

La zone hyporhéique, une composante à ne pas négliger dans l'état des lieux et la restauration des cours d'eau

Thibault Datry ^a, Marie-José Dole-Olivier ^b, Pierre Marmonier ^b, Cécile Claret ^c, Jean-François Perrin ^d, Michel Lafont ^a et Pascal Breil ^d

La reconquête, d'ici 2015, de la qualité de l'eau et des milieux aquatiques, est un objectif européen ambitieux qui entraîne la réalisation de nombreux projets de restauration des cours d'eau. Intégrant les principales composantes de l'hydrosystème, ces projets ne prennent pas toujours en compte sa dimension verticale, notamment les échanges dans la zone d'interface rivière-nappe, appelée zone hyporhéique. Dans cet article, les auteurs nous rappellent en quoi cette zone est importante pour le bon fonctionnement des hydrosystèmes, et proposent de réfléchir à l'optimisation des projets de réhabilitation par l'intégration systématique de la zone hyporhéique dans les plans et les suivis de restauration.

Le cycle de l'eau, tel qu'il était classiquement enseigné, considérait la rivière comme un drain étanche qui collectait l'eau de pluie et la conduisait directement à la mer. Cette représentation simpliste fait maintenant place à une vision moins restrictive et plus complexe, intégrant toutes les dimensions des hydrosystèmes. La dimension verticale s'illustre par le fait qu'avant de rejoindre la mer, une molécule d'eau de pluie va, de multiples fois, sur des distances variant du centimètre à la centaine de kilomètres, et pour des durées allant de quelques secondes à plusieurs années, être échangée entre la rivière et sa nappe. Ces vingt dernières années, les recherches en écologie aquatique ont largement étudié les échanges à travers la zone d'interface rivière-nappe, dite *hyporhéique* (encadré 1). Ces recherches ont montré en quoi cette zone constitue un élément fondamental du cours d'eau et participe à son bon fonctionnement écologique.

Les activités humaines qui impactent les cours d'eau altèrent évidemment toutes les dimensions de ceux-ci, et notamment leur dimension verticale représentée par la zone hyporhéique. L'altération de la zone hyporhéique peut avoir de sérieuses conséquences sur le fonctionnement écologique et la biodiversité des cours d'eau. Au contraire, la restauration d'une zone hyporhéique fonctionnelle peut être utilisée comme un indicateur de succès de restauration

d'un cours d'eau. Il semble ainsi fort dommage que cette dimension soit très souvent absente des projets et des suivis de restauration qui se multiplient sous l'impulsion de la directive cadre européenne (DCE).

L'objectif de cet article est de rappeler en quoi cette zone est importante pour le bon fonctionnement des hydrosystèmes, et de montrer en quoi les projets de réhabilitation pourraient être optimisés grâce à l'intégration systématique de la zone hyporhéique dans leurs plans et leurs suivis de restauration.

Les échanges nappe-rivière au sein du bassin versant

Les échanges nappe-rivière répondent à un principe assez simple qui implique que tout obstacle (naturel ou non) à l'écoulement du flux d'eau de surface provoque, si la perméabilité des sédiments du lit le permet, des échanges à travers la zone hyporhéique. En amont de l'obstacle, l'eau de surface s'infiltré dans les sédiments, se mélange aux eaux souterraines, avant de retourner au cours d'eau après un parcours plus ou moins long dans la zone hyporhéique. L'amplitude des mouvements d'eau dans la zone hyporhéique dépend en grande partie de la taille de l'obstacle (irrégularité du lit, bloc, radier naturel, touffe de végétation, embâcle, barrage de castors, barrage

Les contacts

a. Cemagref Lyon, UR BELY, Biologie des écosystèmes aquatiques, 3 bis quai Chauveau, CP 220, 69336 Lyon Cedex 09

b. UMR CNRS 5023 – Université Claude Bernard Lyon 1, Laboratoire d'écologie des systèmes fluviaux, 69622 Villeurbanne Cedex

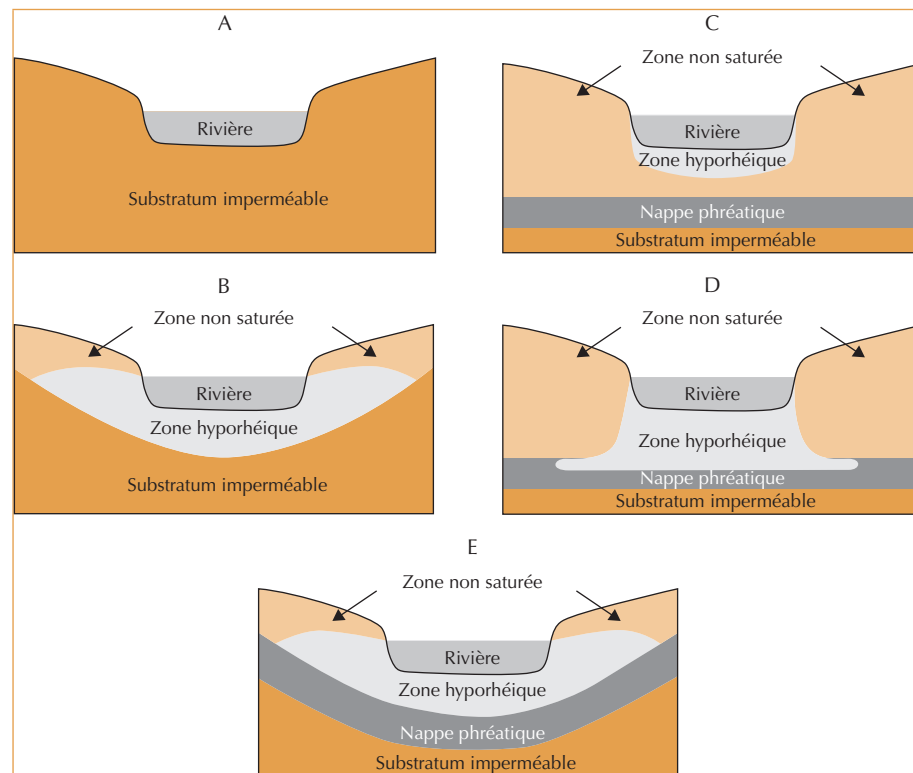
c. UMR-CNRS 6116 – IMEP, Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie, Université Paul-Cézanne, Marseille, Bâtiment Villemin, Europole de l'Arbois, BP 80, 13545 Aix-en-Provence cedex 04

d. Cemagref Lyon, UR HHLY, Hydrologie hydraulique, 3 bis quai Chauveau, CP 220, 69336 Lyon Cedex 09

Encadré 1

La zone hyporhéique

D'une manière générale, la zone hyporhéique est définie comme l'ensemble des sédiments saturés en eau, situés au dessous et à côté d'une rivière, contenant une certaine proportion d'eau de surface (White, 1993). La recherche d'une définition plus précise de la zone hyporhéique a fait l'objet de nombreux débats (Brunke et Gonser, 1997) qui ne font que refléter la diversité des configurations existant sous une rivière (figure 1). Par exemple, si le cours d'eau s'écoule sur un substratum imperméable, il ne développera pas de zone hyporhéique (figure 1.A). La zone hyporhéique peut aussi être constituée exclusivement d'eau de surface, lorsqu'elle résulte de phénomènes d'advection d'eau de la rivière à l'intérieur des sédiments (figure 1.B), ou encore lorsque la rivière est « perchée » au dessus de la nappe alluviale (figure 1.C). Enfin, lorsque la rivière développe des échanges hydrauliques verticaux importants avec la nappe sous-jacente (figure 1.D), ou si elle est en équilibre dynamique avec celle-ci (figure 1.E), la zone hyporhéique sera caractérisée par un mélange d'eau de surface et d'eau souterraine. Si ces différentes configurations ont été observées dans des cours d'eau différents, il est fort probable qu'elles se succèdent aussi le long d'une même rivière au gré des formations géologiques traversées (Malard *et al.*, 2000). Ainsi, classiquement, en tête de bassin, le cours d'eau présente une zone hyporhéique réduite ou absente et plus en aval, dans des secteurs géologiquement contraints, une zone hyporhéique de type A ou B. En amont de plaine alluviale, en raison de l'accumulation d'alluvions, les types C ou D devraient prédominer, alors qu'en aval de plaine, le type E devrait être le plus fréquent puisque les nappes phréatiques sont en général plus proches de la surface.

