

THESE DE L'UNIVERSITE DE LYON

Délivrée par
L'UNIVERSITE CLAUDE BERNARD LYON 1

ECOLE DOCTORALE E2M2

DIPLOME DE DOCTORAT
(arrêté du 7 août 2006)

soutenue publiquement le 15 avril 2013

par GIRARD Virginie

MODELES D'HABITAT STATISTIQUES
COMME OUTILS D'AIDE A LA GESTION DES DEBITS
DES RIVIERES INSULAIRES TROPICALES
(GUADELOUPE – MARTINIQUE – MAYOTTE – REUNION)

Directeurs de thèse :
Nicolas LAMOUREUX et Jean-Paul MALLET

JURY :

M. Sylvain DOLÉDEC	Président du jury
M. Nicolas LAMOUREUX	Directeur de thèse
M. Jean-Paul MALLET	Directeur de thèse
M. Dominique PONTON	Rapporteur
M. Marc POUILLY	Examineur
M. Michael J. STEWARDSON	Rapporteur

*A Charlot',
que se fue por un largo viaje.*

LES MODELES D'HABITAT STATISTIQUES COMME OUTILS D'AIDE A LA GESTION DES DEBITS DES RIVIERES INSULAIRES TROPICALES

RESUME

Les modèles d'habitat hydrauliques sont fréquemment utilisés pour prédire les impacts écologiques de la gestion des débits des rivières. Ils couplent des modèles hydrauliques des tronçons de rivières à des modèles de "préférences" des organismes pour les conditions hydrauliques de leur microhabitat (vitesses, hauteurs, forces). Les modèles d'habitat statistiques reposent sur une modélisation des distributions en fréquence des variables hydrauliques. Ils sont simples d'utilisation mais ne sont pas applicables en l'état en milieu insulaire tropical.

Nous avons développé des modèles biologiques de préférences hydrauliques de 15 taxons diadromes des îles tropicales (crevettes et poissons), ainsi que des modèles hydrauliques statistiques adaptés aux rivières à forte pente et forte granulométrie. Les modèles utilisent cinq jeux de données biologiques existants (~8350 échantillons de pêches électriques, 52 rivières) et des mesures hydrauliques originales (44 rivières, 69 station×date), collectés dans quatre îles des Caraïbes (Guadeloupe, Martinique) et de l'Océan Indien (Mayotte, Réunion), en collaboration avec des partenaires locaux.

Nos modèles hydrauliques statistiques prédisent les distributions de vitesses et de hauteurs d'eau observées avec plus de précision que les modèles développés en Europe continentale. Les modèles biologiques reflètent que les contraintes hydrauliques contribuent généralement faiblement à la sélection du microhabitat en milieu tropical. Néanmoins, certains taxons montrent des préférences hydrauliques significatives et comparables entre les jeux de données. Nous illustrons l'application possible des résultats pour guider la gestion des débits.

Mots clefs : distribution de vitesse ; distribution de hauteur ; micro-habitat ; préférence d'habitat ; rivières insulaires ; rivières de montagne ; région tropicale ; amphidromie

STATISTICAL HYDRAULIC HABITAT MODELS FOR GUIDING FLOW MANAGEMENT IN TROPICAL INSULAR STREAMS.

SUMMARY

Hydraulic habitat models are frequently used for predicting the ecological impacts of flow management in stream reaches. Their hydraulic component describes microhabitat hydraulics within the reach (e.g. velocity, depth); their biological component describes the "preferences" of aquatic taxa for microhabitat hydraulics. Statistical habitat models involve the modelling of the frequency distributions of hydraulic variables in reaches. Their application requires simple data, but such models are not available for insular tropical streams.

We developed hydraulic preference models for 15 diadromous taxa of tropical islands (shrimps and fishes), and statistical hydraulic models for steep streams with large bed particle size. Our models are based on five available biological data sets (~8350 electrofishing units, 52 streams) and original hydraulic measurements (44 streams, 69 sites) collected in four islands in the Caribbean region (Guadeloupe, Martinique) and the Indian Ocean (Reunion, Mayotte), in collaboration with local partners.

Our hydraulic models improve the predictions of observed velocity and depth distributions when compared with previous models developed in continental Europe. Our biological models reflect that hydraulics contribute less to microhabitat selection in tropical islands than elsewhere. Nevertheless, some taxa have significant hydraulic preferences that are comparable among data sets and we illustrate a potential application of our results for guiding low flow management in tropical insular streams.

Key words: velocity distribution; depth distribution; micro-habitat; habitat preferences; insular streams; steep rivers; tropical region; amphidromy

REMERCIEMENTS

Je remercie tout d'abord Dominique Monti de l'UAG et Pierre Bosc de l'ARDA qui ont accepté une collaboration sans laquelle ce travail de thèse n'aurait pu avoir sa dimension actuelle. En particulier, je remercie Dominique de s'être rendue disponible tout au long de cette thèse (malgré les kilomètres) pour m'accompagner dans ma découverte et réflexion sur les milieux insulaires tropicaux.

Je remercie Caroline Quere de la DIREN Guadeloupe, Pascal Marras de la DIREN Martinique, Ulysse Gironcelle et Olivier Navarro de l'Office de l'eau Réunion, Gil Creuzot et Anyl Akbaraly de la DAF à Mayotte, Hervé Magnin du Parc de la Guadeloupe, Pierre Valade, Nils Teichert et Henri Grondin de l'ARDA, Jaouen Timothée du BRGM à Mayotte, de m'avoir aidée dans la mesure de leur moyen et qui témoignent de la participation de l'ensemble de ces structures au projet.

Je remercie également Thierry Oberdoff, Philippe Keith et Jean-Michel Olivier pour leurs remarques constructives lors des comités de thèse. Je tiens à remercier aussi Sylvie Méricoux et Pierre Sagnes pour leurs conseils, suggestions et encouragements à diverses occasions.

