'année dans des cours d'eau de République Tchèque. Ils constatent notamment que la part des espèces rhéophiles dans l'assemblage est d'autant plus réduite que le nombre d'ouvrages sur le bassin est important et la distance entre ouvrages sur le secteur étudié est réduite (un schéma inverse étant observé pour les espèces limnophiles) (Cf. Figure 13).

## VI.4.2 Serial Discontinuity Concept

Les barrages sont des éléments de rupture de l'évolution du système vers l'aval [continuum conceptualisé par (Vannote, Minshall *et al.*, 1980) ; i.e. le River Continuum Concept ou "RCC"] et des connexions entre les différents secteurs du bassin versant. Ward et Stanford (1995) ont adapté ce concept aux cours d'eau interrompus dans leur évolution longitudinale : ils l'ont nommé le "Serial Discontinuity Concept" (i.e. "SDC"). L'exigence de validité du SDC, à savoir un cours d'eau ne subissant aucune autre perturbation qu'un ou plusieurs aménagements hydroélectriques, sans connexion avec la plaine alluviale, rendait la théorie difficilement transposable au terrain. Le SDC a été réévalué pour un contexte idéalisé de rivière de plaine en région tempérée, qui prendrait sa source en altitude, fournissant un cadre adaptable à chaque cas de rivière régulée (Ward et Stanford, 1995) Cette théorie insiste sur l'influence des régulations sur les portions de rivières situées à l'aval des barrages. Les cours d'eau voient leurs débits, leurs charges sédimentaires, leur qualité

physico-chimique de l'eau et leurs communautés biologiques modifiés et déterminés par la position des ouvrages sur le gradient longitudinal. Le SDC, tout comme le RCC, permet une approche globale du système, sans prendre en compte les réponses individuelles des organismes aux perturbations. Les variations biologiques étudiées concernent des modifications de diversité ou de structure des communautés. Un exemple est illustré dans la figure 10, en fonction de la position au barrage sur le continuum et en comparaison à une rivière non régulée par un barrage : les macrophytes aquatiques augmentent fortement à l'aval d'un site installé dans une situation aval du cours d'eau, sinon leur quantité n'est pas affectée. La diversité des macro-invertébrés est altérée pour les deux situations (les plus en) aval des positions des barrages : comme dans le cas des plantes aquatiques, cette diversité biotique augmente à l'aval.

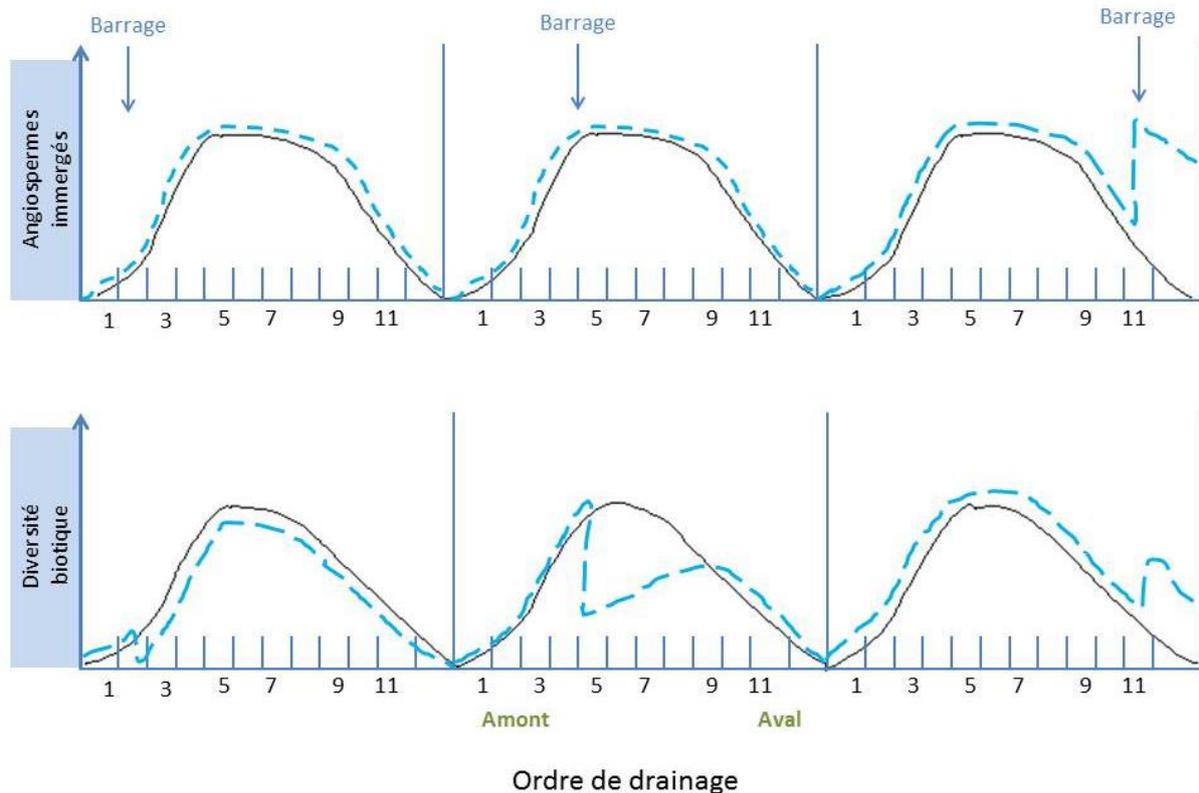


Figure 14 : Changement relatif de la « diversité biotique » (i.e. diversité des macro-invertébrés) et des « angiospermes immergés » (i.e. macrophytes) le long du gradient longitudinal d'une rivière. Ces prédictions sont basées sur l'interprétation de (Ward et Stanford, 1983) de la théorie du continuum en rivière naturelle (ligne continue) et les effets estimés (ligne pointillée) de la présence d'un barrage selon sa position sur le gradient (amont du BV à gauche, position moyenne au centre, aval du BV à droite).

Les appels de Ward et Stanford à tester le SDC et le confronter à des données empiriques depuis 1983 ont eu un certain nombre d'échos. Des auteurs ont revisité ce concept à la lumière d'études faites sur neuf rivières du globe: ils pointent du doigt une difficulté majeure, qui est d'arriver à déconvoluer les effets de la fragmentation due aux ruptures par les barrages, de ceux des autres paramètres environnementaux qui caractérisent les écosystèmes lotiques dans le contexte de rivières régulées (Stanford et Ward, 2001). Une synthèse récente (Ellis et Jones 2013), comportant des articles testant le SDC, mais largement complétée par des études portant sur l'impact des barrages le long du gradient longitudinal, parvient à montrer que l'impact à l'aval et la distance de discontinuité, (nommée aussi « zone d'influence » ou « distance de recouvrement ») présentent deux tendances : (i) un impact lointain de plusieurs dizaines à centaines de kilomètres sur le gradient thermique, et (ii) un impact biologique immédiat et court, dans les 1 à 4 kilomètres à l'aval du barrage. Les traits de vie des macro-invertébrés leur ont permis d'interpréter cette réponse biologique. Les auteurs proposent un

changement d'échelle, à savoir de s'intéresser au contexte paysager (« landscape ») et au paysage rivulaire (« riverscape ») afin de pouvoir intégrer au mieux une réalité qui est celle des effets des multiples barrages. L'homme impactant les paysages à des échelles variées, il convient en effet d'avoir une approche d'écologie du paysage pour aborder les processus et les dynamiques en rivières à ces différentes échelles, afin de pouvoir prédire les conséquences à une échelle large (Fausch, Torgersen *et al.*, 2002). Carbonneau, Fonstad *et al.* (2012) valident le concept en proposant, à partir de la télédétection, une méthode emboîtée. Ils extraient tout d'abord des variables fluviales primaires (profondeur, largeur, substrat, altitude), puis une série de variables hydro-géomorphologiques (vitesses de courant, puissance, nombre de Froude, etc.), enfin les pentes du cours d'eau (extraites des données topographiques). Ils peuvent ensuite bâtir des métriques de type « paysage rivulaire » (« riverscape ») permettant de commencer à explorer comment des structures géomorphologiques peuvent influencer les habitats lotiques, en y incluant la connectivité, la fragmentation et la distribution spatiale de ces habitats. Les résultats montrent une interconnexion complexe des variables géomorphologiques avec les mosaïques d'habitats, selon un modèle non encore prédit par les théories antérieures (SDC, RCC). Par ce type d'approche paysagère, il devient possible d'examiner comment les rivières se structurent sous ces pressions. Cela devrait permettre le développement de nouvelles approches et théories. Le fait qu'il n'y ait pas d'entrée biologique ni écologique à ce stade est critiquable. Toutefois Fausch (2002) se base sur des données « poissons » pour justifier cette approche paysagère.

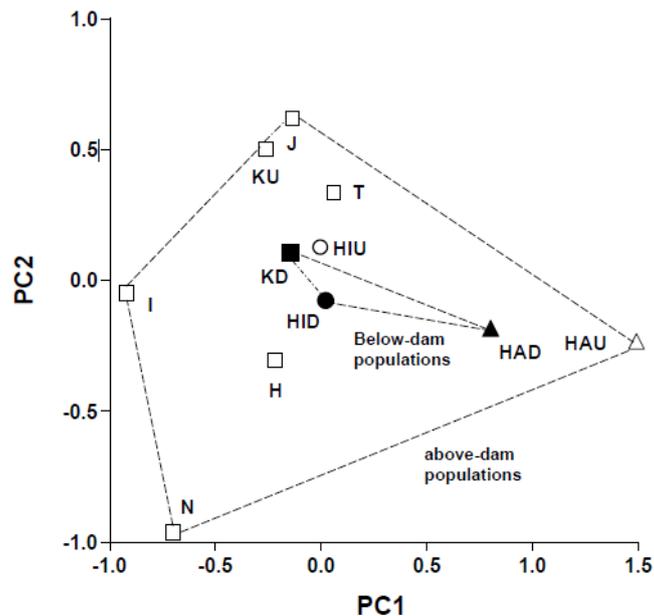
## **VI.4.3 La fragmentation des habitats et l'évolution de la connectivité du milieu influencent en profondeur les biocénoses aquatiques**

### ***VI.4.3.a- Fragmentation du réseau hydrographique, conséquences génétiques et effets sur la variabilité des populations***

En modifiant les possibilités de dispersion des organismes, les retenues sont susceptibles d'entraîner des conséquences importantes sur la structure génétique des populations. La fragmentation des habitats implique des conséquences génétiques car des populations de petite taille favorisent la dérive génétique et la consanguinité, deux processus qui contribuent à une érosion de la diversité génétique et une altération de la « fitness\* » (Frankham, Briscoe *et al.*, 2002).

A l'intérieur des réseaux hydrographiques, les populations de poissons présentent fréquemment une structuration génétique longitudinale marquée entre autres par une perte de diversité génétique de l'aval vers l'amont (Raeymaekers, Raeymaekers *et al.*, 2009 ; Junker, Peter *et al.*, 2012 ; Winans, Gayeski *et al.*, 2015). Il existe cependant des exceptions à cette règle (voir par exemple : Blanchet, Rey *et al.*, 2010). Cette situation est notamment attribuée à l'asymétrie des flux d'organismes et donc des flux génétiques : les flux de l'amont vers l'aval (migrations actives + dérive des organismes) dominent ceux de l'aval vers l'amont (migrations actives uniquement). En limitant fortement les possibilités de dispersion des organismes en particulier de l'aval vers l'amont, les retenues, barrages et autres obstacles tendent à exacerber ces patrons de réponse spatiaux et à renforcer la différenciation génétique entre populations (Jager, Chandler *et al.*, 2001 ; Yamamoto, Morita *et al.*, 2004 ; cf. Figure 15). Ainsi en comparant la situation de cours d'eau fragmentés (par des réservoirs ou des petits barrages) avec celle de cours d'eau non fragmentés, Blanchet, Rey *et al.* (2010) et Fluker *et al.* (2014) ont pu montrer sans ambiguïté et dans des contextes très différents que la fragmentation du réseau hydrographique (remontant à plusieurs centaines d'années dans le premier cas et à environ 85 ans dans le

second cas) s'était effectivement traduite chez plusieurs espèces par une baisse de diversité génétique (diminution de la richesse allélique) et une plus grande différenciation génétique des populations. D'autres travaux ont confirmé l'influence des obstacles artificiels dans la structuration génétique des populations en montrant par exemple l'existence d'un lien positif entre distance génétique entre populations et le nombre (Meldgaard, Nielsen *et al.*, 2003) ou la taille des barrages (Raeymaekers, Raeymaekers *et al.*, 2009), qui les séparent ou encore avec l'âge de ces ouvrages (Yamamoto, Morita *et al.*, 2004).



**Figure 15 :** Caractérisation génétique des populations du salmonidé *Salvelinus leucomaenis* (Analyse en Composantes Principales sur les données de fréquences alléliques de 5 loci microsatellites) en fonction du contexte de fragmentation du réseau hydrographique (populations isolées par des barrages vs. populations interconnectées). Les populations isolées en amont de barrages présentent une faible richesse génétique (nombre d'allèles réduit) mais divergent fortement les unes des autres. A l'inverse, les populations interconnectées présentent de fortes richesses génétiques (nombre d'allèles important) mais des caractéristiques proches du fait de l'importance des échanges d'individus entre elles (Source : Yamamoto *et al.*, 2004).

Par ailleurs, une fois isolées par des retenues, les populations de petite taille se révèlent plus particulièrement vulnérables à la perte de diversité génétique en raison d'une sensibilité accrue au phénomène de dérive génétique (Yamamoto, Morita *et al.*, 2004 ; Raeymaekers, Raeymaekers *et al.*, 2009). Quelques résultats suggèrent que les espèces peu mobiles et de petite taille seraient moins affectées sur le plan génétique par la fragmentation du réseau hydrographique que les espèces plus grandes et plus mobiles (Blanchet, Rey *et al.*, 2010 ; Fulker *et al.*, 2014) sans que l'on puisse toutefois dégager de règle absolue en la matière.

Il est enfin à signaler que si la fragmentation du réseau hydrographique par les retenues tend à réduire la diversité génétique des populations (par réduction des flux géniques entre populations et dérive génétique), cet appauvrissement génétique des populations peut à son tour augmenter leur vulnérabilité aux processus d'extinction par le biais d'impacts sur la fécondité, le taux de croissance, la survie ou l'aptitude à la compétition par exemple (Yamamoto, Morita *et al.*, 2004).

Des approches plus théoriques basées sur des modèles de dynamique ou de viabilité de populations permettent, à partir de simulations, d'envisager le devenir à long terme des populations suite à l'édification d'obstacles. Elles se révèlent ainsi complémentaires des suivis *in situ* qui permettent rarement d'aborder l'effet

des retenues sur le temps long. A partir d'un modèle simple de métapopulation\* considérant à la fois un taux annuel d'extinction constant à l'échelle d'un patch d'habitat (c'est-à-dire un segment de cours d'eau) et la possibilité de recolonisation à partir des patches voisins, Fagan (2002) a montré que (1) en situation naturelle (possibilités de recolonisation par l'amont et par l'aval) des réseaux de forme dendritique étaient potentiellement plus résilients (moins de risque d'extinction de la métapopulation) que des réseaux de forme linéaire ; (2) lorsque les processus de recolonisation ne s'établissent plus que de l'amont vers l'aval (hypothèse conforme à l'effet d'une (de) retenue(s) qui empêcherai(en)t toute recolonisation à partir de zones situées en aval) la probabilité de maintien de la métapopulation baisse alors très rapidement et les systèmes dendritiques deviennent alors plus vulnérables que les systèmes linéaires (Cf. Figure 16).