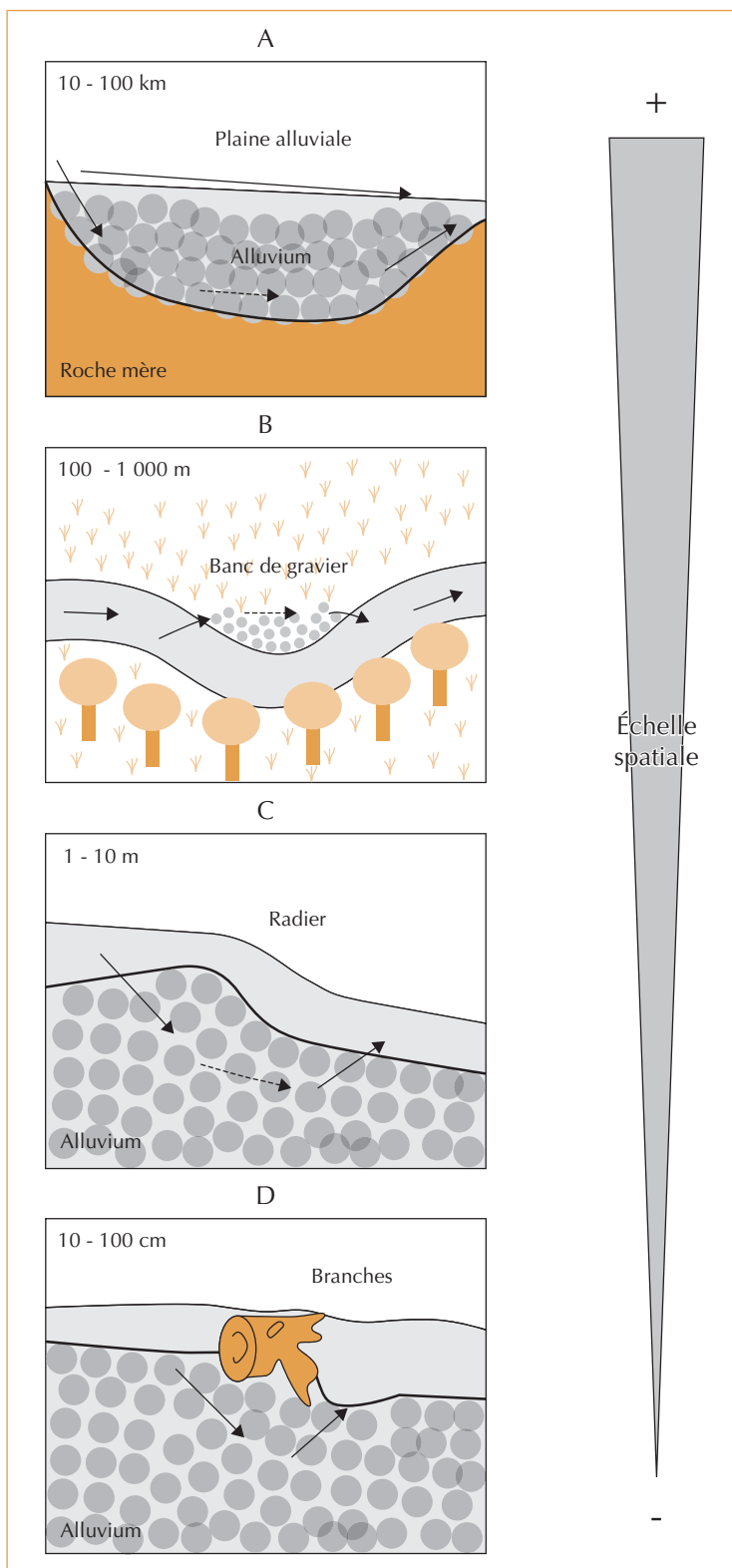


▲ Figure 1 – Les différents types de zone hyporhéique. Modifié d'après Malard *et al.* (2000).

artificiel, sinuosité, rétrécissement de vallée...). Les échanges peuvent donc avoir lieu à de multiples échelles spatiales (figure 2) et correspondent à des distances, des temps de transit et donc à une qualité d'eau, très différents. Ceci explique pourquoi l'hétérogénéité de la zone hyporhéique est aussi grande.

Ainsi, à large échelle, de grandes quantités d'eau de surface s'infiltrent dans les alluvions situées dans toute la partie amont de la plaine alluviale, puis circulent sur **plusieurs kilomètres** dans les sédiments, avant de ressortir à la surface à la faveur d'une contrainte géologique (affleurement rocheux, constriction de vallée, défilé ; figure 2.A). Ce type de circulation a été mis en évidence dans différents cours d'eau, en France (Creuzé des Châtelliers, 1991), en Suisse (Malard *et al.*, 2001), en Italie (Döering *et al.*, 2006), en Nouvelle-Zélande (Datry *et al.*, 2007), ou aux États-Unis (Stanford et Ward, 1993). Généralement, les plaines alluviales se succèdent le long du continuum fluvial (Poinsart, 1991) et sont séparées par des tronçons contraints dans lesquels la zone hyporhéique est très peu profonde et les échanges excessivement réduits. Certains auteurs ont imaginé cette succession par la métaphore des « perles sur un collier » (Creuzé des Châtelliers, 1991). De même, lorsqu'un cours d'eau trace des sinuosités, chaque méandre est associé à un banc de graviers qui constitue, à une autre échelle, un obstacle à l'écoulement. L'eau peut alors s'infiltrer en tête de banc, circuler dans les alluvions sur des dizaines ou des **centaines de mètres** avant de retourner à la surface en queue de banc (figure 2B ; Marmonier et Dole, 1986 ; Claret *et al.*, 1997). À l'échelle plus locale, les successions radier-mouille caractérisent les échanges nappe-rivière : en amont de seuils, l'eau s'infiltré (*downwelling*) puis exfiltre **quelques mètres** en aval du radier (*upwelling* ; figure 2C ; Creuzé des Châtelliers, 1991 ; Mermillod-Blondin *et al.*, 2000). Enfin, de manière moins significative, tout obstacle de petite taille, tel que du bois mort, un rocher, ou un nid de lamproie, induit aussi de très courts échanges sur des longueurs et des profondeurs de l'ordre de **quelques centimètres** ou dizaines de centimètres seulement (figure 2D ; Thibodeaux et Boyle, 1987).

Les échanges nappe-rivière favorisés par ces différents obstacles sont essentiellement contrôlés par deux grandeurs physiques : la perméabilité des sédiments et le gradient hydraulique qui s'instaure



▲ Figure 2 – Les échanges nappe-rivière à différentes échelles spatiales.

de part et d'autre de l'obstacle. Pour un milieu poreux et uniforme, les échanges sont résumés par la loi de Darcy.

$$q = k \times \frac{H_A - H_B}{L} = ki$$

où :

- q représente le débit spécifique ou débit par unité de surface (m/s) ;
- k représente la conductivité hydraulique (m/s) ;
- $H_A - H_B$ représente la différence de charge hydraulique (m) ;
- L représente la distance parcourue par l'eau entre A et B (m) ;
- i est appelé gradient hydraulique.

Le débit spécifique q a la dimension d'une vitesse et représente la vitesse moyenne de l'écoulement dans l'unité de section. La vitesse d'écoulement réelle (v) peut alors être approchée, connaissant la porosité efficace du milieu comme indiquée dans le tableau 1. Il suffit de diviser le débit spécifique par cette porosité. La formule de Darcy reste valable dans la gamme des gradients hydrauliques i que l'on peut rencontrer dans et autour des rivières. Ces gradients varient en règle générale de quelques pour cent à quelques dix millièmes. Un ordre de grandeur de la distance parcourue en un jour est donné dans la dernière colonne du tableau 1. La vitesse d'écoulement dans les berges est de quelques

centimètres par jour contre quelques mètres dans un substrat poreux du lit. L'effet de la température de l'eau sur la vitesse d'écoulement en milieu poreux n'est pas négligeable. Ainsi, entre des eaux à 5 °C et à 30 °C, la conductivité hydraulique est pratiquement doublée. Cela signifie, par exemple, qu'en climat continental, les flux hyporhéiques peuvent doubler entre des débits d'hiver et les débits d'été à un gradient hydraulique donné.

Puisqu'ils dépendent du gradient hydraulique, les échanges nappe-rivière sont également très variables dans le temps. En effet, les quantités d'eau échangées, mais aussi le sens des échanges, peuvent être modifiés entre les périodes de basses et de hautes eaux (figure 3). Une rivière peut ainsi alimenter la nappe en période de hautes eaux, du fait des pluies prolongées et successives sur différentes parties de son bassin versant. L'inverse se produit en période de basses eaux où la rivière draine alors la nappe (figures 3.A et 3.B). À ces mouvements saisonniers s'ajoutent des modifications de débit de plus courte durée. Par exemple, un secteur qui est caractérisé de manière habituelle par des apports d'eau souterraine en basses eaux peut devenir temporairement un secteur en infiltration en période de crue (figures 3.C et 3.D). Il est à noter que des situations inverses ont pu être observées dans des bassins versants granitiques où en période de hautes eaux, la nappe rechargée par les pluies alimente la rivière, alors qu'à l'étiage, la nappe étant très basse, c'est la rivière qui perd de l'eau vers celle-ci (Grimaldi et Chapelot, 2000).

▼ Tableau 1 – Relation porosité efficace-vitesse d'écoulement. Modifié de l'U.S. Geological Survey.

