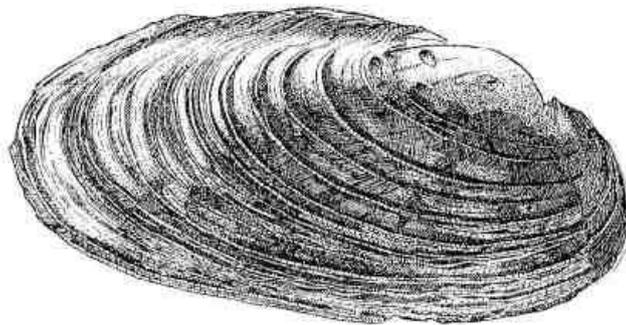
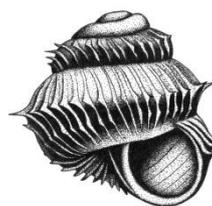


Identification des variables environnementales locales régissant la répartition des moules perlières sur le site Natura 2000 FR8302040 « rivières à Moules perlières de l'Ance du nord et de l'Arzon »



dessin de Béatrice Kremer-Cochet

2019



Sylvain Vrignaud



Fonds Européen Agricole pour le Développement Rural :
L'Europe investit dans les zones rurales



Liberté • Égalité • Fraternité
RÉPUBLIQUE FRANÇAISE



Ministère
de l'Écologie,
de l'Énergie,
du Développement
durable
et de la Mer



Table des matières

Introduction.....	5
1. Matériel et méthodes.....	6
1.1. Espèce d'étude	6
1.2. Site d'étude.....	8
1.3. Méthodologie générale	9
2. Identification des altérations de l'habitat sédimentaire de la moule perlière	14
2.1. Disponibilité sédimentaire.....	14
1.1.1. Méthode	14
1.1.2. Résultats	14
1.1.3. Discussion	20
2.2. Colmatage sédimentaire.....	20
2.2.1. Méthode	20
2.2.2. Résultats	23
2.2.3. Discussion	34
2.3. Stabilité sédimentaire.....	35
2.3.1. Méthode	35
2.3.2. Résultats	38
2.3.3. Discussion	41
2.4. Conclusion	43
3. Préconisations de gestion.....	44
4. Perspectives de recherche.....	44
Conclusion – résumé	45
Références bibliographiques	46

Table des illustrations

Tableaux

Tableau 1. Types de substrat déterminés selon la granulométrie des particules (selon la classification de Wentworth)	13
Tableau 2. Conversion numérique selon le type de ripisylve	13
Tableau 3. Barème de correction du potentiel Redox en fonction de la température	21
Tableau 4. Valeur moyenne du potentiel redox (en V) pour des populations fonctionnelles et non fonctionnelles (d'après Geist & Auerswald 2007)	22
Tableau 5. Résultats des modèles linéaires généralisés des redox à une profondeur de 2, 4 et 8 cm en fonction de la distance depuis l'amont	27
Tableau 6. Caractéristiques des modèles linéaires généralisés des redox aux profondeurs de 2, 4 et 8 cm en fonction du pourcentage de recouvrement de vase et de sable. Les cellules bleuâtres sont les modèles les plus parcimonieux pour une profondeur donnée	29
Tableau 7. Caractéristiques des modèles linéaires généralisés des redox aux profondeurs de 2, 4 et 8 cm en fonction de la conductivité. Les cellules bleuâtres sont les modèles les plus parcimonieux pour une profondeur donnée	32
Tableau 8. Caractéristiques des modèles linéaires généralisés additionnels des redox aux profondeurs à 4 et 8 cm en fonction du pourcentage de recouvrement en sable et de la distance à depuis l'amont	33
Tableau 9. Pourcentage de variance du colmatage expliqué par la conductivité et le pourcentage de limon visible en surface selon les modèles linéaires généralisés (GLM)	35
Tableau 10. Synthèse des différentes variables hydromorphologiques testées	37
Tableau 11. Résumé des tests statistiques* sur les présence-absences, les densités ou les variations de densités de la moule perlière sur l'Ance et l'Arzon	39
Tableau 12. Caractéristique du modèle linéaire généralisé régissant de façon significative la densité de moule perlière sur l'Ance du nord et l'Arzon (effet de la limite du nombre de Reynolds)	41
Tableau 13. Part de l'effet des différentes variables expliquant la variation de la limite du nombre de Reynolds	42
Tableau 14. Caractéristiques des modèles linéaires généralisés expliquant le redox à des profondeurs de 2, 4 et 8 cm (en mV) en fonction de la limite du nombre de Reynolds	42

Figures

Figure 1. Photographie de Moules perlières adultes (Source : Vincent Prié)	7
Figure 2. Cycle de vie de la Moule perlière (Source : www.viljakkalanpuolesta.net)	7
Figure 3. Populations de Moule perlière connues en France (Source : Gilbert Cochet)	8
Figure 4. Mesure de l'encaissement (d'après Guide technique CARHYCE 2015)	11
Figure 5. Clé de détermination simplifiée des faciès d'écoulement (Malavoi & Souchon, 2002)	12
Figure 6. Classes utilisées pour caractériser la ripisylve (code renseigné pour chaque berge)	13
Figure 7. Proportion des faciès sur l'ensemble des points de relevés. CHU : chute ; CAS : cascade ; RAP : rapide ; RAD : radier ; PLC : plat courant ; PLL : plat lentique ; CLO : chenal lotique ; FOA : fosse d'affouillement ; MOU : mouille de concavité ; FOD : fosse de dissipation ; CLE : chenal lentique	14
Figure 8. Pourcentage de surface couverte selon la granulométrie	15
Figure 9. Disponibilité sédimentaire en fonction de la profondeur : pourcentage de relevés réalisés selon la profondeur	16
Figure 10. Fréquence des profondeurs maximales des sédiments relevés	16
Figure 11. Profondeur maximale des sédiments en fonction des différentes classes d'évolution de la moule perlière dans l'Ance du nord	17
Figure 12. Variation de la probabilité de présence de la moule perlière sur l'Ance du nord, en fonction de la profondeur maximale des sédiments	18

Figure 13. Variation de la profondeur maximale sédimentaire en fonction de la limite du nombre de Reynolds (boundary Reynolds) (Pourcentage de variance expliquée = 5,48 %)	19
Figure 14. Profondeur maximale des sédiments (en cm) en fonction de la distance depuis l'amont (en m)	19
Figure 15. Mesure du potentiel redox à différentes profondeurs de sédiment	21
Figure 16. Potentiel redox et fonctionnalité des cours d'eau pour la Moule perlière (d'après Geist & Auerswald 2007)	21
Figure 17. Méthode d'évaluation du degré de colmatage et d'enclassement des matériaux du substrat alluvial (Archambaud et al. 2005)	22
Figure 18. Relation entre le potentiel Redox à 8 cm de profondeur (valeurs maximales) et les classes de colmatage estimées selon Archambaud et al. (2005)	23
Figure 19. Potentiel Redox à des profondeurs de 2, 4 et 8cm au niveau des différents points de relevé sur l'Arzon. Les lignes pointillées indiquent les seuils de fonctionnalité des populations (d'après Geist & Auerswald, 2007)	25
Figure 20 : Potentiel Redox à des profondeurs de 2, 4 et 8cm au niveau des différents points de relevé sur l'Arzon. Les lignes pointillées indiquent les seuils de fonctionnalité des populations (d'après Geist & Auerswald, 2007)	26
Figure 21. Évolution du Redox selon la distance depuis l'amont à 2, 4 et 8 cm de profondeur	27
Figure 22. Evolution du potentiel Redox à 4 et 8 cm de profondeur suivant la proportion de sable visible en surface. Les lignes pointillées indiquent les seuils de fonctionnalité des populations (d'après Geist & Auerswald, 2007)	28
Figure 23. Evolution de la surface couverte en sable (en %) en fonction de la distance depuis l'amont (en m) (glm ; $p < 0,05$: pourcentage de variance expliquée = 8,16 %)	30
Figure 24. Relation entre la conductivité hydraulique et le redox mesuré à 4 cm de profondeur. La relation n'est pas significative aux profondeurs de 2 et 8 cm.	31
Figure 25. Caractéristiques des modèles linéaires généralisés expliquant la présence-absence sur l'Ance du nord en fonction du redox à une profondeur de 2 cm (en mV) et de la profondeur maximale (en cm)	33
Figure 26. Variation de la probabilité de présence de la moule perlière sur l'Ance du nord, en fonction du redox à 2 cm de profondeur	34
Figure 27. Boîtes à moustaches des débits de plain bord en fonction de la présence de la moule perlière sur l'Arzon	40
Figure 28. Evolution de la densité de moules perlières en fonction de la limite du nombre de Reynolds (« Boundary Reynolds ») (pourcentage de variance expliquée de 8,11 %)	41
Figure 29. Variation du redox à 8 cm de profondeur en fonction du nombre limite de Reynolds	43

Citation recommandée

Vrignaud S., Lelièvre H., Martin Y., Brunod P., 2019. identification des variables environnementales locales régissant la répartition des moules perlières sur le site Natura 2000 FR8302040 « rivières à Moules perlières de l'Ance du nord et de l'Arzon ». Rapport pour le Parc Naturel Régional Livradois-Forez. 46 pages + annexes

Remerciements

Nous tenons à remercier Emilie ARDOUIN et Guillaume MOIRON de nous avoir confiance en nous confiant cette étude. Nous remercions également Jean-Yves Barnagaud (CEFE-CNRS) pour son aide sur les analyses statistiques.

Introduction

La Moule perlière *Margaritifera margaritifera* est un mollusque bivalve des eaux douces continentales de l'Europe et de l'Amérique du Nord, inféodé principalement aux cours d'eaux oligotrophes des terrains siliceux (Gitting et al. 1998).

Si elle peut encore présenter des populations très abondantes, pour peu qu'elle rencontre des conditions favorables, avec des millions d'individus dans un seul cours d'eau, constituant des « pavages » de plusieurs milliers de moules, de telles populations ne subsistent aujourd'hui en Europe qu'en Russie, Scandinavie, Ecosse et Irlande.

En France, l'espèce était autrefois très présente dans les cours d'eau du Massif central, de Bretagne ou des Pyrénées occidentales. Au milieu du XIX^{ème} siècle, on en pêchait encore chaque année des dizaines de milliers pour les perles ou pour nourrir les canards, alors qu'il ne reste aujourd'hui que de très rares rivières dans lesquelles subsiste une population de quelques centaines d'individus.

Les causes de cette quasi-extinction sont multiples : le ramassage intense qui avait fortement réduit les effectifs dès la fin du XIX^{ème} siècle, les destructions physiques des habitats (barrages, recalibrages) et surtout la dégradation de la qualité des eaux au cours du XX^{ème} siècle.

Aujourd'hui, trois grandes thématiques doivent être considérées pour la conservation de l'espèce (PNA Mulette perlière 2012-2015) :

- (1) La détérioration de la qualité de l'eau liée à l'eutrophisation, à l'érosion des sols et aux pollutions (urbanisation, industries...) et à l'augmentation de sa température (réduction de l'ombre des ripisylves, des débits d'étiage, plans d'eau...).
- (2) La diminution du stock de poissons migrateurs (Saumon et Truite) liée notamment à la diminution de la qualité de l'eau et à la perte de transparence des cours d'eau (obstacles au franchissement).
- (3) La perte de la naturalité des rivières : réduction de la transparence migratoire, entretien des berges et du cours d'eau majeur, aménagements...

Dans ce contexte, il est essentiel de mieux comprendre les causes de régression et les mécanismes qui interagissent, afin d'améliorer l'efficacité des actions de préservation.

Wahlström (2006) et Geist & Auerswald (2007) montrent que la santé des populations, qui repose essentiellement sur le taux de recrutement juvénile, est tributaire de la qualité du sédiment et de celle du sous-écoulement. Les échanges entre les eaux de surface et le sous-écoulement sont importants pour la survie des jeunes. Les juvéniles doivent pouvoir trouver dans le sous-écoulement la même qualité d'eau que celle de la rivière au moins dans les 10 premiers centimètres. Le substrat du lit de la rivière est le meilleur paramètre physique pour décrire l'habitat de la Mulette perlière. Si les adultes peuvent tolérer la présence ponctuelle de vase ou de boue, les juvéniles ne se rencontrent que dans des milieux de galets, rochers stabilisés avec assez de sable propre pour s'enfoncer. On peut prédire la présence de Mulette perlière à partir des caractéristiques du lit avec un succès de 70 à 90 % (Hastie et al. 2000 ; Hastie et al. 2004)

Buddensiek (1995) a montré que la croissance et la survie sont négativement corrélées à la conductivité, la concentration en ammoniacque, nitrate (NO₃), phosphate, sodium, potassium, calcium et magnésium ; tous ces paramètres étant des indicateurs d'eutrophisation.

Néanmoins, pour Geist & Auerswald (2007), les différences entre les sites présentant des populations fonctionnelles (i.e. qui recrutent) et les sites où les populations ne sont plus fonctionnelles résident plus dans la qualité physique du substrat (moins de colmatage, moins de fines et de meilleurs échanges entre la surface et le milieu interstitiel) que dans la qualité chimique du milieu.

De nombreux paramètres peuvent donc influencer la persistance et la fonctionnalité des populations, mais les mécanismes sont encore mal compris. Une recherche plus poussée est donc nécessaire pour déterminer quels sont les paramètres qui ont le plus d'influence sur la qualité des habitats aquatiques, et à quelle échelle spatio-

temporelle. C'est sur la base de cette approche scientifique que les mesures de gestion et de protection de l'espèce pourront être améliorées. Par exemple, la pose de clôture le long des rivières est une mesure classiquement préconisée, pour éviter la dégradation des cours d'eau par le bétail, or beaucoup de clôtures ont été mises en œuvre au sein du site Natura 2000 "rivières à Moule perlière du Boën, Ban et Font d'Aix", sans que cela ne ralentisse la régression locale de l'espèce.

Bien que restant à appréhender formellement, il semble donc que le colmatage ne soit pas l'unique facteur affectant la population de moule perlière. En outre, dans le cycle de développement, plusieurs stades sont classiquement pointés comme étant défectueux. C'est le cas en particulier de la phase parasitaire (glochidie) durant laquelle la faible concentration de poissons-hôtes est souvent considérée comme un facteur limitant. Or Geist et al. (2006) ont démontré que ce stade n'était que très rarement un facteur limitant. En considérant que le stade glochidie n'était pas le facteur limitant et que malgré cela il est constaté un défaut de recrutement, le stade juvénile (jeunes moules enfouies dans les sédiments) ressort tout logiquement comme étant le stade sensible. Le colmatage est effectivement considéré comme un réel facteur limitant (Geist & Auerswald 2007). Mais d'autres aspects sédimentologiques méritent une attention particulière et peuvent être considérés comme des facteurs clefs. Ainsi la présence même de sédiment est nécessaire pour le bon accomplissement du cycle de développement. Ce facteur sera donc étudié sous les termes "disponibilité sédimentaire". De même, la vie hyporrhéique de la moule perlière est particulièrement long pour un invertébré (plusieurs années), il est donc nécessaire que ces sédiments soient stables afin que les jeunes individus ne soient pas entraînés par le courant à l'occasion d'une crue avec le restant des sédiments. Cette variable retenue sera qualifiée de "stabilité sédimentaire".

Le colmatage sédimentaire se définit comme le dépôt et l'infiltration de sédiments fins sur et dans le lit des cours d'eau, provoquant le remplissage des interstices du substrat et conduisant ainsi à une altération de ses fonctions (Gayraud et al. 2002). En effet, la zone hyporrhéique ou couche de fond du lit du cours est définie comme un écotone entre l'eau de surface et l'eau interstitielle. Cette zone est le siège d'importants processus écologiques et constitue un habitat permanent pour les organismes interstitiels (Boulton et al. 1998). Le colmatage peut donc avoir des effets néfastes sur le fonctionnement des écosystèmes aquatiques. Il est d'ailleurs considéré aujourd'hui comme un problème environnemental majeur à travers le monde (Datry & Descloux 2010). L'apport excessif de sédiments fins dans le lit des cours d'eau est un phénomène désormais largement répandu en France. Leur dépôt et infiltration peuvent remplir les interstices du substrat aussi bien en surface qu'en profondeur, ce qui conduit au colmatage du substrat et à une altération des processus biologiques qui s'y produisent (recyclage du carbone et de l'azote, alimentation et croissance des invertébrés, reproduction de poissons déposant leurs œufs dans le substrat...).

Dans cette présente étude, nous nous sommes appuyés sur les précédents rapports portant sur le dénombrement (Cochet 2009 et Vrignaud 2018). Notre approche a donc été adaptée suivant les effectifs et leurs tendances observés.

1. Matériel et méthodes

1.1. Espèce d'étude

La Moule perlière est un mollusque lamellibranche d'eau douce (Figure 1). Elle possède une coquille carbonatée dont le périostacum est de couleur noire chez l'adulte et brune chez le juvénile (Bensenttiti & Gaudillat 2006). La taille moyenne d'une coquille adulte varie entre 11 et 15 cm de long, pour une largeur de 4 à 5 cm. La coquille est souvent réniforme, fragile et allongée. La Moule perlière possède deux dents cardinales sur la valve gauche et une sur la valve droite. Le caractère permettant de déterminer assurément cette espèce est l'absence de dents latérale (Cochet 2004).



Figure 1. Photographie de Moules perlières adultes (Source : Vincent Prié)

La Moule perlière a une durée de vie d'environ 100 ans en France, mais l'âge maximum observé chez cette espèce est de 217 ans en Suède (Schöne et al. 2004). La maturité sexuelle est atteinte vers l'âge de 15 à 20 ans (Young & Williams 1984). Chez cette espèce, la plupart du temps les deux sexes sont différenciés et aucun dimorphisme sexuel n'est observé. Pourtant, dans certains cas d'isolement prononcé, quelques individus pourraient devenir hermaphrodites (Bauer 1987). Cette stratégie adaptative permettrait d'accroître les chances de reproduction et donc de favoriser le renouvellement des populations.

Son cycle biologique est en outre lié à la présence d'un poisson hôte, Truite fario (*Salmo trutta*) ou Saumon atlantique (*Salmo salar*), sur les branchies duquel la larve mobile se fixe pendant plusieurs semaines, ce qui lui permet de se disséminer et explique la vaste répartition périaltannique d'une espèce par ailleurs immobile (Figure 2).