Je remercie Dominique Ponton et Michael Stewardson d'avoir accepté de juger mon travail.

Je remercie Asconit Consultants pour m'avoir laissée consacrer la plupart de mon temps à cette thèse et d'avoir mis à ma disposition les moyens humains et techniques pour son bon déroulement.

Je remercie tout particulièrement mes deux directeurs de thèse, Nicolas Lamouroux et Jean-Paul Mallet qui ont initié ce projet et m'ont donnée la chance d'y participer. Je les remercie pour leur pragmatisme, leur sens critique, leur encouragement, leur disponibilité et leur patience. J'ai bénéficié d'un riche enseignement, en espérant le porter (quelque part) à la hauteur de leur investissement et avec pédagogie !

Un grand merci également à Charlotte Verges et Raphaël Mons pour m'avoir aidée sur le terrain et pour leur bonne humeur quotidienne. Je remercie aussi Claire Aldebert, Nicolas Bargier, Catherine Desrosiers, Marion Labeille, Philippe Araminthe, Adeline Picot pour leur appui sur le terrain et tous ceux qui ont participé ponctuellement, de près ou de loin au terrain. Merci également à Eric Sauquet, Benjamin Renard, Jean-Pierre Daleau, Anne-Laure Achard, Olivier Petot pour m'avoir aidée à de nombreuses reprises.

Je remercie bien évidemment l'ensemble de mes collègues d'IRSTEA (Roland, Julien, Guillaume, Lise, Hervé C., Hervé P., Thibault, Calou, Jérôme, Edwige, Coralie...) et d'Asconit (Alex, Anne-Flo, Thomas, Julien, Amandine, Anita, Laurence, Heliott, Loïs...) pour leur soutien au quotidien, les pauses cafés et les rhum partagés même en coup de vent, entre deux avions et trois coups de pédales...

Je souhaite particulièrement remercier Patrick Le Goulven, qui m'a donnée ma chance en Equateur et qui depuis m'a soutenue dans mon travail sur cette thématique "des hommes et de la ressource en eau". Merci également à Françoise, Odile, Jean-Christophe et Roger pour ces riches partages qui ont fait de nous *una familia de allá*.

Merci également à mes proches : Lucie, Agnès, Lauriane, Laetitia, Iker, Rémi, Romain, les voisines, ma famille et les vélosophes rue saint-polycarpe qui ont été une écoute et un appui. Merci aussi à tous ceux qui ont croisé ma route en y ajoutant du piquant plus ou moins fort, et des sourires, vrais et immuables...

Enfin, je retiendrai qu'au sommet de chaque montagne, on contemple l'immensité qui s'offre à nous avec une certaine humilité, car on est touché par notre humanité, celle que l'on découvre dans nos forces et nos faiblesses lors de l'ascension. Gravier des sommets est une expérience, à revivre bien évidemment à chaque opportunité, pour découvrir d'autres horizons, se découvrir encore soi-même et dans le partage. Merci d'avoir partagé cette ascension !

AVANT PROPOS

Cette thèse a été initiée en partenariat avec le bureau d'étude Asconit Consultants et l'organisme de recherche IRSTEA. A l'occasion, j'ai été embauchée avec un contrat à durée indéterminée. Cette thèse a reçu le soutien financier de l'Association Nationale de la Recherche et de la Technologie dans le cadre du programme des thèses CIFRE (Conventions Industrielles de Formation par la Recherche). Les frais relatifs au déroulement de la thèse ont été cofinancés selon les termes de la convention établie entre Asconit Consultants et IRSTEA. L'entreprise s'est accordée avec IRSTEA pour que les outils développés soient publics.

Cette thèse a bénéficié de nombreux partenariats entre chercheurs (IRSTEA, Université de Lyon 1, CNRS, MNHN, Université Antilles-Guyane, IRD), acteurs locaux (Parc National de la Guadeloupe, ARDA) et opérationnels (DIREN, OIE, Asconit Consultants). En particulier, cette thèse a pu être réalisée grâce à l'accès aux données de pêche, réalisées dans le cadre de suivis de réseau et d'études scientifiques réalisés par l'ARDA à la Réunion, d'études des débits minimum biologiques dans le cadre du renouvellement des concessions aux Antilles réalisées par Asconit Consultants et par Dominique Monti, sur la demande de l'Office de l'Eau de la Réunion, de la Martinique et la DIREN de la Guadeloupe.

L'usage du "je" dans la suite du manuscrit est pris par commodité de rédaction et a une valeur d'engagement personnel en dehors des travaux associés aux articles (accepté, soumis et en cours de préparation). Enfin, le manuscrit s'organise en deux parties, une synthèse et un recueil des articles issus de mes travaux de thèse. Pour les articles en français, un résumé étendu est fourni en tête d'article.

TABLE DES MATIERES

RESUME	iv
SUMMARY	v
REMERCIEMENTS.....	vi
AVANT PROPOS.....	viii

PARTIE I

CHAPITRE 1

CONTEXTE GENERAL ET CADRE THEORIQUE.....	7
1 CONTEXTE GENERAL DE LA GESTION QUANTITATIVE DE LA RESSOURCE EN EAU DES RIVIERES.....	8
1.1 Etat des connaissances sur le fonctionnement des écosystèmes	8
1.2 Cadre législatif	10
1.3 Les outils d'aide à la gestion des débits.....	11
2 LES MODELES D'HABITAT	13
2.1 L'approche classique.....	13
2.2 Les approches statistiques	13
2.3 Une approche multi-sites.....	15
3 LE CONTEXTE INSULAIRE	16
4 LES OBJECTIFS DE LA THESE	18
5 ORGANISATION DU MEMOIRE	19