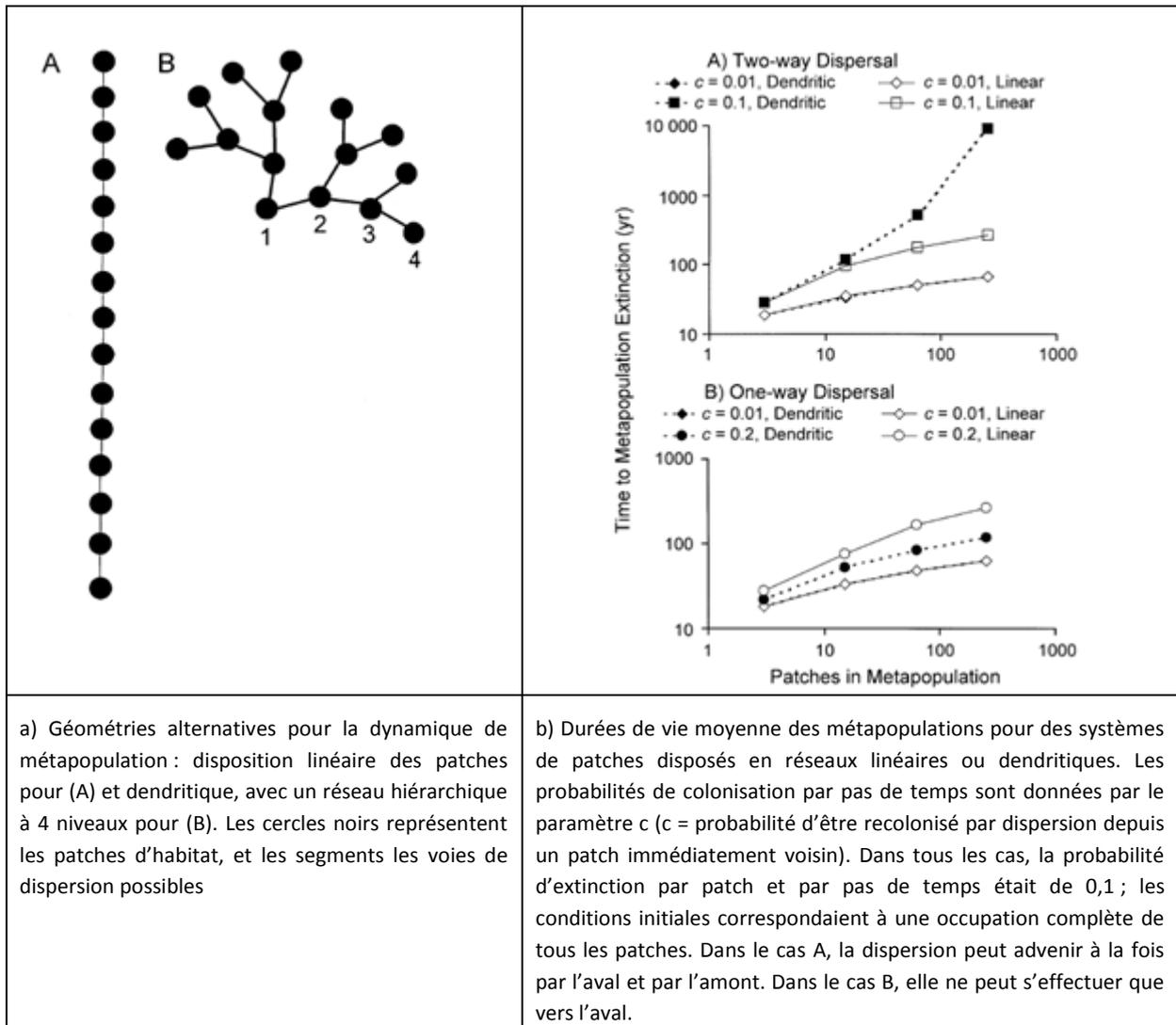


Figure 16 : Evolution des métapopulations selon la configuration du réseau et le mode de dispersion (D'après Fagan, 2002).

Charles, de la Parra *et al.* (1998 ; 2000) ont proposé une approche de dynamique des populations de truites dans un réseau hydrographique arborescent théorique (15 patches et 4 niveaux) intégrant à la fois des processus démographiques et migratoires afin de tester, entre autres, l'impact potentiel de la fragmentation hydrographique par des retenues. Sous l'hypothèse que chaque retenue entraînerait une déconnexion complète entre la partie du réseau située en amont de la retenue et celle située en aval, ces auteurs ont pu

montrer que (1) l'impact des barrages sur la dynamique de la population de truites serait d'autant plus fort qu'ils sont situés en aval du réseau hydrographique et que (2) la multiplication des retenues présente un effet cumulatif sur la dynamique de population (i.e. une accentuation des effets quand le nombre de barrages augmente) (Cf. Figure 17).

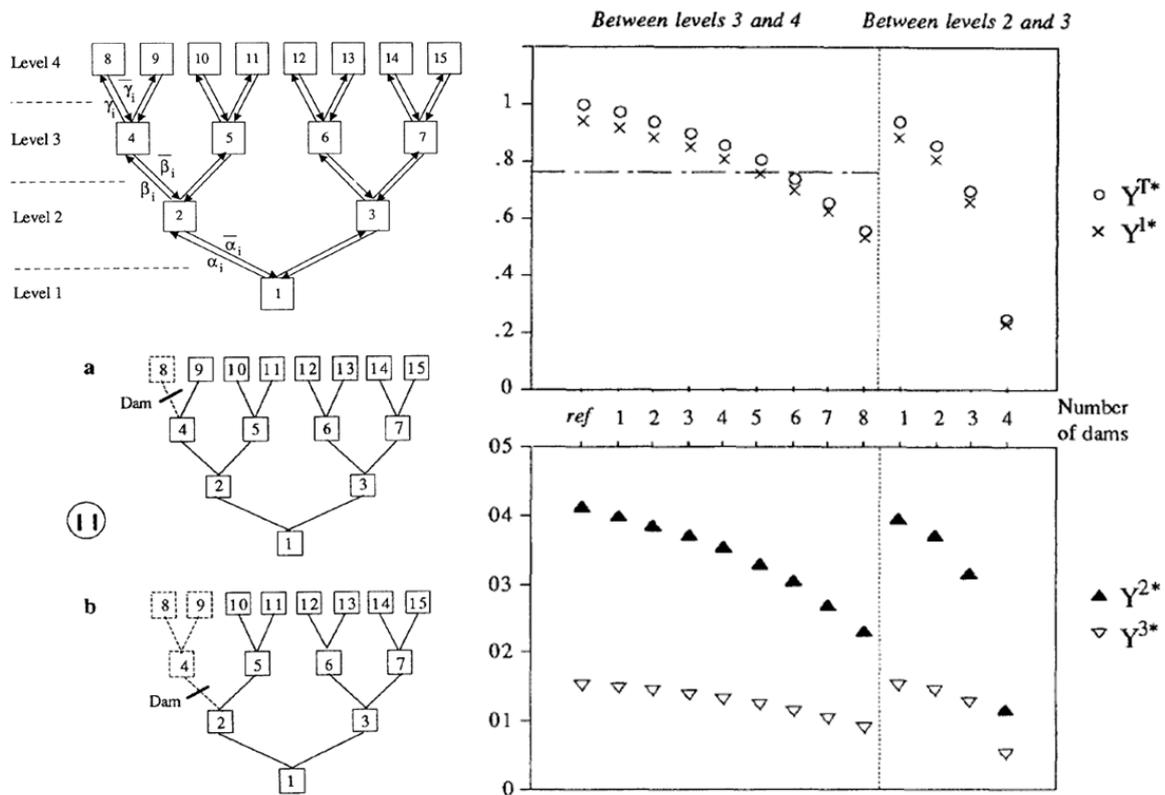


Figure 17 : Simulation de l'effet de l'établissement de barrages sur la dynamique d'une population de truite dans un réseau hydrographique dendritique fictif. Les graphiques indiquent l'effet d'une augmentation graduelle du nombre de barrages sur l'état d'équilibre de la population globale ( $Y^{T*}$ ), des jeunes de l'année ( $Y^{1*}$ ), des juvéniles ( $Y^{2*}$ ) et des adultes ( $Y^{3*}$ ). Les termes  $Y^{T*}$ ,  $Y^{1*}$ ,  $Y^{2*}$ ,  $Y^{3*}$  constituent des indices de densité globale de truites (aux différents stades) dans le réseau hydrographique (D'après Charles, 1998 (C. R. Acad. Sci. Paris)).

Par ailleurs il a été démontré qu'une fois isolée par une retenue, la population située en amont était susceptible de s'engager dans des processus évolutifs différents de ceux de la population située en aval. Ces processus évolutifs différents peuvent entraîner des divergences écologiques ou biologiques, par exemple sur les traits d'histoire de vie (paramètre démographique) en lien avec une divergence sur le plan génétique (Morita, Morita *et al.*, 2009). L'influence de la fragmentation sur la génétique des populations fait l'objet d'une partie spécifique.

### VI.4.3.b- Connectivité, témoin de la perméabilité de la matrice paysagère

Historiquement, l'écologie s'est d'abord intéressée aux liens entre environnement local et biodiversité. Plus récemment, avec les concepts de métapopulation et de macro-écologie, les scientifiques se sont intéressés à une échelle spatiale plus large et à la connectivité entre les différents habitats locaux (Leibold, Holyoak *et al.*, 2004 ; Gaston et Blackburn, 2008). Afin d'évaluer l'impact cumulé des retenues sur les composantes biologiques, il est donc nécessaire d'aborder le système de façon spatialement plus large, car la plupart des espèces aquatiques forment des métapopulations.

**La connectivité écologique est une connectivité physique, hydraulique** comme déjà évoqué dans les autres parties. La présence de retenues va diminuer ou faire disparaître cette connectivité physique et aura des conséquences importantes sur les espèces végétales et animales (cf. § Fragmentation). Si l'on se place dans la perspective des espèces lenticques, favorisées par les retenues, les connexions hydrauliques entre des petits plans d'eau ont un effet positif sur leur biodiversité à l'échelle locale (diversité alpha) mais également à l'échelle régionale (diversité beta et gamma). C'est par exemple le cas pour la richesse en macrophytes (Akasaka et Takamura, 2012). Les corridors rivulaires créés par les cours d'eau sont également un élément du paysage qui joue un rôle particulièrement important pour les amphibiens, comme le montre notamment l'étude de Cunningham, Calhoun *et al.* (2007) sur 71 plans d'eau des Etats-Unis.

**La connectivité est également une perméabilité de la matrice du paysage** pour les organismes capables de s'y déplacer (par exemple les amphibiens, les insectes aquatiques). La connectivité favorise potentiellement tous les groupes biologiques, mais les implications pour la structure des métapopulations dépendent probablement de leur stratégie de dispersion (Van De Meutter, De Meester *et al.*, 2007). Pour la structure des assemblages d'amphibiens et de macro invertébrés (i.e. abondance, richesse et dynamiques de population), la composition du paysage terrestre et des habitats environnants est un facteur très important (Hazell, Cunningham *et al.*, 2001 ; Stoddard et Hayes, 2005 ; Hartel, Nemes *et al.*, 2008 ; Hartel et Ollerer, 2009 ; Florencio, Diaz-Paniagua *et al.*, 2011 ; Ribeiro, Carretero *et al.*, 2011 ; Scherer, Muths *et al.*, 2012 ; Alix, Anderson *et al.*, 2014), bien que les caractéristiques locales des plans d'eau comme par exemple la profondeur et la végétation soient également importantes (Urban, 2004 ; Santi, Mari *et al.*, 2010 ; Scherer, Muths *et al.*, 2012). Pour d'autres groupes biologiques, la connectivité entre les différents plans d'eau joue un rôle plus secondaire. Par exemple, les facteurs environnementaux locaux apparaissent suffisants pour expliquer les communautés locales de zooplancton en place dans 34 petits plans d'eau naturels de Belgique (Cottenie et De Meester, 2003 ; Cottenie, Michels *et al.*, 2003). Pour les poissons et plus généralement pour les organismes strictement inféodés au milieu aquatique, la connectivité s'établit essentiellement *via* des systèmes aquatiques permanents ou temporaires. A titre d'exemple, Olden, Jackson *et al.* (2001) ont montré que la composition des assemblages de poissons de lacs naturels en Ontario (Canada) s'expliquait davantage par la connectivité entre les lacs *via* le réseau hydrographique que par les caractéristiques physiques ou chimiques des lacs eux-mêmes.

De nombreuses études sur des petits plans d'eau naturels et anthropiques ainsi que dans des mésocosmes ont relevé l'importance de la connectivité ou de l'isolement d'un site donné. Deux paramètres en particulier, la **distance entre les petits plans d'eau et le nombre de petits plans d'eau**, jouent un rôle clé pour le maintien de populations puits qui seraient vouées à l'extinction si elles n'étaient pas connectées à d'autres populations sources (Willson et Hopkins, 2013). La présence d'un petit plan d'eau dans le paysage a une importance sur de nombreux groupes biologiques. La densité de petits plans d'eau dans le paysage influence l'abondance et la diversité des salamandres aux Etats-Unis (Brodman, 2010). Une étude en Suisse, plus proche de notre contexte biogéographique, a constaté que la présence de tritons était positivement reliée au nombre de petits plans d'eau dans une zone environnante de 50 ha, soulignant le rôle des métapopulations (Joly, Miaud *et al.*, 2001). La création de nouveaux petits plans d'eau dans un contexte de plaine alluviale en Suisse permet aux différentes populations d'odonates d'augmenter leurs effectifs et leurs sites de reproduction (Indermuehle et Oertli, 2006).

La distance au plan d'eau le plus proche et la connectivité à plusieurs sources, sont également importantes, notamment pour la richesse spécifique en odonates dans des mésocosmes artificiels (McCauley, 2006) ou pour les communautés de macro invertébrés de petits plans d'eau d'altitude (Oertli, Indermuehle *et al.*, 2008). Les distances jusqu'auxquelles des interactions ont lieu entre sites dépendent du groupe biologique, voire de l'espèce considérée, mais également du stade de vie pris en compte. Le tableau ci-après synthétise les distances décrites dans la littérature parcourue.

Tableau 3 : Distances maximales décrites dans la littérature qui permettent encore des interactions entre sites selon le groupe biologique considéré, les espèces et le stade de vie.

Groupe biologique	Espèce	Stade	Distance	Pays	Référence
Macroinvertébrés	-	-	Jusqu'à 13 km	Angleterre	(Briers et Biggs 2005)
	Salamandre	Adulte	~ 400 m	USA	(Brodman, 2010)
	Grenouille taureau ( <i>Lithobates catesbeianus</i> )	Adulte	1,4 km	Japon	(Atobe, Osada <i>et al.</i> , 2014)
	<i>Glandirana rugosa</i>	Adulte	0,8 km	Japon	(Atobe, Osada <i>et al.</i> , 2014)
	Salamandres, crapauds	Juvénile	< 50 m	USA	(Rothermel 2004)
	Triton crêté ( <i>Triturus cristatus</i> )	Adulte	Jusqu'à 500-1000 m	-	(Gustafson, Andersen <i>et al.</i> , 2009)
	Crapaud commun ( <i>Bufo bufo</i> )	Adulte	Quelques mètres à 2-3 km	-	(Joly, Morand <i>et al.</i> , 2003)
	Anoures	Adulte	Jusqu'à 11-13 km	-	(Smith et Green 2005)
	Salamandres	Adulte	Jusqu'à 8-9 km	-	(Smith et Green, 2005)

Au-delà de la simple distance entre deux sites, **l'arrangement spatial** des petits plans d'eau influence la répartition des espèces et leurs dynamiques (Collinson, Biggs *et al.*, 1995). (Onal et Briers, 2002) proposent des stratégies pour positionner des petits plans d'eau dans le paysage tout en maximisant leur valeur de conservation. Ce type d'approche est relativement théorique et demande des jeux de données conséquents, mais pourrait éventuellement être transposé pour choisir un arrangement spatial minimisant les effets des retenues.

En plus de ces paramètres « spatiaux », la **qualité du paysage** est importante. L'occupation du sol par les activités humaines a une forte influence. La richesse spécifique et l'abondance des amphibiens sont plus grandes sur des sites entourés de forêts que sur des sites dans des zones d'agriculture ou d'habitations (Hazell, Cunningham *et al.*, 2001 ; Pellet, Hoehn *et al.*, 2004) ; Rothermel, 2004 ; Alix, Anderson *et al.*, 2014). Un changement d'occupation du sol de l'élevage aux cultures a également un effet et provoque par exemple une diminution des abondances de 3 espèces de tritons dans des plans d'eau agricoles (farm ponds) de Bresse et de la Dombes (Joly, Miaud *et al.*, 2001). Les retenues auraient donc un effet indirect en favorisant une occupation du sol défavorable aux migrations et déplacements saisonniers des amphibiens. Il est à noter que certaines espèces d'amphibiens, e.g. la salamandre maculée (*Ambystoma maculatum*), sont capables de compenser les altérations du paysage en orientant leurs migrations vers les rares habitats de qualité restants (Pittman et Semlitsch, 2013), mais il n'y a aucune certitude que cela soit le cas pour les espèces d'amphibiens de France.

Les retenues elles-mêmes peuvent modifier la perméabilité paysagère pour certaines espèces et jouer un rôle important de corridors de migration et de milieux relais pour certaines espèces (De Meester, Declerck *et al.*,

2005), remplissant alors un rôle écologique important à l'échelle régionale dans le contexte des métapopulations (Jeffries, 1994) ; en favorisant notamment des populations inféodées aux milieux stagnants en déclin. En revanche, ce rôle de milieu-relais peut également favoriser la migration d'espèces invasives, comme par exemple la grenouille taureau au Japon (Jackson et Pringle, 2010 ; Atobe, Osada *et al.*, 2014).