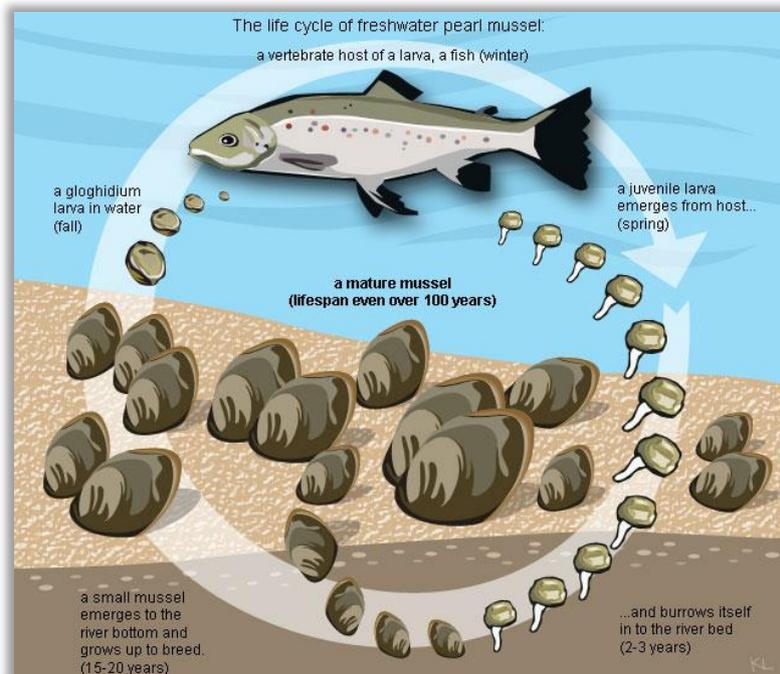


Figure 2. Cycle de vie de la Moule perlière (Source : www.viljakkalanpuolesta.net)

Selon l'UICN, la Mulette perlière est classée en danger (Endangered A1ce+2c) à l'échelle mondiale.

La Mulette perlière est en déclin en Europe, mais sa situation semble stable en Amérique du Nord où elle n'est menacée qu'en marge de son aire de distribution (Bouchet 1990).

En France, la moule perlière était historiquement présente dans la majorité des cours d'eau des massifs anciens. Mais aujourd'hui une réduction d'au moins 50 % de sa population en 10 ans est notée par l'UICN. En Europe Centrale, on estime que 90 % des moules perlières ont disparu au cours du XX^{ème} siècle. Elle aurait disparu de plus de 60 % des cours d'eau français dans lesquels elle était présente au début du XX^{ème} siècle avec des diminutions d'effectifs de plus de 90 % (Gilbert Cochet comm. pers.).

En 2018, on estimait que la population nationale compte de 250 000 – 300 000 individus suite à la découverte de nouvelles stations (ESNOUF, communication personnelle), répartis sur environ 80 rivières (Figure 3). Sur ces dernières, seule une petite dizaine seulement abritent encore des populations fonctionnelles, c'est à dire capables de maintenir voire d'augmenter leurs effectifs, ce qui implique à la fois de la reproduction et du recrutement de jeunes individus.

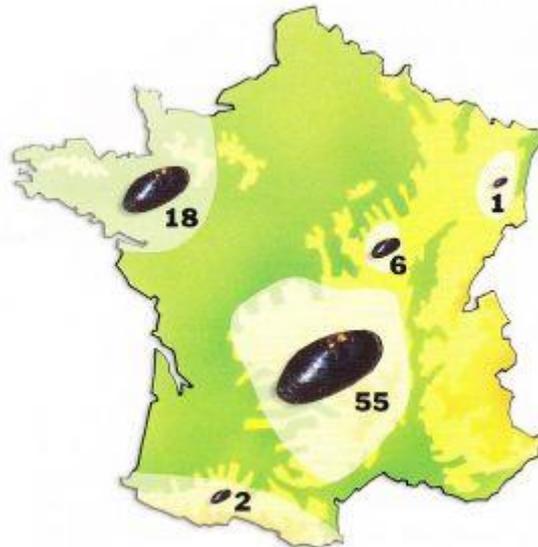


Figure 3. Populations de Moule perlière connues en France (Source : Gilbert Cochet)

En 2018, sur l'Ance du nord et l'Arzon, les effectifs estimés sont respectivement de 3 624 (de 2 922 à 4 669) individus et de 1 632 (de 1 009 à 2 639) individus (Vrignaud 2018). De 1998 à 2003, Cochet (2004) avait alors compté sur l'Ance 6 484 individus. Les effectifs ont donc été divisés au minimum par 1,8, soit une régression d'au minimum 44 % sur environ 18 ans.

Au niveau réglementaire, la Mulette perlière figure aux annexes II et V de la Directive Européenne « Faune-Flore-Habitats ». Elle figure également à l'annexe III de la convention de Berne.

En France, *Margaritifera margaritifera* est protégée au titre de l'article 2 de l'arrêté du 23 avril 2007 fixant les listes des mollusques protégés sur l'ensemble du territoire et les modalités de leur protection.

1.2. Site d'étude

L'étude a été réalisée au sein du site Natura 2000 FR8302040 « Rivières à Moule perlières de l'Ance du nord et de l'Arzon ».

Le site est constitué de deux cours d'eau : l'Ance du nord et l'Arzon (

Carte 1) ainsi que de leurs principaux affluents. Il se situe à une altitude comprise entre 1 350 et 770 m. L'étude inclut des relevés situés en dehors (en aval) du site Natura 2000.



Carte 1. Situation du site Natura 2000 FR8302040

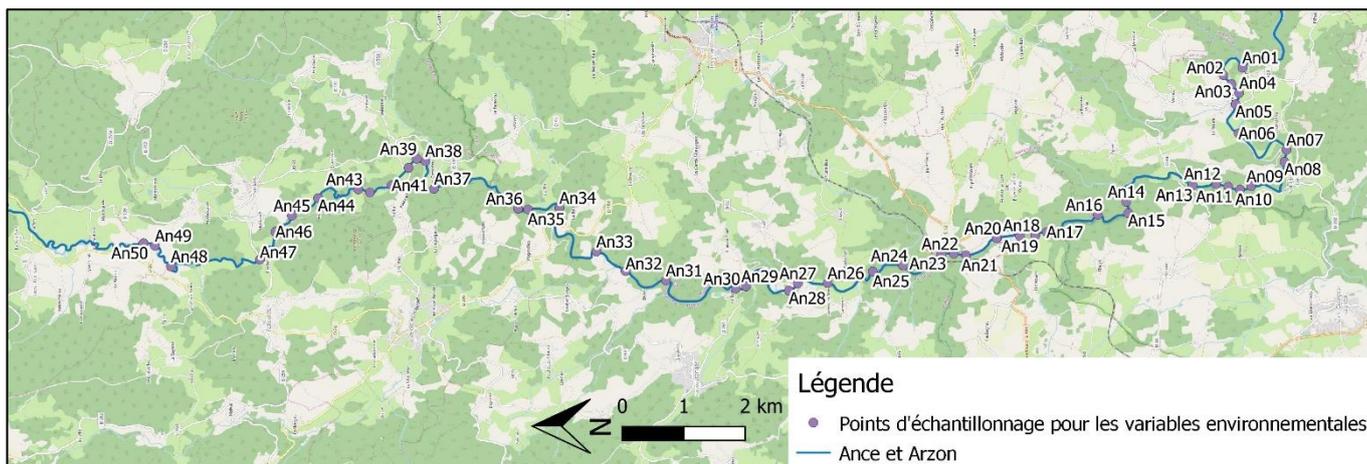
La totalité du bassin versant concerné est un linéaire de cours d’eau avec des surfaces supplémentaires (10 m de part et d’autres) occupant une surface de 397 ha. Si la présence de la Moule perlière a justifié sa désignation, d’autres espèces d’intérêt communautaire y sont également recensées : Chabot (*Cottus gobio*), Lamproie de planer (*Lampetra planeri*) et Loutre d’Europe (*Lutra lutra*).

1.3. Méthodologie générale

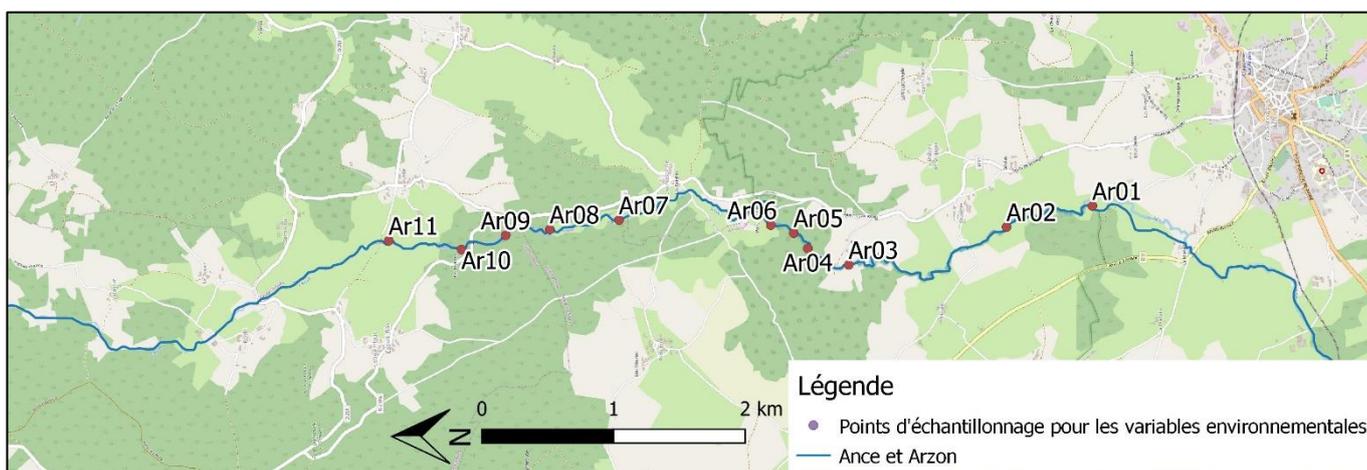
□ Plan d’échantillonnage : répartition des points

La définition des points d’échantillonnage repose sur l’étude menée en 2018 (Vrignaud 2018). Lors de celle-ci, 248 tronçons (45 pour l’Arzon et 203 pour l’Ance) de 20 m de long ont été échantillonnés tous les 200 m de rivière. Pour cette étude, 60 tronçons ont été sélectionnés (49 pour l’Ance et 11 pour l’Arzon ; 41 avec des muettes et 19 sans). Cette sélection repose sur un tirage aléatoire suivant 3 catégories pour l’Ance : maintien des effectifs, régression des effectifs et absence d’individus (en comparant avec les relevés de Cochet, 2004). Ces derniers ont été choisis à

proximité des tronçons comptant une régression ou un maintien. Sur l'Arzon, le tirage aléatoire repose sur deux modalités : présence et absence de mulettes perlières.



Carte 2. Localisation des points de relevés sur l'Ance du nord au sein du site Natura 2000 FR8201768



Carte 3. Localisation des points de relevés sur l'Arzon du nord au sein du site Natura 2000 FR8201768

Dates de relevés

Les relevés ont été effectués de juin à septembre 2019, mais toujours en période d'étiage.

Autres paramètres mesurés

• **Encaissement**

Afin d'apprécier la stabilité / l'instabilité des sédiments, le niveau d'encaissement a été mesuré à partir de la largeur de plein bord divisée par la hauteur moyenne de cinq hauteurs disposées de façon équidistante sur la largeur de plein bord (Figure 4)

Plus l'encaissement est prononcé, plus les sédiments sont instables et moins l'habitat est favorable à la faune benthique telle que la muette perlière.

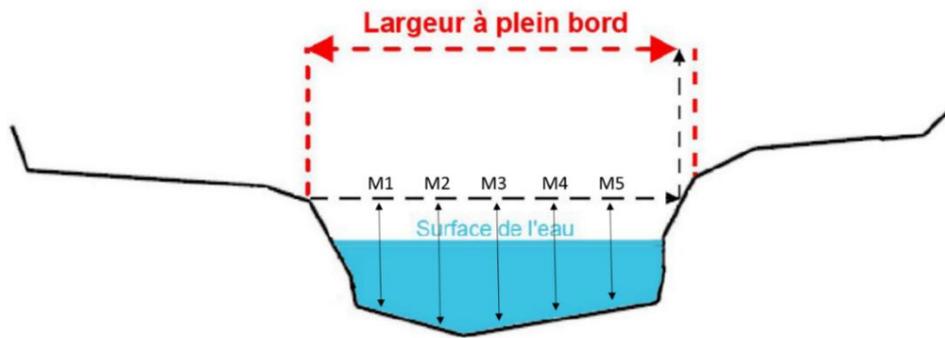


Figure 4. Mesure de l'encaissement (d'après Guide technique CARHYCE 2015)

- **Pente**

La pente a été obtenue à l'aide de la BD TOPO IGN sur les tronçons équivalents.

- **Profil en long**

La proportion des différents faciès d'écoulement définis selon Malavoi & Souchon (2002) a été estimée visuellement sur environ 25 m amont/aval des points de relevé (Figure 5).

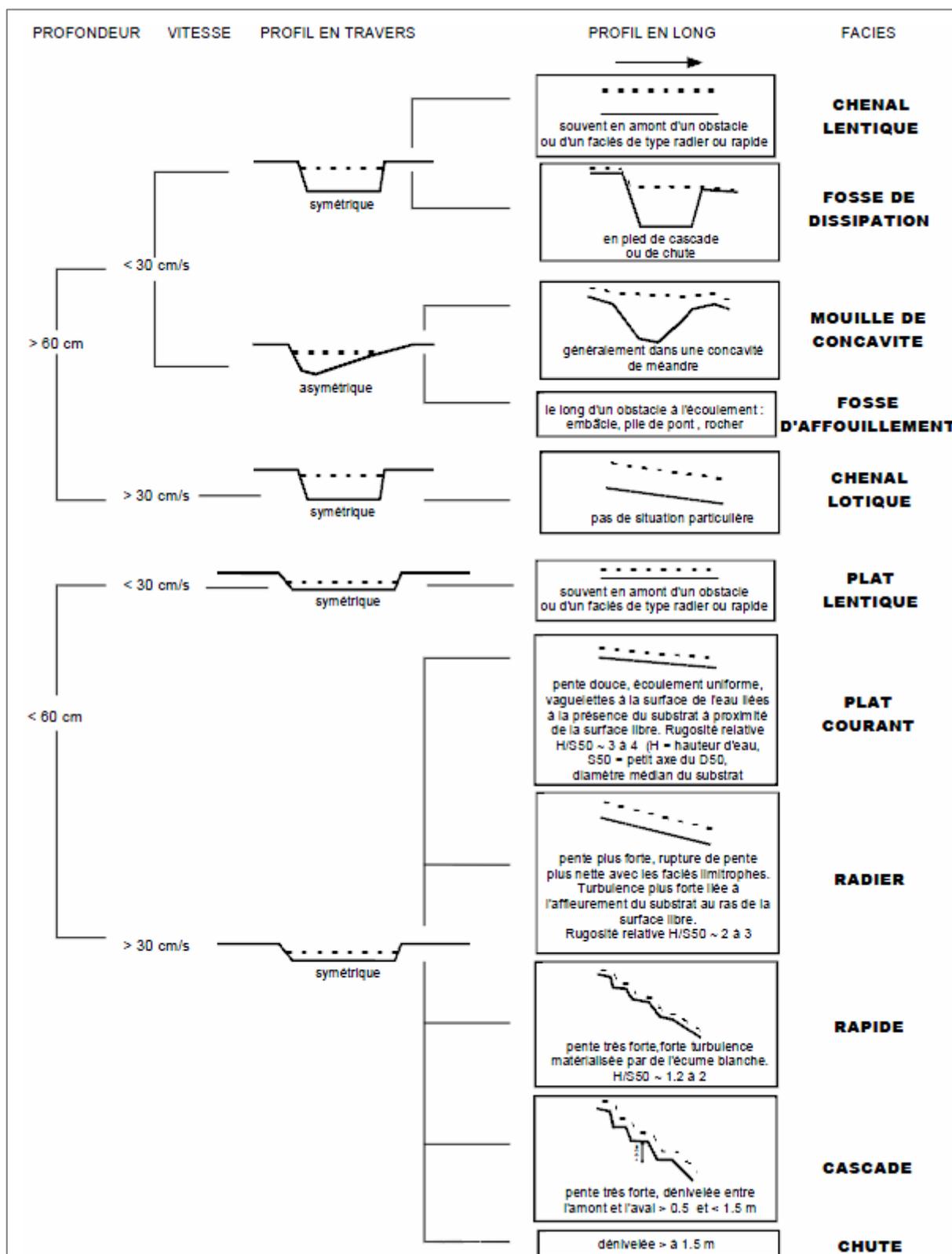


Figure 5. Clé de détermination simplifiée des faciès d'écoulement (Malavoi & Souchon, 2002)

- **Nature du substrat**

Le substrat composant le fond du cours d'eau a été relevé lors de l'étude de 2018 sur les tronçons de 20 m prospectés (Vrignaud 2018). Il est rappelé que la proportion des différents types de substrats (limons, sable, gravier, galets, rochers, Tableau 1) a été estimée visuellement.

Tableau 1. Types de substrat déterminés selon la granulométrie des particules (selon la classification de Wentworth)

Taille des particules (mm)	Type d'élément
> 256	Blocs, rochers
16-256	Galets
2-16	Graviers
0,05-2	Sable
0,002-0,05	Limons, vase

- **Ripisylve**

La structure de la ripisylve a été décrite selon 4 classes sur environ 50 m amont/aval du point de relevé, et pour chaque rive (Figure 6).

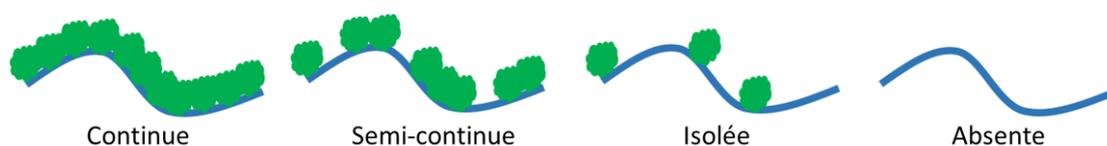


Figure 6. Classes utilisées pour caractériser la ripisylve (code renseigné pour chaque berge)

Pour une exploitation numérique, les classes de ripisylve ont été converties en pourcentage en additionnant les deux rives (50 % chacune ; Tableau 2). L'influence de cette variable sur les quatre critères étudiés a ensuite été analysée. Ces données ont été relevées, mais elles n'ont pas été incluses dans le présent rapport. Elles pourront être mises en perspectives dans une étude ultérieure incluant les aspects cartographiques.