Nature du sédiment	Diamètre moyen (10 ⁻³ m)	Porosité efficace (%)	Conductivité hydraulique (m/s)	Vitesse d'écoulement pour $i = 10^3$ (m/j)
Gravier moyen	2,5	40	3,10 ⁻⁰¹	63
Sable grossier	0,125	34	2,10 ⁻⁰³	0,5
Sable moyen	0,250	30	6,10 ⁻⁰⁴	0,17
Sable fin	0,09	28	7,10 ⁻⁰⁴	0,21
Sable très fin	0,045	24	2,10 ⁻⁰⁵	0,007
Sable/vases	0,005	5	1,10 ⁻⁰⁹	0,000002
Limon	0,003	3	3,10 ⁻⁰⁸	0,000085
Limon argileux	0,01	-> 0	1,10 ⁻⁰⁹	0
Argile	0,0002	-> 0	5,10 ⁻¹⁰	0

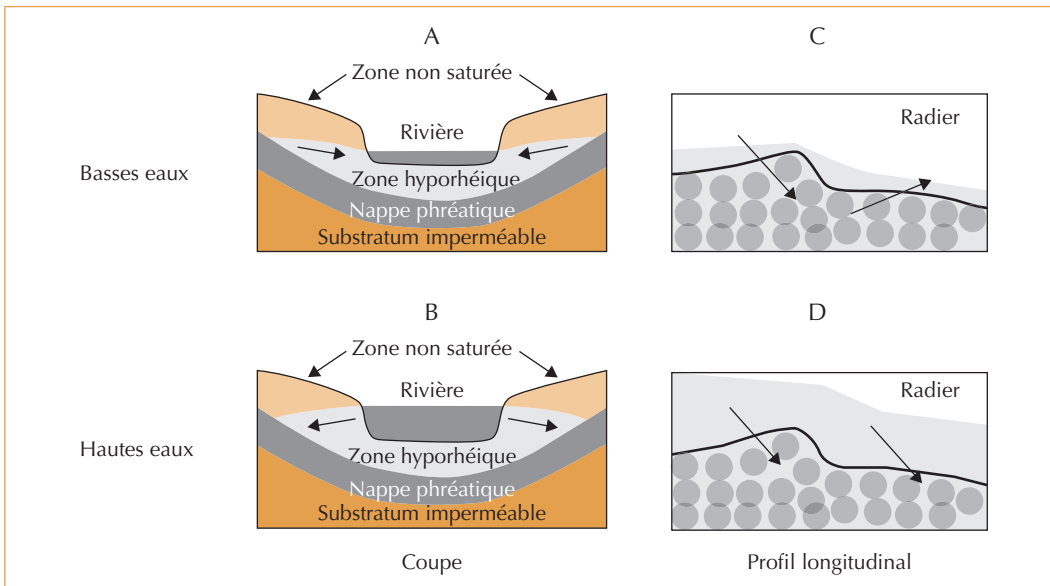


Figure 3 – Variabilité temporelle des échanges nappe-rivière avec le débit.

Rôle dans la transformation des nutriments : auto-épuration

Dans les cours d'eau, le transport et le recyclage des nutriments sont deux phénomènes étroitement associés (Newbold *et al.*, 1982) qui conduisent à des modifications de la qualité de l'eau de l'amont vers l'aval. L'auto-épuration comprend l'ensemble des processus naturels qui permettent le recyclage des éléments minéraux et organiques et l'élimination des charges excessives (Ostroumov, 1998). Les processus impliqués sont physiques (sédimentation, dilution, adsorption), chimiques (oxydation, réduction) et biologiques (assimilation, oxydation et réduction microbienne). Ces processus se déroulent en surface, mais également *via* la zone hyporhéique qui constitue une zone de stockage des nutriments et qui est le siège d'une activité métabolique importante. La matière organique, au cours du transit de l'eau dans les interstices des sédiments, est en partie rapidement adsorbée sur la surface des sédiments, tandis qu'une autre partie est biodégradée, essentiellement par les communautés microbiennes qui se développent sur les particules. La croissance et l'activité de ces micro-organismes sont liées non seulement à la quantité de matière organique présente dans le milieu mais aussi à sa qualité (biodégradabilité, C/N...). Ainsi, la zone hyporhéique se comporte comme un filtre physique et biologique (Vervier *et al.*, 1992).

Il existe une très grande diversité de comportements des éléments dissous pendant leur transit à travers les sédiments, mais deux comportements opposés semblent les plus fréquents :

- dans les rivières oligotrophes, ou les cours d'eau à granulométrie grossière, une diminution des concentrations en carbone organique dissous (COD) est généralement observée le long du trajet de l'eau dans les interstices, associée à une consommation de l'oxygène dissous (OD) et à un enrichissement progressif des eaux en nitrates (figure 4). Ces modifications des teneurs en solutés s'expliquent par la combinaison d'une activité de biodégradation des composés organiques conduisant, entre autres, à une production d'ammonium, associée à une nitrification progressive de cet ammonium en nitrate grâce à l'oxygène disponible dans les interstices ;
- dans les rivières eutrophes, ou les cours d'eau à granulométrie fine, au contraire, une accumulation de COD, d'ammonium, et une diminution parfois drastique des teneurs en oxygène et en nitrates sont observées (figure 4). Ces tendances s'expliquent par une combinaison différente des processus microbiens dans ces systèmes. Les apports en oxygène sont faibles, que ce soit à cause de la taille réduite des interstices ou de la pollution du cours d'eau. La matière organique dissoute n'est alors que faiblement dégradée et l'ammonium produit par cette dégradation ne pouvant être nitrifié s'accumule alors dans l'eau

interstitielle. Inversement, le manque d'oxygène stimule les activités de réduction des nitrates, comme par exemple la dénitrification, ce qui induit leur disparition progressive.

Dans ce contexte, l'efficacité auto-épuratrice de la zone hyporhéique serait optimale :

- soit lorsque le fond du cours d'eau héberge des particules de taille intermédiaire, assurant ainsi un temps de transit de l'eau dans les sédiments suffisamment long pour que les activités microbiennes aient le temps d'agir sur les charges circulantes, mais suffisamment court pour limiter l'accumulation d'ammonium (Findlay, 1995 ; Boulton *et al.*, 1998) ;

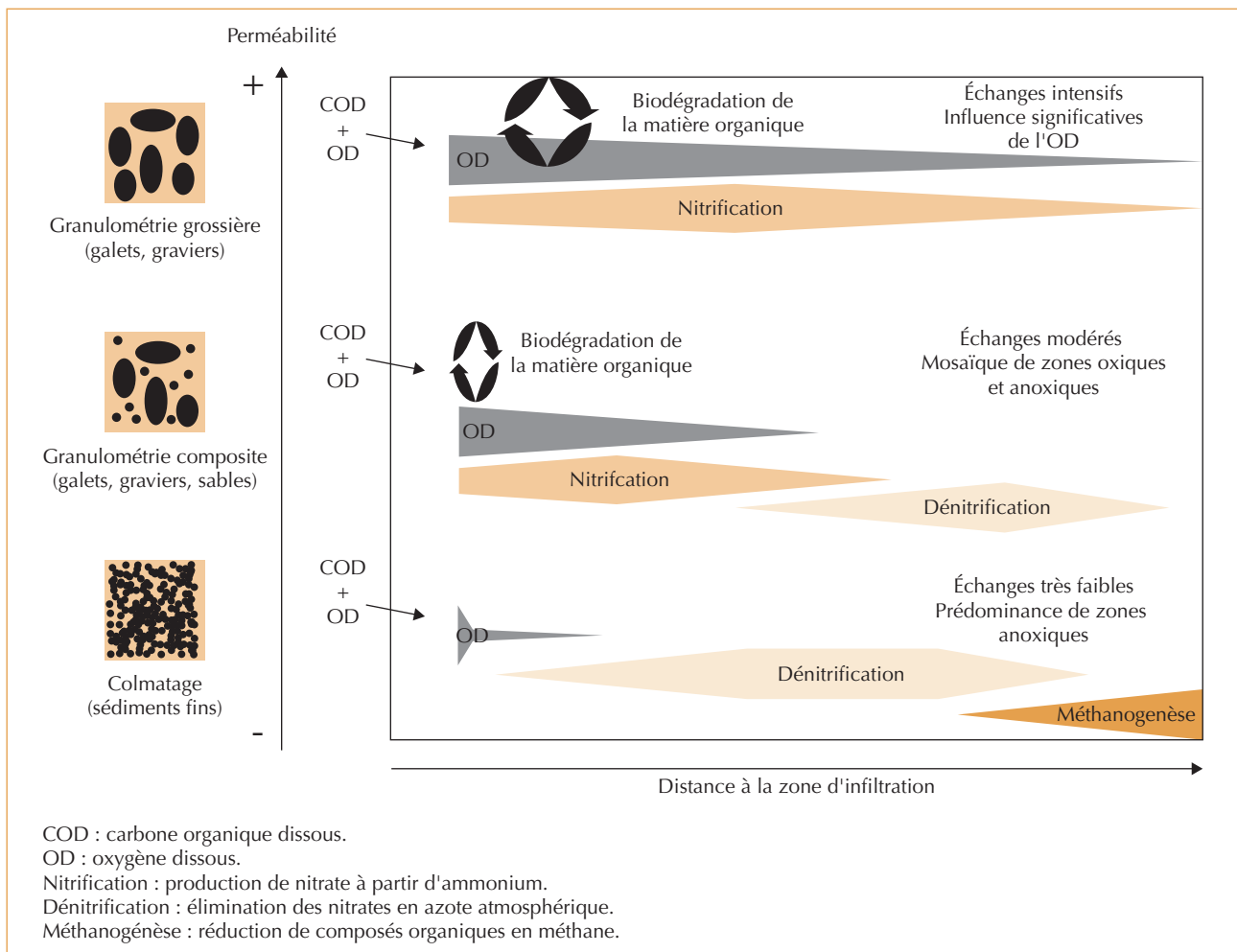
- soit lorsque les eaux circulant dans les sédiments rencontrent une micro-hétérogénéité suffisante pour garantir la présence contiguë de

zones oxygénées et de zones anoxiques (Dahm *et al.*, 1987 ; Lefebvre *et al.*, 2004, 2006).