Ces éléments militent en faveur de la prise en compte de l'échelle régionale et de la connectivité dans l'évaluation de l'impact cumulé des retenues, bien qu'il n'y ait pas beaucoup d'études portant spécifiquement sur cette question. Une matrice paysagère perméable (forêts en particulier) atténuera probablement en partie les effets cumulés de plusieurs retenues pour les espèces qui ne sont pas strictement inféodées aux milieux aquatiques.

## **VI.4.4 Des outils et méthodes mobilisables pour aborder les impacts écologiques**

Il n'existe pas à l'heure actuelle de méthodes pour évaluer l'impact cumulé des retenues sur la biodiversité et le fonctionnement écologique dans leur globalité. De plus, du fait de la grande diversité de situations, de cours d'eau, de retenues et de bassins versants ainsi que de la quantité et de la qualité souvent limitées des données disponibles, il est actuellement peu probable de pouvoir prédire précisément les effets cumulés des retenues sur les écosystèmes naturels et leur biodiversité. Un si fort degré d'incertitude ainsi qu'une capacité de prédiction limitée forcent à adopter le principe de précaution comme suggéré pour les grands barrages par Bergkamp report (Bergkamp, McCartney *et al.*, 2000) :

- Le plus souvent possible, éviter les retenues et leurs impacts écologiques ;
- Lorsque la création d'une retenue ne peut être évitée, la créer et la gérer de la manière la plus flexible possible.

Malgré ce préambule important, la phase exploratoire de l'expertise ainsi que la littérature consultée lors de la phase d'expertise scientifique collective ont révélé un certain nombre de méthodes qualitatives ou quantitatives ainsi que des cadres d'analyses qui ont été utilisés pour évaluer des impacts cumulés et/ou qui pourraient être en partie transposés à la question des retenues.

### ***VI.4.4.a- Méthodes d'évaluation dédiées aux impacts de premier ordre en appui à la décision publique***

#### **VI.4.4.a.i- Cadre d'analyse globale**

Des chercheurs canadiens ont formalisé un cadre d'analyse souvent utilisé (e.g. suivi de la restauration du Rhône en France) pour le monitoring des effets cumulés des activités anthropiques sur la biodiversité à des échelles spatiales et temporelles larges (Burton, Huggard *et al.*, 2014). Ce cadre d'analyse consiste à comparer des observations à des prédictions faites par modélisation des relations entre biodiversité et occupation du sol afin de recalibrer les modèles. Bien qu'il soit relativement général, il peut servir d'aide à la décision pour la gestion des milieux et permet de considérer des effets non-additifs.

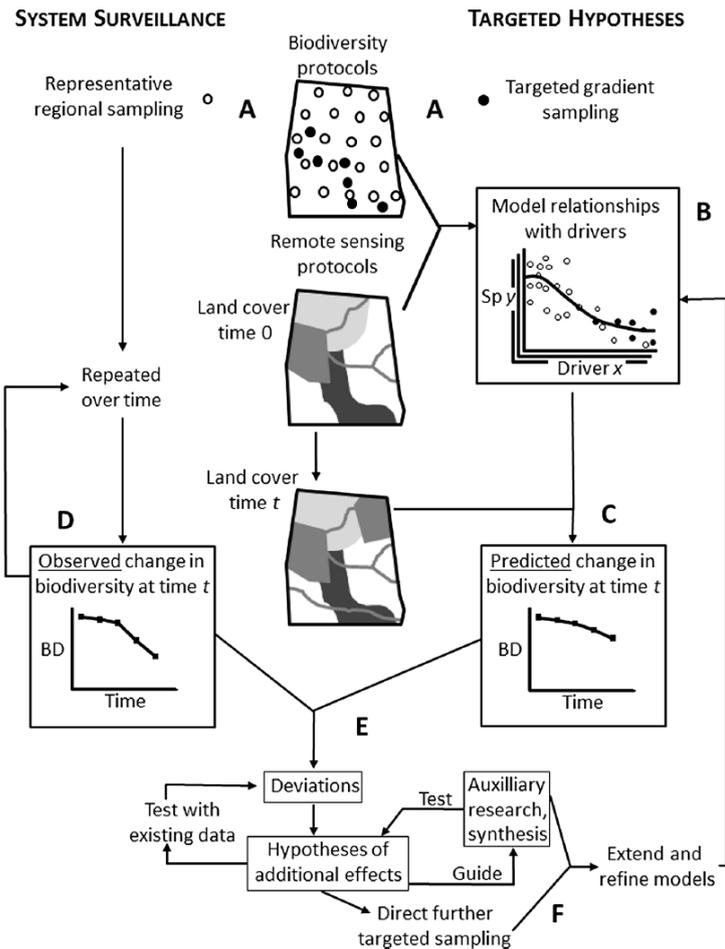


Figure 18 : Schéma des principaux composants du cadre d'analyse des effets cumulés. L'approche implique un cycle d'une biodiversité d'échantillonnage et les éléments de couverture du sol sur les deux sites représentatifs et ciblés (a), des modèles construits relatifs à l'abondance des espèces par rapport à l'activité humaine et aux autres pilotes hypothétiques du changement (b), des modèles prédictifs sur les changements observés dans le paysage (c), en comparant les changements prévus avec ceux observés à partir d'un échantillonnage répété (d, e - par exemple, des tests d'hypothèses). Les écarts entre les observations et les prévisions fournissent une base pour affiner les hypothèses, la conception des recherches complémentaires, et, finalement, pour améliorer la compréhension du système socio-écologique (f) (Source : Burton, Huggard *et al.*, 2014).

#### VI.4.4.a.ii- Des bio-indicateurs et des métriques fonctionnelles qui répondent à la présence de retenues

Il existe un grand nombre d'études qui lient certaines métriques biologiques à des variables environnementales à l'échelle de bassins versants, à l'échelle régionale ou à l'échelle nationale. Cependant, elles sont rarement capables de prédire les effets cumulés d'un changement tel que la création d'une retenue en liant quantitativement les processus physiques et chimiques avec les concepts écologiques. Cette difficulté provient peut-être en partie du fait que les concepts en écologie des cours d'eau sont plutôt descriptifs alors que les approches hydrologiques, sédimentaires et chimiques sont plus quantitatives. Par exemple, au Danemark, des chercheurs ont identifié les « stressseurs » anthropiques dominants à l'échelle du bassin versant pour les communautés de macro invertébrés de têtes de bassin, sans pour autant pouvoir les classer entre eux précisément ni les différencier strictement (Rasmussen, McKnight *et al.*, 2013).

De nombreux travaux récents, notamment à l'échelle nationale, visent à mettre en relation, à large échelle spatiale, l'état des compartiments biologiques (macro invertébrés, poissons, diatomées, macrophytes et/ou

phytoplancton) dans les cours d'eau, via des métriques de composition, des métriques taxonomiques, des métriques fonctionnelles (souvent basées sur leurs traits biologiques ou leurs préférences écologiques) ou des bio-indicateurs plus intégrés (e.g. indices biotiques, indices SPEAR), avec des indicateurs ou des proxys du niveau de pression anthropique (voir entre autres exemples : Cumming, 2004 ; Han, Fukushima *et al.*, 2008 ; Hermoso, Clavero *et al.*, 2011 ; Marzin, Archaimbault *et al.*, 2012 ; Musil *et al.*, 2012 ; Marzin, Verdonschot *et al.*, 2013 ; Mondy et Usseglio-Polatera, 2013 ; Van Looy, Tormos *et al.*, 2014 ; Villeneuve, Souchon *et al.*, 2015). Parmi ces indicateurs et proxys des pressions anthropiques, certains font explicitement référence à la présence ou l'abondance de retenues, et d'autres sont liés plus ou moins directement à la question des retenues (par exemple des indicateurs d'altération de l'hydrologie révèlent souvent l'existence de réservoirs utilisés pour l'irrigation ou la gestion des débits dans le bassin-versant amont). Certains de ces travaux ont cherché à se focaliser plus particulièrement sur les impacts biologiques des barrages et retenues installés sur les cours d'eau (Cumming, 2004 ; Musil *et al.*, 2012 ; Van Looy *et al.*, 2014). Dans leur ensemble ces travaux révèlent que certains taxons, certaines métriques fonctionnelles voire certains bio-indicateurs se montrent plus particulièrement sensibles à la présence et à l'abondance de retenues, ce qui suggère qu'ils pourraient être utilisés pour estimer l'ampleur des impacts écologiques des retenues à l'échelle d'un bassin versant ou d'une région. La limite de ce type d'approche provient cependant du fait que ces métriques fonctionnelles ou indicateurs réagissent à bien d'autres sources de pressions anthropiques rendant complexe l'identification des impacts liés aux seules retenues dans un contexte multi-pressions (mais voir Mondy et Usseglio-Polatera (2013) qui proposent des pistes pour tenter de résoudre cette complexité).

Une étude sur les amphibiens en Suisse propose une méthode d'évaluation et de simulation de la connectivité entre petits plans d'eau à l'aide d'un package SIG en se basant sur des cartes de friction et de la modélisation de type « diffusion-percolation » (Joly, Morand *et al.*, 2003). Ce type d'approche pourrait permettre d'appréhender les effets de plusieurs retenues dans un paysage donné.

Il existe également des modèles mathématiques poussés qui sont susceptibles de prédire la composition des assemblages et certaines des caractéristiques écologiques des communautés biologiques en tenant compte des rivières, mais également des réservoirs et des lacs. Un modèle développé au Canada permet par exemple de prédire les risques écologiques et les peuplements en plantes aquatiques, poissons et invertébrés compte tenu de la concentration dissoute en contaminants chimiques (e.g. pentachlorophénol, cuivre, mercure, diquat dibromide ; cf. Bartell, Lefebvre *et al.*, 1999). Cependant, ce type de modélisation demande, en entrée, des jeux de données qui ne sont en général pas disponibles en routine pour effectuer une évaluation d'impact pertinente, comme par exemple les interactions entre les espèces présentes, et les concentrations journalières du contaminant en question. De plus, ce type de modèle nécessiterait des travaux de recherche supplémentaires pour pouvoir être appliqué à la problématique qui nous intéresse.

#### VI.4.4.a.iii- Méthodes d'évaluation des risques liés aux impacts hydrologiques

Comme abordé brièvement plus haut et déjà au cours de la phase exploratoire, la problématique des modifications de débits peut être concrètement abordée et quantifiée à partir d'outils existants non-spécifiques à la problématique des retenues. En préalable, il est important de rappeler que :

- l'utilisation de ces méthodes éco-hydrologiques nécessite au préalable une bonne connaissance des altérations hydrologiques, particulièrement là où les altérations hydrologiques sont notables et/ou les enjeux biologiques sont forts. L'utilisation de telles méthodes est donc à freiner en cas de forte incertitude hydrologique.
- ces méthodes ne concernent que les effets d'altérations hydrologiques/hydrauliques à l'aval des ouvrages, et ces altérations ne constituent qu'une partie des effets des retenues, parfois secondaires.

En particulier, beaucoup de retenues de têtes de bassin vont modifier l'étendue spatiale et temporelle des assecs.

Ces outils quantitatifs se basent sur deux types d'approches techniques complémentaires qui sont habituellement utilisées pour guider la définition des débits écologiques, à l'échelle des tronçons de cours d'eau (ex : débits réservés) comme à l'échelle de bassins versants (ex : débits objectifs d'étiage) (Lamouroux, Augeard *et al.*, *sous presse*) :

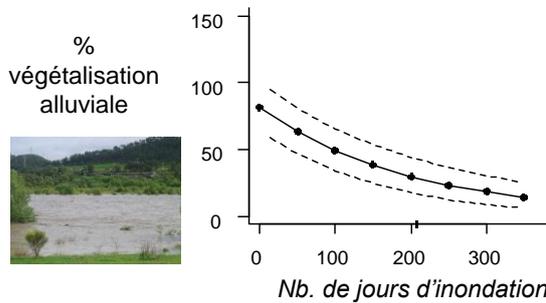
1. Les **approches "hydrologiques"** visent à quantifier les altérations de multiples caractéristiques du régime hydrologique telles que les étiages et les crues, et reposent sur l'identification (délicate) de relations empiriques entre altérations hydrologiques et biologiques. Aujourd'hui, parmi les approches existantes, la démarche ELOHA « Ecological Limits of Hydrological Alteration », (Poff, Richter *et al.*, 2010) apparaît comme la plus aboutie et la plus utilisée et considère plusieurs groupes biologiques : poissons, macroinvertébrés, végétation riparienne. Différents logiciels sont disponibles pour calculer les altérations hydrologiques, mais ces approches ne font pas l'objet de support logiciel en France, où la pratique est plutôt d'identifier par expertise les caractéristiques hydrologiques d'intérêt écologique les plus impactées par les ouvrages. Une application de la démarche ELOHA portant sur les compartiments poissons et végétation riparienne a été réalisée sur l'amont du bassin du Tennessee (USA) dont certaines portions sont affectées par des retenues qui modifient l'hydrologie naturelle des cours d'eau (McManamay, Orth *et al.*, 2013). Ce travail a montré que, dans ce cas, l'application stricte de la démarche ELOHA reposant sur le développement de relations univariées entre altération hydrologique et impact écologique, présentait un pouvoir prédictif limité. Les auteurs préconisent plutôt d'adopter des modèles multivariés permettant de prédire les réponses écologiques en tenant compte à la fois de variables hydrologiques et de variables additionnelles qui ne sont pas liées aux débits (température, substrat, régime de perturbation...)
2. Les **approches "hydraulique et habitats"**, ciblées sur les débits bas à moyens, couplent des modèles hydrauliques et des modèles biologiques pour traduire certaines altérations hydrologiques en altération de qualité de l'habitat hydraulique pour les organismes. Elles sont couramment utilisées en France avec des supports disponibles pour les poissons tels que EVHA (Ginot, Souchon *et al.* 1998) ou Estimhab (Lamouroux et Capra, 2002), tous deux disponibles en ligne (<http://dynam.irstea.fr>). Lorsque les changements d'habitat sont marqués, ces approches ont apporté des prédictions convaincantes des effets sur les communautés de poissons et de macro invertébrés des modifications de débits d'étiage (Lamouroux et Olivier, 2015 ; Merigoux, Forcellini *et al.*, 2015).

## Approche « hydrologique »

Calculs d'indices d'altération hydrologique  
(d'après Richter *et al.*, 1996)

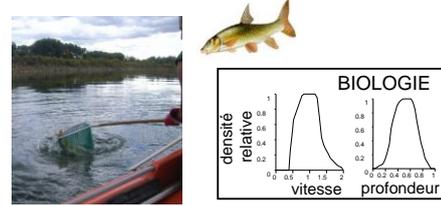
Thirty-three indicators of hydrological alteration		
October flow	September flow	Number of zero-flow days
November flow	1-day minimum	Base flow index
December flow	3-day minimum	Date of minimum
January flow	7-day minimum	Date of maximum
February flow	30-day minimum	Low pulse count
March flow	90-day minimum	Low pulse duration
April flow	1-day maximum	High pulse count
May flow	3-day maximum	High pulse duration
June flow	7-day maximum	Rise rate
July flow	30-day maximum	Fall rate
August flow	90-day maximum	Number of reversals

Relations empiriques « débits-écologie »  
(d'après Webb *et al.*, 2015)



## Approche « hydraulique et habitats »

Préférences hydrauliques (microhabitats)



Couplage de modèles : hydraulique + préférences

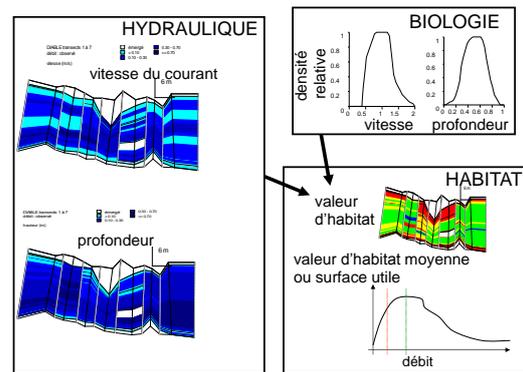


Figure 19 : Représentation simplifiée des approches "hydrologique" et "hydraulique et habitats" utilisées pour définir des débits écologiques. L'approche hydrologique quantifie la distance au régime naturel pour de nombreuses variables reflétant l'ensemble des aspects du régime, puis se base sur la recherche de relations empiriques "débits-écologie". L'approche habitat, ciblée sur les débits bas à moyens, utilise un modèle hydraulique pour décrire les caractéristiques hydrauliques du microhabitat des espèces (ex : vitesses, hauteurs d'eau) ; couplé avec des modèles biologiques de préférences hydrauliques, le modèle estime des altérations de valeur d'habitat ou de surface favorable dans le tronçon de cours d'eau (Extrait de Lamouroux, Augeard *et al.*, sous presse).