Tableau 2. Conversion numérique selon le type de ripisylve

Ripisylve	% retenu pour une berge
Absente	0
Isolée	33,3
Semi-continue	16,7
Continue	50

□ **Exploitation des résultats**

L'analyse a été effectuée avec différentes approches : de façon générale en présence – absence sur l'ensemble des cours d'eau et sur chacun des cours d'eau et en fonction de la densité estimée (suivant les résultats de Vrignaud 2018) sur l'ensemble des cours d'eau et sur chacun des cours d'eau. En outre, sur l'Ance du nord, grâce aux relevés antérieurs (Cochet 2004) à l'étude de 2018 (Vrignaud 2018), il a été possible de distinguer le maintien, la régression (incluant la disparition) des effectifs et l'absence d'individu depuis longtemps (antérieure à Cochet 2004).

Les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel R (R Core Team 2013). Pour tester l'influence des différents paramètres, nous avons utilisé des modèles linéaires généralisés (GLM). Des modèles quadratiques ont aussi été testés pour des relations paraissant graphiquement non linéaires. Le choix des modèles repose sur le facteur de parcimonie selon le critère d'information d'Akaike (AIC). Le modèle retenu est celui possédant le plus faible AIC en considérant que les modèles avec une différence d'AIC (delta) inférieure à 2 sont semblables (Burnham & Anderson 2002). En cas de différence d'AIC inférieure à 2, le modèle le plus simple (c'est-à-dire présentant le moins de paramètres) a donc été choisi.

Les analyses spatiales ont été réalisées à l'aide du logiciel QGIS.

2. Identification des altérations de l'habitat sédimentaire de la moule perlière

2.1. Disponibilité sédimentaire

Les individus adultes ayant une taille de l'ordre de 8 à 10 cm et possédant un pied musculeux pour s'ancrer dans le substrat, une quantité minimale de sédiments est nécessaire pour que les moules puissent s'ancrer dans celui-ci. Le postulat est que plus les sédiments sont profonds, favorables et plus ils couvrent une surface importante, plus le milieu est favorable pour les moules.

Contrairement au colmatage, il n'existe pas de référentiel permettant de savoir à partir de quelle valeur une population viable peut s'épanouir.

1.1.1 Méthode

Une sonde de 70 cm de long a été insérée dans le sédiment (voir aussi mesure du potentiel redox en 2.2.1). Les profondeurs maximales de sédiment ont été notées pour 20 points de relevés, répartis d'une berge à l'autre du cours d'eau. En cas d'impossibilité d'introduire la sonde à 20 reprises au niveau du point de relevé, en raison du manque de sédiments fins, le nombre de relevés de profondeurs effectivement réalisés est indiqué.

En outre, la proportion de relevés possibles lors de la mesure du redox à 2, 4 et 8 cm a été étudiée.

1.1.2. Résultats

Différents faciès ont été observés et couvrent des surfaces variables suivant les points de relevés (Figure 7). Les plats courants et les rapides sont, de loin, les faciès les plus représentés (en occurrences et en surfaces concernées). À noter que les faciès les plus propices à la présence de la moule perlière sont les plats courants et lenticques, mais qu'elle peut parfois fréquenter des zones de rapides ou de radiers à la faveur d'interstices plus abrités.

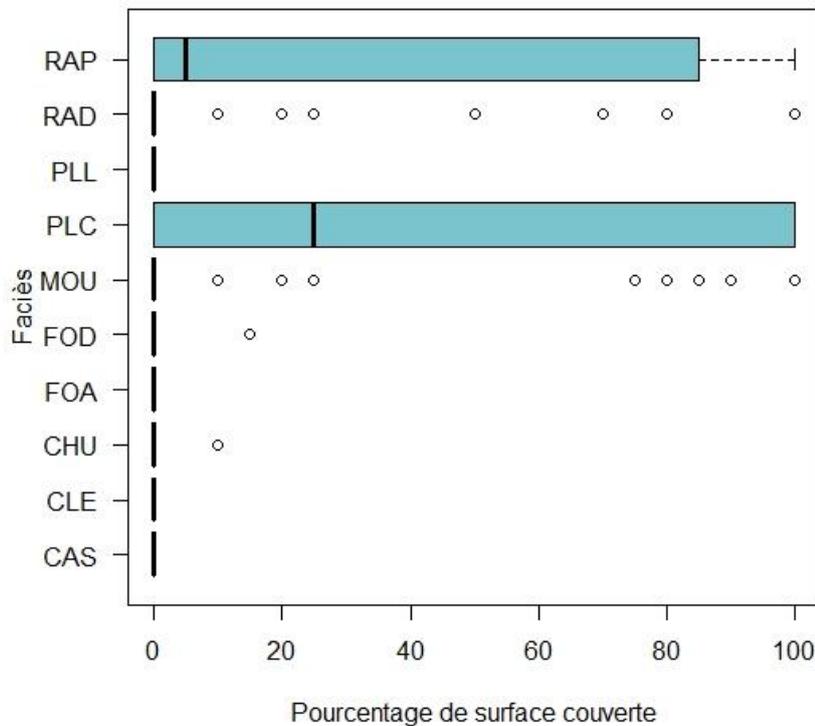


Figure 7. Proportion des faciès sur l'ensemble des points de relevés. CHU : chute ; CAS : cascade ; RAP : rapide ; RAD : radier ; PLC : plat courant ; PLL : plat lenticque ; CLO : chenal lotique ; FOA : fosse d'affouillement ; MOU : mouille de concavité ; FOD : fosse de dissipation ; CLE : chenal lenticque

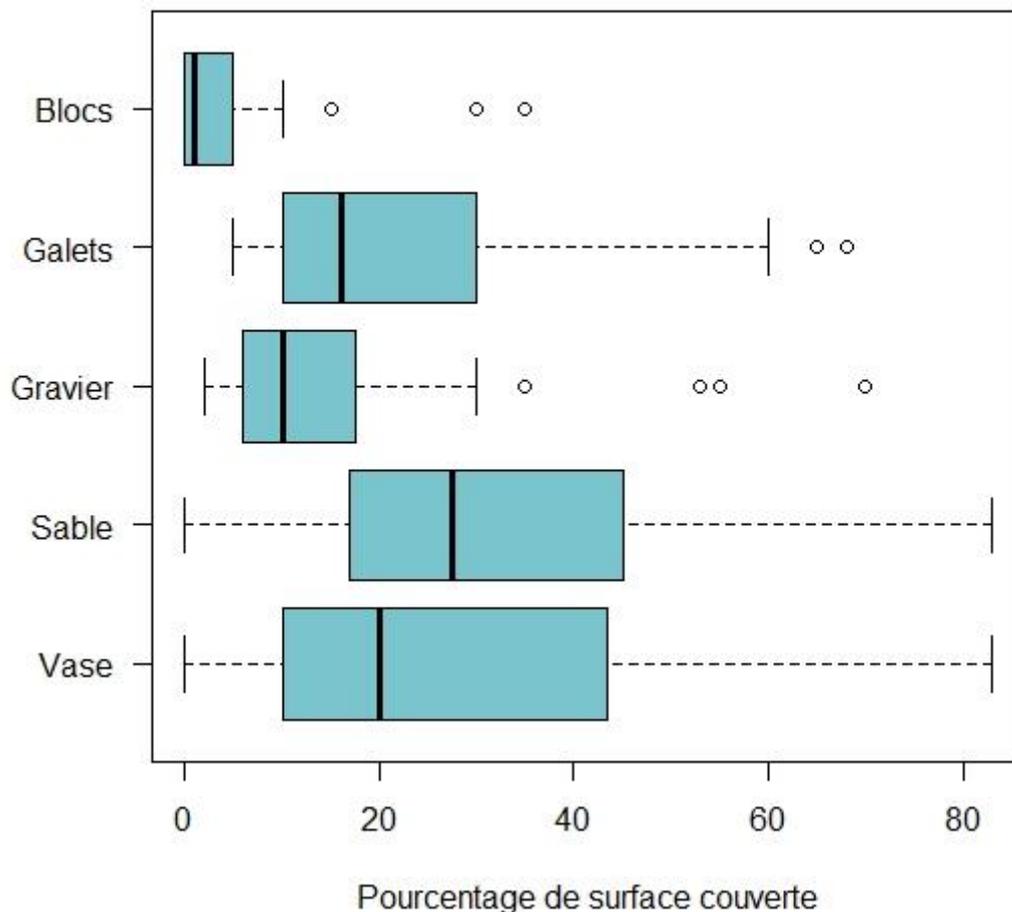


Figure 8. Pourcentage de surface couverte selon la granulométrie

Le sable, la vase puis les galets forment le trio de tête comme nature de substrat composant le fond de la rivière (. La disponibilité sédimentaire diminue fortement selon la profondeur. Ainsi, la profondeur de 4 cm (mesure du potentiel Redox à 2 cm) est accessible dans près de 40 % des relevés, alors que la profondeur de 6 cm n'est accessible que pour 20 % des relevés et seulement environ 5 % pour des profondeurs supérieures à 8 cm (Figure 9). De même, quand on considère la profondeur maximale de sédiments, on note que pour 68 % des relevés, l'épaisseur de sédiments est inférieure à 5 cm, et 85 % inférieure à 10 cm ce qui ne permet théoriquement pas à la Moule perlière de s'implanter durablement, compte-tenu de sa taille adulte.

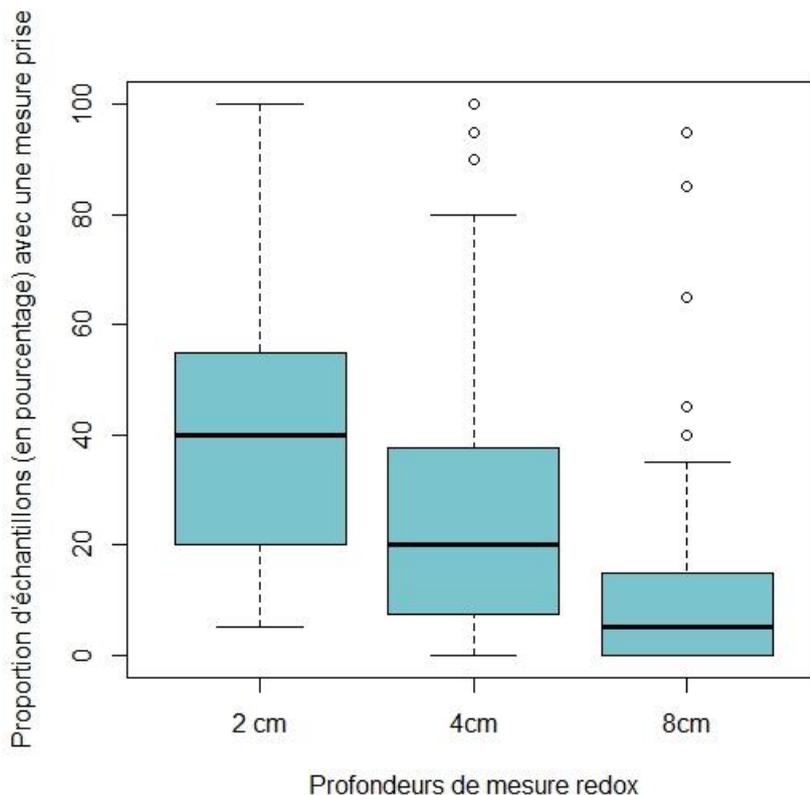


Figure 9. Disponibilité sédimentaire en fonction de la profondeur : pourcentage de relevés réalisés selon la profondeur

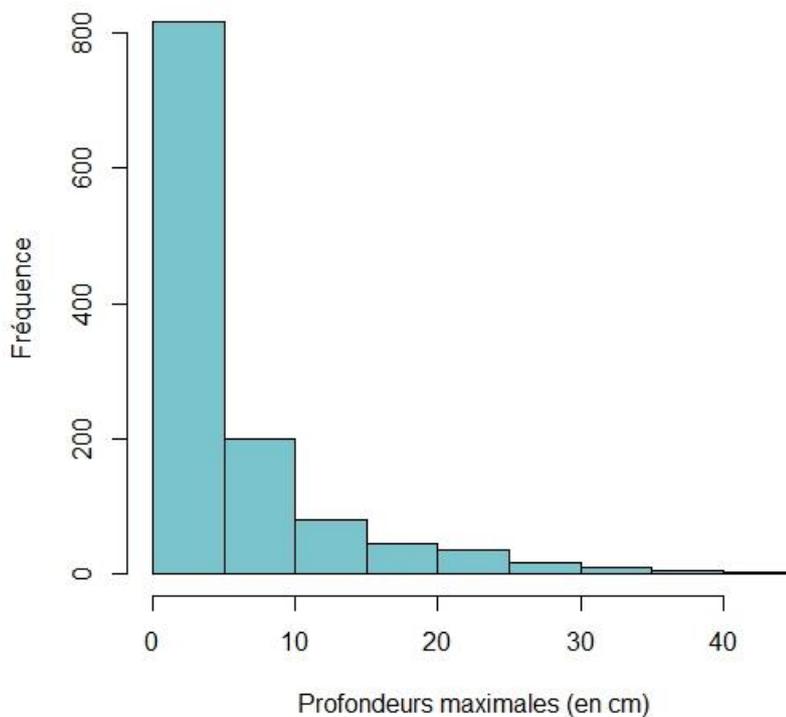


Figure 10. Fréquence des profondeurs maximales des sédiments relevés

Sur l'Ance du nord, en comparant la profondeur maximale des sédiments en fonction du maintien des effectifs, de la régression ou de l'absence, il ressort une tendance non significative (anova, $p < 0,05$) ().

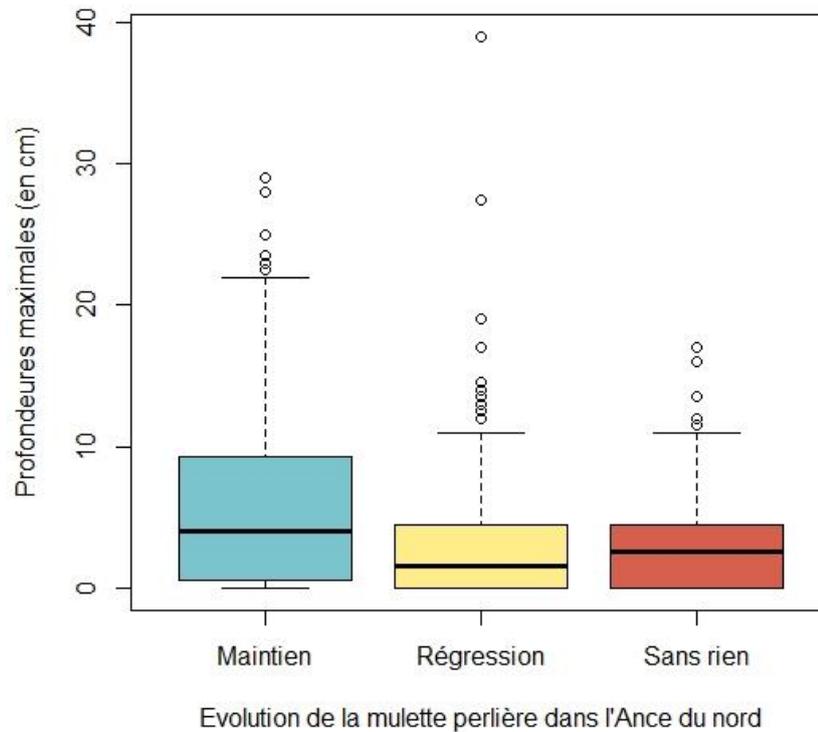


Figure 11. Profondeur maximale des sédiments en fonction des différentes classes d'évolution de la moule perlière dans l'Ance du nord

Cependant, en raisonnant en présence - absence, il ressort un effet significatif (glm ; $p < 0,05$; pourcentage de variance expliquée de 1,61 %) de la profondeur maximale sédimentaire (Figure 9). Ainsi, plus la profondeur est importante, plus la probabilité de présence de la moule perlière est élevée.

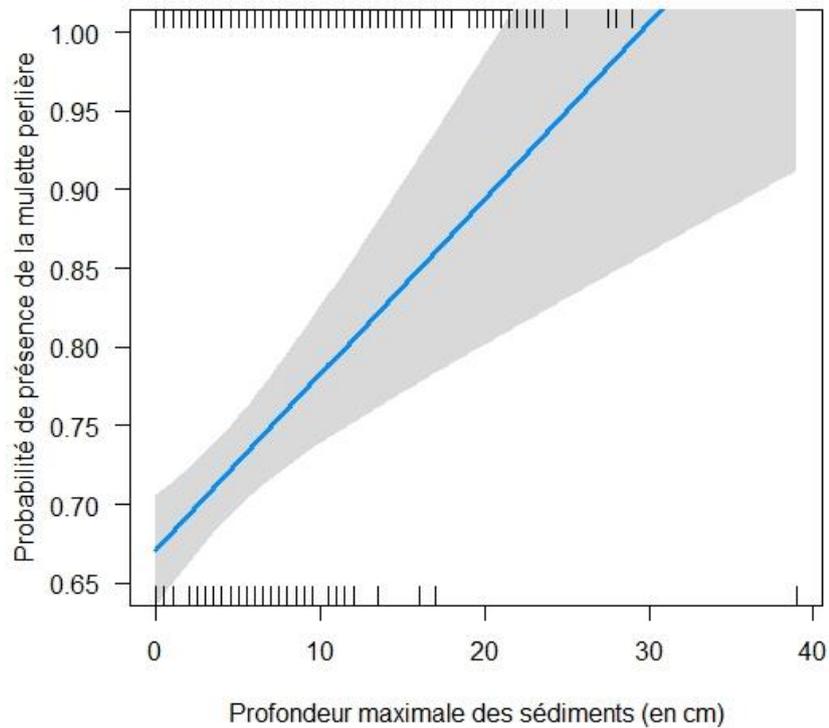


Figure 12. Variation de la probabilité de présence de la moulette perlière sur l'Ance du nord, en fonction de la profondeur maximale des sédiments.

L'exploration des variables potentiellement explicatives sur la profondeur sédimentaire fait ressortir deux causes : la distance depuis l'amont (ayant un effet positif sur l'épaisseur sédimentaire) et la limite du nombre de Reynolds (boundary reynolds). Toutefois, la dernière est la plus parcimonieuse (critère du plus faible AIC). Ainsi plus le boundary Reynolds augmente, moins il y a d'épaisseurs de sédiments (Figure 13).