Les invertébrés de la zone hyporhéique : caractéristiques et rôles

Les interstices du lit des cours d'eau, à la fois en tant que nurserie et refuge, sont propices au développement et au maintien d'une communauté d'invertébrés benthiques souvent très abondante (Boulton *et al.*, 1998). La densité d'organismes dans la zone hyporhéique diminue généralement avec la profondeur (Maridet *et al.*, 1992), et la comparaison des densités observées en surface avec l'abondance cumulée sur toute l'épaisseur de sédiments colonisés par la faune interstitielle souligne la forte capacité biogénique de cette zone (Hynes, 1983). Les facteurs qui régissent cette colonisation sont essentiellement d'ordre

▼ Figure 4 – Fonctionnement et processus biogéochimiques dans la zone hyporhéique en fonction du type de granulométrie.



granulométrique et hydrologique. L'abondance d'organismes de surface dans la zone hyporhéique est maximale dans les zones d'infiltration d'eau de surface où elle peut atteindre des valeurs très importantes, surtout au moment des crues dans des cours d'eau présentant une bonne perméabilité des sédiments (3 000 individus/10 litres à 1 mètre de profondeur dans le Rhône ; Dole-Olivier et Marmonier, 1992 ; Dole-Olivier *et al.*, 1997). Dans les systèmes dont les conditions environnementales s'avèrent naturellement sévères, comme les rivières glaciaires, c'est même dans la zone hyporhéique que l'abondance et la diversité des espèces benthiques sont souvent les plus fortes (Malard *et al.*, 2001).

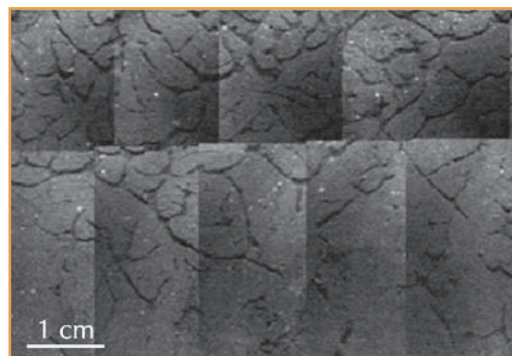
En raison de sa position lisière entre les eaux de surface et les eaux souterraines, la zone hyporhéique est caractérisée par le mélange hétérogène d'un grand nombre d'espèces, écologiquement très diverses. Elle abrite, outre ses espèces propres, une grande diversité de formes provenant des eaux de surface mais aussi d'espèces adaptées aux eaux souterraines. Une classification basée sur le cycle de vie des organismes et leur degré d'adaptation aux eaux souterraines (Gibert *et al.*, 1994) permet de décrire ce mélange, dont l'interprétation constitue alors une aide à la compréhension du fonctionnement écologique de cette zone et de ses échanges avec le cours d'eau de surface (Claret *et al.*, 1999). Comme pour l'abondance, la biodiversité dans la zone hyporhéique dépend majoritairement du sens des échanges qui s'établissent entre les eaux de surface et les eaux souterraines. C'est plus fréquemment dans les zones d'infiltration des eaux de surface que l'on observe les plus fortes richesses spécifiques car toutes les espèces de surface sont susceptibles de s'y retrouver, au moins temporairement (soit au total plus de trois cents espèces sur le Rhône ; Malard *et al.*, 2002). De nombreux travaux ont décrit et synthétisé les relations complexes qui existent entre la structure des communautés hyporhéiques, leur biodiversité, et les échanges hydriques qui s'établissent à travers cette zone à plusieurs échelles (Creuzé des Châtelliers, 1991 ; Dole-Olivier *et al.*, 1993 ; Stanley et Bouton, 1993 ; Ward *et al.*, 1998 ; Malard *et al.*, 2002 ; Datry *et al.*, 2007 ; Datry et Larned, 2008).

La communauté hyporhéique, ou hyporhéos, joue un rôle fondamental dans le fonctionnement global de l'hydrosystème (Boulton *et al.*, 1998 ; Smith, 2005). Comme préalablement souligné, elle contribue de manière souvent significative

à la production invertébrée du cours d'eau de surface (Wright-Stow *et al.*, 2006). Elle intervient aussi de manière essentielle dans la constitution des chaînes alimentaires, en tant que maillon trophique intermédiaire (e.g. proie), assurant le transfert d'énergie entre les communautés microbiennes et les espèces de grande taille. Par le broutage du biofilm, l'hyporhéos stimule la croissance et l'activité bactérienne. Certaines espèces comme celles issues du groupe des macrocrustacés (amphipodes, isopodes) participent activement au fractionnement de la matière organique particulaire grossière (ce qui favorise l'attaque microbienne), stimulent sa décomposition et favorisent sa minéralisation. Un certain nombre d'espèces de l'hyporhéos, numériquement très abondantes (oligochètes, diptères), sont des « organismes ingénieurs » (Jones *et al.*, 1994). Par son activité de bioturbation¹, cette faune est susceptible de modifier la porosité et la perméabilité des sédiments hyporhéiques (Boulton, 2007) par la création de différents types de galeries (Mermillod-Blondin et Creuzé des Châtelliers, 2002). De tels réseaux de galeries peuvent être très denses et maintenir (parfois recréer) sur plusieurs décimètres de profondeur la porosité et la perméabilité d'un sédiment colmaté ou en voie de colmatage (figure 5 ; Datry *et al.*, 2003 ; Nogaro *et al.*, 2006). Ainsi, la faune hyporhéique peut modifier les flux de matières à travers l'interface (oxygène, nutriments), et en conséquence intervenir dans les processus biogéochimiques (Mermillod-Blondin et Creuzé des Châtelliers, 2002).

Enfin, les organismes hyporhéiques présentent, au même titre que la communauté benthique, une forte valeur de bio-indicateurs. Cette valeur indicatrice a pour l'instant été surtout développée sur le groupe des oligochètes (Lafont et Vivier, 2006 ; Lafont *et al.*, 2006). Les oligochètes ont servi de

1. Mouvement de particules sédimentaires créé par l'activité de la faune et de la flore aquatique.



◀ Figure 5 – Réseau de galeries d'oligochètes, observé à 80 cm de profondeur dans une nappe alluviale (d'après Datry *et al.*, 2003).

2. *Intergovernmental panel on climate change*. En français : GIEC : Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat.

base à la mise au point de modèles biologiques permettant d'apprécier l'intensité des liaisons hydriques entre les cours d'eau et leur nappe, ainsi que la vulnérabilité des eaux souterraines à une pollution des eaux superficielles.

« Services » rendus par la zone hyporhéique

Baron *et al.* (2002) définissent les services offerts par la rivière comme des processus qu'il serait impossible ou très coûteux de remplacer, avec des bénéfices à court et long termes. Dans ce contexte, les processus se déroulant au sein de la zone hyporhéique (tableau 2) participent à un certain nombre de services rendus par le cours d'eau (Boulton *et al.*, 2007).

▼ Tableau 2 – Processus en jeu et principaux services rendus au sein d'une zone hyporhéique.

Processus hyporhéiques	Services rendus
Rétention/flux d'eau et de nutriments	Stockage d'eau et de nutriments, atténuation des crues, recharge des nappes phréatiques, soutien d'étiage par apport d'eau de nappe à la surface, régulation thermique des eaux de surface.
Transformations biogéochimiques	Auto-épuration des eaux, détoxification de contaminants.
Biodiversité en invertébrés (nursérie/refuge)	Nourriture pour les poissons/oiseaux.