Dans ce contexte, (Lamouroux, Augeard *et al.*, sous presse) proposent une démarche technique de définition des débits écologiques, basée sur la comparaison de scénarios de gestion et une meilleure combinaison des deux approches. La démarche comprend quatre étapes : (1) la description du contexte hydrologique naturalisé et actuel, des usages actuels et des scénarios de gestion envisagés, (2) la description du contexte écologique au sens large, (3) l'identification de métriques pertinentes (hydrologiques et/ou habitats et/ou autres) pour décrire les impacts des scénarios (modifications des usages, altérations du milieu) et (4) la comparaison des scénarios. Cette démarche ne peut pas se passer d'expertise et doit s'accompagner d'une définition des objectifs partagée par les acteurs ainsi que de retours d'expérience.

Ces deux approches techniques ne fournissent pas directement de valeurs de débits écologiques, et encore moins de valeurs de nombre ou de surface de retenues « supportable » dans un bassin versant, mais elles peuvent fournir des informations pertinentes pour l'aide à la décision. Comme ces méthodes s'appliquent à l'échelle de bassins versants, elles nécessitent avant tout une modélisation/extrapolation écologique de bassin. Plusieurs stratégies sont alors possibles. Une première consiste à identifier des sites représentatifs du problème posé et/ou à enjeu écologique fort sur lesquels la modélisation d'habitat sera poussée. C'est l'option choisie par les études « volumes prélevables » dans le bassin du Rhône. Une seconde solution est de faire des approximations sur le fonctionnement hydraulique du bassin pour modéliser les altérations d'habitat sur l'ensemble du bassin (Snelder, Booker *et al.*, 2011). C'est l'exemple de (Miguel, Lamouroux *et al.*, sous presse) qui simulent l'impact possible des prélèvements souterrains sur les habitats dans les cours d'eau du bassin de

la Seine, avec la plate-forme « estimkart ». De telles simulations de cadrage permettent d'identifier les zones potentiellement les plus impactées, mais ne sont pas aujourd'hui utilisables en routine, faute de logiciel diffusé.

Les méthodes « hydrologiques » utilisent généralement des scénarios de débits journaliers altérés et naturalisés. A défaut, il est important avant de mettre en œuvre ces méthodes de quantifier les altérations écologiquement importantes (ex : débits d'étiage de type VCNs\*, débits pendant la reproduction des espèces considérées, fréquence des crues morphogènes ou utiles au décolmatage du substrat, et toute autre statistique que l'expert jugera importante).

#### VI.4.4.a.iii- Méthode axée sur les espèces à enjeux

En intégrant des résultats de travaux scientifiques portant sur trois espèces invasives (un poisson, un bivalve et un crustacé) dans la région des Grands Lacs, Vander Zanden et Olden (2008) ont proposé un cadre méthodologique pour apprécier la vulnérabilité des plans d'eau (dont des retenues) vis-à-vis de ces espèces, sachant que ces plans d'eau, une fois colonisés peuvent servir de base pour une expansion plus généralisée à travers l'ensemble des milieux aquatiques de la région. Leur démarche repose sur la prise en compte successive de (1) la capacité de dispersion des espèces et l'accessibilité des sites, (2) la capacité des sites à permettre le développement des espèces invasives et (3) les impacts négatifs potentiels des espèces invasives sur l'écosystème récepteur (cf. Figure 20). La mise en place d'une telle approche suggère que, souvent, seule une fraction des sites dans un paysage est vulnérable à une espèce invasive donnée, fournissant ainsi des éléments essentiels pour guider une gestion rationnelle des écosystèmes aquatiques. Une telle approche paraît pouvoir assez aisément être adaptée à d'autres contextes géographiques même si elle demande une connaissance détaillée des espèces en cause (niche écologique, capacités de dispersion) et des milieux récepteurs potentiels.

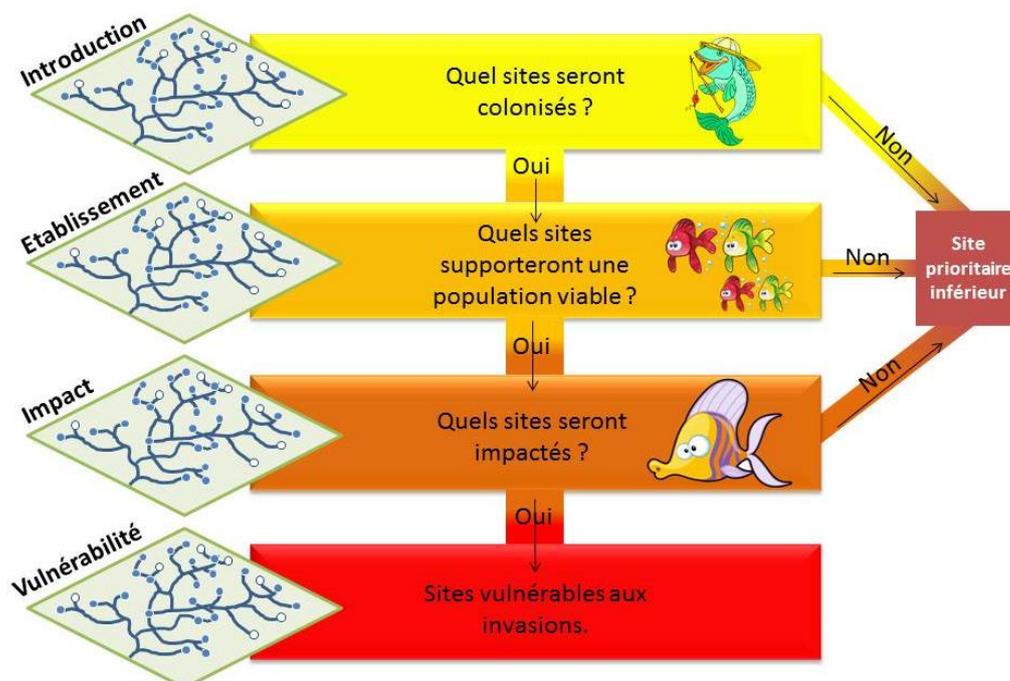


Figure 20 : Cadre conceptuel pour évaluer la vulnérabilité d'un site dans un paysage comportant plusieurs lacs. L'approche évalue séparément le potentiel pour l'introduction, l'installation et les effets indésirables d'une espèce invasive donnée pour chaque lac d'une succession. L'évaluation individuelle de la vulnérabilité des lacs peut aider à cibler la prévention des espèces invasives et les efforts de gestion (Source : Vander Zanden et Olden, 2008).

#### VI.4.4.a.iiii- Méthode axée sur l'identification des ouvrages les plus impactant

En partant du cas concret de l'Etat de Californie (USA), Grantham, Viers *et al.* (2014) ont proposé une démarche pour évaluer les risques écologiques posés par les retenues en se focalisant plus particulièrement sur la problématique hydrologique. L'objectif *in fine* était de disposer d'une évaluation globale de l'ensemble des retenues de la région et d'en déduire des préconisations opérationnelles en termes de gestion et le cas échéant d'effacement de certaines retenues. Cette démarche propose une sélection et une évaluation en plusieurs étapes (cf. Figure 21). Dans un premier temps, l'approche consiste à identifier les retenues interceptant un bassin versant significatif (les auteurs écartent les retenues contrôlant moins de 1 km<sup>2</sup> de bassin versant considérant qu'en deçà de cette limite, les impacts hydrologiques étaient négligeables). Ensuite pour chaque retenue considérée, des éléments plus ou moins précis (selon la disponibilité des données) concernant leur impact hydrologique potentiel ou avéré sont mobilisées. Enfin le risque écologique est apprécié en tenant compte (i) de l'existence, sur le cours d'eau sur lequel est implanté la retenue, d'espèces de poissons potentiellement vulnérables aux modifications hydrologiques ou (ii) d'extinctions locales avérées de certaines de ces espèces. Sur la base de ces éléments, les auteurs proposent alors (i) de classer les retenues en fonction du risque écologique qu'elles représentent, (ii) d'identifier les retenues qui pourraient faire l'objet d'effacement et (iii) d'engager le cas échéant des investigations plus poussées.

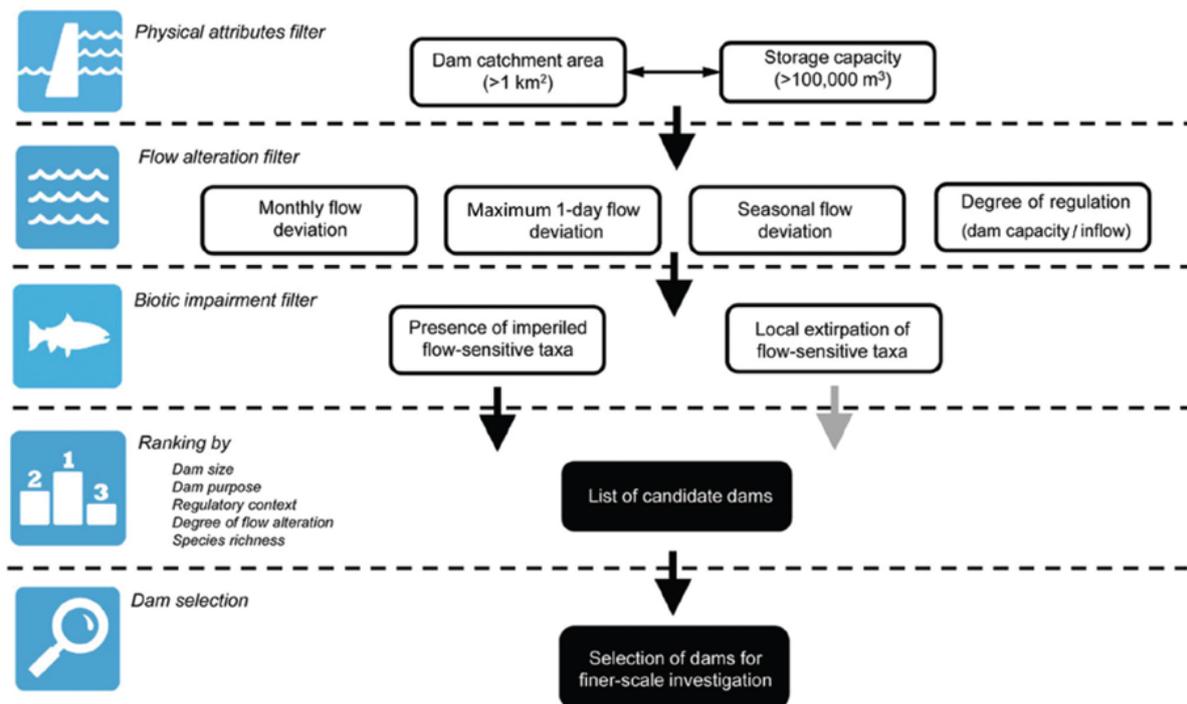


Figure 21 : Cadre permettant la sélection des barrages pour lesquels la gestion des flux environnementaux peut être garantie sur la base des attributs et des indicateurs de l'altération de l'écoulement et des perturbations biotiques des barrages physiques. Les barrages candidats sont classés sur la base de caractéristiques physiques, du contexte réglementaire et des valeurs écologiques pour prioriser les sites ou les bassins versants pour l'évaluation des flux environnementaux (Source : Grantham, Viers *et al.*, 2014).

## ***VI.4.4.b- Méthodes d'évaluation destinées à prévoir l'évolution des communautés à l'échelle du territoire***

### **VI.4.4.b.i- Modèles de métapopulation et impact potentiel de la fragmentation des réseaux hydrographiques**

La possibilité d'utiliser des modèles plus ou moins élaborés intégrant le concept de métapopulations (sous populations interconnectées par des échanges d'individus) pour aborder l'impact de la fragmentation des milieux a déjà été évoquée précédemment (Charles *et al.*, 1998 et 2000 ; Fagan, 2002). A partir de ce type d'approche et en considérant des réseaux hydrographiques théoriques, il devient possible de tester des hypothèses et des scénarios quant à l'impact de la fragmentation générée par les retenues sur la pérennité des populations. Ainsi des travaux théoriques ont pu montrer que l'impact du fractionnement sur la dynamique des populations pouvait varier fortement selon la structure du réseau hydrographique (Fagan, 2002) ou que l'impact potentiel des retenues dépendait bien sûr de leur nombre mais aussi de leur positionnement dans le réseau hydrographique (Charles *et al.*, 1998).

Ces approches de modèles de dynamique des populations peuvent aussi s'appliquer à des cas plus concrets. Par exemple Jager *et al.* (2001) ont développé ce type de démarche pour mieux comprendre les conséquences de la fragmentation du réseau hydrographique de la Snake River (USA) sur le devenir à long terme des populations d'esturgeon *Acipenser transmontanus*. Pour ce faire, les auteurs ont associé à la fois des considérations très concrètes (structure du réseau hydrographique, positionnement des retenues et état des populations actuelles) avec des éléments de connaissances plus théoriques ou plus incertains (paramètres de dynamique des populations, capacités de dispersion) ce qui a permis d'identifier les sous-populations les plus fragiles, les ouvrages les plus pénalisants et de mieux cerner les processus clés dans le maintien des populations sur le long terme.

### **VI.4.4.b.ii- Notion de métacommunauté**

Dans la foulée du concept de métapopulation, la notion de métacommunauté (au sens d'une série de communautés locales interconnectées via des déplacements d'espèces potentiellement interactives) a récemment été proposée (Leibold, Holyoak *et al.*, 2004) et a été appliquée aux milieux aquatiques et notamment aux plans d'eau (Pedruski et Arnott, 2011 ; Sokol, Brown *et al.*, 2015) ou aux cours d'eau (Liu, Soininen *et al.*, 2013). En considérant de manière explicite des communautés interconnectées entre lesquelles s'établissent des échanges d'espèces, ce concept semble particulièrement séduisant pour aborder, à l'échelle d'un bassin versant, les interactions biologiques entre les cours d'eau et les milieux stagnants générés par les retenues, plus ou moins connectés au réseau hydrographique ou entre les retenues elles-mêmes. Ces approches restent cependant encore au stade du développement.

### **VI.4.4.b.iii- Modélisation des réseaux écologiques**

Au cours des dernières années, de nombreux articles ont abordé la question de la modélisation des processus écologiques dans les systèmes en réseau et notamment des réseaux hydrographiques en cherchant notamment à intégrer les échanges et le flux entre les différents éléments du paysage (Grant *et al.*, 2007 ; Baguette, Blanchet *et al.*, 2013 ; Peterson, Richgels *et al.*, 2013). Ces articles soulignent notamment la spécificité de systèmes dendritiques par rapport aux systèmes à deux dimensions plus classiques et typiques des écosystèmes terrestres en raison de contraintes imposées vis-à-vis du déplacement des organismes (cf. Figure 22).

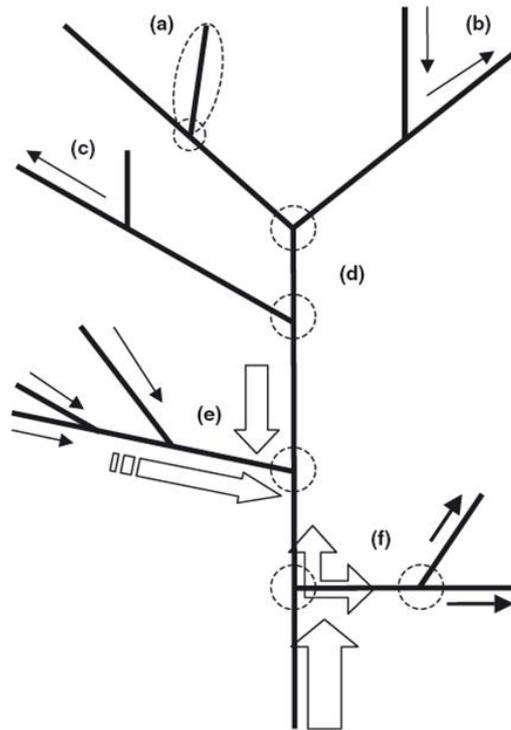


Figure 22 : Diagramme conceptuel des processus démographiques et communautaires dans les réseaux écologiques dendritiques. Les réseaux dendritiques sont uniques lorsque les «nœuds» et «branches» servent d'habitat (a). Une conséquence principale de l'architecture dendritique est de modifier les patrons de dispersion. Par exemple, la géométrie dendritique peut faciliter le sauvetage des populations en déclin (b), modifier les règles d'arrêt du vecteur (c), et améliorer la diversité des «nœuds» (points de confluence) en fournissant une hétérogénéité dans la répartition des ressources (d), ou en fonction du déplacement de l'advection (e). L'isolement spatial imposé par la géométrie de branchement du réseau peut également interagir avec la mobilité individuelle pour ralentir la propagation spatiale le long du réseau (f) (Source : Grant, Lowe et Fagan, 2007).