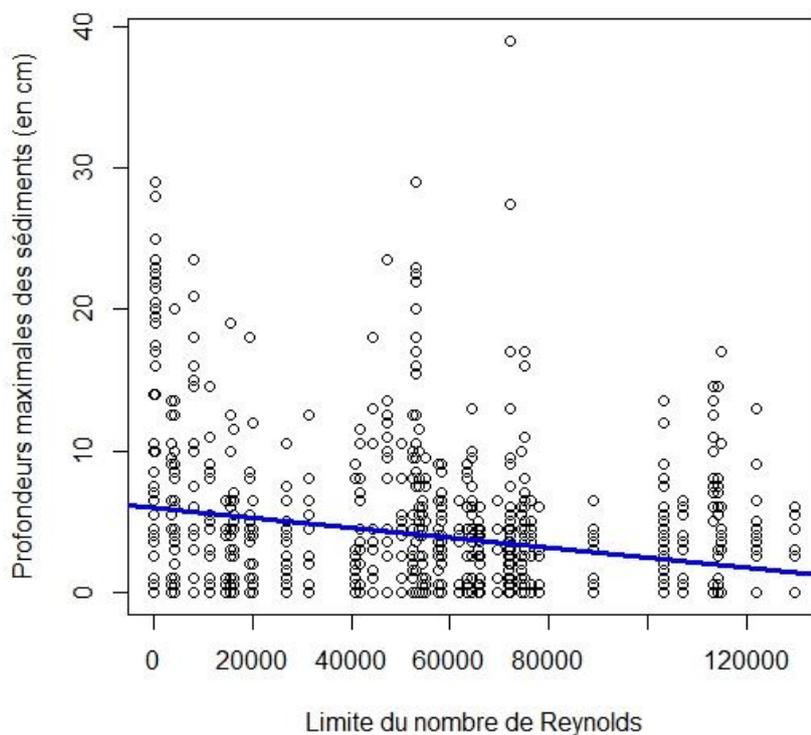


Figure 13. Variation de la profondeur maximale sédimentaire en fonction de la limite du nombre de Reynolds (boundary Reynolds) (Pourcentage de variance expliquée = 5,48 %)

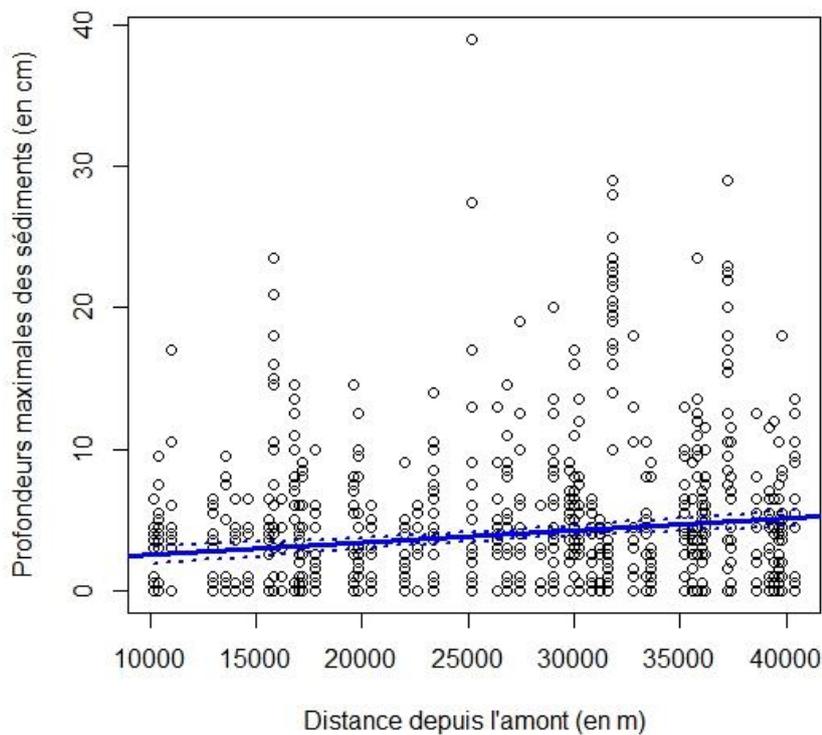


Figure 14. Profondeur maximale des sédiments (en cm) en fonction de la distance depuis l'amont (en m)

1.1.3. Discussion

La proportion de sédiments suffisamment profonds (> 10 cm) est plutôt faible. Elle affecte donc la survie des adultes et est susceptible d'affecter le bon accomplissement du cycle de développement des individus. Cette étude confirme bien l'hypothèse selon laquelle la disponibilité sédimentaire (ici, la profondeur maximale) conditionne le taux de survie des adultes. Le facteur expliquant de façon la plus parcimonieuse la profondeur de ces sédiments étant le nombre de Reynolds, il semblerait que cette non-disposition soit directement liée à un transit sédimentaire élevé. Ce point-là sera approfondi dans la partie dédiée justement à l'instabilité sédimentaire.

2.2. Colmatage sédimentaire

De nombreux auteurs considèrent le colmatage des sédiments comme une cause majeure de dégradation des hydrosystèmes fluviaux à l'échelle mondiale (par exemple Descloux et al. 2013, Mathers et al. 2014). En effet, l'interface eau/sédiment est le lieu d'une activité biologique intense participant activement à l'autoépuration de l'eau (Angelier 2009). De nombreux êtres vivants, dont la mulette perlière, vivent dans cet écotone.

Ce colmatage peut être de différents types : biologique, chimique (Schälchli 1992, Bouwer 2002) et enfin physique.

Selon Bouwer (2002), Le colmatage biologique est dû aux algues et au floque bactérien contenus dans l'eau qui s'accumulent à la surface des sédiments ainsi qu'à la croissance des micro-organismes sur et dans les sédiments qui forment ainsi un biofilm et de la matière organique comblant les interstices (et/ou réduisant leurs tailles). Ce type de colmatage est amplifié par les nutriments.

Suivant ce même auteur, le colmatage chimique peut se produire par la précipitation notamment de Calcium sur ou dans les sédiments. Il peut parfois trouver son origine par l'augmentation du pH liée à l'activité photosynthétique des algues qui diminuent le taux de CO₂ dissous. En outre, les bactéries peuvent aussi produire des gaz (méthane notamment) qui bloquent les pores et s'accumulent sous une couche étanche, créant une barrière supplémentaire à l'infiltration.

Le colmatage physique repose sur l'érosion, l'introduction et l'accumulation des sédiments fins (aussi appelés "fines") dans les hydrosystèmes (Brunke 1999, Mathers et al. 2014).

La généralisation mondiale du colmatage notamment physique est d'origine anthropique (Descloux et al. 2013) et repose sur différents facteurs influençant l'hydromorphologie des rivières : changement de pratiques agricoles, urbanisation, chenalisation et modification d'habitats (Mathers et al. 2014), régulation des débits par des barrages (Mürle et al. 2003, Gartner et al. 2012).

Geist & Auerswald (2007) ont défini les valeurs critiques pour une population fonctionnelle. L'existence de ce référentiel permet donc de raccrocher les mesures de cette présente étude et d'apprécier si ce facteur est un facteur clef dans la régression de l'espèce.

2.2.1. Méthode

□ *Potentiel Redox*

Nous avons utilisé la mesure du potentiel d'oxydoréduction pour caractériser la qualité chimique du milieu hyporhéique du cours d'eau en fonction des exigences écologique des naïades. La mesure du colmatage des substrats a été effectuée en utilisant un redox-mètre. L'électrode de mesure en platine est insérée dans le sédiment aux différentes profondeurs : 2 cm, 4 cm et 8 cm (Figure 15). L'électrode de référence de type Ag/AgCl₂ est positionnée dans l'eau libre. La valeur mesurée est ensuite corrigée selon la température de l'eau (Tableau 3).



Figure 15. Mesure du potentiel redox à différentes profondeurs de sédiment

Tableau 3. Barème de correction du potentiel Redox en fonction de la température

Température (en °C)	Majoration du potentiel Redox (en mV)
0-5	224
5-10	221
10-15	217
15-20	214
20-25	210
25-30	207
30-35	203

L'analyse consiste à mesurer la différence de potentiel redox ou oxydoréduction entre l'eau libre et différentes profondeurs dans les sédiments. Si la mesure dans les sédiments donne une valeur inférieure à 20% de celle dans l'écoulement de surface, on considère alors qu'il y a une moins bonne oxygénation du substrat et donc colmatage (Geist & Auerswald 2007). Le substrat est considéré comme anoxique pour des valeurs de potentiel redox inférieures à 300 mV. Geist & Auerswald (2007) avaient défini des valeurs moyennes (

Tableau 4) pour des populations fonctionnelles et non fonctionnelles illustrées par la Figure 16.

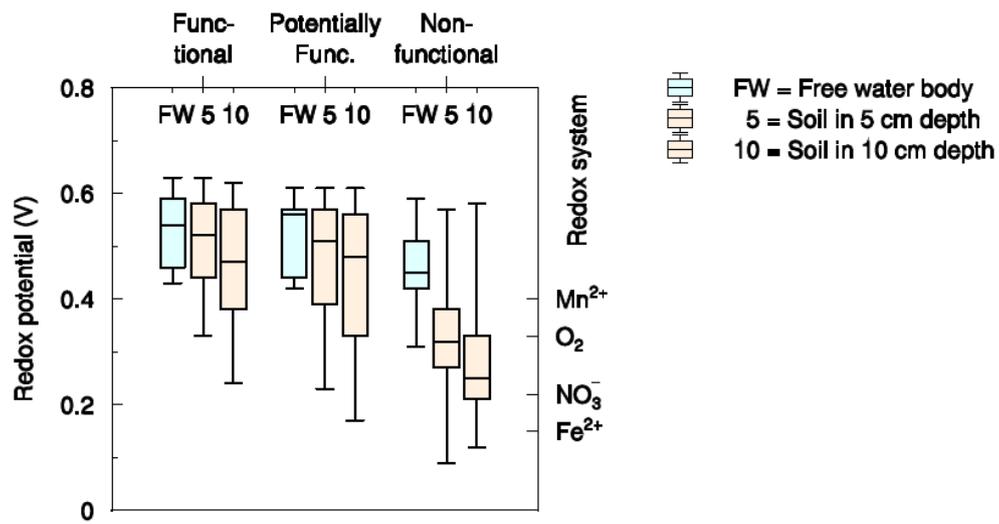


Figure 16. Potentiel redox et fonctionnalité des cours d'eau pour la Moule perlière (d'après Geist & Auerswald 2007)

Tableau 4. Valeur moyenne du potentiel redox (en V) pour des populations fonctionnelles et non fonctionnelles (d'après Geist & Auerswald 2007)

Population	Fonctionnelle	Non fonctionnelle
Colonne d'eau	0,53	0,47
Profondeur de 5 cm	0,51	0,33
Profondeur de 10 cm	0,47	0,27

☐ Méthode d'Archambaud

Le degré de colmatage a également été estimé visuellement d'après la méthode d'Archambaud (2005), qui repose sur la quantité de limons qui sont libérés dans la colonne d'eau lorsque l'on retire un élément plus ou moins enchâssé dans le sédiment (Figure 17). Afin de tester l'efficacité de cette méthode simplifiée, nous avons comparé les résultats obtenus avec les mesures de redox.

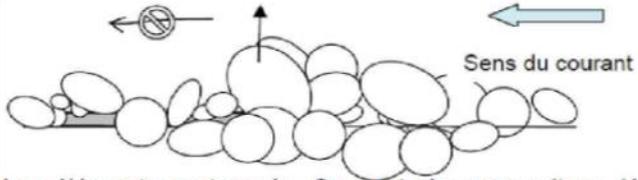
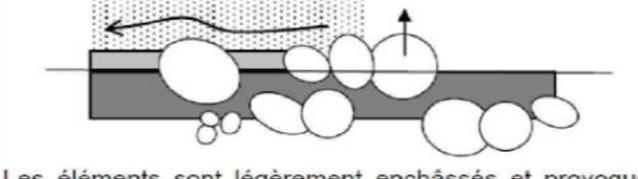
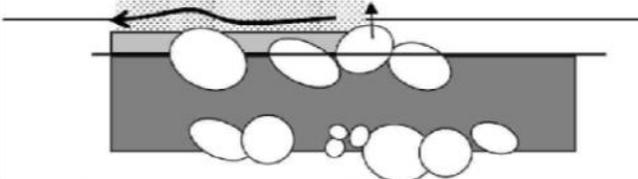
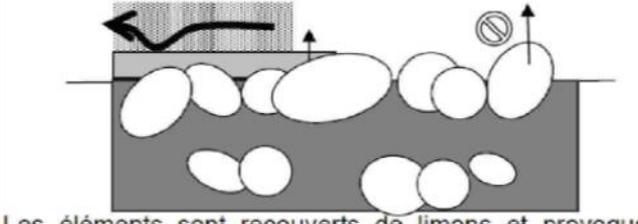
Code	Classes de Colmatage	Représentation du degré de colmatage (lorsque l'on soulève un élément du fond)
1] 0 - 25%]	 <p>Les éléments sont posés. On peut observer soit un dépôt fin de limons peu colmatant (cas de gauche) soit aucun dépôt (cas de droite)</p>
2] 25 - 50%]	 <p>Les éléments sont collés par une sous-couche de limon (avec ou sans limon en dépôt). Le nuage de limon qui se soulève est peu dense.</p>
3] 50 - 75%]	 <p>Les éléments sont légèrement enchâssés et provoquent un nuage de limon assez épais lorsqu'ils se désolidarisent de la sous-couche.</p>
4] 75 - 90%]	 <p>Les éléments sont très enchâssés et provoquent un nuage épais de limons (accentué ou non par un dépôt de limons)</p>
5] 90-100%]	 <p>Les éléments sont recouverts de limons et provoquent un nuage très épais (cas de gauche) ou bien sont entièrement cimentés dans la sous-couche et impossibles à soulever (cas de droite)</p>

Figure 17. Méthode d'évaluation du degré de colmatage et d'enchâssement des matériaux du substrat alluvial (Archambaud et al. 2005)

□ Conductivité

La conductivité est une mesure de la capacité de l'eau à conduire un courant électrique, donc une mesure indirecte de la teneur de l'eau en ions. La conductivité est influencée par divers facteurs naturels et anthropiques : géologie du bassin versant (composition des roches), apports d'eau souterraine, température de l'eau, évaporation, variations de débit, apports d'eau contaminée provenant des activités humaines (salage des routes, agriculture, développement urbain, activités industrielles).

La conductivité a été mesurée à l'aide d'un conductimètre électronique plongé dans la colonne d'eau. Les résultats sont donnés en micro-Siemens par centimètre carré ($\mu\text{S}/\text{cm}^2$). Les valeurs obtenues ont été corrigées selon la température et ramenée à 20°C pour pouvoir être comparées sur les différentes stations. Afin de limiter de l'autocorrélation spatiale, nous avons utilisé la contribution à la conductivité, c'est-à-dire la variation (positive ou négative) de la conductivité entre le point de référence situé en amont et la station située en aval. Pour les affluents, une correction a été faite en fonction de la surface des bassins versants concernés en partant du principe que le débit était proportionnel à la surface de ceux-ci.

□ Proportion de limons

Comme précisé précédemment, nous avons estimé visuellement la proportion des différents types de substrat à partir des éléments fins (limons et vase) aux éléments les plus gros (blocs rocheux). La proportion de limons a été utilisée pour estimer le colmatage en considérant que la quantité de limons visible en surface reflétait l'intensité du colmatage dans les couches superficielles (0-10 cm).

2.2.2. Résultats

□ Intérêt de la méthode d'Archambaud pour le colmatage de surface

L'estimation visuelle du colmatage de surface par la méthode d'Archambaud et al. (2005) est cohérente avec les valeurs maximales de potentiel Redox mesurées à 2 cm, 4 et 8 cm (GLM ; $P < 0,05$; Figure 18).

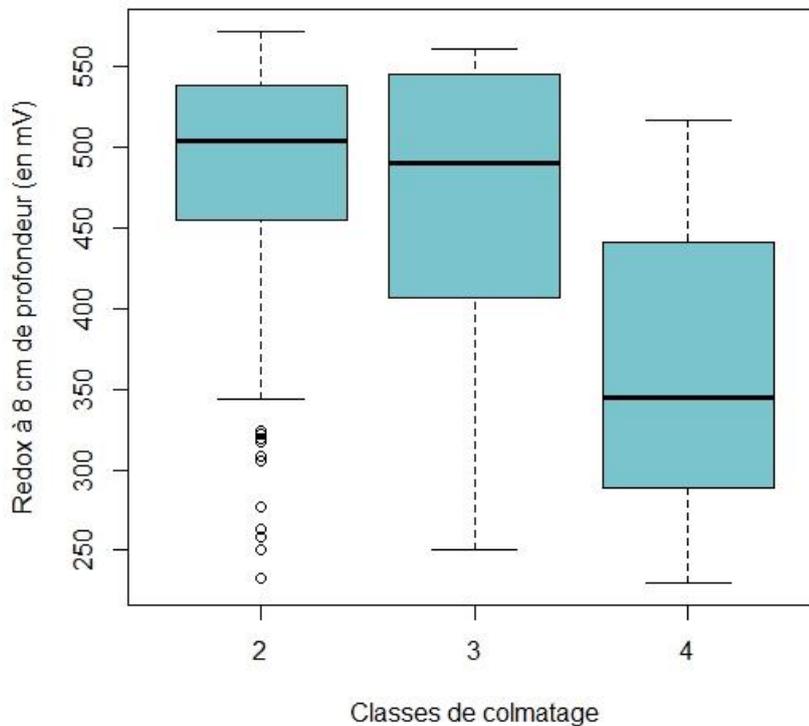


Figure 18. Relation entre le potentiel Redox à 8 cm de profondeur (valeurs maximales) et les classes de colmatage estimées selon Archambaud et al. (2005).

□ *Potentiel Redox et fonctionnalité*

Les résultats obtenus pour chaque station de relevés montrent que le potentiel Redox reste supérieur aux seuils correspondant à des populations fonctionnelles définies par Geist & Auerwald (2007) pour la plupart des stations (Figure 19 ; Figure 20). Toutefois à 8 cm de profondeur, il y a une plus grande proportion de points où le colmatage semble être trop prononcé.