Impacts humains sur les échanges nappe-rivière

Les activités humaines provoquent des altérations physiques de la zone hyporhéique qui induisent des modifications des échanges dans l'espace et dans le temps. Les altérations des échanges **dans l'espace** sont souvent dues à l'obstruction des interstices par des sédiments fins ou par des particules organiques qui réduisent considérablement la circulation de l'eau dans la zone hyporhéique (colmatage). Elles sont également dues à une simplification extrême de la complexité géomorphologique à l'origine des

échanges (chenaliation, linéarisation, calibrage du lit mineur...). Les sites privilégiés d'échanges sont donc moins nombreux, leur diversité est réduite et l'hétérogénéité de la zone hyporhéique devient beaucoup plus faible. Les modifications des échanges **dans le temps** sont le plus souvent liées au fonctionnement des ouvrages hydro-électriques qui affectent la variabilité naturelle du régime hydrologique des cours d'eau et ont en conséquence un effet sur l'intensité et le rythme des échanges nappe-rivière. À plus long terme, les effets supposés du réchauffement climatique devraient augmenter la fréquence et l'amplitude des événements hydrologiques extrêmes (crues et étiages, assècs) (IPCC², 2002). Les prélèvements intensifs d'eau de surface ou d'eau souterraine, à des fins agricoles ou industrielles, sont également susceptibles de bouleverser artificiellement et de manière durable les gradients hydrauliques et ainsi modifier non seulement l'intensité, mais aussi le sens des échanges nappe-rivière. Enfin, certaines pratiques humaines polluent et contaminent directement la zone hyporhéique, affectant ainsi les organismes et micro-organismes qui la colonisent et en assurent les fonctions écologiques. Il peut s'agir de l'augmentation de la teneur en nutriments (rejets de stations d'épuration et stockage de boues polluées), de la teneur en métaux et hydrocarbures (activités minières), ou de pollution thermique (rejets industriels d'eau chaude, tels que ceux produits par les centrales nucléaires).

Dans la suite de cet article, nous insisterons sur les activités humaines qui provoquent des modifications spatiales des échanges nappe-rivière, en particulier sur le colmatage et la réduction de la complexité géomorphologique (chenaliation, linéarisation) qui sont les plus fréquentes.

Le colmatage

Le terme de « colmatage » regroupe deux processus différents mais qui agissent souvent en interaction. Le colmatage physique correspond au dépôt de sédiments fins (minéraux ou organiques) sur le fond du cours d'eau ou à leur infiltration dans le milieu hyporhéique, tandis que le colmatage biologique désigne la prolifération du biofilm microbien à la surface des particules venant combler les interstices (Gayraud et Philippe, 2001 ; Marmonier *et al.*, 2004). Le développement des activités humaines est la cause principale d'accroissement des apports de sédiments fins vers les cours d'eau et d'altération de leur dynamisme.

que (Waters, 1995). En particulier, l'érosion des bassins versants liée aux pratiques agricoles, la mauvaise gestion des berges, le fonctionnement et l'entretien des barrages et des retenues constituent les sources les plus importantes de particules fines qui induisent le colmatage physique du lit des rivières en France (Waters, 1995). D'autre part, la pollution organique des eaux de surface, cause majeure de prolifération algale et bactérienne sur le fond des cours d'eau, favorise le colmatage biologique.

Le colmatage réduit les échanges d'eau, d'oxygène, de nutriments, et d'organismes entre le cours d'eau de surface et le milieu souterrain (Wood et Armitage, 1997). Il en résulte une modification du fonctionnement biogéochimique du compartiment interstitiel caractérisée par une diminution de la concentration en oxygène dissous liée à la respiration microbienne, une diminution de la teneur en nitrates par dénitrification, et une augmentation de la concentration en ammonium et nitrites (Lefebvre *et al.*, 2005). La réduction de l'espace interstitiel disponible pour les invertébrés limite fortement les fonctions de nurserie et de refuge offertes normalement par le substrat (Brunke et Gonser, 1997). Il a été montré que le colmatage du substrat modifie la structure et les caractéristiques des assemblages d'invertébrés benthiques et hyporhéiques, ainsi que la dynamique de la colonisation de ces habitats (Maridet *et al.*, 1992 ; Gayraud et Philippe, 2001 ; Richard et Bacon, 1994 ; Sarriquet *et al.*, 2006). Enfin, la fraie des espèces de salmonidés peut être réellement affectée par le colmatage, au point de provoquer une réduction sévère de la production piscicole (Berkman et Rabeni, 1987 ; Zeh et Dönni, 1994).

Chenalisation des cours d'eau

Le terme de chenalisation est employé ici dans un sens assez large et concerne toutes les interventions visant ou aboutissant de façon directe ou indirecte à une accélération de l'écoulement par modification du tracé en plan, de la géométrie en travers ou de la pente d'un cours d'eau. Cinq types de méthodes sont fréquemment employées (Brookes, 1988 ; Wasson *et al.*, 1998).

RECALIBRAGE

Il s'agit d'augmenter la capacité d'évacuation des débits de crue en lit mineur, généralement en élargissant et en approfondissant le chenal (figure 6.A). Les lits creusés entre des berges en

terre, non protégées, sont souvent taillés en section trapézoïdale pour améliorer la stabilité des berges. Le principal effet de tels recalibrages est la suppression des structures géomorphologiques à l'origine des échanges nappe-rivière, comme par exemple les bancs de graviers et les radiers (figure 6.A). Parfois, les opérations de recalibrage éliminent volontairement les structures radier-mouille au profit d'un profil plat, ce qui peut réduire considérablement les échanges nappe-rivières (figure 6.B). Un recalibrage peut aussi modifier le sens des échanges par surcreusement et abaissement de la ligne d'eau. Un secteur infiltrant deviendra alors exfiltrant (figure 6.A).

RÉALIGNEMENT/RECTIFICATION

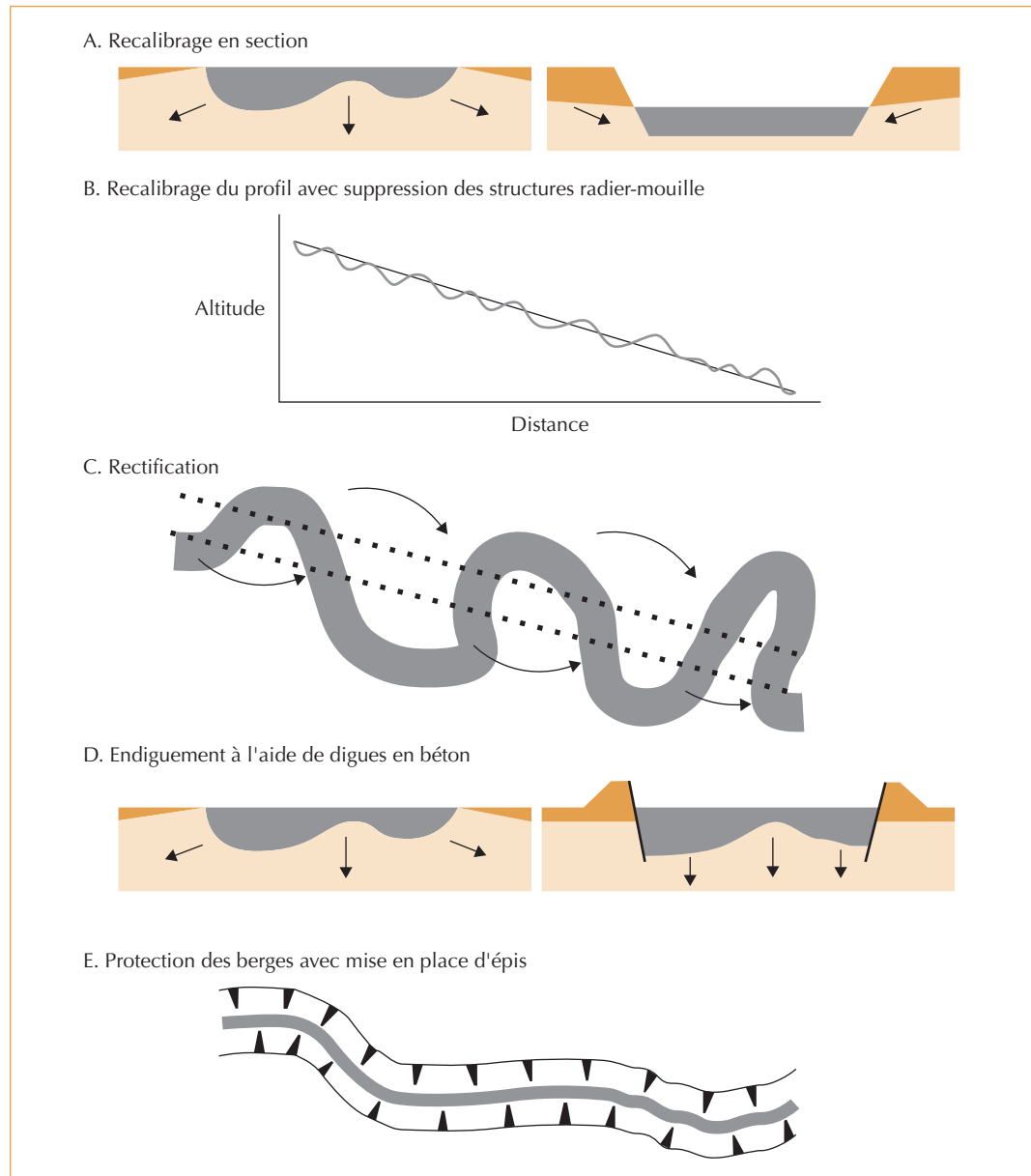
Il s'agit de raccourcir une portion de cours d'eau sinueux ou méandriforme, en procédant à des recoupements artificiels des coudes (figure 6.C). La linéarisation réduit les échanges latéraux entre la rivière et la nappe. De plus, l'augmentation de la vitesse du courant qui en résulte favorise l'érosion du lit et la disparition des structures « radier-mouille », au niveau desquels d'intenses échanges surface-souterrains se développent (figure 6.C).