CHAPITRE 2

SYNTHESE DES CONNAISSANCES DES MILIEUX INSULAIRES TROPICAUX.....	21
1 CONTEXTE GEOGRAPHIQUE.....	22
1.1 Localisation.....	22
1.2 Une activité volcanique récente.....	22
1.3 Un climat tropical humide.....	22
2 LES RIVIERES INSULAIRES TROPICALES.....	24
2.1 Caractéristiques hydro-morphologiques	24
2.2 Régime hydrologique.....	26
2.3 Eco-régions	26
3 LES ECOSYSTEMES DES RIVIERES INSULAIRES TROPICALES	27
3.1 Structure des écosystèmes.....	27
3.2 Fonctionnement des écosystèmes	30
4 LE ROLE DU REGIME HYDROLOGIQUE DANS L'ORGANISATION DES COMMUNAUTES	36
4.1 Régimes naturels.....	36
4.2 Régimes influencés	37
5 POUR CONCLURE.....	38

CHAPITRE 3

MODELISATION DES PREFERENCES HYDRAULIQUES.....	41
DU MICRO-HABITAT.....	41
1 MATERIELS ET METHODES.....	42

2	RESULTATS	45
3	DISCUSSION ET CONCLUSION.....	46
CHAPITRE 4		
	MODELES HYDRAULIQUES STATISTIQUES	49
1	MATERIELS ET METHODES.....	50
1.1	Sites d'études	50
1.2	Collectes des données	53
1.3	Traitement des données	53
1.4	Principe de modélisation	54
1.5	Analyse des fréquences	56
2	RESULTATS	57
3	CONCLUSIONS.....	60
CHAPITRE 5		
	APPLICATION DE LA METHODE DES MICRO-HABITATS AUX RIVIERES INSULAIRES	
	TROPICALES.....	63
1	MATERIELS ET METHODES.....	65
2	RESULTATS	66
3	DISCUSSION ET CONCLUSION.....	70
CHAPITRE 6		
	CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES	73
1	CONCLUSIONS.....	74
1.1	Avantages et limites d'une approche statistique et multi-sites	74
1.2	Applicabilité des modèles d'habitats dans les rivières insulaires tropicales....	76
2	PERSPECTIVES DE RECHERCHE	77
2.1	Une approche spatialisée du micro-habitat.....	78
2.2	Une approche fonctionnelle des communautés	78
2.3	Une approche intégrée de la gestion sur le gradient amont-aval.....	79
2.4	Une approche comparative des espèces et des communautés.....	79
3	RECOMMANDATIONS POUR LA GESTION DES RIVIERES TROPICALES INSULAIRES	
	80	
PARTIE II		
	A1. Hydraulic preferences of shrimps and fishes in tropical insular rivers.....	85
	A2. Velocity and depth distributions in stream reaches: testing European models in	
	Ecuador.	113
	A3. Statistical hydraulic models for steep tropical and alpine streams.	127
	A4. Global statistical models of velocity and water depth distributions in stream	
	reaches of several continents.....	157

A4. Modèles statistiques généraux des distributions de vitesses et de hauteur d'eau dans des tronçons de cours d'eau de plusieurs continents.....	159
A5. An example of minimum flows estimation in a tropical insular stream	173
A5. Une méthode pour évaluer les débits minimaux des rivières insulaires tropicales.	177
Annexe I. 1.....	204
Annexe I. 2	206
LISTE DES TABLES	212
LISTE DES FIGURES	213
LISTE DES PHOTOS.....	215
REFERENCES.....	216

- PARTIE I -
SYNTHESE

CONTEXTE GENERAL ET CADRE THEORIQUE

Les régimes hydrologiques sont particulièrement structurants de l'organisation des écosystèmes aquatiques des rivières (Poff *et al.*, 1997). Par conséquent, les prélèvements d'eau destinés aux différents usages (agricoles, eau potable, etc.) qui modifient les régimes hydrologiques peuvent avoir un impact non négligeable voire irréversible sur le fonctionnement des écosystèmes. Il est donc nécessaire de mieux comprendre les relations entre les écosystèmes et l'hydraulique des rivières pour répondre aux enjeux d'une gestion durable et équilibrée de la ressource en eau (satisfaction de la demande en eau et préservation des écosystèmes).



Photo I.1. 1: Prises d'eau dans les départements d'outre-mer insulaires.

Des démarches politiques et des collaborations étroites entre les différents acteurs (décideurs, gestionnaires et scientifiques) ont été entreprises depuis longtemps dans les régions tempérées pour apporter des solutions concrètes et adaptées aux problèmes rencontrés dans la gestion quantitative (e.g. cf. revue de Petts, 2009 ; Conallin *et al.*, 2010). Toutefois, les préoccupations en milieu insulaire tropical sont relativement tardives et les connaissances relatives à ces écosystèmes sont moins bien étendues (Smith *et al.*, 2003). Par ailleurs, le constat d'une gestion des débits des rivières insulaires tropicales mal adaptée (Photo I.1. 1), sous l'influence de transformations rapides (climat, démographie), met en évidence un besoin

urgent de transférer des outils de gestion, déjà existants dans les régions tempérées. C'est également une opportunité de tester des outils de gestion dans des contextes géographiques différents. Ma thèse s'inscrit dans cette démarche et propose des modèles d'habitats statistiques comme outils d'aide à la gestion des débits dans les rivières insulaires tropicales.