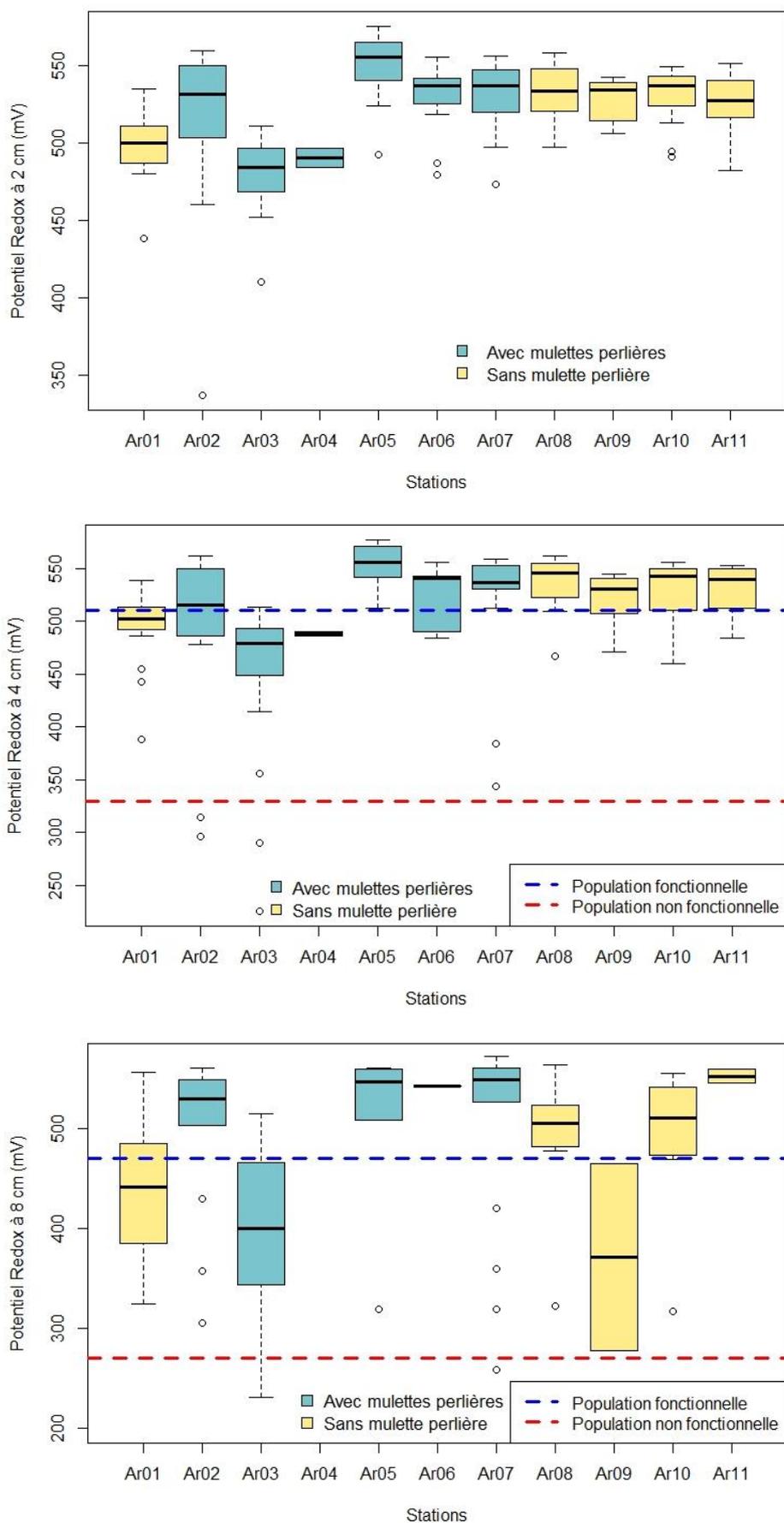


Figure 19. Potentiel Redox à des profondeurs de 2, 4 et 8cm au niveau des différents points de relevé sur l'Arzon. Les lignes pointillées indiquent les seuils de fonctionnalité des populations (d'après Geist & Auerswald, 2007)

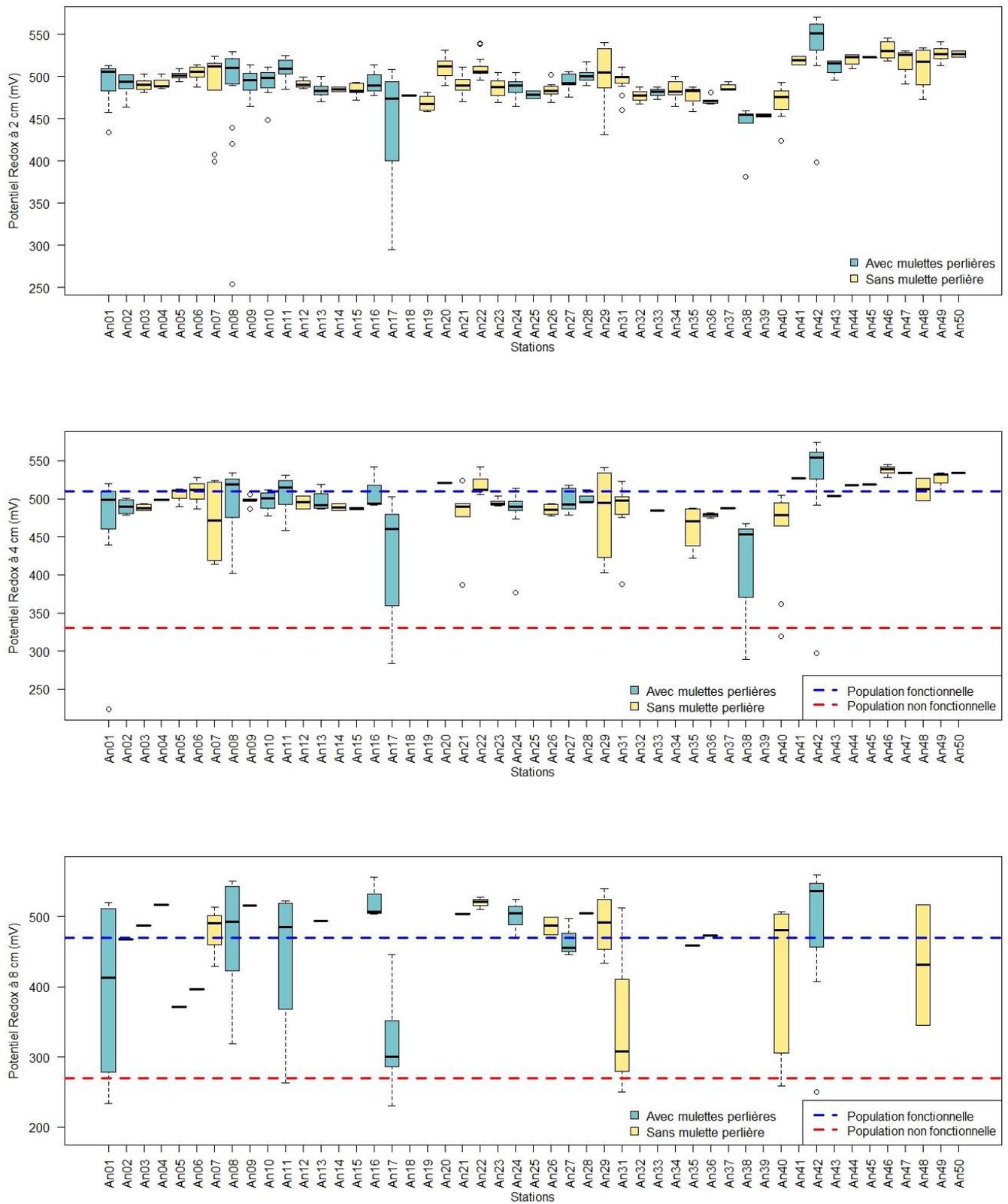


Figure 20 : Potentiel Redox à des profondeurs de 2, 4 et 8cm au niveau des différents points de relevé sur l'Arzon. Les lignes pointillées indiquent les seuils de fonctionnalité des populations (d'après Geist & Auerswald, 2007)

▣ Stratification longitudinale du potentiel Redox

On observe une relation positive significative entre le Redox et la distance depuis l'amont aux profondeurs 2, 4 et 8 cm (GLM ; P < 0,005) (Figure 20). Cependant, le coefficient directeur de la pente est environ deux fois plus important à une profondeur de 8 cm qu'à 2 et 4 cm (Tableau 5).

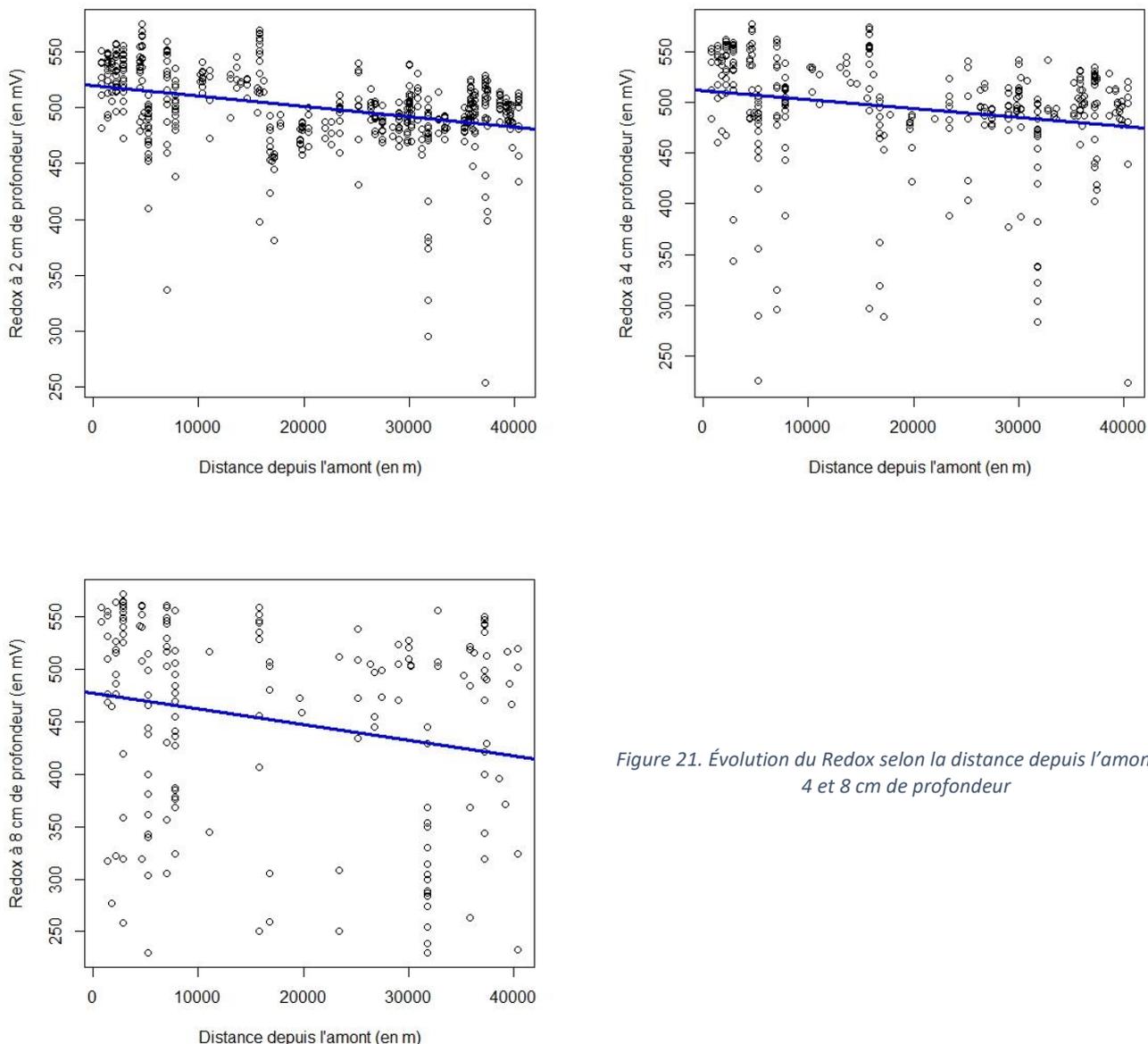


Figure 21. Évolution du Redox selon la distance depuis l'amont à 2, 4 et 8 cm de profondeur

Tableau 5. Résultats des modèles linéaires généralisés des redox à une profondeur de 2, 4 et 8 cm en fonction de la distance depuis l'amont

Variables	Ordonnée à l'origine ± intervalle de confiance	Coefficient directeur de la pente ± intervalle de confiance	Probabilité	Pourcentage de variance expliquée
Redox à 2 cm de profondeur	519,9 ± 2,81	$-9,37 \times 10^{-4} \pm 1,11 \times 10^{-4}$	P < 0,05	12,6 %
Redox à 4 cm de profondeur	511,3 ± 5,32	$-8,76 \times 10^{-4} \pm 2,22 \times 10^{-4}$	P < 0,05	4,55 %
Redox à 8 cm de profondeur	477,1 ± 11,5	$-1,48 \times 10^{-3} \pm 5,12 \times 10^{-4}$	P < 0,05	4,51 %

▣ *Potentiel Redox en fonction du substrat*

Le redox est négativement et significativement influencé par le sable visible en surface, mais seulement à une profondeur de 4 et de 8 cm (glm ; $p < 0,05$; Figure 22). Par ailleurs, on notera que l'effet du sable (coefficient directeur de la pente et pourcentage de variance expliquée) est d'autant plus important que le colmatage est mesuré en profondeur (

Tableau 6). Les autres effets sont moins parcimonieux dans leur catégorie de profondeur. Il est à noter aussi que les modèles additionnels incluant le sable et la vase sont parcimonieux et n'ont pas été retenus.

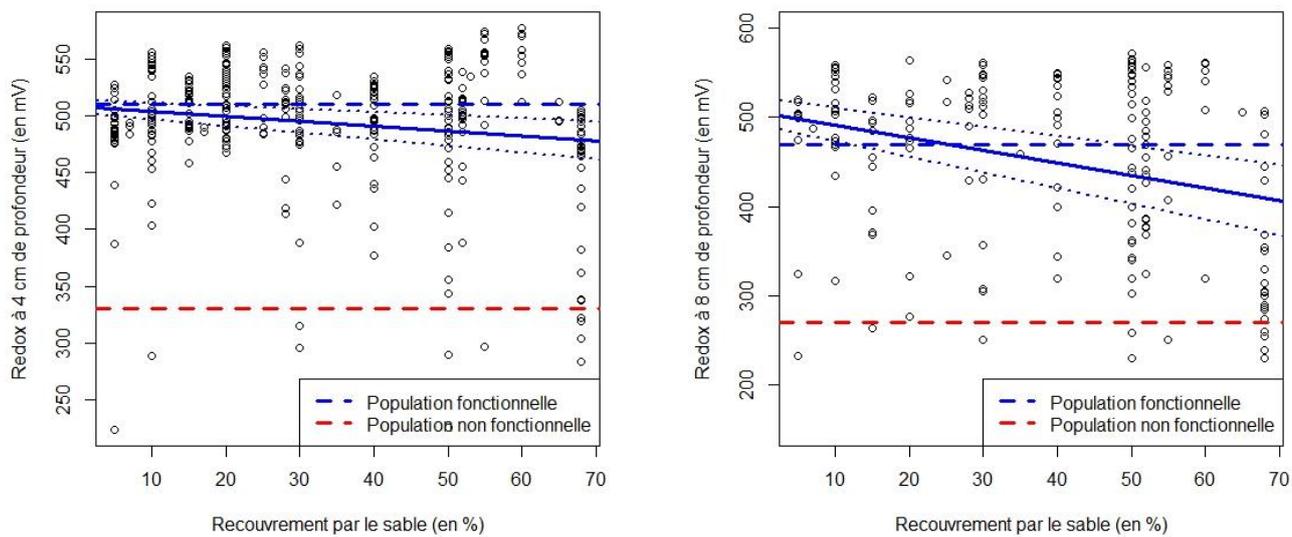


Figure 22. Evolution du potentiel Redox à 4 et 8 cm de profondeur suivant la proportion de sable visible en surface. Les lignes pointillées indiquent les seuils de fonctionnalité des populations (d'après Geist & Auerswald, 2007)

Tableau 6. Caractéristiques des modèles linéaires généralisés des redox aux profondeurs de 2, 4 et 8 cm en fonction du pourcentage de recouvrement de vase et de sable. Les cellules bleuâtres sont les modèles les plus parcimonieux pour une profondeur donnée.

Profondeur de mesure du redox		Vase	Sable
2 cm	Ordonnée à l'origine ± intervalle de confiance	501,24 ± 1,90	501,69 ± 2,82
	Coefficient directeur de la pente ± intervalle de confiance	-0,287 ± 0,216	-0,066 ± 0,083
	Probabilité	0,184	0,431
	AIC	4 949,7	4950,9
	Pourcentage de variance expliquée	0,4 %	0,1 %
4 cm	Ordonnée à l'origine ± intervalle de confiance	498,39 ± 3,85	508,08 ± 5,91
	Coefficient directeur de la pente ± intervalle de confiance	-0,741 ± 0,400	-0,429 ± 0,155
	Probabilité	0,065	0,006
	AIC	3 566,0	3 561,9
	Pourcentage de variance expliquée	1,0 %	2,3 %
8 cm	Ordonnée à l'origine ± intervalle de confiance	471,55 ± 9,80	505,64 ± 15,14
	Coefficient directeur de la pente ± intervalle de confiance	-3,132 ± 1,029	-1,409 ± 0,346
	Probabilité	0,0027	< 0,005
	AIC	2 140,9	2134,0
	Pourcentage de variance expliquée	0,0 %	8,6 %

Ce sable est majoritairement et significativement présent à l'amont (plus qu'à l'aval) (glm ; p < 0,05 ; Figure 23). Il existe cependant, un intervalle de confiance particulièrement grandissant vers l'aval. En outre, les caractéristiques hydromorphologiques ne permettent pas de mieux prédire la surface recouverte de sable.