En intégrant ces considérations théoriques, Fuller *et al.* (2015) ont proposé un cadre théorique permettant la prise en compte des barrières et notamment des retenues dans le réseau hydrographique. Pour ce faire, ils identifient des habitats de cours d'eau, des agents de fragmentation (par exemple l'ouvrage de la retenue), des habitats créés par l'agent de fragmentation (par exemple le plan d'eau généré par le barrage) et des habitats de lisière (cf. Figure 23), l'étendue de ces structures d'habitat dépendant de « l'agent de fragmentation » impliqué (cf. Figure 24). Bien qu'encore exploratoires et très récentes, ces propositions devraient aboutir à terme à des développements applicables au cas des retenues.

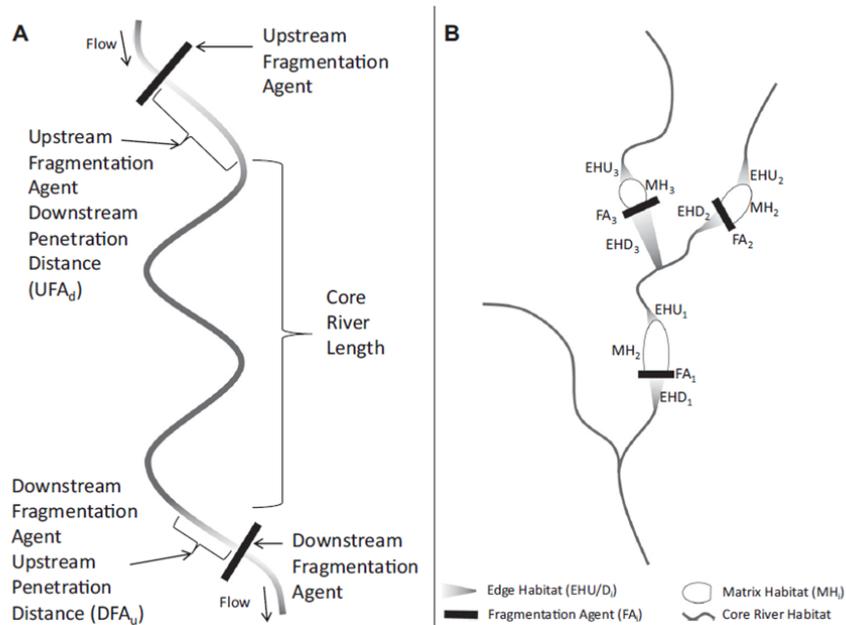


Figure 23 : Cadre théorique pour aborder l'effet des barrières (notamment retenues dans le réseau hydrographique). Identification des paramètres du modèle basé sur les longueurs (A) pour un segment de rivière individuel et (B) un système de barrières. Pour chaque agent de fragmentation (FAi), il existe un habitat de la matrice associé (MAi), et un habitat de « lisière » en amont et en aval (UEHi et DEHi respectivement) (Source : Fuller *et al.*, 2015).

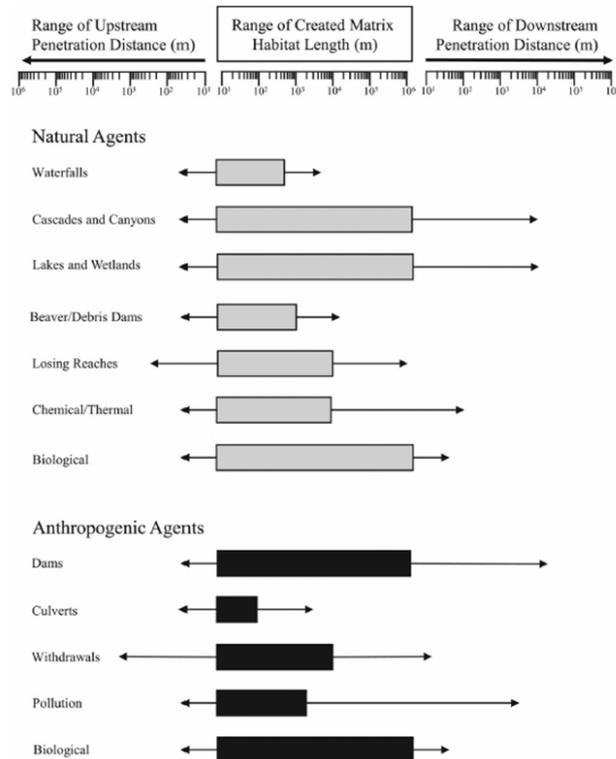


Figure 24 : Estimations hypothétiques de gamme pour la longueur de l'habitat de la matrice créée pour divers agents de fragmentation (longueur de la boîte sur une échelle logarithmique). Les flèches représentent la gamme approximative de la distance de pénétration en amont ou en aval des effets de bord potentiels causés par chaque agent de fragmentation (Source : Fuller *et al.*, 2015).

## VI.5 CONCLUSION

Globalement, la littérature académique internationale s'est révélée finalement assez pauvre concernant la question des retenues de petite taille et de leur impact sur l'écologie des cours d'eau en comparaison de l'abondante littérature traitant du cas des grandes retenues notamment hydroélectriques. D'autres milieux proches des retenues tels que les petits plans d'eau de type mares, étangs, grands barrages, barrages de castor ont donc été étudiés en complément de la littérature déjà connue des experts. L'analyse de ces différents travaux scientifiques a permis néanmoins d'apporter un certain nombre d'éléments clés de connaissances, de méthodes et d'outils qui sont au moins en partie transposables dans le cadre de cette expertise.

La présence des retenues est susceptible d'impacter l'ensemble des compartiments biologiques, via les modifications des conditions environnementales (qui concernent l'hydrologie, la morphologie, la physicochimie...) mais également en affectant la connectivité et les processus de dispersion des organismes (la retenue pouvant jouer à la fois un rôle de source pour certaines espèces mais pouvant dans le même temps constituer une barrière plus ou moins infranchissable aux déplacements des organismes). L'ampleur et la nature de ces impacts sont contexte-dépendants notamment en fonction : (1) du type de retenue et de son mode de gestion, (2) du contexte environnemental naturel, (3) de la nature des communautés présentes et de leurs traits biologiques et écologiques majeurs, (4) ainsi que du degré d'anthropisation plus ou moins important des systèmes concernés. En dépit des nombreuses particularités locales, et sans qu'il soit toujours possible de démêler les chaînes de causalité mises en jeu, on constate néanmoins des convergences dans les réponses de la structure taxonomique et fonctionnelle des communautés (par exemple l'abondance des espèces rhéophiles pour les poissons, la richesse en EPT pour les macro-invertébrés ou à l'implantation d'espèces invasives) à la présence et l'abondance de retenues.

Contrairement aux impacts sur les compartiments abiotiques qui se manifestent essentiellement dans et en aval des retenues, les impacts biologiques s'observent aussi vers l'amont ou régionalement, en lien avec les processus de dispersion spécifiques des organismes. Par ailleurs, ces impacts peuvent s'établir sur le temps long par exemple dans le cas des processus d'extinction liés à la fragmentation du paysage (tel que perçu par les espèces) par les retenues qui s'étendent sur plusieurs décennies, voire siècles. Quelques exemples montrent que les communautés vivantes continuent à évoluer 20 ans après l'édification d'une retenue. Mais la plupart des travaux abordent ces questions sur le court terme (quelques années après construction des retenues) et il est donc probable qu'ils fournissent une vision minimisée des impacts écologiques véritables. La question de l'effacement des retenues n'a pas été abordée en tant que telle dans cette expertise, mais il semble cependant qu'il existe des effets d'héritage : une fois une retenue effacée, le cours d'eau et ses communautés biologiques ne retournent pas nécessairement à la situation avant retenue. Ceci suggère que l'impact écologique des retenues peut perdurer bien après leur disparition.

Actuellement, il n'existe pas d'approche permettant de comprendre et surtout d'anticiper les effets cumulés des retenues de manière globale sur le volet écologie. Des outils potentiellement mobilisables sont cependant disponibles. Ainsi, même s'ils n'ont pas été conçus spécifiquement pour qualifier l'impact des retenues, certains bio indicateur ou les métriques qui les composent se révèlent sensibles à la présence et l'abondance de retenues sur le cours d'eau et son bassin versant. Concernant plus particulièrement les outils destinés à prédire les risques ou les impacts liés aux retenues, les approches déjà existantes qui permettent d'aborder les conséquences des modifications hydrologiques sur les communautés vivantes sont probablement les plus directement transposables (sous réserve que les conséquences des retenues sur l'hydrologie des cours d'eau soient correctement caractérisées). D'autres approches permettant d'aborder les conséquences de la fragmentation sur la viabilité des populations ou le risque vis-à-vis des espèces invasives paraissent également assez aisément transposables à la problématique des retenues.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Acuna, V., T. Datry, J. Marshall, D. Barcelo, C. N. Dahm, A. Ginebreda, G. McGregor, S. Sabater, K. Tockner et M. A. Palmer (2014). "Why Should We Care About Temporary Waterways?" *Science* 343(6175): 1080-1081.
- Akasaka, M. et N. Takamura (2012). "Hydrologic connection between ponds positively affects macrophyte alpha and gamma diversity but negatively affects beta diversity." *Ecology* 93(5): 967-973.
- Alabaster, J. S. et R. Lloyd (1982). "Finely divided solids." *Water quality criteria for freshwater fish*. Second edition. Butterworth, London, UK: 1-20.
- Albers, P. H. et M. B. Camardese (1993). "Effects of acidification on metal accumulation by aquatic plants and invertebrates .2. wetlands, ponds and small lakes." *Environmental Toxicology and Chemistry* 12(6): 969-976.
- Alix, D. M., C. J. Anderson, J. B. Grand et C. Guyer (2014). "Evaluating the Effects of Land Use on Headwater Wetland Amphibian Assemblages in Coastal Alabama." *Wetlands* 34(5): 917-926.
- Atobe, T., Y. Osada, H. Takeda, M. Kuroe et T. Miyashita (2014). "Habitat connectivity and resident shared predators determine the impact of invasive bullfrogs on native frogs in farm ponds." *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 281(1786).
- Awal, S. et D. Svozil (2010). "Macro-invertebrate species diversity as a potential universal measure of wetland ecosystem integrity in constructed wetlands in South East Melbourne." *Aquatic Ecosystem Health & Management* 13(4): 472-479.
- Baguette, M., S. Blanchet, D. Legrand, V. Stevens et C. Turlure (2013). "Individual dispersal, landscape connectivity and ecological networks." *Biological Reviews* 88(2): 310-326.
- Bain, M. B., J. T. Finn et H. E. Booke (1988). "Streamflow regulation and fish community structure." *Ecology* 69(2): 382-392.
- Banks, C. et I. Duggan (2009). "Lake construction has facilitated calanoid copepod invasions in New Zealand." *Diversity and Distributions* 15(1): 80-87.
- Baran, P., M. Delacoste, F. Dauba, J. M. Lascaux, A. Belaud et S. Lek (1995). "Effects of reduced flow on brown trout (*Salmo-Trutta* L) populations downstream dams in french pyrenees." *Regulated Rivers-Research & Management* 10(2-4): 347-361.
- Bartell, S. M., G. Lefebvre, G. Kaminski, M. Carreau et K. R. Campbell (1999). "An ecosystem model for assessing ecological risks in Quebec rivers, lakes, and reservoirs." *Ecological Modelling* 124(1): 43-67.
- Batzer, D. P. (2004). "Movements of upland invertebrates into drying seasonal woodland ponds in northern Minnesota, USA." *Wetlands* 24(4): 904-907.
- Baumsteiger, J. et A. Aguilar (2014). "Impact of dams on distribution, population structure, and hybridization of two species of California freshwater sculpin (*Cottus*)." *Conservation Genetics* 15(3): 729-742.
- Baxter, R. M. (1977). "Environmental effects of dams and impoundments." *Annual Review of Ecology and Systematics* 8: 255-283.
- Beatty, R., F. Rahel et W. Hubert (2009). "Complex influences of low-head dams and artificial wetlands on fishes in a Colorado River tributary system." *Fisheries Management and Ecology* 16(6): 457-467.
- Bedford, B. L. et E. M. Preston (1988). "Developing the scientific basis for assessing cumulative effects of wetland loss and degradation on landscape functions - status, perspectives, and prospects." *Environmental Management* 12(5): 751-771.

- Bednarek, A. T. (2001). "Undamming rivers: A review of the ecological impacts of dam removal." *Environmental Management* 27(6): 803-814.
- Bednarek, A. T. et D. D. Hart (2005). "Modifying dam operations to restore rivers: Ecological responses to Tennessee river dam mitigation." *Ecological Applications* 15(3): 997-1008.
- Beebee, T. J. C. (1997). "Changes in dewpond numbers and amphibian diversity over 20 years on chalk Downland in Sussex, England." *Biological Conservation* 81(3): 215-219.
- Berger, L. (1989). "Disappearance of amphibian larvae in the agricultural landscape." *Ecology International Bulletin* 17: 65-73.
- Bergkamp, G., M. McCartney, P. Dugan et J. McNeely (2000). *Dams , Ecosystem Functions and Environmental Restoration*: 200-200.
- Bernez, I., H. Daniel, J. Haury et M. T. Ferreira (2004). "Combined effects of environmental factors and regulation on macrophyte vegetation along three rivers in western France." *River Research and Applications* 20(1): 43-59.
- Bischof, M. M., M. A. Hanson, M. R. Fulton, R. K. Kolka, S. D. Sebestyen et M. G. Butler (2013). "Invertebrate Community Patterns in Seasonal Ponds in Minnesota, USA: Response to Hydrologic and Environmental Variability." *Wetlands* 33(2): 245-256.
- Blanchet, S., O. Rey, R. Etienne, S. Lek et G. Loot (2010). "Species-specific responses to landscape fragmentation: implications for management strategies." *Evolutionary Applications* 3(3): 291-304.
- Blinn, D. W., J. P. Shannon, P. L. Benenati et K. P. Wilson (1998). "Algal ecology in tailwater stream communities: The Colorado River below Glen Canyon Dam, Arizona." *Journal of Phycology* 34(5): 734-740.
- Brainwood, M. et S. Burgin (2006). "An exploration of the relationships between macroinvertebrate community composition and physical and chemical habitat characteristics in farm dams." *Environmental Monitoring and Assessment* 119(1-3): 459-480.
- Bredenhand, E. et M. J. Samways (2009). "Impact of a dam on benthic macroinvertebrates in a small river in a biodiversity hotspot: Cape Floristic Region, South Africa." *Journal of Insect Conservation* 13(3): 297-307.
- Briers, R. A. et J. Biggs (2005). "Spatial patterns in pond invertebrate communities: separating environmental and distance effects." *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems* 15(6): 549-557.
- Brinson, M. M. et A. I. Malvarez (2002). "Temperate freshwater wetlands: types, status, and threats." *Environmental Conservation* 29(2): 115-133.
- Brittain, J. E. et S. J. Saltveit (1989). "A review of the effect of river regulation on mayflies (Ephemeroptera)." *Regulated Rivers: Research & Management* 3(1): 191-204.
- Brodman, R. (2010). "The importance of natural history, landscape factors, and management practices in conserving pond-breeding salamander diversity." *Herpetological Conservation and Biology* 5(3): 501-514.
- Brooks, R. T. (2000). "Annual and seasonal variation and the effects of hydroperiod on benthic macroinvertebrates of seasonal forest ("vernal") ponds in central Massachusetts, USA." *Wetlands* 20(4): 707-715.
- Brown, R. L. et J. Chenoweth (2008). "The effect of Glines Canyon Dam on hydrochorous seed dispersal in the Elwha River." *Northwest Science* 82: 197-209.
- Burton, A. C., D. Huggard, E. Bayne, J. Schieck, P. Sólymos, T. Muhly, D. Farr et S. Boutin (2014). "A framework for adaptive monitoring of the cumulative effects of human footprint on biodiversity." *Environmental monitoring and assessment* 186(6): 3605-3617.