ENDIGUEMENT

Il s'agit de protéger les terres riveraines contre les crues et les phénomènes d'érosion liés à l'ajustement dynamique des rivières, ainsi que d'accroître la capacité hydraulique du lit en période de hautes eaux. Le principal effet secondaire est d'isoler la rivière de ses annexes latérales, en particulier de ses drains de nappe, et d'augmenter l'incision dans le chenal principal (figure 6.D). L'enfoncement du lit du cours d'eau se traduit en général par une modification durable des échanges à travers la zone hyporhéique (induction ou augmentation du drainage).

PROTECTION DES BERGES

Dans certaines zones particulières du chenal, comme la partie concave d'une sinuosité, les berges subissent d'intenses phénomènes d'érosion (figure 6.E). La mise en place de structures adaptées, comme les épis, permet de réduire l'érosion. Les effets de tels dispositifs sur les échanges nappe-rivière dépendent de la configuration du site. Ainsi, des échanges très localisés seront potentiellement générés en amont des épis alors que les échanges à plus large échelle, à travers les berges, pourront être au contraire fortement réduits.



▲ Figure 6 – Exemples de différentes techniques de chenalisation et leurs effets potentiels sur les échanges nappes-rivière. Modifié d'après Wasson *et al.* (1998).

CURAGE

Il s'agit de supprimer tout obstacle à l'écoulement (rochers, blocs, macrophytes, racines et embâcles) de manière à réduire la rugosité du lit et produire, pour un même débit, l'abaissement de la ligne d'eau. Les échanges induits par ces irrégularités disparaissent donc au profit d'une plus grande homogénéité hydraulique.

Programmes de restauration et zone hyporhéique

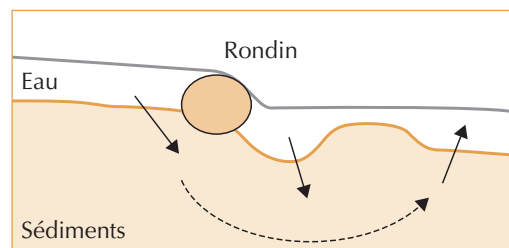
Les programmes de restauration qui se mettent en place actuellement ne prennent pas en compte, dans leur grande majorité, la zone hyporhéique. En effet, l'état écologique de ce compartiment n'est pas évalué avant restauration et n'est pas suivi après celle-ci. Plusieurs raisons peuvent

expliquer cet oubli. Tout d'abord, il est vrai que les connaissances sur la zone hyporhéique mises à la disposition des gestionnaires sont encore faibles par rapport à celles qui concernent les habitats de surface. De plus, si une multiplicité d'indices existent pour suivre l'évolution des milieux de surface, il n'en existe quasiment pas pour le milieu hyporhéique ; ceci impose donc à ce jour un large et important suivi de son fonctionnement et de sa biodiversité lors des restaurations. En outre, il existe des discordances d'échelles entre la majorité des études effectuées sur la zone hyporhéique, qui se situent typiquement à l'échelle du tronçon, et l'échelle la plus pertinente pour la gestion des cours d'eau, qui est celle du bassin versant ou du secteur (Boulton, 2007). Il est aussi fort possible que le transfert entre les scientifiques et la sphère opérationnelle ait manqué à ce jour d'accompagnement pragmatique (cahier des charges, aide rapprochée...). Enfin, l'importance de la zone hyporhéique n'est peut être pas encore reconnue par l'ensemble des gestionnaires et encore moins par le grand public, ce qui limite forcément sa prise en compte étant donné les coûts financiers importants des projets de restauration.

Cependant, les mesures de restauration actuelles préconisées pour les habitats de surface et en particulier toutes les techniques proposées pour la restauration hydromorphologique des cours d'eau (Malavoi et Adam, 2007) peuvent avoir des effets directs et significatifs sur la zone hyporhéique. C'est le cas des essais de décolmatisation qui consistent soit à évacuer les sédiments fins qui colmatent le lit, soit à déposer une couche de graviers très perméable, dans le but de rétablir les frayères ou de stimuler la diversité en invertébrés benthiques (Sarriquet *et al.*, 2007). Ces travaux ont certainement des effets positifs sur le milieu hyporhéique, que ce soit sur la restauration des échanges nappe-rivière, sur la modification des processus biogéochimiques ou sur la biodiversité hyporhéique, mais ceux-ci ne sont, à quelques exceptions près, que très rarement quantifiés (Hancock, 2002). De la même manière, il est maintenant préconisé de déposer des débris ligneux dans les cours d'eau (troncs d'arbres), dans le but de reconstituer l'hétérogénéité d'habitats favorables aux poissons et aux invertébrés et de stabiliser les berges (Brooks *et al.*, 2003, 2004). La mise en place de bois n'est toutefois jamais une mesure appliquée de manière intentionnelle pour promouvoir les échanges verticaux à travers la zone hyporhéique, alors que plusieurs

auteurs ont clairement démontré leur étonnante efficacité dans ce domaine (Kasahara et Hill, 2007 ; figure 7). Un dernier exemple concerne la mise en place de seuils artificiels, en accord avec la dynamique hydro-morphologique du cours d'eau, pour recréer l'hétérogénéité d'habitats liée aux séquences radier-mouille et favoriser ainsi la biodiversité benthique (Harper *et al.*, 1998). Si elles sont judicieusement placées et conçues, ces structures permettent aussi de favoriser ou ré-initier les échanges au sein de la zone hyporhéique, ce que de très récentes études semblent confirmer (Kasahara et Hill, 2007). Il serait donc nécessaire de mesurer systématiquement les effets de la mise en place de tels seuils, à la fois sur la stimulation des échanges nappe-rivière, mais aussi sur les changements qui devraient théoriquement en découler en termes de qualité de l'eau et de biodiversité.

Comme pour les habitats de surface, de nombreuses questions conceptuelles et pratiques liées aux modes de restauration demeurent à l'heure actuelle en suspens pour le compartiment hyporhéique. Quelles sont les échelles spatiales pertinentes pour réhabiliter ? À quels coûts et pour quelle efficacité ? Quelle sera la durée nécessaire aux systèmes pour se rééquilibrer ? Quels paramètres/compartiments biologiques faut-il suivre ? Certaines de ces questions nécessiteront du temps avant de pouvoir y répondre avec certitude, mais il est clair que c'est en grande partie au travers d'expériences de suivis de restauration que des éléments de réponse pourront être apportés dans les années à venir. Il est probable qu'une restauration de la dimension verticale d'un cours d'eau ne peut pas se faire à petite échelle ; par exemple, ajouter quelques rondins de bois sur quelques dizaines de mètres de linéaire n'aura



▲ Figure 7 – Coupe transversale montrant l'effet possible d'un rondin de bois déposé sur le lit d'une rivière. Les échanges hydrauliques entre le milieu de surface et la zone hyporhéique sont stimulés. Modifié d'après Boulton (2007).

guère d'effets significatifs, sinon locaux. À l'inverse, redonner à un cours d'eau un réel espace de mobilité et une dynamique fluviale aura très certainement de larges effets positifs sur la zone hyporhéique et les échanges nappe-rivière. En suivant également les niveaux de restauration proposés par Malavoi et Adam (2007), il est clair que le niveau maximal de restauration en surface (type R3) sera aussi le plus efficace pour retrouver une dimension verticale fonctionnelle dans un cours d'eau altéré. Il est même possible que ce soit au travers du retour à une dimension verticale pleinement fonctionnelle qu'il sera possible d'évaluer le succès d'un tel niveau de restauration.

Conclusions

Malgré les connaissances accumulées sur la zone hyporhéique au cours de ces trente dernières années, et la démonstration de son rôle fondamental dans le fonctionnement écologique des cours d'eau, il est regrettable de constater que le bénéfice des programmes de restauration, à la fois lourds et coûteux, soit apprécié sans y intégrer ce compartiment. Ceci est d'autant plus dommage que de nombreuses opérations de restauration, et notamment celles qui visent le retour à une dynamique fluviale fonctionnelle, ont de manière certaine des incidences substantielles sur la dimension verticale des cours d'eau. Cette

dimension pourrait même être utilisée comme un gage de succès pour les opérations de restauration d'envergure. Toutefois, avant d'arriver à de tels objectifs, il serait déjà nécessaire de considérer la zone hyporhéique dans tout programme de restauration où cela se justifie, ce qui n'est clairement pas le cas.