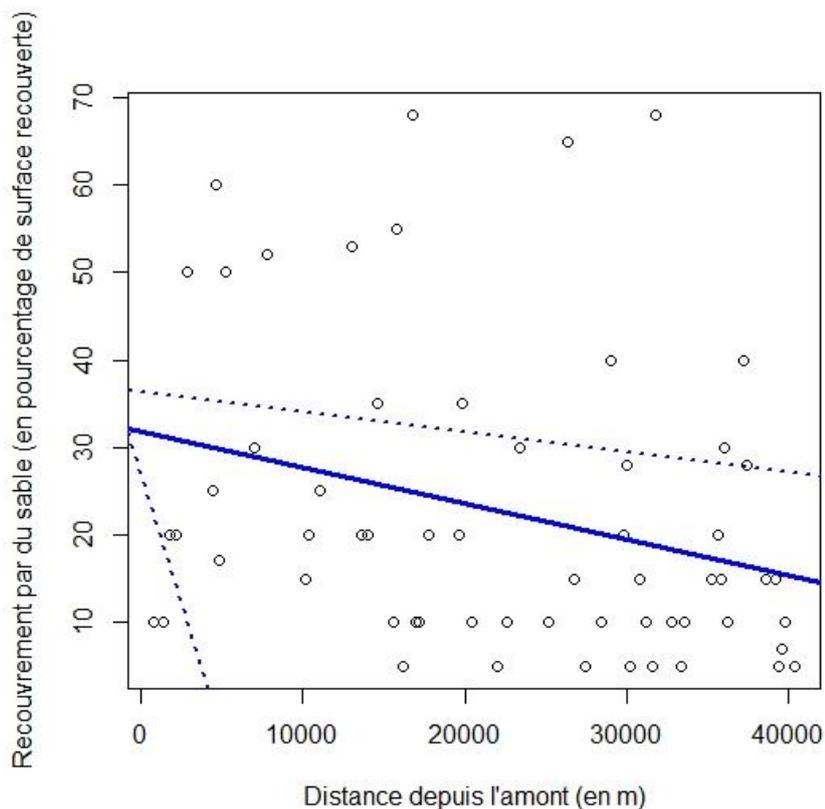


Figure 23. Evolution de la surface couverte en sable (en %) en fonction de la distance depuis l'amont (en m) (glm ; $p < 0,05$: pourcentage de variance expliquée = 8,16 %)

□ *Potentiel Redox en fonction de la conductivité*

Le redox à la profondeur de 4 cm dépend significativement de la conductivité (GLM ; $p = 0,0409$; Figure 24) Cependant, la l'effet de la conductivité est faible (pente faible et pourcentage de variance expliquée de 1,3 %)

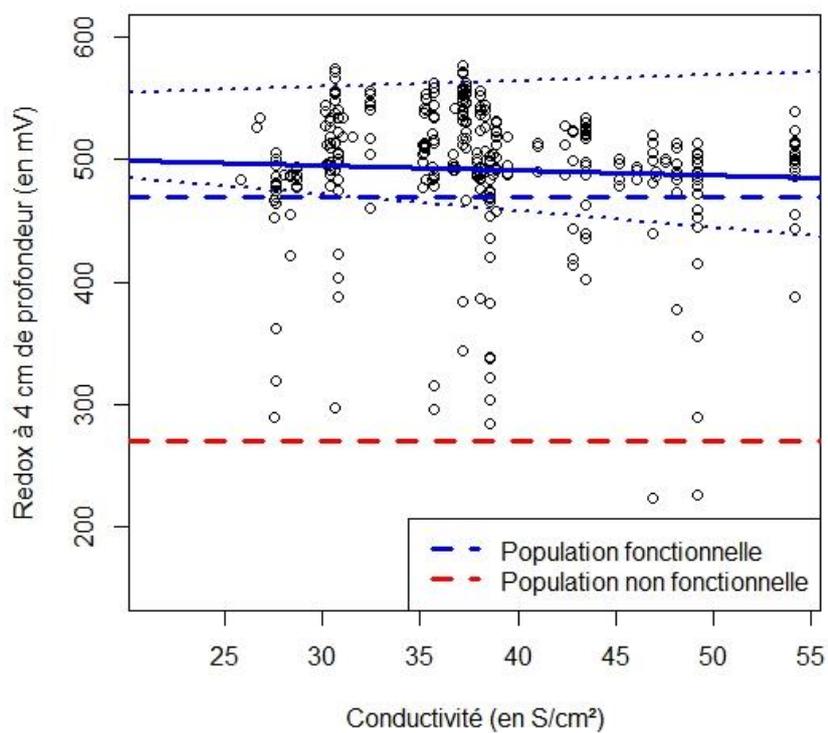


Figure 24. Relation entre la conductivité hydraulique et le redox mesuré à 4 cm de profondeur. La relation n'est pas significative aux profondeurs de 2 et 8 cm.

Tableau 7. Caractéristiques des modèles linéaires généralisés des redox aux profondeurs de 2, 4 et 8 cm en fonction de la conductivité. Les cellules bleuâtres sont les modèles les plus parcimonieux pour une profondeur donnée.

Profondeur de mesure du redox		Conductivité (en S/cm ²)
2 cm	Ordonnée à l'origine ± intervalle de confiance	513,70 ± 8,76
	Coefficient directeur de la pente ± intervalle de confiance	-0,371 ± 0,231
	Probabilité	0,109
	AIC	4 948,9
	Pourcentage de variance expliquée	0,5 %
4 cm	Ordonnée à l'origine ± intervalle de confiance	528,64 ± 17,078
	Coefficient directeur de la pente ± intervalle de confiance	-0,900 ± 0,439
	Probabilité	0,0409
	AIC	3 565,3
	Pourcentage de variance expliquée	1,3 %
8 cm	Ordonnée à l'origine ± intervalle de confiance	519,30 ± 39,56
	Coefficient directeur de la pente ± intervalle de confiance	-1,734 ± 0,986
	Probabilité	0,0805
	AIC	2 146,9
	Pourcentage de variance expliquée	1,7 %

L'exploration de modèles additionnels révèle que l'addition du sable et de la distance depuis l'amont possèdent les effets les plus parcimonieux sur les redox aux profondeurs de 4 et 8 cm. Ainsi, ces modèles expliquent respectivement près de 9 et 15 %.

Tableau 8. Caractéristiques des modèles linéaires généralisés additionnels des redox aux profondeurs à 4 et 8 cm en fonction du pourcentage de recouvrement en sable et de la distance à depuis l'amont

Profondeur de relevé du redox (en cm)	Variabes	Ordonnée à l'origine ± intervalle de confiance	Coefficient directeur de la pente ± intervalle de confiance	Probabilité	Pourcentage de variance expliquée	AIC
4	Recouvrement en sable	534,7 ± 8,0	-0,60 ± 0,15	< 0,005	8,80 %	3 541
	Distance depuis l'amont		-0,011 ± 0,000	< 0,005		
8	Recouvrement en sable	543,5 ± 17,9	-1,57 ± 0,34	< 0,005	14,97 %	2 123
	Distance depuis l'amont		-0,002 ± 0,018	< 0,005		

☐ *Redox et disponibilité sédimentaire*

Les données de l'Ance du nord permettent une exploitation plus poussée. Ainsi, l'exploration des variables explicatives ont permis de faire ressortir l'effet additionnel du redox à la profondeur de 2 cm et la profondeur maximale comme étant les plus parcimonieuses pour expliquer la présence-absence de la mulette perlière.

Le redox à une profondeur de 2 cm possède un effet négatif quant à la présence de la mulette perlière à l'inverse de la profondeur maximale.

Figure 25. Caractéristiques des modèles linéaires généralisés expliquant la présence-absence sur l'Ance du nord en fonction du redox à une profondeur de 2 cm (en mV) et de la profondeur maximale (en cm)

Variabes	Ordonnée à l'origine ± intervalle de confiance	Coefficient directeur de la pente ± intervalle de confiance	Probabilité	Pourcentage de variance expliquée
Redox à 2 cm de profondeur	2,022 ± 0,334	-0,003 ± 0,001	< 0,005	4,00 %
Profondeur maximale (en cm)	0,671 ± 0,018	0,011 ± 0,002	< 0,005	1,61 %
Redox à 2 cm de profondeur + Profondeur maximale (en cm)	1,705 ± 0,339	-0,002 ± 0,001	< 0,005	7,73 %
		0,015 ± 0,004		

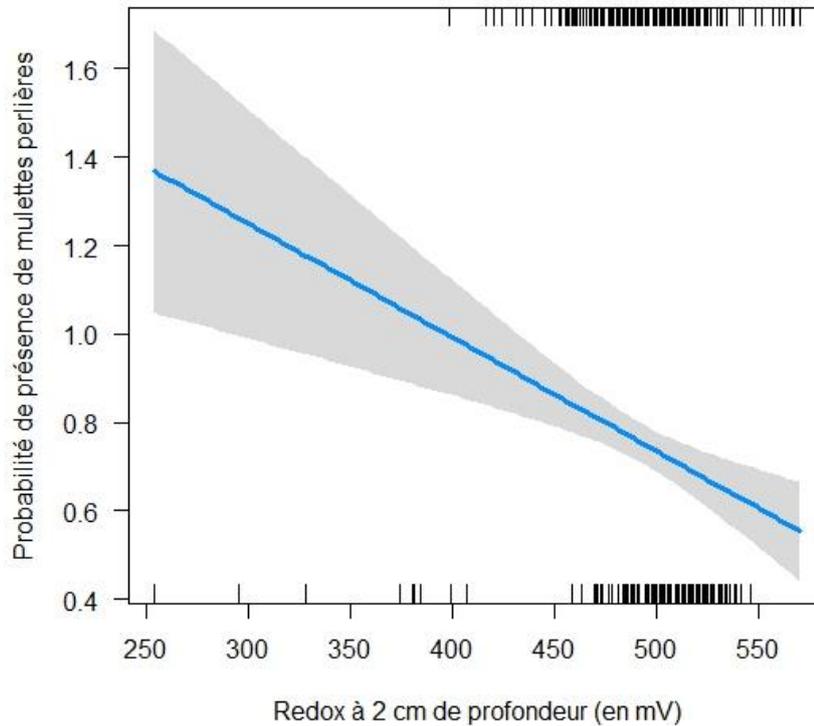


Figure 26. Variation de la probabilité de présence de la moule perlière sur l'Ance du nord, en fonction du redox à 2 cm de profondeur.

2.2.3. Discussion

La significativité entre la méthode d'Archambault (2015) basée sur l'estimation d'un colmatage de surface et le redox à 8 cm de profondeur dans les sédiments, laisse à penser que le colmatage est présent sur toute l'épaisseur sédimentaire. Cet élément porte à croire que le colmatage a pénétré l'ensemble des sédiments et serait donc potentiellement ancien. Il n'est toutefois pas possible d'estimer l'âge ou le début de ce processus.

L'effet du sable étant significatif aux profondeurs de 4 et 8 cm, semble indiquer un cumul d'altération des écoulements cumulé sur la verticale. Il est surprenant que le sable possède un effet plus significatif que la vase. Cette dernière couvre pourtant des surfaces comparables à celles du sable (Figure 8). L'origine de cette situation reste encore à découvrir.

Les variables expliquant le redox à 2 cm sont plus difficiles à appréhender probablement liées au fait que l'épaisseur superficielle des sédiments est amenée à être soumise à des mouvements réguliers. Cette situation est probablement à mettre en lien avec l'effet de ce redox sur la probabilité de présence de la moule perlière. Cette situation n'est probablement pas une causalité, mais plus comme étant l'indicateur de cette instabilité superficielle des sédiments. En outre, l'effet positif de la profondeur maximale sur la présence de la moule permet aux individus un meilleur ancrage venant compenser l'instabilité superficielle.

On notera que la conductivité possède un effet moindre que celui du sable sur le redox (pourcentage de variance expliqué moindre). Cela laisse donc à penser que le colmatage constaté résulte plus d'un apport de fines (vas et sable) dans les cours d'eau que de nutriments. Le colmatage physique serait donc plus important dans les rivières étudiées. Toutefois, des réserves doivent être émises du fait que la mesure de conductivité a été ponctuelle et est susceptible d'opérer de grandes variations. Ces variations sont supposées moindre concernant le redox dans les sédiments.

Tableau 9. Pourcentage de variance du colmatage expliqué par la conductivité et le pourcentage de limon visible en surface selon les modèles linéaires généralisés (GLM)

Profondeur (en cm)	Pourcentage du colmatage expliqué par	
	la conductivité de la colonne d'eau	le pourcentage de sable visible en surface
2	0,5	0,1
4	1,3*	2,3*
8	1,7	8,6*

*résultat significatif au seuil de 5 %

Il est à noter que le colmatage de surface est plus facilement résilient que le colmatage en profondeur. Le premier peut se résoudre par l'effet d'une crue. Pour le second, la soustraction de ces limons présents en profondeur sera plus difficile. La notion de résilience est donc très hypothétique et ce même si les sources de fines venaient à être jugulées. On serait donc plutôt en situation d'hystérésis, ce qui correspond au cas où les perturbations ont cessé, mais le retour à l'état initial reste impossible.

2.3. Stabilité sédimentaire

Les naïades dont fait partie la moule perlière possèdent un pied musculeux qui permet de s'ancrer dans les sédiments. Plus l'individu est grand, plus sa faculté de s'ancrer solidement est importante du fait même qu'il s'accroche plus profondément. Ainsi, la faculté de résistance quant au mouvement des sédiments est graduelle suivant l'âge (donc la taille) des individus.

Une bonne stabilité de sédiments est donc préférable pour une meilleure survie des juvéniles (en particulier). En outre, celle-ci doit être plutôt longue au regard de la biologie de la moule perlière. Il est difficile d'appréhender directement cette stabilité sédimentaire. Il existe différentes méthodes qui reposent toutes sur des méthodes indirectes. Mais, tout comme pour la disponibilité sédimentaire, il n'existe pas de référentiel permettant de savoir si les observations réalisées correspondent ou non aux exigences de l'espèce.

2.3.1. Méthode

La stabilité sédimentaire a été estimée à partir du calcul de débit solide, qui peut être appréhendé de différentes façons (Degoutte 2012). Le calcul repose principalement sur la pente, le débit liquide, le diamètre des particules, la rugosité de ces dernières. De même, plus la pente est importante (cas de la rectification des cours d'eau, ou d'une érosion régressive), plus le débit solide augmente. Cependant, ce raisonnement à une échelle réduite (variables de réponse) mérite de prendre en compte des aspects plus globaux propres au cours d'eau (variables explicatives) comme l'a récapitulé Galay (1983) et qui peuvent notamment influencer le diamètre des particules, le débit liquide...

De plus, le paramètre de Shields critique ("shields factor") et la contrainte de cisaillement aussi appelée contrainte tractrice ("shear stress", θ , Theta) ont été pris en compte pour une meilleure compréhension du débit solide. Ils se calculent de la façon suivante :

$$\theta = t / (p_s - p).g.D$$

avec $t = p.g.R.S$

Où θ est le paramètre de Shields (adimensionnel), t est la contrainte de cisaillement (en Pa), p_s est la densité des sédiments (en kg/m^3), p est la densité de l'eau (soit $1000 kg/m^3$), g est l'accélération de la pesanteur (soit $9,81 m/s^2$), D est la taille des grains (en m), R est le rayon hydraulique (en m) et S , la pente (en %) (Brunke 1999). La valeur critique du paramètre de Shields est la valeur à partir de laquelle le grain commence à bouger. En plus des variables pouvant influencer le paramètre de Shields décrites précédemment (diamètre des sédiments...), on notera le rayon hydraulique. Dans une situation de débit important, l'eau doit normalement sortir de son lit mineur, ce qui se traduit par une crue. Or, suite à une incision, ce même débit reste dans le lit mineur, le rayon hydraulique est proportionnellement plus important. Il en résulte une contrainte tractrice élevée. Celle-ci augmente le charriage voire l'incision surtout si les particules restent fines, jusqu'à l'atteinte d'une situation d'équilibre.

Afin de permettre une comparaison inter-sites, les variables régissant le paramètre de Shields ont été considérées comme constantes à l'exception du rayon hydraulique et de la pente. Selon Degoutte (2012), le paramètre de Shields ne fait pas consensus concernant le seuil critique de déplacement des particules. Il permet néanmoins, dans le cadre de notre étude de pouvoir apprécier de façon relative entre les différents points d'échantillonnage la force motrice exercée par l'écoulement de l'eau sur les sédiments.

Par ailleurs, le régime hydrologique détermine l'énergie potentielle en crue du cours d'eau, c'est-à-dire sa capacité à mobiliser les matériaux du lit. L'énergie potentielle spécifique (EPS) par unité de largeur (w) a donc été mesurée suivant l'équation suivante (Wasson et al. 1998) :

$$EPS = \gamma Q_{pb} S \cdot w^{-1}$$

Avec γ est le poids volumique de l'eau ($\gamma = \rho g$), Q_{pb} est le débit de plein bord, S la pente de la vallée et w , l'unité de largeur (en m). EPS est exprimé en watt.m^{-2}

Le débit de plein bord a été estimé grâce à la formule de Manning-Strickler :

$$Q = K \cdot S \cdot R^{2/3} \cdot i^{1/2}$$

$$\text{avec } Q = S \cdot V$$

Q correspond au débit, S à la section mouillée, V à la vitesse moyenne, R au rayon hydraulique (Section mouillée S / Périmètre mouillé P), i la pente et K , le coefficient de rugosité (ou de Strickler) du lit. Ce dernier a été approché grâce à la formule de Cowan :

$$K = \frac{1}{(n_0 + n_1 + n_2 + n_3 + n_4) m}$$

Avec n_0 suivant les matériaux constitutifs de la berge, n_1 le degré d'irrégularité, n_2 les variations de sections, n_3 la présence d'obstacles, n_4 la végétation et m le méandrement) (suivant Degoutte 2012). Le barème des valeurs suivant Vidal (2005) figure en annexe 4.

En outre, s'appuyant sur Allen et Vaughn 2010, des variables liées au substrat et à l'hydraulique des rivières ont été rajoutées (

Tableau 10) afin de tester davantage de critères.

Tableau 10. Synthèse des différentes variables hydromorphologiques testées

Variables (symbole et unité)	Formule	Description	Source (in Allen et Vaughn 2010)
D (en cm)	$\frac{(D_{16} + D_{50} + D_{84})}{3}$	Moyenne de la taille des particules de la zone étudiée	Folk 1965
Indice de classification (DSD ; Φ converti en cm)	$\frac{(\Phi_{84} - \Phi_{16})}{2}$	Hétérogénéité du substrat	Gordon et al. 2004
Rugosité du lit (k_s , en cm)	$3,5 \times D_{84}$	Variations topographiques du lit de la rivière	Gordon et al. 2004
Nombre de Froude (Fr, sans dimension)	$\sqrt{\frac{U^2}{gd}}$	Ratio de l'inertie des forces gravitationnelles	Statzner et al. 1988
Nombre de Reynolds (Re, sans dimension)	$\frac{Ud}{\nu}$	Ratio de l'inertie des forces de viscosité	Statzner et al. 1988
Limite du nombre de Reynolds (Re*, sans dimension)	$\frac{U_* k_s}{\nu}$	La rugosité du courant à proximité du substrat	Statzner et al. 1988
Vitesse de cisaillement (U_* , cm/s)	$\frac{U}{5,75 \log_{10} \left(\frac{12d}{k_s} \right)}$	Vitesse de friction	Statzner et al. 1988
Importance du cisaillement (τ , dynes/cm ²)	$\rho(U_*^2)$	Force de friction sur le substrat	Statzner et al. 1988
Importance critique du cisaillement (τ_c , dynes/cm ²)	$\theta_c g D_{50} (\rho_s - \rho)$	Importance critique requise pour initier un mouvement d'un grain de taille moyenne par rapport à l'échantillon (D_{50})	Gordon et al. 2004
Importance critique relative (RSS, sans dimension)	$\frac{\tau_c}{\tau}$	Ratio de l'importance critique de cisaillement requise (les valeurs > 1 représente le mouvement du substrat de taille moyenne par rapport à l'échantillon [D_{50}])	Morales et al., 2006

Avec D_x = taille des particules (en cm) pour lesquelles x% de la masse de l'échantillon est moindre (estimation visuelle du recouvrement en fonction du diamètre des particules dans le cas présent), d = profondeur de l'eau (en cm, moyenne en fonction de la hauteur de plein bord ici), Φ = unité de mesure de la taille du substrat ($\Phi = -\log_2 D$ [en mm]), Φ_x = taille des particules (Φ) pour lesquelles x% de la masse de l'échantillon est moindre (estimation visuelle du recouvrement en fonction du diamètre des particules dans le cas présent), U = vitesse moyenne du courant (en cm/s), g = accélération de la gravité (980 cm/s), ν = viscosité cinématique de l'eau (0,01 cm²/s), ρ = densité de l'eau (0,998 g/cm³), ρ_s = densité du substrat (2,65 g/cm³, pris à défaut), θ_c = paramètre de Shields.