- Buys, D. J., A. R. Stojak, W. Stiteler et T. F. Baker (2015). "Ecological Risk Assessment for Residual Coal Fly Ash at Watts Bar Reservoir, Tennessee: Limited Alteration of Riverine-Reservoir Benthic Invertebrate Community Following Dredging of Ash-Contaminated Sediment." *Integrated Environmental Assessment and Management* 11(1): 43-55.
- Campbell, B. D., R. J. Haro et W. B. Richardson (2009). "Effects of agricultural land use on chironomid communities : comparisons among natural wetlands and farm ponds." *Wetlands* 29(3): 1070-1080.
- Carbonneau, P., M. A. Fonstad, W. A. Marcus et S. J. Dugdale (2012). "Making riverscapes real." *Geomorphology* 137(1): 74-86.
- Casas, J. J., C. Zamora-Munoz, F. Archila et J. Alba-Tercedor (2000). "The effect of a headwater dam on the use of leaf bags by invertebrate communities." *Regulated Rivers-Research & Management* 16(6): 577-591.
- Charles, S., R. de la Parra, J. Mallet, H. Persat et P. Auger (1998). "A density dependent model describing *Salmo trutta* population dynamics in an arborescent river network. Effects of dams and channelling." *Comptes Rendus De L Academie Des Sciences Serie Iii-Sciences De La Vie-Life Sciences* 321(12): 979-990.
- Charles, S., R. De La Parra, J. Mallet, H. Persat et P. Auger (2000). "Annual spawning migrations in modelling brown trout population dynamics inside an arborescent river network." *Ecological Modelling* 133(1-2): 15-31.
- Chase, J. M. et M. A. Leibold (2002). "Spatial scale dictates the productivity-biodiversity relationship." *Nature* 416(6879): 427-430.
- Chattin, E., D. C. Forester et J. W. Snodgrass (2007). "Distribution of a rare salamander, *Eurycea junaluska*: Implications for past impacts of river channelization and impoundment." *Copeia*(4): 952-958.
- Chelgren, N. D., D. K. Rosenberg, S. S. Heppell et A. I. Gitelman (2006). "Carryover aquatic effects on survival of metamorphic frogs during pond emigration." *Ecological Applications* 16(1): 250-261.
- Chester, H. et R. Norris (2006). "Dams and flow in the Cotter River, Australia: Effects on instream trophic structure and benthic metabolism." *Hydrobiologia* 572: 275-286.
- Clarke, A., R. Mac Nally, N. Bond et P. S. Lake (2008). "Macroinvertebrate diversity in headwater streams: a review." *Freshwater Biology* 53(9): 1707-1721.
- Clavero, M. et V. Hermoso (2011). "Reservoirs promote the taxonomic homogenization of fish communities within river basins." *Biodiversity and Conservation* 20(1): 41-57.
- Clavero, M., V. Hermoso, E. Aparicio et F. Godinho (2013). "Biodiversity in heavily modified waterbodies: native and introduced fish in Iberian reservoirs." *Freshwater Biology* 58(6): 1190-1201.
- Colas, F., V. Archambault et S. Devin (2011). "Scale-dependency of macroinvertebrate communities: Responses to contaminated sediments within run-of-river dams." *Science of the Total Environment* 409(7): 1336-1343.
- Collinson, N. H., J. Biggs, A. Corfield, M. J. Hodson, D. Walker, M. Whitfield et P. J. Williams (1995). "Temporary and permanent ponds - an assessment of the effects of drying out on the conservation value of aquatic macroinvertebrate communities." *Biological Conservation* 74(2): 125-133.
- Costa, R. M. S., F. Martinez-Capel, R. Munoz-Mas, J. D. Alcaraz-Hernandez et V. Garofano-Gomez (2012). "Habitat suitability modelling at mesohabitat scale and effects of dam operation on the endangered jucar nase, *parachondrostoma arrigonis* (river cabriel, spain)." *River Research and Applications* 28(6): 740-752.
- Cottenie, K. et L. De Meester (2003). "Connectivity and cladoceran species richness in a metacommunity of shallow lakes." *Freshwater Biology* 48(5): 823-832.
- Cottenie, K., E. Michels, N. Nuytten et L. De Meester (2003). "Zooplankton metacommunity structure: Regional vs. local processes in highly interconnected ponds." *Ecology* 84(4): 991-1000.

Crosa, G., E. Castelli, G. Gentili et P. Espa (2010). "Effects of suspended sediments from reservoir flushing on fish and macroinvertebrates in an alpine stream." *Aquatic Sciences* 72(1): 85-95.

Culler, L. E., R. F. Smith et W. O. Lamp (2014). "Weak Relationships Between Environmental Factors and Invertebrate Communities in Constructed Wetlands." *Wetlands* 34(2): 351-361.

Cumming, G. S. (2004). "The impact of low-head dams on fish species richness in Wisconsin, USA." *Ecological Applications* 14(5): 1495-1506.

Cunningham, J. M., A. J. K. Calhoun et W. E. Glanz (2007). "Pond-breeding amphibian species richness and habitat selection in a beaver-modified landscape." *Journal of Wildlife Management* 71(8): 2517-2526.

Curado, N., T. Hartel et J. W. Arntzen (2011). "Amphibian pond loss as a function of landscape change - A case study over three decades in an agricultural area of northern France." *Biological Conservation* 144(5): 1610-1618.

Dahm, V., D. Hering, D. Nemitz, W. Graf, A. Schmidt-Kloiber, P. Leitner, A. Melcher et C. K. Feld (2013). "Effects of physico-chemistry, land use and hydromorphology on three riverine organism groups: a comparative analysis with monitoring data from Germany and Austria." *Hydrobiologia* 704(1): 389-415.

Dalbeck, L., B. Luscher et D. Ohlhoff (2007). "Beaver ponds as habitat of amphibian communities in a central European highland." *Amphibia-Reptilia* 28(4): 493-501.

Datry, T., D. B. Arscott et S. Sabater (2011). "Recent perspectives on temporary river ecology foreword." *Aquatic Sciences* 73(4): 453-457.

Datry, T., S. T. Larned, K. M. Fritz, M. T. Bogan, P. J. Wood, E. I. Meyer et A. N. Santos (2014). "Broad-scale patterns of invertebrate richness and community composition in temporary rivers: effects of flow intermittence." *Ecography* 37(1): 94-104.

Declerck, S. A. J., E. S. Bakker, B. van Lith, A. Kersbergen et E. van Donk (2011). "Effects of nutrient additions and macrophyte composition on invertebrate community assembly and diversity in experimental ponds." *Basic and Applied Ecology* 12(5): 466-475.

Degerman, E. et B. Sers (1994). "The effect of lakes on the stream fish fauna." *Ecology of freshwater fish* 3(3): 116-122.

De Meester, L., S. Declerck, R. Stoks, G. Louette, F. Van de Meutter, T. De Bie, E. Michels et L. Brendonck (2005). "Ponds and pools as model systems in conservation biology, ecology and evolutionary biology." *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems* 15(6): 715-725.

Doeg, T. et J. Koehn (1994). "Effects of draining and desilting a small weir on downstream fish and macroinvertebrates." *Regulated Rivers-Research & Management* 9(4): 263-277.

Duguet, R., F. Melki et A. Association (2003). *Les Amphibiens de France, Belgique et Luxembourg, Biotope*.

Ebel, J. D. et W. H. Lowe (2013). "Constructed ponds and small stream habitats: Hypothesized interactions and methods to minimize impacts." *Journal of Water Resource and Protection* 5(07): 723.

Ellis, L. E. et N. E. Jones (2013). "Longitudinal trends in regulated rivers: a review and synthesis within the context of the serial discontinuity concept." *Environmental Reviews* 21(3): 136-148.

Espa, P., E. Castelli, G. Crosa et G. Gentili (2013). "Environmental Effects of Storage Preservation Practices: Controlled Flushing of Fine Sediment from a Small Hydropower Reservoir." *Environmental Management* 52(1): 261-276.

Fagan, W. (2002). "Connectivity, fragmentation, and extinction risk in dendritic metapopulations." *Ecology* 83(12): 3243-3249.

- Falke, J. A. et K. B. Gido (2006). "Spatial effects of reservoirs on fish assemblages in great plains streams in Kansas, USA." *River Research and Applications* 22(1): 55-68.
- Fausch, K. D., C. E. Torgersen, C. V. Baxter et H. W. Li (2002). "Landscapes to Riverscapes: Bridging the Gap between Research and Conservation of Stream Fishes: A Continuous View of the River is Needed to Understand How Processes Interacting among Scales Set the Context for Stream Fishes and Their Habitat." *BioScience* 52(6): 483-498.
- Ficetola, G. F., W. Thuiller et C. Miaud (2007). "Prediction and validation of the potential global distribution of a problematic alien invasive species - the American bullfrog." *Diversity and Distributions* 13(4): 476-485.
- Florencio, M., C. Diaz-Paniagua, L. Serrano et D. T. Bilton (2011). "Spatio-temporal nested patterns in macroinvertebrate assemblages across a pond network with a wide hydroperiod range." *Oecologia* 166(2): 469-483.
- Fluker, B. L., B. R. Kuhajda et P. M. Harris (2014). The effects of riverine impoundment on genetic structure and gene flow in two stream fishes in the Mobile River basin. *Freshwater Biology* 59: 526-543
- Fort, D. J., T. L. Propst, E. L. Stover, J. C. Helgen, R. B. Levey, K. Gallagher et J. G. Burkhart (1999). "Effects of pond water, sediment, and sediment extracts from Minnesota and Vermont, USA, on early development and metamorphosis of *Xenopus*." *Environmental Toxicology and Chemistry* 18(10): 2305-2315.
- Frankham, R., D. A. Briscoe et J. D. Ballou (2002). *Introduction to conservation genetics*, Cambridge University Press.
- Freeman, M. C. et P. A. Marcinek (2006). "Fish assemblage responses to water withdrawals and water supply reservoirs in piedmont streams." *Environmental Management* 38(3): 435-450.
- Freeman, M. C., C. M. Pringle et C. R. Jackson (2007). "Hydrologic connectivity and the contribution of stream headwaters to ecological integrity at regional scales." *Journal of the American Water Resources Association* 43(1): 5-14.
- Froneman, A., M. Mangnall, R. Little et T. Crowe (2001). "Waterbird assemblages and associated habitat characteristics of farm ponds in the Western Cape, South Africa." *Biodiversity and Conservation* 10(2): 251-270.
- Fuller, M. R., M. W. Doyle et D. L. Strayer (2015). Causes and consequences of habitat fragmentation in river networks. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1355: 31–51.
- Garric, J., B. Migeon et E. Vindimian (1990). "Lethal effects of draining on brown trout - a predictive model based on field and laboratory studies." *Water Research* 24(1): 59-65.
- Gaston, K. et T. Blackburn (2008). *Pattern and process in macroecology*, John Wiley & Sons.
- Gee, J. H. R., B. D. Smith, K. M. Lee et S. W. Griffiths (1997). "The ecological basis of freshwater pond management for biodiversity." *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems* 7(2): 91-104.
- Gill, D. E. (1978). "Meta-population ecology of red-spotted newt, *Notophtalmus viridescens* (rafinesque)." *Ecological Monographs* 48(2): 145-166.
- Ginot, V., Y. Souchon, H. Capra, P. Breil et S. Valentin (1998). "Logiciel EVHA." *Evaluation de l'habitat physique des poissons en rivière 2*.
- Grant, E.H.C., W.H. Lowe et W.F. Fagan (2007). Living in the branches: population dynamics and ecological processes in dendritic networks. *Ecology Letters* 10: 165-175.
- Grantham, T. E., J. H. Viers et P. B. Moyle (2014). "Systematic Screening of Dams for Environmental Flow Assessment and Implementation." *BioScience* 64(11): 1006-1018.

- Gray, L. et J. Ward (1982). "Effects of sediment releases from a reservoir on stream macroinvertebrates." *Hydrobiologia* 96(2): 177-184.
- Growns, I. (1999). "Is genus or species identification of periphytic diatoms required to determine the impacts of river regulation?" *Journal of Applied Phycology* 11(3): 273-283.
- Growns, I. O. et J. E. Growns (2001). "Ecological effects of flow regulation on macroinvertebrate and periphytic diatom assemblages in the Hawkesbury-Nepean River, Australia." *Regulated Rivers-Research & Management* 17(3): 275-293.
- Gustafson, D. H., A. S. L. Andersen, G. Mikusinski et J. C. Malmgren (2009). "Pond Quality Determinants of Occurrence Patterns of Great Crested Newts (*Triturus cristatus*)." *Journal of Herpetology* 43(2): 300-310.
- Gutzmer, M. P., J. W. King et D. P. Overhue (1996). Environmental impacts in the vicinity of Spencer hydropower dam during sluicing activities in the Niobrara River, Nebraska. *Transactions of the Nebraska Academy of Sciences* 23: 1-8
- Han, M., M. Fukushima et T. Fukushima (2008). "A spatial linkage between dams and non-native fish species in Hokkaido, Japan." *Ecology of Freshwater Fish* 17(3): 416-424.
- Han, M., M. Fukushima et T. Fukushima (2008). "Species richness of exotic and endangered fishes in Japan's reservoirs." *Environmental Biology of Fishes* 83(4): 409-416.
- Han, M., M. Fukushima, S. Kameyama, T. Fukushima et B. Matsushita (2008). "How do dams affect freshwater fish distributions in Japan? Statistical analysis of native and nonnative species with various life histories." *Ecological Research* 23(4): 735-743.
- Hansen, W. F. (2001). "Identifying stream types and management implications." *Forest Ecology and Management* 143(1-3): 39-46.
- Hanson, M. A., S. E. Bove, F. G. Ossman, J. Fieberg, M. G. Butler et R. Koch (2009). "Influences of forest harvest and environmental gradients on aquatic invertebrate communities of seasonal ponds." *Wetlands* 29(3): 884-895.
- Harford, W. J. et R. L. McLaughlin (2007). "Understanding uncertainty in the effect of low-head dams on fishes of great lakes tributaries." *Ecological Applications* 17(6): 1783-1796.
- Hartel, T., S. Nemes, L. Demeter et K. Ollerer (2008). "Pond and landscape characteristics - which is more important for common toads (*Bufo bufo*)? A case study from central Romania." *Applied Herpetology* 5(1): 1-12.
- Hartel, T. et K. Ollerer (2009). "Local turnover and factors influencing the persistence of amphibians in permanent ponds from the Saxon landscapes of Transylvania." *North-Western Journal of Zoology* 5(1): 40-52.
- Hassall, C. et S. Anderson (2015). "Stormwater ponds can contain comparable biodiversity to unmanaged wetlands in urban areas." *Hydrobiologia* 745(1): 137-149.
- Havel, J., K. Kovalenko, S. Thomaz, S. Amalfitano et L. Kats (2015). "Aquatic invasive species: challenges for the future." *Hydrobiologia* 750(1): 147-170.
- Havel, J. E., C. E. Lee et M. J. Vander Zanden (2005). "Do reservoirs facilitate invasions into landscapes?" *Bioscience* 55(6): 518-525.
- Hazell, D., R. Cunningham, D. Lindenmayer, B. Mackey et W. Osborne (2001). "Use of farm dams as frog habitat in an Australian agricultural landscape: factors affecting species richness and distribution." *Biological Conservation* 102(2): 155-169.
- Hecnar, S. J. (1995). "Acute and chronic toxicity of ammonium-nitrate fertilizer to amphibians from southern ontario." *Environmental Toxicology and Chemistry* 14(12): 2131-2137.

Hering, D., R. K. Johnson, S. Kramm, S. Schmutz, K. Szoszkiewicz et P. F. M. Verdonschot (2006). "Assessment of European streams with diatoms, macrophytes, macroinvertebrates and fish: a comparative metric-based analysis of organism response to stress." *Freshwater Biology* 51(9): 1757-1785.

Hermoso, V., M. Clavero, F. Blanco-Garrido et J. Prenda (2011). "Invasive species and habitat degradation in Iberian streams: an analysis of their role in freshwater fish diversity loss." *Ecological Applications* 21(1): 175-188.

Horne, M. T. et W. A. Dunson (1995). "Effects of low pH, metals, and water hardness on larval amphibians." *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 29(4): 500-505.

Howells, R. G., C. M. Mather et J. A. M. Bergmann (2000). "Impacts of dewatering and cold on freshwater mussels (Unionidae) in B. A. Steinhagen Reservoir, Texas." *Texas Journal of Science* 52(4): 93-104.

Hugueny, B., A. Movellan et J. Belliard (2011). "Habitat fragmentation and extinction rates within freshwater fish communities: a faunal relaxation approach." *Global Ecology and Biogeography* 20(3): 449-463.