1 CONTEXTE GENERAL DE LA GESTION QUANTITATIVE DE LA RESSOURCE EN EAU DES RIVIERES

1.1 Etat des connaissances sur le fonctionnement des écosystèmes

1.1.1 La relation espèce-habitat

Dans les écosystèmes des rivières, les organismes vivants (poissons, macro-invertébrés, macrophytes, etc.) interagissent entre eux et avec de nombreux facteurs environnementaux (biotiques ou abiotiques). Les processus biologiques et physiques qui découlent de ces interactions sont relativement complexes et s'opèrent à différentes échelles spatio-temporelles. Ces échelles sont imbriquées et pour appréhender l'organisation des écosystèmes, une approche hiérarchisée est généralement adoptée (Frissell *et al.*, 1986 ; Biggs *et al.*, 2005). En particulier, l'étude de la relation espèce-habitat à l'échelle du micro-habitat permet de s'affranchir d'un certain nombre de facteurs (e.g. température, chimie) pour étudier la réponse des communautés aquatiques à un changement de débit (e.g. Statzner *et al.*, 1988).

L'étude de la relation espèce-habitat repose sur l'idée que les espèces ont besoin d'un environnement spécifique qui se définit comme un ensemble de conditions environnementales, appelé niche écologique (Hutchinson 1957). Les espèces présentent donc des exigences vis-à-vis du micro-habitat ($\sim 10^0 - 10^1$ m) qui va conditionner leur distribution au sein du tronçon ($\sim 10^1 - 10^2$ m). Ces préférences hydrauliques sont représentées de manière générale par la variation de l'abondance (ou l'occurrence) d'une espèce en fonction des variables hydrauliques qui sont classiquement la vitesse, la hauteur, le substrat et la force de cisaillement.

1.1.2 Les préférences hydrauliques du micro-habitat

Le rôle de l'hydraulique dans la sélection du micro-habitat a été mis en évidence pour de nombreux taxa chez les macrophytes (e.g. Riis and Biggs, 2003), les poissons (e.g. Jowett et Richardson, 2003; Teichert *et al.*, 2012), les macro-crustacés (e.g. Jowett *et al.*, 2008; Monti et Legendre, 2009) et les macro-invertébrés (e.g. Jowett *et al.*, 1991; Benbow *et al.*, 1997;

Blanco et Scatena, 2006; Méricoux *et al.*, 2009) (Figure I.1. 1ac). Toutefois, les paramètres hydrauliques ne sont pas nécessairement responsables de la sélection de l'habitat. Par conséquent, les préférences hydrauliques des espèces à l'échelle du micro-habitat sont flexibles entre les rivières, les saisons et les stades de vie sous l'influence d'autres facteurs environnementaux (Leftwich *et al.*, 1997 ; Jackson *et al.*, 2001 ; Lee et Suen, 2012). Malgré tout, certaines espèces montrent des préférences similaires à l'échelle de la région (Lamouroux et Capra., 2002 ; Dolédec *et al.*, 2007) (Figure I.1. 1ad).

De la même manière, il a été mis en évidence que les traits fonctionnels des communautés de poissons et des macro-invertébrés répondent à un gradient hydraulique (e.g. Lamouroux *et al.*, 2004; Blanck *et al.*, 2007) (Figure I.1. 1bc), et certaines de ces relations sont comparables à l'échelle intracontinentale (rivières d'Europe, Blanck et Lamouroux., 2007) et intercontinentale (rivières de France et de Virginie aux USA, Lamouroux *et al.*, 2002) (Figure I.1. 1bd). Cependant, la similitude des réponses au sein et en comparaison à d'autres contextes hydro-climatiques (e.g. rivières tropicales, méditerranéennes, de montagnes) où les régimes hydrologiques présentent des caractéristiques distinctes (Poff et Ward, 1989, 1990) reste peu connue.

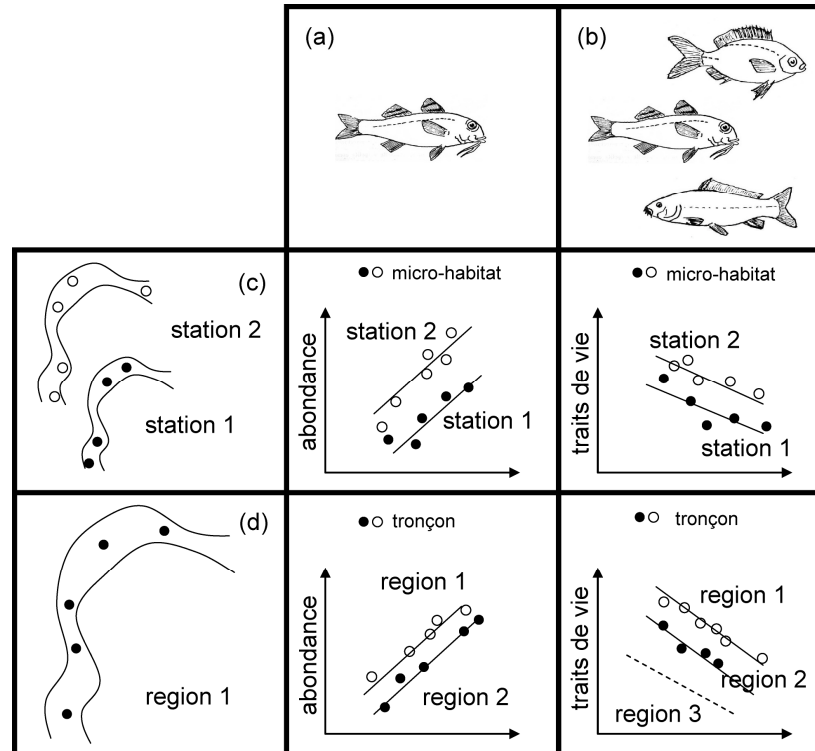


Figure I.1. 1: Exemple de préférences hydrauliques des (a) espèces et des (b) communautés à l'échelle (c) du micro-habitat et (d) du tronçon. L'axe des abscisses représente un gradient hydraulique. La pente des droites a été choisie arbitrairement pour illustrer, car elle dépend des espèces et des variables hydrauliques considérées. La région 3 représente les préférences des communautés à l'échelle du tronçon sur un autre continent par rapport aux régions 1 et 2.