2.3.2. Résultats

Sur l'ensemble des variables hydromorphologiques indicatrices de l'instabilité sédimentaires testées, seules la limite du nombre de Reynolds (« boundary Reynolds ») possède un effet significatif sur les densités. Sur l'Arzon, le débit de plein bord est aussi significatif (en plus de la limite du nombre de Reynolds).

Tableau 11. Résumé des tests statistiques* sur les présence-absences, les densités ou les variations de densités de la mulette perlière sur l'Ance et l'Arzon.

Variables	Présence-absence Toutes les rivières (glm binomial)	Présence-absence Ance (glm binomial)	Présence-absence Arzon (anova)	Densité (glm)	Présence-absence pour chacune des rivières (anova)	Variations de densité (anova)
Encaissement	NS	NS	Tendance	NS	NS	NS
Paramètre de Shields critique pour un grain de sable (θ_c)	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Energie Potentielle Spécifique (EPS)	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Débit de plain bord (Q)	NS	NS	Significatif	NS	NS	NS
Moyenne de la taille des particules (D)	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Indice de classification (DSD)	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Rugosité du lit (k_s)	Tendance	NS	NS	NS	NS	Tendance
Nombre de Froude (Fr)	Tendance	NS	NS	NS	NS	NS
Nombre de Reynolds (Re)	NS	NS	Tendance	NS	NS	NS
Limite du nombre de Reynolds (Re^*)	Tendance	Tendance	Significatif	Significatif	NS	Tendance
Vitesse du cisaillement (U_*)	NS	NS	Tendance	NS	NS	NS
Importance du cisaillement (τ)	NS	NS	Tendance	NS	NS	NS
Importance critique du cisaillement (τ_c)	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Importance critique relative (RSS)	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Importance critique du cisaillement pour 50 % des particules sédimentaires (τ_{c50})	NS	NS	NS	NS	NS	Tendance
Importance critique relative	NS	NS	Tendance	NS	NS	NS

pour 50 % des particules sédimentaires (RSS ₅₀)						
	Importance critique du cisaillement pour le sable (τ_{csable})					
	NS	Tendance	NS	NS	NS	NS
Importance critique relative pour le sable (RSS _{sable})						
	NS	NS	Tendance	NS	NS	NS

*la significativité est jugée au seuil de 5 %.

Sur l'Arzon, le débit de plein bord est significativement différent suivant la présence ou l'absence de la moulette perlière. Ainsi, le débit de plein bord est plus important quand la moulette est présente que lorsqu'elle est absente.

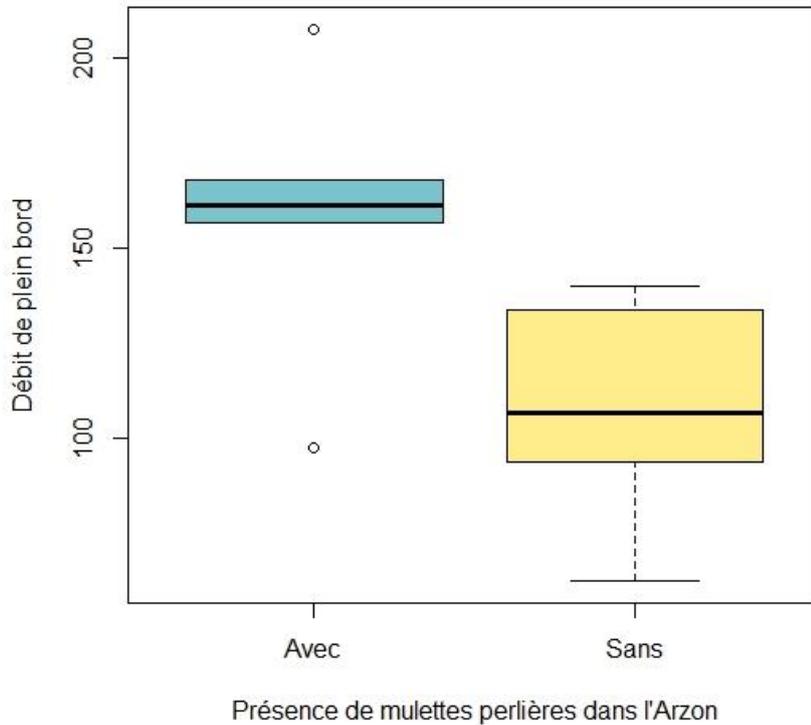


Figure 27. Boîtes à moustaches des débits de plein bord en fonction de la présence de la moulette perlière sur l'Arzon

Le modèle expliquant le mieux et significativement la densité de la moulette perlière est la limite du nombre de Reynolds. Les caractéristiques de ce modèle figurent dans le

Tableau 12.

Tableau 12. Caractéristique du modèle linéaire généralisé régissant de façon significative la densité de mulette perlière sur l’Ance du nord et l’Arzon (effet de la limite du nombre de Reynolds)

Ordonnée à l’origine \pm intervalle de confiance	Coefficient directeur de la pente \pm intervalle de confiance	Probabilité	Pourcentage de variance expliquée
$1,67 \times 10^{-2} \pm 0,42 \times 10^{-2}$	$1,49 \times 10^{-7} \pm 0,66 \times 10^{-8}$	0,027	8,11 %

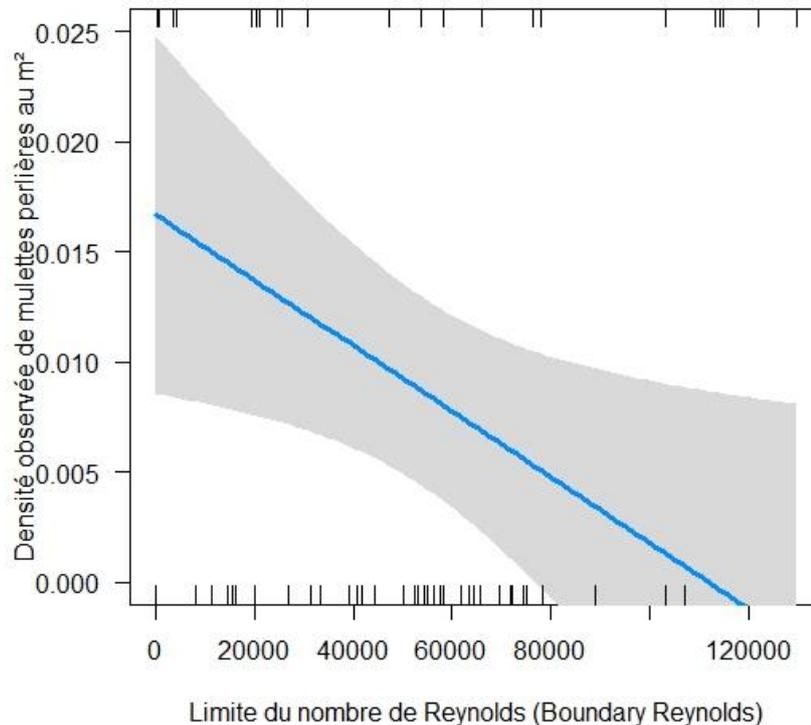


Figure 28. Evolution de la densité de mulettes perlières en fonction de la limite du nombre de Reynolds (« Boundary Reynolds ») (pourcentage de variance expliquée de 8,11 %)

2.3.3. Discussion

De nombreux auteurs (par exemple : Strayer 2007 ; Allen & Vaughn 2010) ont démontré l’effet de l’instabilité sédimentaire sur la répartition des naïades en considérant même qu’elles sont le témoin de « refuges hydrauliques » (Gangloff et Feminella, 2007). Toutefois, jusqu’alors, ce point n’avait jamais été mis à jour pour la mulette perlière. Aussi, ces informations acquises sont donc inédites.

Il existe cependant une certaine disparité entre les cours d’eau. En effet, les conditions stationnelles de l’Arzon diffèrent de l’Ance. Les conditions (pente, relief, nature des sédiments dominants...) expliquent probablement ces disparités. L’effet positif constaté de l’augmentation du débit de plein bord sur la présence de la mulette perlière est surprenant. En effet, le débit de plein bord indique à partir de quel débit il y a inondation. Plus le débit de plein bord est élevé, plus l’énergie exercée par l’eau sur le rayon hydraulique est élevée. Aussi, l’instabilité sédimentaire devrait être accrue. Toutefois, l’estimation du débit de plein bord prend moins en compte la rugosité que le nombre de Reynolds. En outre, l’Arzon ne compte que pour 11 tronçons (contre 49 pour l’Ance). La tendance même significative pèse donc moins sur l’Arzon que sur l’Ance.

La limite du nombre de Reynolds (« Boundary Reynolds ») renseigne sur la rugosité hydrodynamique. Ainsi, si la limite du nombre de Reynolds est faible, le courant est lisse, s’il est élevé, il est turbulent. Il est donc ainsi amené à déplacer les particules de façon de plus en plus intensive que cet indicateur augmente.

L'augmentation de la limite du nombre de Reynolds repose principalement sur l'augmentation de la rugosité du fond de la rivière (via le diamètre des 84 % des particules les plus présentes), et dans une moindre mesure sur l'augmentation de l'encaissement (reflétée par le rayon hydraulique et la profondeur moyenne) (Tableau 13

Tableau 12).

Tableau 13. Part de l'effet des différentes variables expliquant la variation de la limite du nombre de Reynolds

Variable	Probabilité	Signe du coefficient directeur de la pente	Pourcentage de variance expliquée
Diamètre des 84 % des particules les plus présentes	< 0,005	+	25,21%
Rayon hydraulique	< 0,005	+	13,34%
Profondeur moyenne	<0,005	+	13,28%
Pente	> 0,05	+	2,40%
Indice de Cowan	> 0,05	+	1,19%

Les densités les plus élevées de muettes correspondent donc à des zones de dépôts plus que des zones turbulentes où les sédiments sont amenés à bouger trop régulièrement. Ces mêmes zones de dépôts sont logiquement des zones plus calmes et favorables au maintien des adultes (*a minima*). Cependant, ces zones de dépôts sont aussi les zones les plus colmatées. Mais il n'y a pas de corrélation entre le nombre limite de Reynolds et le redox à 2 et 4 cm de profondeur. Par contre, il y a corrélation entre le nombre limite de Reynolds et le redox à 8 cm de profondeur (Tableau 14). Si les turbulences augmentent, alors, le colmatage diminue en profondeur et devient de plus en plus compatibles avec des populations fonctionnelles (Figure 29).

Tableau 14. Caractéristiques des modèles linéaires généralisés expliquant le redox à des profondeurs de 2, 4 et 8 cm (en mV) en fonction de la limite du nombre de Reynolds

Variabes	Ordonnée à l'origine ± intervalle de confiance	Coefficient directeur de la pente ± intervalle de confiance	Probabilité	Pourcentage de variance expliquée
Redox à 2 cm de profondeur	502 ± 3	-0,0000 ± 0,0000	> 0,05	0,16 %
Redox à 4 cm de profondeur	490 ± 5	-0,0001 ± 0,0001	> 0,05	0,36 %
Redox à 8 cm de profondeur	434 ± 11	-0,001 ± 0,000	< 0,05	2,59 %

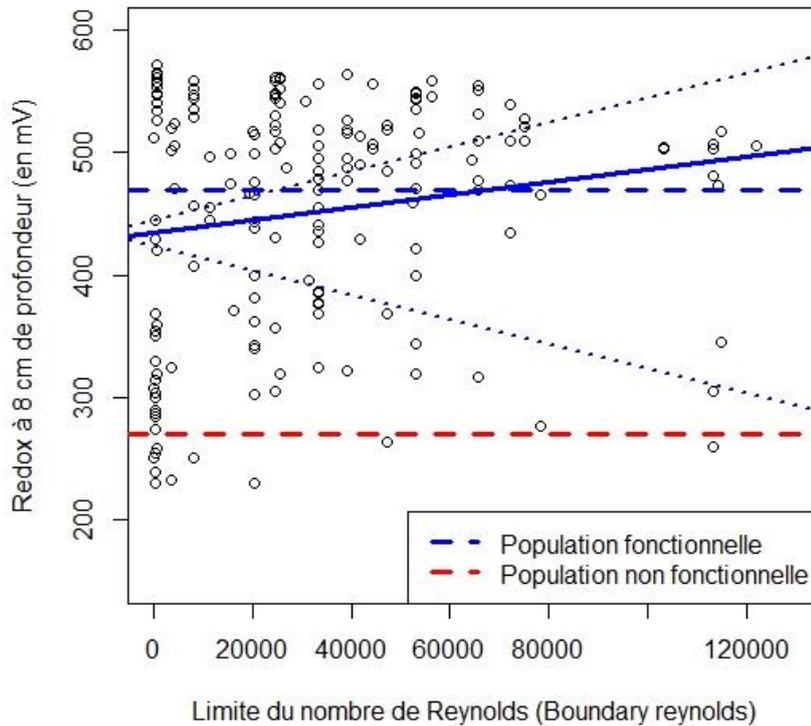


Figure 29. Variation du redox à 8 cm de profondeur en fonction du nombre limite de Reynolds

On peut donc conclure que le nombre de Reynolds affecte les adultes mais que ce critère n'influence pas le colmatage de surface. Il ne semble donc ne pas y avoir d'incompatibilité entre un faible taux de turbulence et les conditions de survie de jeunes (colmatage).

2.4. Conclusion

En conclusion, le niveau de colmatage est certes un peu élevé mais ne semble pas être rédhibitoire quant à la survie des jeunes. Il existe une grande disparité avec des points ayant un colmatage prononcé à l'inverse de certains semblant être compatibles avec la survie des jeunes au regard de ce critère. Ce colmatage semble être plus d'origine physique qu'organique. Mais des réserves doivent être émises à ce sujet étant donné que les relevés de conductivité permettant d'indiquer le niveau d'eutrophisation de la rivière ne reposent que sur une mesure ponctuelle.

En outre, la profondeur maximale affecte réellement la présence d'adultes (et *a priori* celle des jeunes). Aussi, la disponibilité sédimentaire et en particulier profonde permet aux individus (adultes) de s'ancrer. S'il y en a trop peu le risque de déchaussement est prononcé. Par ailleurs, cette disponibilité dépend des turbulences au niveau du fond de la rivière (indiqué par la limite du nombre de Reynolds, « boundary Reynolds »). Quand celles-ci augmentent, la profondeur maximale diminue. Plus qu'une causalité, ceci est davantage une colinéarité car plus le diamètre des sédiments est élevé (et donc les turbulences importantes), moins il y a de probabilité de pénétration de la sonde (qui plus est en profondeur).

Cela pourrait expliquer le lien direct qu'il y a entre la limite du nombre de Reynolds et la probabilité de présence de muettes perlières. A cela s'ajoute la forme transversale de la rivière où un encaissement prononcé affecte la survie des adultes. L'effet des variations des facteurs sur la limite du nombre de Reynolds sont difficiles à appréhender. Mais il ressort qu'il y a un effet amplificateur de l'encaissement sur la rugosité. Ainsi, l'effet de la rugosité dans un contexte de rivière encaissée est beaucoup plus important que lorsque la rivière est peu encaissée. Aussi, l'incision ne laissant que les sédiments les plus grossiers est « doublement » impactant par la diminution de

la disponibilité sédimentaire (profondeur maximale des sédiments moindre) et par leur instabilité accrue (en raison des turbulences provoqués par ces sédiments grossiers).

Par ailleurs, il est rappelé que la mulette perlière est considérée comme un espèce parapluie. Ainsi, sa préservation permet une préservation plus large d'habitats sensibles et particuliers. En préservant la mulette, ce n'est pas seulement cette espèce qui est préservée, mais tout un écosystème et le fonctionnement qui y est associé.

3. Préconisations de gestion

A ce niveau-là de l'étude, quelques préconisations de gestion peuvent être mis en avant. Mais ceux-ci ne peuvent être que limités du fait du peu de recherche des interactions entre les activités / aménagements liés à l'homme et les variables affectant la présence de mulettes identifiées.

La première préconisation est qu'il ne faut en aucun cas prélever des sédiments (y compris du sable). Il subsiste un certain nombre de velléités de riverains pour s'approprier le sable composant les sédiments en vue de l'utiliser comme matériaux de construction comme ont pu le faire leurs aïeux et en jugeant l'augmentation de la teneur en sable comme étant un dysfonctionnement de la rivière. Il est important d'insister auprès de ces riverains sur les tenants et aboutissants de ce genre d'actions.

En outre et de façon large en l'état actuel des connaissances, toute action favorisant l'incision doit être aussi proscrite. De même, il pourrait être judicieux de supprimer tout « point dur » implanté sur les berges qui favorisent une incision ou maintiennent un encaissement prononcé.

Enfin, l'opportunité d'un rehaussement naturel du lit de la rivière par le fait d'y laisser du bois mort est à saisir. Mais des précautions quant aux ouvrages de franchissement des rivières est à prendre en compte.

Enfin, il est rappelé que cette étude n'a permis que d'appréhender les conditions de survie des adultes dans le contexte présent. Elle laisse toutefois présager ce qu'il peut en être pour les jeunes individus.

4. Perspectives de recherche

Au regard de ces premiers résultats inédits, un approfondissement sous différents aspects semble être nécessaire. En effet, il serait pertinent d'identifier localement les facteurs favorisant l'incision. De même, il paraît judicieux d'identifier ceux qui affectent le potentiel de maintien et idéalement de recolonisation. Aussi, les sites situés parmi ou à proximité directe de grosses populations méritent une attention toute particulière sur ce plan.

Ces facteurs peuvent être locaux (échelle du tronçon) ou à des échelles plus larges encore (linéaire de rivière, bassin versant). Une approche différenciée, suivant l'éloignement à la zone d'étude semble être pertinente.

Une réflexion avec relevés d'éléments de compréhension sur l'histoire de l'extraction de sédiments dans les rivières (période, volume, type de substrat) seraient très instructifs.

Enfin, cette étude porte davantage sur la compréhension des facteurs de survie des adultes que sur les conditions de recrutement. Il serait très intéressant d'engager ce même genre d'étude sur un site avec recrutement. Les enseignements seraient ainsi profitables à l'intégrité des sites où l'espèce est encore présente.

Conclusion – résumé

Cette étude portant sur les populations de moules perlières de deux rivières (Ance du nord et Arzon) permet de mieux comprendre les variations de populations constatées depuis une quinzaine d'années et plus généralement de mieux comprendre les facteurs régissant la présence – absence de cette espèce.