L'objet de cet article n'était pas d'identifier pourquoi le transfert ne s'est pas effectué à ce jour, mais plutôt de suggérer en quoi les opérationnels, les gestionnaires et les scientifiques gagneraient à intégrer systématiquement le milieu hyporhéique dans les programmes de restauration. Ce sont en effet les données découlant des suivis de ces opérations qui permettront, à moyen terme, de déterminer la pertinence de l'échelle spatiale, les coûts et l'efficacité attendue des différentes pratiques de restauration, et notamment en ce qui concerne le milieu hyporhéique et ses services rendus. Ce sont aussi ces données qui faciliteront le changement d'échelle spatiale cher à de nombreux scientifiques, et le passage de la compréhension d'un processus à la détermination de son importance au sein de l'hydrosystème.

À l'aube d'une multiplication des programmes de restauration sous l'impulsion de la DCE, la prise en compte de la zone hyporhéique dans ces opérations apparaît donc aujourd'hui comme indispensable. □

Remerciements

Les auteurs remercient A. Boulton, M. Creuzé des Châtelliers, N. Lamouroux, S. Larned, J. Gibert, F. Malard, M. Philippe, Y. Souchon et J.-G. Wasson pour les discussions stimulantes, les critiques et les conseils éclairés qu'ils ont pu offrir pour améliorer cet article. Les unités de recherche suivantes ont bénéficié du financement des projets InBioProcess (programme ANR-Biodiversité : UMR-CNRS 5023 et UMR-CNRS 6116), PAPIER (programme ECCO-ECOGER : UMR-CNRS 5023), et du programme « Échanges d'eau entre le Rhône et sa nappe » de l'agence de l'eau Rhône-Méditerranée et Corse (Zone atelier Bassin du Rhône, UMR-CNRS 5023).

Résumé

Les projets de restauration des cours d'eau sont maintenant de plus en plus fréquents et ambitieux. Intégrant un grand nombre de composantes de l'hydrosystème, ils ne prennent néanmoins pas pleinement en compte sa dimension verticale et oublient souvent un compartiment fondamental, représenté par la zone hyporhéique. Cette zone constitue une seconde rivière dont l'écoulement souterrain est invisible, et dont l'existence et la fonction sont largement méconnues. Pourtant elle joue un rôle fondamental dans le maintien des processus écologiques et dans la préservation de la biodiversité du cours d'eau. Après avoir précisé les rôles du milieu hyporhéique et souligné l'effet des activités humaines qui altèrent souvent sa structure et ses fonctions, on montrera de quelle manière les projets actuels de réhabilitation pourraient être complétés grâce à l'intégration systématique de la zone hyporhéique dans leurs plans et leurs suivis de restauration.

Abstract

Stream restoration projects are nowadays more and more numerous and ambitious. While they now integrate many components of hydrosystems, they are still ignoring a fundamental one, the hyporheic zone. This zone can be considered as a second river whose subsurface flow is invisible and whose functions are still poorly known. Nevertheless, the hyporheic zone plays a major role in sustaining stream ecological processes and preserving stream biodiversity. After pointing out how human activities can impair the hyporheic zone structure and function, we will show how restoration projects could be much improved by considering the hyporheic zone.

Bibliographie

- BARON, J.-S., POFF, N.-L., ANGERMEIER, P.-L., DAHM, C.-N., GLEICK, P.-H., HAIRSTON, N.-G., JACKSON, R.-B.-O., JOHNSTON, C.-A., RICHTER, B.-D., STEINMAN, A.-D., 2002, Meeting ecological and societal needs for freshwater, *Ecological Applications*, n° 12(5), p. 1247-1260.
- BERKMAN, H.-E., RABENI, C.-F., 1987, Effect of siltation on stream fish communities, *Experimental Biology of Fishes*, n° 18(4), p. 285-294.
- BOULTON, A.-J., FINDLAY, S., MARMONIER, P., STANLEY, E.-H., VALETT, M.-H., 1998, The functional significance of hyporheic zone in streams and rivers, *Annual Review of Ecology and Systematics*, n° 29, p. 59-81.
- BOULTON, A.-J., 2007, Hyporheic rehabilitation in rivers : restoring vertical connectivity, *Freshwater Biology*, n° 52, p. 632-650.
- BROOKES, A., 1988, *Channelized rivers : Perspectives for environmental management*, Wiley, Chichester, 326 p.
- BROOKS, A.-P., BRIERLEY, G.-J., MILLAR, R.-G., 2003, The long-term control of vegetation and woody debris on channel and floodplain evolution : insights from a paired catchment study between a pristine and a disturbed lowland alluvial river in southeastern Australia, *Geomorphology*, n° 51, p. 7-29.
- BRUNKE, M., GONSER, T., 1997, The ecological significance of exchange processes between rivers and groundwater, *Freshwater Biology*, n° 37, p. 1-33.
- CLARET, C., MARMONIER, P., BOISSIER, J.-M., FONTVIEILLE, D., BLANC, P., 1997, Nutrient transfer between parafluvial interstitial water and river water : influence of gravel bar heterogeneity, *Freshwater Biology*, n° 37, p. 657-670.

CLARET, C., MARMONIER, P., DOLE-OLIVIER, M.-J., CREUZÉ DES CHÂTELLIERS, M., BOULTON, A.-J., CASTELLA, E., 1999, A functional classification of interstitial invertebrates : Supplementing measures of biodiversity using species traits and habitat affinities, *Archiv für Hydrobiologie*, n° 145, p. 385-403.

CREUZÉ DES CHÂTELLIERS, M., 1991, Geomorphological processes and discontinuities in the macrodistribution of the interstitial fauna. A working hypothesis, *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, n° 24, p. 1609-1612.

DAHM, C.-N., TROTTER, E.-H., SEDELL, J.-R., 1987, Role of anaerobic zones and processes in stream ecosystem productivity, in : *Chemical Quality of Water and the Hydrological Cycle*, AVERETT, R.-C., MCKNIGHT, D.-M. (Eds), Lewis Publishers Inc., Chelsea, Michigan, p. 157-178.

DATRY, T., MALARD, F., NIEDERREITER, R., GIBERT, J., 2003, Video-logging for examining biogenic structures in deep heterogeneous subsurface sediments, *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Biologies*, n° 26, p. 589-597.

DATRY, T., LARNED, S.-T., SCARSBROOK, M.-R., 2007, Responses of hyporheic invertebrate assemblages to large-scale variation in flow permanence and surface-subsurface exchange, *Freshwater Biology*, n° 52, p. 1452-1462.

DATRY, T., LARNED, S.-T., *in press*, River flow controls ecological processes and invertebrate assemblages in subsurface flowpaths of an ephemeral river reach, *Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences*.

DOLE-OLIVIER, M.-J., MARMONIER, P., 1992, Effects of spates on interstitial assemblages structure. Disturbance-perturbation relationship, rate of recovery, *Hydrobiologia*, n° 230, p. 49-61.

DOLE-OLIVIER, M.-J., CREUZÉ DES CHÂTELLIERS, M., MARMONIER, P., 1993, Repeated gradients in subterranean landscape. Example of the stygofauna in the alluvial floodplain of the Rhône River (France), *Archiv für Hydrobiologie*, n° 127(4), p. 451-471.

DÖERING, M., UEHLINGER, U., ROTACH, A., SCHLÄPFER, D., TOCKNER, K., 2006, Large-scale expansion and contraction dynamics along an unconstrained alpine alluvial corridor (Tagliamento River, Northeast Italy), *Earth Surface Processes and Landforms*, n° 32, p. 1693-1704.

DOLE-OLIVIER, M.-J., MARMONIER, P., BEFFY, J.-L., 1997, Response of invertebrates to lotic disturbance : is the hyporheic zone a patchy refugium ?, *Freshwater Biology*, n° 37(2), p. 257-276.

FINDLAY, S. 1995, Importance of surface-subsurface exchange in stream ecosystems : the hyporheic zone, *Limnology & Oceanography*, n° 40, p. 159-164.

FISCHER, H., 2003, The role of biofilms in the uptake and transformation of dissolved organic matter, in : *Aquatic Ecosystems : Interactivity of Dissolved Organic Matter*, FINDLAY, S., SINSABAUGH, R.-L. (Eds), Elsevier Science, USA, p. 285-313.

GAYRAUD, S., PHILIPPE, M., 2001, Does interstitial space influence general characteristics and morphological traits of benthic macroinvertebrate communities in small streams ?, *Archiv für Hydrobiologie*, n° 151, p. 667-686.

GIBERT, J., STANFORD, J.-A., DOLE-OLIVIER, M.-J., WARD, J.-V., 1994, Basic attributes of groundwater ecosystems and prospects for research, in : *Groundwater Ecology*, GIBERT, J., DANIELOPOL, D.-L. STANFORD, J.-A. (Eds), Academic Press, San Diego, p. 7-40.

GRIMALDI, C., CHAPELOT, V., 2000, Nitrate depletion during within-stream transport : effects of exchange processes between streamwater, the hyporheic zone and riparian zones, *Water Air Soil Pollution*, n° 124, p. 95-112.