1.1.3 Les réponses des écosystèmes à un changement de débit

La réponse des écosystèmes à un changement de débit est encore mal connue, car peu d'études à ce jour ont pu prédire le changement de la structure des communautés en réponse à un changement de débit (e.g. Lamouroux *et al.*, 2006). En effet, la réponse à un changement de débit n'est pas systématique (e.g. Vilizzi *et al.*, 2004 ; Bradford *et al.*, 2011) et la validation des prédictions requiert l'étude de la dynamique des populations sur du long terme, en raison des multiples interactions. En particulier, une étude des réponses des communautés aquatiques à un changement de débits, regroupant 165 résultats de recherches (Poff et Zimmermann, 2010), fait le bilan d'une grande variabilité des réponses suivant les groupes taxonomiques et/ou les régions concernées. Les auteurs identifient là une insuffisance de connaissances taxonomiques (en particulier chez les macro-invertébrés et les macrophytes) et autoécologiques (espèce tolérante, spécialiste ou non-native).

1.2 Cadre législatif

La Loi sur l'Eau et les Milieux Aquatiques (LEMA) de 2006 est la loi fondamentale qui régit la gestion quantitative de la ressource en eau en vue de préserver les milieux aquatiques. Ce texte de loi impose un débit minimal¹ au droit ou à l'aval immédiat de l'ouvrage (seuils et barrages) pour maintenir et "garantir en permanence la vie, la circulation et la reproduction des espèces peuplant les cours d'eaux avant aménagement", définit initialement dans la loi Pêche de 1984. Ce débit minimal est communément appelé débit minimal biologique (DMB) ou débit réservé lorsque le débit minimal est associé aux prélèvements.

Le débit minimal fixé au droit ou à l'aval immédiat de l'ouvrage a une valeur plancher fixée de manière générale au 1/10^{ième} du module interannuel. Le débit plancher est fixé au 1/20^{ième} du module pour les cours d'eau ou section de cours d'eau dont le débit dépasse 80 m³/s ou les installations hydroélectriques qui participent à la production d'énergie aux heures de pointe. Le débit minimal à l'aval des ouvrages ne peut être inférieur aux valeurs planchers, à l'exception d'arrêtés administratifs spécifiques (e.g. cours d'eau ayant un fonctionnement atypique, étiage naturel exceptionnel) ou d'une modulation sur l'année autour du 1/10^{ième} du module (avec un débit toujours >1/20^{ième}). Par ailleurs, le débit plancher n'est en aucun cas une référence de qualité et ne saurait être la norme pour définir les débits réservés.

¹ Circulaire du 05/07/2011 relative à l'application de l'article L214-18 du Code de l'environnement

Le DMB tient compte non seulement des besoins des espèces au cours de leurs différents stades de vie mais visent également à répondre aux exigences de la Directive Cadre européenne sur l'Eau (DCE) retranscrites dans les Schémas Directeurs d'Aménagement et de Gestion des cours d'Eau (SDAGE). Entre autres, les SDAGE définissent des objectifs de gestion afin d'assurer le maintien du bon fonctionnement écologique des masses d'eau dans le cadre d'une gestion durable et équilibrée de la ressource en eau.

Les obligations législatives relatives au débit minimal s'appliquent aux ouvrages existants qui doivent être conformes au plus tard le 1^{er} janvier 2014 et l'objectif du bon état des écosystèmes dans le cadre de la DCE doit être atteint d'ici 2015. Dans ce contexte, les gestionnaires et les décideurs manifestent un réel besoin de développer des outils d'aide à la gestion des débits pour quantifier l'impact d'un changement de débit sur les écosystèmes.

1.3 Les outils d'aide à la gestion des débits

De nombreuses méthodes ont été proposées comme outils d'aide à la gestion des débits. Il en existe plus de 200 dans le monde (Tharme, 2003) qui peuvent être regroupées selon quatre catégories : hydrologique, hydraulique, du micro-habitat et holistique.

Les méthodes hydrologiques ont été les premières à être mises en place. Elles se basent sur l'analyse des chroniques de débits en situation naturelle et requièrent des données sur des périodes relativement longues (~ 30 années) pour fournir des statistiques fiables. Le débit minimal se définit alors comme un pourcentage d'un débit caractéristique du régime naturel (e.g. débits d'étiages, module) auquel sont associés de potentiels effets sur les organismes aquatiques (Figure I.1. 2a). Toutefois, le lien entre un débit minimal et un état écologique établi avec cette méthode ne repose pas sur des validations biologiques, excepté avec la méthode de Tennant (1976). La méthode de Tennant est d'ailleurs à l'origine des débits plancher définis dans la LEMA, le module étant préféré aux débits d'étiages car c'est une donnée plus fiable (e.g. Caissie *et al.*, 1998). Aujourd'hui, cette méthode a évolué vers la recommandation de régimes réservés sur la base d'un plus grand nombre de caractéristiques du régime (intensité, durée, fréquence) afin d'évaluer l'impact d'une altération des régimes (e.g. Range of Variability Approach, Richert *et al.*, 1996).

Les méthodes hydrauliques s'intéressent quant à elles, à la variation des paramètres hydrauliques caractéristiques (e.g. périmètre mouillé, hauteur d'eau, ...) en fonction du débit

sur plusieurs transects à l'échelle du tronçon. Par exemple dans la méthode du périmètre mouillée, l'objectif est de maintenir un maximum de surface mouillée, propice à la production alimentaire (périphyton), et le point de rupture observé graphiquement dans les relations de géométrie hydraulique définit le débit minimal (e.g. Jowett, 1997, 1998 ; Figure I.1. 2b).