Ignatius, A. R. et J. W. Jones (2014). "Small Reservoir Distribution, Rate of Construction, and Uses in the Upper and Middle Chattahoochee Basins of the Georgia Piedmont, USA, 1950-2010." *Isprs International Journal of Geo-Information* 3(2): 460-480.

Indermuehle, N. et B. Oertli (2006). "Restoration of riverine ponds along the Rhone River (Teppes de Verbois, Canton of Geneva, Switzerland): what is the gain for Odonata?" *Archives Des Sciences* 59(2-3): 243-250.

Jackson, C. et C. Pringle (2010). "Ecological Benefits of Reduced Hydrologic Connectivity in Intensively Developed Landscapes." *Bioscience* 60(1): 37-46.

Jager, H., J. Chandler, K. Lepla et W. Van Winkle (2001). "A theoretical study of river fragmentation by dams and its effects on white sturgeon populations." *Environmental Biology of Fishes* 60(4): 347-361.

Jeffries, M. (1994). "Invertebrate communities and turnover in wetland ponds affected by drought." *Freshwater Biology* 32(3): 603-612.

Johnson, P. T. J., J. D. Olden et M. J. vander Zanden (2008). "Dam invaders: impoundments facilitate biological invasions into freshwaters." *Frontiers in Ecology and the Environment* 6(7): 359-365.

Joly, P., C. Miaud, A. Lehmann et O. Grolet (2001). "Habitat matrix effects on pond occupancy in newts." *Conservation Biology* 15(1): 239-248.

Joly, P., C. Morand et A. Cohas (2003). "Habitat fragmentation and amphibian conservation: building a tool for assessing landscape matrix connectivity." *Comptes Rendus Biologies* 326: S132-S139.

Jones, M. P. et W. F. Hunt (2010). "Effect of Storm-Water Wetlands and Wet Ponds on Runoff Temperature in Trout Sensitive Waters." *Journal of Irrigation and Drainage Engineering-Asce* 136(9): 656-661.

Junker, J., A. Peter, C. Wagner, S. Mwaiko, B. Germann, O. Seehausen et I. Keller (2012). "River fragmentation increases localized population genetic structure and enhances asymmetry of dispersal in bullhead (*Cottus gobio*)." *Conservation Genetics* 13(2): 545-556.

Kairo, K., T. Mols, H. Timm, T. Virro et R. Jarvekulg (2011). "The effect of damming on biological quality according to macroinvertebrates in some estonian streams, central-baltic europe: a pilot study." *River Research and Applications* 27(7): 895-907.

Kashiwagi, M. T. et L. E. Miranda (2009). "Influence of Small Impoundments on Habitat and Fish Communities in Headwater Streams." *Southeastern Naturalist* 8(1): 23-36.

Keller, R., P. Ermgassen et D. Aldridge (2009). "Vectors and Timing of Freshwater Invasions in Great Britain." *Conservation Biology* 23(6): 1526-1534.

- Kizuka, T., M. Akasaka, T. Kadoya et N. Takamura (2014). "Visibility from Roads Predict the Distribution of Invasive Fishes in Agricultural Ponds." *Plos One* 9(6).
- Knutson, M. G., W. B. Richardson, D. M. Reineke, B. R. Gray, J. R. Parmelee et S. E. Weick (2004). "Agricultural ponds support amphibian populations." *Ecological Applications* 14(3): 669-684.
- Kupferberg, S. J., W. J. Palen, A. J. Lind, S. Bobzien, A. Catenazzi, J. Drennan et M. E. Power (2012). "Effects of Flow Regimes Altered by Dams on Survival, Population Declines, and Range-Wide Losses of California River-Breeding Frogs." *Conservation Biology* 26(3): 513-524.
- Lamouroux, N., B. Augeard, P. Baran, H. Capra, Y. Le Coarer, V. Girard, V. Gouraud, L. Navarro, O. Prost, P. Sagnes, E. Sauquet et L. Tissot "Débits écologiques : la place des modèles d'habitat dans une démarche intégrée." *Hydroécologie appliquée (sous presse)*
- Larned, S. T., T. Datry, D. B. Arscott et K. Tockner (2010). "Emerging concepts in temporary-river ecology." *Freshwater Biology* 55(4): 717-738.
- Le Viol, I., F. Chiron, R. Julliard et C. Kerbirou (2012). "More amphibians than expected in highway stormwater ponds." *Ecological Engineering* 47: 146-154.
- Le Viol, I., J. Mocq, R. Julliard et C. Kerbirou (2009). "The contribution of motorway stormwater retention ponds to the biodiversity of aquatic macroinvertebrates." *Biological Conservation* 142(12): 3163-3171.
- Leclerc, D., S. Angélibert, V. Rosset et B. Oertli (2010). "Les Libellules (Odonata) des étangs piscicoles de la Dombes." *Martinia* 26(3-4): 98-108.
- Leibold, M. A., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. M. Chase, M. F. Hoopes, R. D. Holt, J. B. Shurin, R. Law, D. Tilman, M. Loreau et A. Gonzalez (2004). "The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology." *Ecology Letters* 7(7): 601-613.
- Leopold, L. B., M. G. Wolman et J. P. Miller (1964). "Fluvial Processes in Geomorphology." W.H. Freeman and Co., San Francisco: 522.
- Lessard, J. L. et D. B. Hayes (2003). "Effects of elevated water temperature on fish and macroinvertebrate communities below small dams." *River Research and Applications* 19(7): 721-732.
- Liu, J., J. Soininen, B. Han et S. Declerck (2013). "Effects of connectivity, dispersal directionality and functional traits on the metacommunity structure of river benthic diatoms." *Journal of Biogeography* 40(12): 2238-2248.
- Lobo, E. A., V. L. M. Callegaro et E. P. Bender (2002). Utilização de algas diatomáceas epilíticas como indicadores da qualidade da água em rios e arroios da Região Hidrográfica do Guaíba, RS, Brasil, Edunisc.
- Lobo, E. A., V. L. M. Callegaro, G. Hermany, D. Bes, C. Wetzel et M. A. Oliveira (2004). Utilização de algas diatomáceas como indicadores de eutrofização em sistemas aquáticos sul brasileiros. Anais do Workshop Bioindicadores de Qualidade da Água.
- Luttrell, G. R., A. A. Echelle, W. L. Fisher et D. J. Eisenhour (1999). "Declining status of two species of the *Macrhybopsis aestivalis* complex (Teleostei : Cyprinidae) in the Arkansas River Basin and related effects of reservoirs as barriers to dispersal." *Copeia*(4): 981-989.
- Ma, Z., B. Li, B. Zhao, K. Jing, S. Tang et J. Chen (2004). "Are artificial wetlands good alternatives to natural wetlands for waterbirds? A case study on Chongming Island, China." *Biodiversity and Conservation* 13(2): 333-350.
- Mackie, J. K., E. T. Chester, T. G. Matthews et B. J. Robson (2013). "Macroinvertebrate response to environmental flows in headwater streams in western Victoria, Australia." *Ecological Engineering* 53: 100-105.

- Mantel, S. K., D. A. Hughes et N. W. J. Muller (2010). "Ecological impacts of small dams on South African rivers Part 1: Drivers of change - water quantity and quality." *Water Sa* 36(3): 351-360.
- Marchetti, M. et P. Moyle (2001). "Effects of flow regime on fish assemblages in a regulated California stream." *Ecological Applications* 11(2): 530-539.
- Marco, A., C. Quilchano et A. R. Blaustein (1999). "Sensitivity to nitrate and nitrite in pond-breeding amphibians from the Pacific northwest, USA." *Environmental Toxicology and Chemistry* 18(12): 2836-2839.
- Markwell, K. et C. Fellows (2008). "Habitat and biodiversity of on-farm water storages: A case study in Southeast Queensland, Australia." *Environmental Management* 41(2): 234-249.
- Martinez, P. J., T. E. Chart, M. A. Trammell, J. G. Wullschleger et E. P. Bergersen (1994). "Fish species composition before and after construction of a main stem reservoir on the White river, Colorado." *Environmental Biology of Fishes* 40(3): 227-239.
- Marzin, A., V. Archambault, J. Belliard, C. Chauvin, F. Delmas et D. Pont (2012). "Ecological assessment of running waters: Do macrophytes, macroinvertebrates, diatoms and fish show similar responses to human pressures?" *Ecological Indicators* 23: 56-65.
- Marzin, A., P. Verdonschot et D. Pont (2013). "The relative influence of catchment, riparian corridor, and reach-scale anthropogenic pressures on fish and macroinvertebrate assemblages in French rivers." *Hydrobiologia* 704(1): 375-388.
- Mastrorillo, S. et F. Dauba (1999). "Short-term impact of reservoir cleaning on the microhabitat use of three non-salmonid fishes in a piedmont river in south west France." *Aquatic Sciences* 61(4): 323-336.
- Matthews, W. J. et E. Marsh-Matthews (2007) Extirpation of Red Shiner in Direct Tributaries of Lake Texoma (Oklahoma-Texas): A Cautionary Case History from a Fragmented River-Reservoir System. *Transactions of the American Fisheries Society* 136: 1041-1062.
- Maynard, C. M. et S. N. Lane (2012). "Reservoir compensation releases: impact on the macroinvertebrate community of the derwent river, northumberland, uk-a longitudinal study." *River Research and Applications* 28(6): 692-702.
- Mbaka, J. G. et M. W. Mwaniki (2015). "A global review of the downstream effects of small impoundments on stream habitat conditions and macroinvertebrates." *Environmental Reviews* 23(3): 257-262.
- McCauley, S. J. (2006). "The effects of dispersal and recruitment limitation on community structure of odonates in artificial ponds." *Ecography* 29(4): 585-595.
- McLaughlin, R., L. Porto, D. Noakes, J. Baylis, L. Carl, H. Dodd, J. Goldstein, D. Hayes et R. Randall (2006). "Effects of low-head barriers on stream fishes: taxonomic affiliations and morphological correlates of sensitive species." *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63(4): 766-779.
- McManamay, R., D. Orth, C. Dolloff et D. Mathews (2013). "Application of the ELOHA Framework to Regulated Rivers in the Upper Tennessee River Basin: A Case Study." *Environmental Management* 51(6): 1210-1235.
- Meldgaard, T., E. Nielsen et V. Loeschcke (2003). "Fragmentation by weirs in a riverine system: A study of genetic variation in time and space among populations of European grayling (*Thymallus thymallus*) in a Danish river system." *Conservation Genetics* 4(6): 735-747.
- Menetrey, N., B. Oertli et J. B. Lachavanne (2011). "The CIEPT: A macroinvertebrate-based multimetric index for assessing the ecological quality of Swiss lowland ponds." *Ecological Indicators* 11(2): 590-600.
- Menetrey, N., B. Oertli, M. Sartori, A. Wagner et J. B. Lachavanne (2008). "Eutrophication: are mayflies (Ephemeroptera) good bioindicators for ponds?" *Hydrobiologia* 597: 125-135.

- Menetrey, N., L. Sager, B. Oertli et J. B. Lachavanne (2005). "Looking for metrics to assess the trophic state of ponds. Macroinvertebrates and amphibians." *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems* 15(6): 653-664.
- Mercado-Silva, N., M. R. Helmus et M. J. Vander Zanden (2009). "The effects of impoundment and non-native species on a river food web in Mexico's central plateau." *River Research and Applications* 25(9): 1090-1108.
- Miguel, C., N. Lamouroux, H. Pella, B. Labarthe, N. Flipo, M. Akopian et J. Belliard "Altération d'habitat hydraulique à l'échelle des bassins-versants : impacts des prélèvements en nappe du bassin Seine-Normandie." (sous presse)
- Mondy, C. et P. Usseglio-Polatera (2013). "Using conditional tree forests and life history traits to assess specific risks of stream degradation under multiple pressure scenario." *Science of the Total Environment* 461: 750-760.
- Morin, P. J. (1984). "The impact of fish exclusion on the abundance and species composition of larval odonates - Results of short-term experiments in a North-Carolina farm pond." *Ecology* 65(1): 53-60.
- Morita, K., S. H. Morita et S. Yamamoto (2009). "Effects of habitat fragmentation by damming on salmonid fishes: lessons from white-spotted charr in Japan." *Ecological Research* 24(4): 711-722.
- Morita, K. et S. Yamamoto (2002). "Effects of habitat fragmentation by damming on the persistence of stream-dwelling charr populations." *Conservation Biology* 16(5): 1318-1323.
- Morley, S. A., J. J. Duda, H. J. Coe, K. K. Kloehn et M. L. McHenry (2008). "Benthic invertebrates and periphyton in the Elwha River basin: Current conditions and predicted response to dam removal." *Northwest Science* 82: 179-196.
- Moyle, P. B. et T. Light (1996). "Biological invasions of fresh water: Empirical rules and assembly theory." *Biological Conservation* 78(1-2): 149-161.
- Munn, M. D. et M. A. Brusven (2004). "The influence of Dworshak Dam on epilithic community metabolism in the Clearwater River, USA." *Hydrobiologia* 513(1-3): 121-127.
- Musil, J., P. Horky, O. Slavik, A. Zboril et P. Horka (2012). "The response of the young of the year fish to river obstacles: Functional and numerical linkages between dams, weirs, fish habitat guilds and biotic integrity across large spatial scale." *Ecological Indicators* 23: 634-640.
- Naiman, R. J., C. A. Johnston et J. C. Kelley (1988). "Alteration of North-American streams by beaver." *Bioscience* 38(11): 753-762.
- Navarro-Llacer, C., D. Baeza et J. de las Heras (2010). "Assessment of regulated rivers with indices based on macroinvertebrates, fish and riparian forest in the southeast of Spain." *Ecological Indicators* 10(5): 935-942.
- Nichols, S., R. Norris, W. Maher et M. Thoms (2006). "Ecological Effects of Serial Impoundment on the Cotter River, Australia." *Hydrobiologia* 572(1): 255-273.
- Oertli, B., D. Auderset Joye, E. Castella, R. Juge, D. Cambin et J. B. Lachavanne (2002). "Does size matter? The relationship between pond area and biodiversity." *Biological Conservation* 104(1): 59-70.
- Oertli, B., J. Biggs, R. Cereghino, P. Grillas, P. Joly et J. B. Lachavanne (2005). "Conservation and monitoring of pond biodiversity: Introduction." *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems* 15(6): 535-540.
- Oertli, B., N. Indermuehle, S. Angelibert, H. Hinden et A. Stoll (2008). "Macroinvertebrate assemblages in 25 high alpine ponds of the Swiss National Park (Cirque of Macun) and relation to environmental variables." *Hydrobiologia* 597: 29-41.
- Oertli, B. et P. A. Frossard (2013). *Les mares et étangs : écologie, conservation, gestion, valorisation*. PPUR

- Ogbeibu, A. E. et B. J. Oribhabor (2002). "Ecological impact of river impoundment using benthic macro-invertebrates as indicators." *Water Research* 36(10): 2427-2436.
- Olden, J., D. Jackson et P. Peres-Neto (2001). "Spatial isolation and fish communities in drainage lakes." *Oecologia* 127(4): 572-585.
- Onal, H. et R. A. Briers (2002). "Incorporating spatial criteria in optimum reserve network selection." *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 269(1508): 2437-2441.
- Ozulug, O. (2012). "The Effect of Dam Construction on the Ostracoda (Crustacea) Assemblages in Kazandere Stream, Thrace, Turkey." *Pakistan Journal of Zoology* 44(3): 635-639.
- Palik, B., D. P. Batzer, R. Buech, D. Nichols, K. Cease, L. Egeland et D. E. Streblov (2001). "Seasonal pond characteristics across a chronosequence of adjacent forest ages in northern Minnesota, USA." *Wetlands* 21(4): 532-542.
- Paracuellos, M. et J. Telleria (2004). "Factors affecting the distribution of a waterbird community: The role of habitat configuration and bird abundance." *Waterbirds* 27(4): 446-453.
- Pedruski, M. et S. Arnott (2011). "The effects of habitat connectivity and regional heterogeneity on artificial pond metacommunities." *Oecologia* 166(1): 221-228.
- Pattée, E. (1988). Fish and their environment in large European river ecosystems. The Rhône. *Sciences de l'Eau* 7: 35-74.
- Pellet, J., S. Hoehn et N. Perrin (2004). "Multiscale determinants of tree frog (*Hyla arborea* L.) calling ponds in western Switzerland." *Biodiversity and Conservation* 13(12): 2227-2235.
- Penczak, T. et A. Kruk (2005). "Patternizing of impoundment impact (1985-2002) on fish assemblages in a lowland river using the Kohonen algorithm." *Journal of Applied Ichthyology* 21(3): 169-177.
- Peter, D., E. Castella et V. Slaveykova (2014). "Effects of a reservoir flushing on trace metal partitioning, speciation and benthic invertebrates in the floodplain." *Environmental Science-Processes & Impacts* 16(12): 2692-2702.
- Peterson, A. C., K. L. D. Richgels, P. T. J. Johnson et V. J. McKenzie (2013). "Investigating the dispersal routes used by an invasive amphibian, *Lithobates catesbeianus*, in human-dominated landscapes." *Biological Invasions* 15(10): 2179-2191.
- Peterson, D., B. Rieman, D. Horan et M. Young (2014). "Patch size but not short-term isolation influences occurrence of westslope cutthroat trout above human-made barriers." *Ecology of Freshwater Fish* 23(4): 556-571.
- Petts, G. E. (1980). "Long-Term consequences of upstream impoundment." *Environmental Conservation* 7(4): 325-332.
- Pilger, T. J. et K. B. Gido (2012). "Variation in Unionid Assemblages between Streams and a Reservoir within the Kansas River Basin." *American Midland Naturalist* 167(2): 356-365.
- Pittman, S. E. et R. D. Semlitsch (2013). "Habitat type and distance to edge affect movement behavior of juvenile pond-breeding salamanders." *Journal of Zoology* 291(2): 154-162.
- Poff, N., J. Allan, M. Bain, J. Karr, K. Prestegard, B. Richter, R. Sparks et J. Stromberg (1997). "The natural flow regime." *Bioscience* 47(11): 769-784.
- Poff, N. L. et D. D. Hart (2002). "How dams vary and why it matters for the emerging science of dam removal." *Bioscience* 52(8): 659-668.