HANCOCK, P., 2002, Human impacts on the stream-groundwater exchange zone, *Environmental Management*, n° 29, p. 761-781.

HARPER, D., EBRAHIMNEZHAD, M., CLIMENT, F., 1998, Artificial riffles in river rehabilitation : setting the goals and measuring the successes, *Aquatic Conservation : Marine and Freshwater Ecosystems*, n° 8, p. 5-16.

HYNES, H.-B.-N., 1983, Groundwater and Stream Ecology, *Hydrobiologia*, n° 100, p. 93-99.

IPCC, 2002, *Climate Change and Biodiversity*, GITAY, H., SUÁREZ, A., WATSON, R.-T., DOKKEN, D.-J. (Eds), IPCC, Geneva, Switzerland, 85 p.

- JONES, C.-G., LAWTON, J.-H., SHACHAK, M., 1994, Organisms as ecosystem engineers, *Oikos*, n° 69, p. 373-386.
- KASAHARA, T., HILL, A.-R., 2007, Effects of riffle-step restoration on hyporheic zone chemistry in N-rich lowland streams, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, n° 63, p. 120-133.
- LAFONT, M., CAMUS, J.-C., ROSSO, A., 1996, Superficial and hyporheic oligochaete communities as indicators of pollution and water exchange in the River Moselle, France, *Hydrobiologia*, n° 334, p. 147-155.
- LAFONT, M., VIVIER, A., 2006, Oligochaete assemblages in the hyporheic zone and coarse surface sediments : their importance for understanding of ecological functioning of watercourses, *Hydrobiologia*, n° 564, p. 171-181.
- LEFEBVRE, S., MARMONIER, P., PINAY, G., 2004, Stream regulation and nitrogen dynamics in sediment interstices : comparison of natural and straightened sectors of a third order stream, *River Research Application*, n° 20, p. 499-512.
- LEFEBVRE, S., MARMONIER, P., PINAY, G., BOUR, O., AQUILINA, L., BAUDRAY, J., 2005, Nutrient dynamics in interstitial habitats of low-order rural streams with different bedrock geology (granite versus schist), *Archiv für Hydrobiologie*, n° 164, p. 169-191.
- LEFEBVRE, S., MARMONIER, P., PEIRY, J.-L., 2006, Nitrogen dynamics in rural streams : differences between geomorphologic units, *International Journal of Limnology*, n° 42, p. 43-52.
- MALARD, F., WARD, J.-V., ROBINSON, C.-T., 2000, An expanded perspective of the hyporheic zone, *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, n° 27, p. 431-437.
- MALARD, F., LAFONT, M., BURGHERR, P., WARD, J.-V., 2001, A comparison of longitudinal patterns in hyporheic and benthic Oligochaete assemblages in a glacial river, *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, n° 33(4), p. 457-466.
- MALARD, F., TOCKNER, K., DOLE-OLIVIER, M.-J., WARD, F.-V., 2002, A landscape perspective of surface-subsurface hydrological exchanges in river corridors, *Freshwater Biology*, n° 47, p. 621-640.
- MALAVOI, J.-R., ADAM, P., 2007, La restauration hydro-morphologique des cours d'eau : concepts et principes de mise en œuvre, *Ingénieries-EAT*, n° 50, p. 49-61.
- MARIDET, L., WASSON, J.-G., PHILIPPE, M., 1992, Vertical distribution of fauna in the bed-sediment of three running water sites : Influence of physical and trophic factors, *Regulated rivers : Reseach & Management*, n° 7, p. 45-57.
- MARMONIER, P., DOLE, M.-J., 1986, Les amphipodes des sédiments d'un bras court-circuité du Rhône : Logique de répartition et réaction aux crues, *Sciences de l'eau*, n° 5, p. 461-486.
- MARMONIER, P., DELETRRE, Y., LEFEBVRE, S., GUYON, J., BOULTON, A.-J., 2004, A simple technique using wooden stakes to estimate vertical patterns of interstitial oxygenation in the bed of rivers, *Archiv für Hydrobiologie*, n° 160, p. 133-143.
- MERMILLOD-BLONDIN, F., CREUZÉ DES CHÂTELLIERS, M., MARMONIER, P., DOLE-OLIVIER, M.-J., 2000, Distribution of solutes, microbes and invertebrates in river sediments along a riffle-pool-riffle sequence, *Freshwater Biology*, n° 44 (2), p. 255-269.
- MERMILLOD-BLONDIN, F., CREUZÉ DES CHÂTELLIERS, M., 2002, Functional diversity among 3 detritivorous hyporheic invertebrates : an experimental study in microcosms, *Journal of the North American Benthological Society*, n° 21(1), p. 132-149.
- NEWBOLD, J.-D., 1992, Cycles and spirals of nutrients, in : *The Rivers Handbook. Hydrological and Ecological Principles*, CALOW, P., PETTS, G.-E. (Eds), Blackwell Science, Cambridge, p. 379-408.
- NOGARO, G., MERMILLOD-BLONDIN, F., FRANÇOIS-CARCAILLET, F., GAUDET, J.-P., LAFONT, M., GIBERT, J., 2006, Invertebrate bioturbation can reduce the clogging of sediment : an experimental study using infiltration sediment columns, *Freshwater Biology*, n° 51, p. 1458-1473.
- OSTROUMOV, S.-A., 1998, Biological filtering and ecological machinery for self-purification and bioremediation in aquatic ecosystems : towards a holistic view, *River Biology*, n° 91(2), p. 221-32.

- POINSART, D., 1991, Caractéristiques des aquifères alluviaux et diversité faunistique du sous-écoulement du Rhône, *Hydrogéologie*, n° 3, p. 201-215.
- RICHARDS, C., BACON, K.-L., 1994, Influence of fine sediment on macroinvertebrate colonization of surface and hyporheic stream substrates, *Great Basin Naturalist*, n° 54, p. 106-113.
- SARRIQUET, P.-E., DELETTRE, Y.-R., MARMONIER, P., 2006, Effects of catchment disturbance on stream invertebrates : comparison of different habitats (vegetation, benthic and interstitial) using bio-ecological groups, *Annales de Limnologie*, *International Journal of Limnology*, n° 42 (4), p. 205-219.
- SARRIQUET, P.-E., BORDENAVE, P., MARMONIER, P., 2007, Effects of bottom sediment restoration on interstitial habitat characteristics and benthic macroinvertebrate assemblages in a headwater stream, *River Research Applications*, n° 23(8), p. 815-828.
- SMITH, J.-W.-N., 2005, Groundwater-surface water interactions in the hyporheic zone, Environment Agency, rep SC030155/SR1, p. 1-65.
- STANFORD, J.-A., WARD, J.-V., 1993, An ecosystem perspective of alluvial rivers : connectivity and the hyporheic corridor, *Journal of the North American Benthological Society*, n° 12 (1), p. 48-60.
- STANLEY, E.-H., BOUTON, A.-J., 1993, Hydrology and the distribution of hyporheos : perspectives from a mesic river and a desert stream, *Journal of the North American Benthological Society*, n° 12, p. 79-83.
- THIBODEAUX, L.-J., BOYLE, J.-D., 1987, Bedform-generated convective transport in bottom sediment, *Nature*, n° 325, p. 341-343.
- VERVIER, P., GIBERT, J., MARMONIER, P., DOLE-OLIVIER, M.-J., 1992, A perspective on the permeability of the surface freshwater-groundwater ecotone, *Journal of the North American Benthological Society*, n° 11, p. 93-102.
- WARD, J.-V., BRETSCCHKO, G., BRUNKE, M., DANIELOPOL, D., GIBERT, J., GONSER, T., HILDREW, A.-G., 1998, The boundaries of river systems : the metazoan perspective, *Freshwater Biology*, n° 40, p. 531-569.
- WASSON, J.-G., MALAVOI, J.-R., MARIDET, L., SOUCHON, Y., PAULIN, L., 1998, *Impacts écologiques de la chenalisation des rivières*, Cemagref Éditions, coll. Études, série Gestion des milieux aquatiques 14, 158 p.
- WATERS, T.-F., 1995, *Sediment in streams : sources, biological effects and control*, American Fisheries Society, Bethesda, Md., 251 p.
- WHITE, D.-S., 1993, Perspectives on defining and delineating hyporheic zones, *Journal of the North American Benthological Society*, n° 12(1), p. 61-69.
- WOOD, P.-J., ARMITAGE, P.-D., 1997, Biological effects of fine sediment in the lotic environment, *Environmental Management*, n° 21, p. 203-217.
- WRIGHT-STOW, A.-E., COLLIER, K.-J., SMITH, B.-J., 2006, Hyporheic production is substantially greater than benthic production for a common New Zealand caddisfly, *Hydrobiologia*, n° 560, p. 295-310.
- ZEH, M., DÖNNI, W., 1994, Restoration of spawning grounds for trout and grayling in the river High-Rhine, *Aquatic Science*, n° 56, p. 59-69.