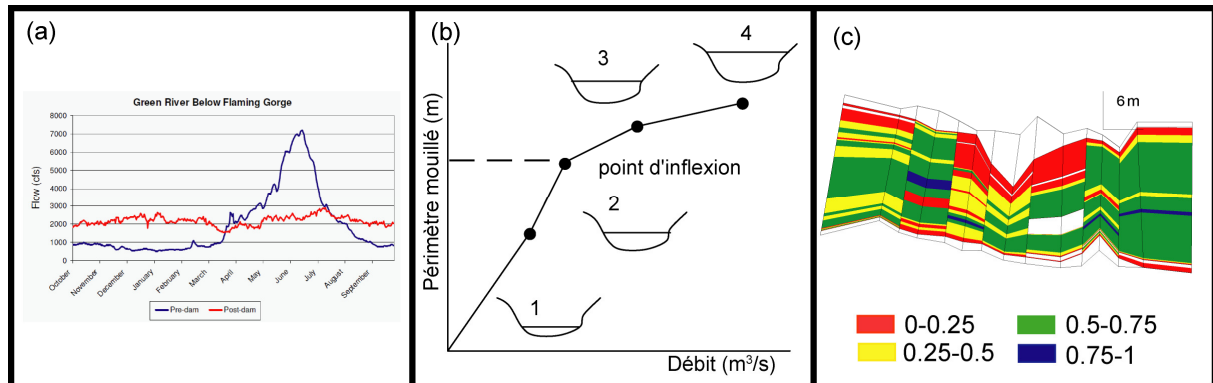


Figure I.1. 2: Principales méthodes pour définir les débits minimum. Méthode (a) hydrologique (b) hydraulique et (c) du micro-habitat (cartographie des valeurs d'habitat à un débit donné) (cf. texte pour les détails).

La méthode du micro-habitat est la deuxième méthode la plus employée dans le monde (28 % des méthodes, Tharme, 2003). Les modèles d'habitats associés, couplent un modèle hydraulique du tronçon avec des modèles biologiques pour fournir une valeur d'habitat potentiel. Les modèles biologiques sont des courbes de préférences hydrauliques du micro-habitat définit pour un groupe taxonomique (défini pour un stade de développement, d'espèces ou de groupes d'espèces). Le choix en particulier d'espèces à forte valeur patrimoniale ou économique conduit à parler d'espèces cibles. La valeur d'habitat (VH) fournie varie entre 0 (mauvaise qualité) et 1 (bonne qualité) (Figure I.1. 2c). La VH est en général exprimée quantitativement à travers un Volume ou une Surface Pondérée Utile (VPU ou SPU) en multipliant la VH par le volume ou la surface du tronçon du cours d'eau (exprimée par mètre du linéaire). La courbe de VPU (ou SPU) dans la gamme des débits simulés représente la réponse biologique à un changement de débit. Les courbes de VPU s'interprètent en particulier aux bas débits car l'efficacité de la pêche diminue pour les forts débits. Le débit minimal est discuté autour d'une valeur où la perte de VPU (ou SPU) par rapport à une situation naturelle de référence est rapide. Enfin, la valeur de débit minimale définie n'est pas systématique car elle dépend des espèces et du contexte écologique spécifique au site d'étude (hydrologie, hydraulique, biologie). En particulier, le choix du groupe taxonomique doit veiller à intégrer les espèces présentes et sensibles à la variation des conditions hydrauliques.

Les méthodes hydrologiques, hydrauliques et du micro-habitat nécessitent de nombreuses données et présentent une limite d'application dans des contextes où les ressources (techniques, financières et humaines) sont limitées. Dans de tels contextes, une approche holistique peut être adoptée où les recommandations de débits minimum reposent sur l'avis d'un panel d'expert (e.g. Building Block Methodology - BBM, King and Louw, 1998 ; Ecological Limits Of Hydrologic Alteration - ELOHA, Poff *et al.*, 2010).

Le choix d'une méthode dépend donc du contexte en termes de ressources (humaines et financières) et des objectifs de gestion (Souchon *et al.*, 1998). Par conséquent, ces quatre types de méthodes ne s'excluent pas et peuvent être combinées (e.g. Jowett et Biggs, 2006).

2 LES MODELES D'HABITAT

2.1 L'approche classique

L'application de la méthode du micro-habitat a été initiée dans les années 70 aux USA dans le cadre méthodologique *Incremental Flow Instream Management* (IFIM, USGS) pour aider à la recommandation des débits réservés à l'aval des ouvrages. Le modèle d'habitat employé (PHABSIM, Bovee 1982) couple un modèle hydraulique numérique aux modèles biologiques (Figure I.1. 3). Ce modèle d'habitat a fait l'objet de nombreuses applications et adaptations dans le monde pour répondre à un besoin grandissant de quantifier les réponses des écosystèmes à un changement de débit (exemples de logiciels : EVHA en France, Ginot 1995 ; RHYHABSIM en Nouvelle Zélande, Jowett, 1996 ; CASIMIR en Allemagne/Belgique, Jorde *et al.*, 2000, Schneider, 2001). Toutefois, le protocole à mettre en place pour collecter les données est relativement contraignant (nombreux relevés topographiques et hydrauliques) et les modèles hydrauliques sont peu adaptés aux écoulements torrentiels (où l'hypothèse du régime uniforme n'est plus respectée). Une approche statistique a alors été proposée comme alternative pour réduire l'effort d'échantillonnage et *a fortiori* le cout des études correspondantes.