- Poff, N. L., B. D. Richter, A. H. Arthington, S. E. Bunn, R. J. Naiman, E. Kendy, M. Acreman, C. Apse, B. P. Bledsoe, M. C. Freeman, J. Henriksen, R. B. Jacobson, J. G. Kennen, D. M. Merritt, J. H. O'Keeffe, J. D. Olden, K. Rogers, R. E. Tharme et A. Warner (2010). "The ecological limits of hydrologic alteration (ELOHA): a new framework for developing regional environmental flow standards." *Freshwater Biology* 55(1): 147-170.
- Poff, N. L. et J. K. H. Zimmerman (2010). "Ecological responses to altered flow regimes: a literature review to inform the science and management of environmental flows." *Freshwater Biology* 55(1): 194-205.
- Pool, T. et J. Olden (2012). "Taxonomic and functional homogenization of an endemic desert fish fauna." *Diversity and Distributions* 18(4): 366-376.
- Poulet, N. (2007). "Impact of weirs on fish communities in a piedmont stream." *River Research and Applications* 23(9): 1038-1047.
- Power, M. E., W. E. Dietrich et J. C. Finlay (1996). "Dams and downstream aquatic biodiversity: Potential food web consequences of hydrologic and geomorphic change." *Environmental Management* 20(6): 887-895.
- Quinn, J. W. et T. J. Kwak (2003). "Fish assemblage changes in an Ozark river after impoundment: A long-term perspective." *Transactions of the American Fisheries Society* 132(1): 110-119.
- Quist, M. C., W. A. Hubert et F. J. Rahel (2005). "Fish assemblage structure following impoundment of a Great Plains River." *Western North American Naturalist* 65(1): 53-63.
- Raeymaekers, J., D. Raeymaekers, I. Koizumi, S. Geldof et F. Volckaert (2009). "Guidelines for restoring connectivity around water mills: a population genetic approach to the management of riverine fish." *Journal of Applied Ecology* 46(3): 562-571.
- Rasmussen, J. J., U. S. McKnight, M. C. Loinaz, N. I. Thomsen, M. E. Olsson, P. L. Bjerg, P. J. Binning et B. Kronvang (2013). "A catchment scale evaluation of multiple stressor effects in headwater streams." *Science of the Total Environment* 442: 420-431.
- Reinhardt, T., S. Steinfartz, A. Paetzold et M. Weitere (2013). "Linking the evolution of habitat choice to ecosystem functioning: direct and indirect effects of pond-reproducing fire salamanders on aquatic-terrestrial subsidies." *Oecologia* 173(1): 281-291.
- Reyes Gavilan, F.G., R. Garrido, A.G. Nicieza, M.M. Toledo et F. Brana (1996). Fish community variation along physical gradients in short streams of northern Spain and the disruptive effect of dams. *Hydrobiologia* 321: 155-163.
- Ribeiro, R., M. A. Carretero, N. Sillero, G. Alarcos, M. Ortiz-Santaliestra, M. Lizana et G. A. Llorente (2011). "The pond network: can structural connectivity reflect on (amphibian) biodiversity patterns?" *Landscape Ecology* 26(5): 673-682.
- Rohr, J. R. et P. W. Crumrine (2005). "Effects of an herbicide and an insecticide on pond community structure and processes." *Ecological Applications* 15(4): 1135-1147.
- Rooney, R. C. et S. E. Bayley (2012). "Community congruence of plants, invertebrates and birds in natural and constructed shallow open-water wetlands: Do we need to monitor multiple assemblages?" *Ecological Indicators* 20: 42-50.
- Rosset, V., S. Angelibert, F. Arthaud, G. Bornette, J. Robin, A. Wezel, D. Vallod et B. Oertli (2014). "Is eutrophication really a major impairment for small waterbody biodiversity?" *Journal of Applied Ecology* 51(2): 415-425.
- Rothermel, B. B. (2004). "Migratory success of juveniles: A potential constraint on connectivity for pond-breeding amphibians." *Ecological Applications* 14(5): 1535-1546.

- Sabo, J. L., K. Bestgen, W. Graf, T. Sinha et E. E. Wohl (2012). Dams in the Cadillac Desert: downstream effects in a geomorphic context. *Year in Ecology and Conservation Biology*. R. S. Ostfeld and W. H. Schlesinger. Oxford, Blackwell Science Publ. 1249: 227-246.
- Sadinski, W. J. et W. A. Dunson (1992). "A multilevel study of effects of low pH on amphibians of temporary ponds." *Journal of Herpetology* 26(4): 413-422.
- Sajaloli, B. et O. Limoges (2004). "Plaidoyer pour les mares." *Le journal d'information du Pôle-Relais Mares et Mouillères de France*. Mares.
- Sanchez-Zapata, J., J. Anadon, M. Carrete, A. Gimenez, J. Navarro, C. Villacorta et F. Botella (2005). "Breeding waterbirds in relation to artificial pond attributes: implications for the design of irrigation facilities." *Biodiversity and Conservation* 14(7): 1627-1639.
- Sanderson, R. A., M. D. Eyre et S. P. Rushton (2005). "Distribution of selected macroinvertebrates in a mosaic of temporary and permanent freshwater ponds as explained by autologistic models." *Ecography* 28(3): 355-362.
- Santi, E., E. Mari, S. Piazzini, M. Renzi, G. Bacaro et S. Maccherini (2010). "Dependence of animal diversity on plant diversity and environmental factors in farmland ponds." *Community Ecology* 11(2): 232-241.
- Santos, A. B. I., R. J. Albieri et F. G. Araujo (2013). "Seasonal response of fish assemblages to habitat fragmentation caused by an impoundment in a Neotropical river." *Environmental Biology of Fishes* 96(12): 1377-1387.
- Santucci, V. J., S. R. Gephard et S. M. Pescitelli (2005). "Effects of multiple low-head dams on fish, macroinvertebrates, habitat, and water quality in the fox river, Illinois." *North American Journal of Fisheries Management* 25(3): 975-992.
- Scherer, R. D., E. Muths et B. R. Noon (2012). "The importance of local and landscape-scale processes to the occupancy of wetlands by pond-breeding amphibians." *Population Ecology* 54(4): 487-498.
- Sebastian-Gonzalez, E. et A. Green (2014). "Habitat Use by Waterbirds in Relation to Pond Size, Water Depth, and Isolation: Lessons from a Restoration in Southern Spain." *Restoration Ecology* 22(3): 311-318.
- Sebastian-Gonzalez, E., J. Sanchez-Zapata et F. Botella (2010). "Agricultural ponds as alternative habitat for waterbirds: spatial and temporal patterns of abundance and management strategies." *European Journal of Wildlife Research* 56(1): 11-20.
- Smith, M. A. et D. M. Green (2005). "Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: are all amphibian populations metapopulations?" *Ecography* 28(1): 110-128.
- Snelder, T., D. Booker et N. Lamouroux (2011). "A method to assess and define environmental flow rules for large jurisdictional regions." *Journal of the American Water Resources Association* 47(4): 828-840.
- Snelder, T. H., T. Datry, N. Lamouroux, S. T. Larned, E. Sauquet, H. Pella et C. Catalogne (2013). "Regionalization of patterns of flow intermittence from gauging station records." *Hydrology and Earth System Sciences* 17(7): 2685-2699.
- Snodgrass, J. W. et G. K. Meffe (1998). "Influence of beavers on stream fish assemblages: Effects of pond age and watershed position." *Ecology* 79(3): 928-942.
- Sokol, E., B. Brown, C. Carey, B. Tornwall, C. Swan et J. Barrett (2015). "Linking management to biodiversity in built ponds using metacommunity simulations." *Ecological Modelling* 296: 36-45.
- Soldanova, M. et A. Kostadinova (2011). "Rapid colonisation of *Lymnaea stagnalis* by larval trematodes in eutrophic ponds in central Europe." *International Journal for Parasitology* 41(9): 981-990.

- Stanford, J. A. et J. V. Ward (2001). "Revisiting the serial discontinuity concept." *Regulated Rivers-Research & Management* 17(4-5): 303-310.
- Stevens, C. E., C. A. Paszkowski et G. J. Scrimgeour (2006). "Older is better: Beaver ponds on boreal streams as breeding habitat for the wood frog." *Journal of Wildlife Management* 70(5): 1360-1371.
- Stevens, L. E., J. P. Shannon et D. W. Blinn (1997). "Colorado River benthic ecology in Grand Canyon, Arizona, USA: Dam, tributary and geomorphological influences." *Regulated Rivers-Research & Management* 13(2): 129-149.
- Stiers, I., N. Crohain, G. Josens et L. Triest (2011). "Impact of three aquatic invasive species on native plants and macroinvertebrates in temperate ponds." *Biological Invasions* 13(12): 2715-2726.
- Stoddard, M. A. et J. P. Hayes (2005). "The influence of forest management on headwater stream amphibians at multiple spatial scales." *Ecological Applications* 15(3): 811-823.
- Stuart, S. N., J. S. Chanson, N. A. Cox, B. E. Young, A. S. L. Rodrigues, D. L. Fischman et R. W. Waller (2004). "Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide." *Science* 306(5702): 1783-1786.
- Stumpel, A. H. P. et H. van der Voet (1998). "Characterizing the suitability of new ponds for amphibians." *Amphibia-Reptilia* 19(2): 125-142.
- Tamayo, M. et J. Olden (2014). "Forecasting the Vulnerability of Lakes to Aquatic Plant Invasions." *Invasive Plant Science and Management* 7(1): 32-45.
- Taylor, J. M., T. S. Seilheimer et W. L. Fisher (2014). "Downstream fish assemblage response to river impoundment varies with degree of hydrologic alteration." *Hydrobiologia* 728(1): 23-39.
- Tiemann, J. S., H. R. Dodd, N. Owens et D. H. Wahl (2007). "Effects of lowhead dams on unionids in the Fox River, Illinois." *Northeastern Naturalist* 14(1): 125-138.
- Treguier, A., J. M. Roussel, M. A. Schlaepfer et J. M. Paillisson (2011). "Landscape features correlate with spatial distribution of red-swamp crayfish *Procambarus clarkii* in a network of ponds." *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*(401).
- Trichkova, T., V. Tyufekchieva, L. Kenderov, Y. Vidinova, I. Botev, D. Kozuharov, Z. Hubenov, Y. Uzunov, S. Stoichev et S. Cheshmedjiev (2013). "Benthic Macroinvertebrate Diversity in Relation to Environmental Parameters, and Ecological Potential of Reservoirs, Danube River Basin, North-West Bulgaria." *Acta Zoologica Bulgarica* 65(3): 337-348.
- Tsuboi, J., S. Endou et K. Morita (2010). "Habitat fragmentation by damming threatens coexistence of stream-dwelling charr and salmon in the Fuji River, Japan." *Hydrobiologia* 650(1): 223-232.
- UICN, MNHN et SHF (2009). "La Liste rouge des espèces menacées en France-Chapitre Reptiles et Amphibiens de France métropolitaine." Paris, France.
- Urban, M. C. (2004). "Disturbance heterogeneity determines freshwater metacommunity structure." *Ecology* 85(11): 2971-2978.
- Usseglio-Polatera, P. et M. Bournaud (1989). "Trichoptera and ephemeroptera as indicators of environmental changes of the Rhone river at Lyons over the last twenty-five years." *Regulated Rivers: Research & Management* 4(3): 249-262.
- Vaikasas, S., K. Palaima et V. Pliuraite (2013). "Influence of hydropower dams on the state of macroinvertebrates assemblages in the virvyte river, lithuania." *Journal of Environmental Engineering and Landscape Management* 21(4): 305-315.

- Van De Meutter, F., L. De Meester et R. Stoks (2007). "Metacommunity structure of pond macro invertebrates: Effects of dispersal mode and generation time." *Ecology* 88(7): 1687-1695.
- Van Looy, K., T. Tormos et Y. Souchon (2014). "Disentangling dam impacts in river networks." *Ecological Indicators* 37: 10-20.
- Vander Zanden, M. et J. Olden (2008). "A management framework for preventing the secondary spread of aquatic invasive species." *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65(7): 1512-1522.
- Vanicek, C. D., R. H. Kramer et D. R. Franklin (1970) Distribution of Green River fishes in Utah and Colorado following closure of Flaming Gorge Dam. *The Southwestern Naturalist* 14: 297-315.
- Vannote, R. L., G. W. Minshall, K. W. Cummins, J. R. Sedell et C. E. Cushing (1980). "River continuum concept." *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37(1): 130-137.
- Vignoli, L., F. Pau, L. Luiselli et G. M. Carpaneto (2010). "Co-occurrence patterns of five species of anurans at a pond network in Victoria Lake, Kenya." *African Journal of Ecology* 48(1): 275-279.
- Villeneuve, B., Y. Souchon, P. Usseglio-Polatera, M. Ferreol et L. Valette (2015). "Can we predict biological condition of stream ecosystems? A multi-stressors approach linking three biological indices to physico-chemistry, hydromorphology and land use." *Ecological Indicators* 48: 88-98.
- Ward, J. V. et J. A. Stanford (1983). "The serial discontinuity concept of lotic ecosystems." *Dynamics of lotic ecosystems* 10: 29-42.
- Ward, J. V. et J. A. Stanford (1995). "The serial discontinuity concept - extending the model to floodplain rivers." *Regulated Rivers-Research & Management* 10(2-4): 159-168.
- Werth, S., M. Schoedl et C. Scheidegger (2014). "Dams and canyons disrupt gene flow among populations of a threatened riparian plant." *Freshwater Biology* 59(12): 2502-2515.
- Wezel, A., B. Oertli, V. Rosset, F. Arthaud, B. Leroy, R. Smith, S. Angelibert, G. Bornette, D. Vallod et J. Robin (2014). "Biodiversity patterns of nutrient-rich fish ponds and implications for conservation." *Limnology* 15(3): 213-223.
- Wilde, G. R. et K. G. Ostrand (1999). "Changes in the fish assemblage of an intermittent prairie stream upstream from a Texas impoundment." *Texas Journal of Science* 51(3): 203-210.
- Willson, J. D. et W. A. Hopkins (2013). "Evaluating the Effects of Anthropogenic Stressors on Source-Sink Dynamics in Pond-Breeding Amphibians." *Conservation Biology* 27(3): 595-604.
- Winans, G. A., N. Gayeski et E. Timmins-Schiffman (2015). "All dam-affected trout populations are not alike: fine scale geographic variability in resident rainbow trout in Icicle Creek, WA, USA." *Conservation Genetics* 16(2): 301-315.
- Winston, M. R., C. M. Taylor et J. Pigg (1991). "Upstream extirpation of 4 minnow species due to damming of a prairie stream." *Transactions of the American Fisheries Society* 120(1): 98-105.
- Yamamoto, S., K. Morita, I. Koizumi et K. Maekawa (2004). "Genetic differentiation of white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) populations after habitat fragmentation: Spatial-temporal changes in gene frequencies." *Conservation Genetics* 5(4): 529-538.