Les hypothèses de travail reposent sur trois aspects portant tous sur les sédiments : la disponibilité sédimentaire, le colmatage, et l'instabilité sédimentaire. Le premier constat est que l'augmentation de la profondeur maximale des sédiments favorise les probabilités de présence de moules. Les individus peuvent en effet mieux s'ancrer et faire face à des épisodes d'instabilité sédimentaire à l'occasion de crue.

Le niveau de colmatage actuel, malgré de fortes disparités, ne semble pas être incompatible avec des conditions de recrutement. Mais ce colmatage est principalement lié au sable sans qu'il puisse être fait précisément la part de responsabilité entre le colmatage physique et le colmatage biologique lié à la charge en nutriments. Ce dernier facteur est relevé de façon ponctuelle et ne permet pas d'émettre des certitudes.

Enfin, l'instabilité sédimentaire due aux turbulences de l'eau au niveau des sédiments possède un effet réel sur la probabilité de présence de la moule perlière. Celle-ci résulte principalement de l'augmentation du diamètre des sédiments majoritaires mais aussi de l'encaissement prononcé. Ce dernier facteur, par son accentuation (incision) a probablement favorisé l'augmentation du diamètre des particules sédimentaires en évacuant les plus petites.

A la lumière de ces premiers résultats, des premières préconisations peuvent être faites. Ainsi, toute action favorisant l'incision doit être proscrite. Mais un approfondissement de l'identification des causes locales doit être fait afin d'adapter au mieux et de différencier les préconisations.

Enfin, il est rappelé que cette étude a permis de mieux comprendre les facteurs de survie des adultes, mais pas celui du recrutement. Aussi, une étude similaire sur des rivières avec recrutement serait très riche d'enseignements et permettrait d'avoir des préconisations de gestion plus largement adaptées.

Références bibliographiques

- Allen D. C., Vaughn C. C., 2010. Complex hydraulic and substrate variables limit freshwater mussel species richness and abundance. *Journal of North American Benthological Society* 29(2) : 383-394. DOI : 10.1899/09-024.1
- Angelier E., 2009. Ecologie des eaux courantes. 199 pages. *Tec & Doc*. Paris
- Archambaud G., Giordano L., & Dumont B., 2005 : Description du substrat minéral et du colmatage. Note technique. Cemagref Aix-en-Provence, UR Hydrobiologie.
- Baudoin J.-M., Boutet-Berry L., Cagnant M., Kreutzenberger K., Lamand F., Malavoi J.-R., Marmonier P., Pénil C., Rivière C., Sadot M., Tual M., 2015. CARHYCE : CARactérisation HYDromorphologique des Cours d'Eau Protocole de recueil de données hydromorphologiques à l'échelle de la station sur des cours d'eau prospectables à pied. Version 3.0. 54 p.
- Bauer G., 1987. Reproductive strategy of fresh water pearl mussel. *Journal of Animal Ecology*, 56: 691-704.
- Bensettiti F. & Gaudillat V., 2006. Cahiers d'Habitats tome 7 : Espèces animales. Paris, 352 pp.
- Bilotta G. S., Brazier R. E. & Haygarth P. M., 2007. The impacts of grazing animals on the quality of soils, vegetation, and surface waters in intensively managed grasslands. *Advances in Agronomy*, 94: 237-280.
- Bilotta G. S., Brazier R. E., Haygarth P. M., Macleod C. J. A., Butler P., Granger S., Krueger T., Freer J., & Quinton J., 2008. Rethinking the contribution of drained and undrained grasslands to sediment-related water quality problems. *Journal of Environmental Quality*, 37 (3): 906-914.
- Bouchet P., 1990. La malacofaune française : endémisme, patrimoine naturel et protection. *Revue d'écologie (La Terre et la Vie)*, 45 : 259-288.
- Boulton A.J., Findlay S., Marmonier P., Stanley E.H., & Valett H.M., 1998. The functional significance of the hyporheic zone in streams and river. *Annual review of Ecology and systematics*. 29: 59-81
- Bouwer H., 2002. Artificial recharge of groundwater: hydrogeology and engineering. *Hydrogeology Journal* 10: 121-142.
- Brazier R. E., Bilotta G. S. & Haygarth P. M., 2007. A perspective on the role of lowland, agricultural grasslands in contributing to erosion and water quality problems in the UK. *Earth Surface Processes and Landforms*, 32 (6): 964-967.
- Burnham K. P. & Anderson D. R., 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer-Verlag.
- Brunke M., 1999. Colmation and depth filtration within streambeds: retention of particles in hyporheic interstices. *Internat. Rev. Hydrobiol.* 84 (2): 99-117.
- Buddensiek V., 1995. The culture of juveniles freshwater pearl mussels *Margaritifera margaritifera* L. in cages: a contribution to conservation programmes and the knowledge of habitat requirement. *Biological Conservation* 74 : 33-40.
- Cochet G., 2004. La moule perlière et les nayades de France – histoire d'une sauvegarde. Catiche production. 32 p. Nohanent.
- COCHET G., 2009. La moule perlière dans l'Ance du nord. Rapport pour le Parc naturel régional Livradois-Forez. 33 pages.
- Datry T. & Descloux S., 2010. Mesure du colmatage interstitiel : test d'applicabilité de la méthode de conductivité hydraulique.
- Deasy C., Brazier R. E., Heathwaite A. L. & Hodgkinson R., 2009. Pathways of runoff and sediment transfer in small agricultural catchments. *Hydrological Processes*, 23 (9): 1349-1358.
- Degoutte G., 2012. Diagnostic, aménagement et gestion des rivières. Hydraulique et morphologie fluviales appliquées. 2^{ème} édition. *Tec et Doc*. Lavoisier. Paris.
- Descloux S., Datry T. & Marmonier P., 2013. Benthic and hyporheic invertebrate assemblages along a gradient of increasing streambed colmation by fine sediment. *Aquatic Sciences* 75: 493-507.
- Gangloff M. M., Feminella J. W., 2007. Stream channel geomorphology influences mussel abundance in southern Appalachian streams, U.S.A.. *Freshwater Biology*, 52, 64-74. DOI:10.1111/j.2365-2427.2006.01673.x

- Gartner J. D., Renshaw C. E., Dade W. B. & Magilligan F. J., 2012. Time and depth scales of fine sediment delivery into gravel stream beds: Constraints from fallout radionuclides on fine sediments residence time and delivery. *Geomorphology* 151-152: 39-49.
- Gayraud, S. Herouin, E. Philippe, M., 2002. The clogging of stream beds: a review of mechanisms and consequences on habitats and macroinvertebrate communities. *Bulletin français de la pêche et de la pisciculture*. 365-366 : 339-355
- Gitting, T., D. O'Keefe, F. Gallagher, J. Finn & O'Mahony T., 1998. Longitudinal variation in abundance of a freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* population in relation to riverine habitats. *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy* 98B (3): 171-178.
- Geist, J., M. Porkka & Kuehn R., 2006. The status of host fish populations and fish species richness in European freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) streams. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 16: 251-266.
- Geist, J. & Auerswald K., 2007. Physicochemical stream bed characteristics and recruitment of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*). *Freshwater Biology* 52: 2299-2316.
- Hastie, L. C., M. R. Young, P. J. Boon, P. J. Cosgrove & Henniger B., 2000. Sizes, densities and age structures of Scottish *Margaritifera margaritifera* (L.) populations. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 10: 229-247.
- Hastie, L. C., Cooksley S. L., Scougall F., Young M. R., Boon P. J. & Gaywood M. J., 2004. Applications of extensive survey techniques to describe freshwater Pearl Mussel distribution and macrohabitat in the river Sprey, Scotland. *River Res. Applic.* 20: 1001-1013.
- Haygarth P. M., Bilotta G. S., Bol R., Brazier R. E., Butler P. J., Freer J., Gimbert P. J., Granger S. J., Krueger T., Macleod C. J. A., Naden P., Old G., Quinton J. N., Smith B. & Worsfold P., 2006. Processes affecting transfer of sediment and colloids, with associated phosphorus, from intensively farmed grasslands: an overview of key issues. *Hydrological Processes*, 20: 4407-4413.
- Malavoi J.-R. & Souchon Y., 2002. Description standardisée des principaux faciès d'écoulement observables en rivière : clé de détermination qualitative et mesures physiques. *Bulletin français de la pêche et de la pisciculture*, 365-366: 357-372
- Mathers K.L., Millett J., Robertson A.L., Stubbington R. & Wood P.J., 2014. Faunal response to benthic and hyporheic sedimentation varies with direction of vertical hydrological exchange. *Freshwater Biology* 59: 2278-2289.
- Mürle U., Ortlepp J. & Zahner M., 2003. Effects of experimental flooding on riverine morphology, structure and riparian vegetation: The River Spöl, Swiss National Park. *Aquatic Sciences* 65: 191-198.
- Pella H., Chandresis A. & Wasson J.-G., 2004. Constitution d'un système d'information à référence spatiale dans le contexte de la Directive cadre européenne sur l'eau. *Ingénieries*, 40: 11-20.
- R Core Team 2013. R: a language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria.
- Schälchli U., 1992. The clogging of coarse gravel rivers beds by fine sediment. *Hydrobiologia* 235-236: 189-197.
- Schöne, B.-R., Dunca E., Mutvei H., Norlund U., 2004. A 217-year record of summer air temperature reconstructed from freshwater pearl mussels (*M. margaritifera*, Sweden). *Quaternary Science Reviews*, 23 (18-19): 1803-1816.
- Vidal J.-P., 2005. Assistance au calage de modèles numérique en hydraulique fluviale – Apports de l'intelligence artificielle. Thèse de doctorat. Cemagref. 203 pages + annexes.
- Vrignaud S., 2016. Les espèces face à l'instabilité des hydrosystèmes fluviaux : le cas de la moule épaisse *Unio crassus* Philipsson, 1788 (Mollusca : Bivalvia : Unionida). Mémoire de diplôme de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, 134 pages + annexes.
- Wahlström K., 2006. Sediment Requirements for Freshwater Pearl Mussel (*Margaritifera margaritifera*) Recruitment. Biology. Karlstad, Karlstads universitet: 17 pp.

- Wasson J.-G., Malavoi J.-R., Maridet L., Souchon Y., Paulin L., 1998. Impacts écologiques de la chenalisation des rivières. Cemagref éditions. Paris.
- Wasson J.-B., Villeneuve B., Iital A., Murray-Bligh J., Dobiasova M., Bacikova S., Timm H., Pella H., Mengin N., Chandesris A., 2010. Large scale relationships between basin and riparian land cover and the ecological status of European rivers. *Freshwater Biology*, 55: 1465-1482.
- Young, M., & Williams J., 1984. The reproductive biology of freshwater pearl mussel : *Margaritifera margaritifera* (Linn) in Scotland I. Field studies. *Archive für hydrobiologie*, 99: 405-422.

Annexe 1. Fiche de relevé utilisée pour la caractérisation de l'habitat de la Moule perlière

Fiche relevés habitats Mulette

Date		Observateur		N° Pt GPS	
Heure		N° relevé		N° photo	

Encaissement					
LPB (cm)	H1	H2	H3	H4	H5

Eau / Sédiment					
Conduc		Temp		redox	

Redox																				
2 cm	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
4 cm	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
8 cm	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
P max																				

Remarques :	<table border="1" style="width: 100%; border-collapse: collapse; margin-bottom: 10px;"> <thead> <tr> <th colspan="5" style="text-align: center;">Colmatage</th> </tr> <tr> <th style="width: 20%;">1</th> <th style="width: 20%;">2</th> <th style="width: 20%;">3</th> <th style="width: 20%;">4</th> <th style="width: 20%;">5</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td> </td> <td> </td> <td> </td> <td> </td> <td> </td> </tr> </tbody> </table> <table border="1" style="width: 100%; border-collapse: collapse;"> <thead> <tr> <th colspan="7" style="text-align: center;">Ripisylve</th> </tr> <tr> <th style="width: 10%;"></th> <th style="width: 15%;">ABS</th> <th style="width: 15%;">ISO</th> <th style="width: 15%;">ESP</th> <th style="width: 15%;">BOS</th> <th style="width: 15%;">SEMC</th> <th style="width: 15%;">CONT</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td>G</td> <td> </td> <td> </td> <td> </td> <td> </td> <td> </td> <td> </td> </tr> <tr> <td>D</td> <td> </td> <td> </td> <td> </td> <td> </td> <td> </td> <td> </td> </tr> </tbody> </table>	Colmatage					1	2	3	4	5						Ripisylve								ABS	ISO	ESP	BOS	SEMC	CONT	G							D						
Colmatage																																												
1	2	3	4	5																																								
Ripisylve																																												
	ABS	ISO	ESP	BOS	SEMC	CONT																																						
G																																												
D																																												

Annexe 2. Méthode de calcul de l'indice de Cowan (d'après Vidal 2005)

Table des valeurs de la formule de Cowan : $K = \frac{1}{(n_0 + n_1 + n_2 + n_3 + n_4) m}$

Valeurs de base du coefficient n_0 de Manning, d'après Benson et Dalrymple (in Vidal 2005)

Matériau	Taille (en mm)	n_0	
		Min	Max
Béton		0,012	0,018
Terre		0,025	0,032
Sable	1-2	0,026	0,035
Graviers	2-64	0,028	0,035
Galets	64-256	0,030	0,050
Blocs rocheux	>256	0,040	0,070

Table de valeurs pour le coefficient n_1

Degré d'irrégularité	n_1		Descriptif
	Min	Max	
Parois lisses	0,000		Comparable au canal le plus lisse possible pour un matériau du lit donné
Irrégularités légères	0,001	0,005	Comparable à des canaux dragués soigneusement, dans un bon état mais avec des berges légèrement érodées ou affouillées
Irrégularités modérée	0,006	0,010	Comparable à des canaux dragués à la rugosité modérée à conséquente et aux berges modérément dégradées ou érodées
Irrégularité importantes	0,011	0,020	Berges de cours d'eau naturels éboulées ou sérieusement dégradées ; parois sérieusement érodées ou éboulées de canaux de navigation ou de drainage ; surface irrégulière et non profilée de canaux creusés dans le rocher

Table de valeurs pour le coefficient n_2

Variation de la section	n_2		Descriptif
	Min	Max	
Progressive	0,000		La taille et la forme de la section en travers changent progressivement
Alternant occasionnellement	0,001	0,005	Grandes sections et sections réduites alternent parfois, ou bien le courant principal se déplace d'une rive à l'autre en raison des changements de la forme de la section en travers

Alternant fréquemment	0,010	0,015	Grandes sections et sections réduites alternent fréquemment, ou bien le courant principal se déplace d'une rive à l'autre en raison des changements de forme de la section en travers
-----------------------	-------	-------	---

Table de valeurs pour le coefficient n_3

Effets des obstructions	n_3		Descriptif
	Min	Max	
Négligeable	0,000	0,004	Quelques obstacles épars, incluant dépôts de débris, souches, racines apparentes, branchages, piles ou rochers isolés, occupant moins de 5 % de la section mouillée
Faible	0,005	0,015	Les obstacles occupent moins de 15 % de la section mouillée, et l'espacement entre ceux-ci est tel que la sphère d'influence autour de l'un d'entre eux ne s'étend pas jusqu'à celle de l'obstacle suivant. De plus petits ajustements sont utilisés pour les objets arrondis et lisses que pour des objets anguleux
Sensible	0,020	0,030	Les obstacles occupent de 15 à 50 % de la section mouillée, ou bien l'espace entre ceux-ci est assez réduit pour provoquer le cumul des effets dus à différents obstacles, obstruant ainsi une partie équivalente de la section mouillée
Très marqué	0,040	0,050	Les obstacles occupent plus de la moitié de la section mouillée, ou bien l'espace entre eux est assez réduit pour générer de la turbulence dans la quasi-totalité de la section

Table de valeurs pour le coefficient n_4

Quantité de végétation	n_4		Descriptif
	Min	Max	
Négligeable	0,000		N'imprte quel type et densité de végétation sur les berges de cours d'eau de plus de 30 m de large, avec moins de 25 % du périmètre mouillé végétalisé et sans végétation notable sur le fond. Herbe fauchée ou vesce sur les berges de cours d'eau de plus de 15 m de large (peut s'appliquer à de plus petits cours d'eau)
Faible	0,002	0,010	Surfaces debses d'herbe souple, comme le cynodon, ou plantes aquatiques poussant là où la profondeur de l'eau atteint au moins deux fois la taille de la végétation. Arbustes souples plantés, comme le saule, le peuplier, la larante ou le cèdre maritime poussant là où la profondeur de l'eau atteint au moins trois fois la hauteur de la végétation. Buissons arbustifs denses, plantes annuelles à tige souple, et éventuellement quelques arbres matures, occupant 25 à 50 % du périmètre mouillé, cela en toutes saisons sur les berges de cours d'eau larges de 30 à 75 m, et durant la morte-saison sur les berges de cours d'eau de 15 à 30 m de large

Moyenne	0,010	0,025	<p>Gazon poussant là où la profondeur moyenne de l'eau est de une à deux fois la taille de la végétation ; plantes racinaires modérément denses, plantes aquatiques, ou arbres plantés, poussant là où la profondeur moyenne de l'eau est de deux à trois fois la hauteur de la végétation ; végétation modérément dense, buissonnante comparable à des saules âgés d'un à deux ans en morte-saison, ou bien hautes herbes et plantes à tige souple en haute-saison, poussant le long des berges et sans végétation notable sur le fond du cours d'eau dont le rayon hydraulique est supérieur à 60 cm.</p> <p>Buissons arbustifs denses, plantes annuelles à tige souple, et éventuellement quelques arbres matures, occupant 25 à 50 % du périmètre mouillé sur les berges de cours d'eau de 9 à 30 m de large</p>
Importante	0,025	0,050	<p>Gazon poussant là où la profondeur moyenne est environ égal à la hauteur de la végétation ; saules ou peupliers âgés de 8 à 10 ans entremêlés de mauvaises herbes et de buissons (tous sans feuillage) où le rayon hydraulique est supérieur à 60 cm ; saules buissonnants âgés d'un an entremêlés de mauvaises herbes sur les berges (feuillage complet) et pas de végétation notable sur le fond de cours d'eau où le rayon hydraulique est supérieur à 60 cm</p>
Très importante	0,050	0,100	<p>Gazon poussant là où la profondeur de l'eau n'excède pas la moitié de la hauteur de la végétation ; saules buissonnants d'environ un an entremêlés de mauvaises herbes ou de buissons (feuillage complet) ou roseaux denses poussant sur le fond ;</p>

Table des valeurs pour le coefficient m

Méandrement	m	Longueur du lit mineur sur la longueur du lit majeur
Modéré	1,00	1-1,2
Appréciable	1,15	1,2-1,5
Important	1,30	>1,5