2.2 Les approches statistiques

Il existe deux types de modèles d'habitats statistiques. Des modèles d'habitat, dit "généralisés", se basent sur la modélisation des valeurs d'habitat produites par les modèles d'habitats classiques. Les modèles d'habitat généralisés prédisent les valeurs d'habitat à partir de caractéristiques moyennes à l'échelle du tronçon relativement simples à collecter sur le

terrain (e.g. hauteur d'eau, largeur mouillée ; e.g. logiciel ESTIMHAB, Lamouroux et Capra, 2002, Lamouroux, 2002, Figure I.1. 3). En effet, une centaine de hauteurs d'eau et une vingtaine de largeurs mouillées à deux débits (au minimum) suffisent à établir les relations de géométrie hydraulique à l'échelle du tronçon (Stewardson, 2005), qui constituent les variables d'entrées du modèle. Les premiers résultats de validations des prédictions de modèles d'habitat statistiques dans les rivières des régions françaises (e.g. Lamouroux *et al.*, 2006) ont montré la pertinence de leur emploi. De même, le transfert de ce type de modèle au contexte des rivières de Nouvelle-Zélande donne des prédictions relativement bonnes (Lamouroux et Jowett, 2005). Cependant, ces modèles d'habitat statistiques ne concernent qu'un certain nombre d'espèces de poissons (e.g. dans les rivières françaises rithropotamiques). Le deuxième type de modèles d'habitat statistiques, qui nécessitent également des données d'entrées simples à collecter sur le terrain, est par contre plus souple d'emploi car les modèles couplent un modèle hydraulique statistique à des préférences biologiques (e.g. Lamouroux *et al.*, 1992, cf. logiciel FSTRESS ; Lamouroux *et al.*, 1995, Lamouroux, 1998, cf. logiciel STATHAB, Figure I.1. 3). Ce deuxième type de modèles d'habitat statistiques permet alors d'intégrer de nouveaux modèles de préférences biologiques selon les besoins de l'étude (e.g. macro-invertébrés, Mérigoux *et al.*, 2009).

Les modèles d'habitats statistiques présentent des limites d'application dans les rivières pentues (> 4 %), à forte granulométrie relative à la hauteur d'eau (> 1), aux rivières dont le module est supérieur à $30 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ et ne concernent que les rivières dont la morphologie du chenal a été peu ou pas impactée. Par ailleurs, des tests de transférabilité des modèles hydrauliques statistiques (Lamouroux *et al.*, 1995 ; Lamouroux, 1998 ; Schweizer *et al.*, 2007) à d'autres contextes hydro-morphologiques ont mis en évidence le besoin d'adapter les paramètres des modèles (Saraeva et Hardy, 2009 ; Rosenfeld *et al.*, 2011). Enfin, les modèles d'habitats statistiques n'offrent pas une cartographie des habitats hydrauliques à la différence des modèles d'habitat classiques.

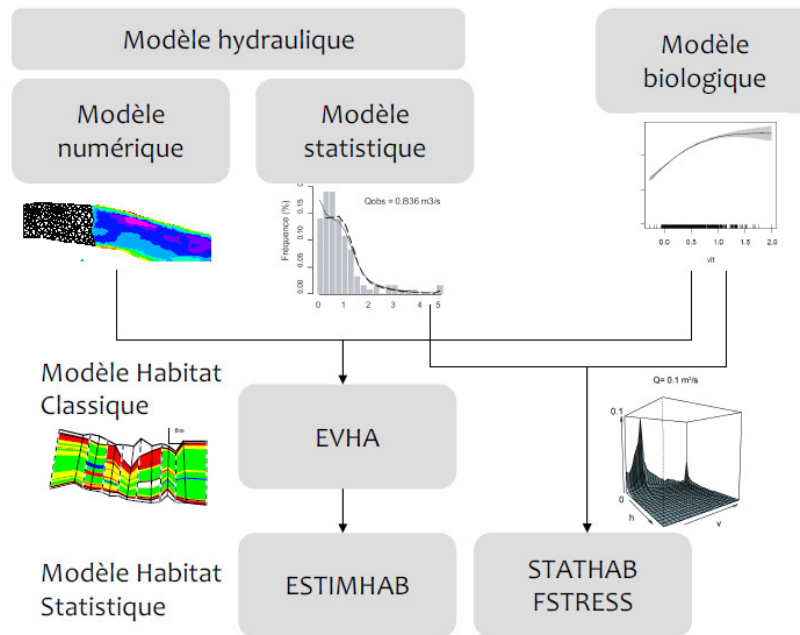


Figure I.1. 3: Principe et type de modèles d'habitat associés aux logiciels développés en France.

2.3 Une approche multi-sites

La généralisation des modèles d'habitats ou de leurs composantes (modèles biologiques ou hydrauliques) à l'échelle d'une région ou d'un ensemble de rivières s'adresse au problème de la transférabilité des modèles. En effet, la généralisation des modèles de préférences hydrauliques ou des modèles hydrauliques statistiques se base sur une approche multi-sites à l'échelle d'une région qui permet de s'affranchir des singularités à l'échelle de la station (facteurs biotique ou abiotiques, spécificité du chenal). Par conséquent, la généralisation des modèles contribue à identifier les variables hydrauliques déterminantes dans la sélection de l'habitat chez les espèces à l'échelle du tronçon (Lamouroux et Jowett, 2005 ; Dolédec *et al.*, 2007) et déterminantes de la distribution des variables hydrauliques du micro-habitat (e.g. Lamouroux *et al.*, 1995 ; Schweizer *et al.*, 2007). La poursuite du test de transférabilité des modèles d'habitat devrait permettre d'identifier les mécanismes et les propriétés générales des écosystèmes suivant les groupes taxonomiques et les contextes hydro-morphologiques. Par ailleurs, ces modèles généraux ont un large domaine d'application qui présente un fort intérêt dans la planification des débits à large échelle (région, nationale) à partir de données géo-référencées pour prioriser les projets de restauration par exemple (e.g. Snelder *et al.*, 2011).

3 LE CONTEXTE INSULAIRE

La gestion de la ressource en eau des rivières dans les Départements d'Outre-mer (DOM) en milieux insulaires (Guadeloupe et Martinique aux Antilles ; Mayotte et Réunion dans l'Océan Indien, Figure I.1. 4) est soumise aux mêmes contraintes législatives qu'en métropole (LEMA et DCE). Toutefois, la gestion de l'eau relève d'enjeux qui sont propres aux milieux insulaires tropicaux tels que la vulnérabilité d'une ressource mal répartie dans le temps et l'espace, et la présence d'un patrimoine naturel exceptionnel comme en témoigne l'existence de parcs Nationaux et Régionaux (e.g. Parc National de la Réunion, Parc Régional de la Guadeloupe).

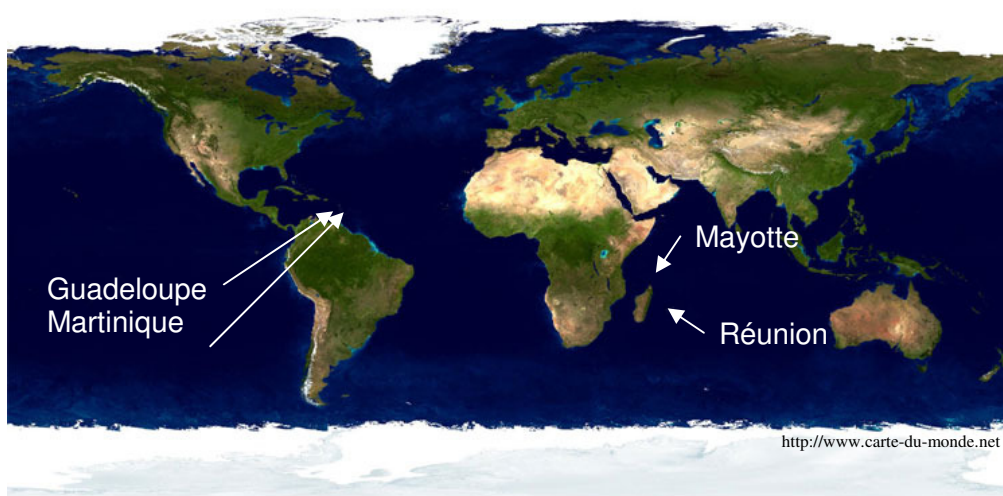


Figure I.1. 4: Localisation des DOM insulaires étudiés

Les ressources en eaux proviennent essentiellement des rivières (e.g. 94 % en Martinique à partir de 22 captages ; SDAGE 2009). C'est donc une ressource sensible pendant la saison des basses eaux où les quantités d'eau disponibles sont moindres et le risque de pollution accrue, mais également pendant la saison des pluies en raison de la turbidité des eaux. Les ressources en eaux sont difficilement stockables en raison des risques associés aux événements climatiques extrêmes, aux reliefs abrupts, à la faible surface au sol disponible et les risques sismiques. De même, le déséquilibre des ressources en eaux entre les versants exposés ou non aux vents dominants conduit à la mise en place de transferts d'eau et à une gestion intégrée à l'échelle de l'île (e.g. basculement des eaux de la Basse Terre vers la Grande Terre en Guadeloupe, et des cirques de l'est de la Réunion vers la côte ouest). Cette difficulté d'approvisionnement est perceptible dans le prix de l'eau qui est relativement élevé pour certaines communes ne bénéficiant pas de subventions (e.g. 2.63 euros/m³ en Guadeloupe vs.

1.79 euros/m³ en Rhône Alpes ; données 2008²), mais également dans la fréquence des coupures d'eau. Par ailleurs, les ressources en eaux des rivières contribuent aux besoins en eaux agricoles (irrigation des exploitations sucrières, bananières) et industriels (agro-alimentaire) (e.g. respectivement 14 et 2 % en Martinique, SDAGE 2009). Enfin, le plan de relance de l'hydroélectricité en France dans le cadre de développement des énergies renouvelables (e.g. à la Réunion où déjà 30 % de la production électrique est d'origine hydraulique) ou encore l'expansion de l'emprise foncière laissent envisager la perspective de pressions croissantes sur la ressource (e.g. la demande en eau augmenterait entre 4 à 22 % à l'horizon de 2030 suivant divers scénarios de gestion à la Réunion, Graveline *et al.*, 2010).

Les ressources piscicoles des rivières représentent une valeur patrimoniale avec un fort taux d'endémisme et un fort intérêt économique en raison de la pêche traditionnelle des juvéniles de poissons d'eau douce (poissons de Gobiidae appelés "bichiques" à la Réunion et "titiris" aux Antilles) et des grosses crevettes (les "ouassous" aux Antilles). Toutefois, les écosystèmes des rivières insulaires tropicales sont particulièrement menacés par une croissance démographique parfois élevée (e.g. ~ 2 % par an entre 2002 et 2007 à Mayotte vs. 0.4 % par an en Guadeloupe et 0.5 % en France entre 1999 et 2006 ; INSEE, 2009) et les rejets polluants associés: les rejets ponctuels des industries (distilleries, carrières), les rejets agricoles diffus (e.g. chlordécone issue des exploitations bananières aux Antilles ; Coat *et al.*, 2011) et le rejet des eaux usées traitées ou non (e.g. 40 % de la population en Guadeloupe est raccordée au réseau collectif). Par ailleurs, les aménagements urbains (e.g. infrastructures routières) détériorent les écosystèmes et contribuent notablement au problème de la continuité hydraulique des rivières en période de basses eaux (Ramirez *et al.*, 2012).

La préservation des écosystèmes tropicaux insulaires à l'échelle régionale des Caraïbes et l'Océan Indo-Pacifique a été une préoccupation tardive et les données relatives à ces écosystèmes sont relativement limitées comparées aux écosystèmes des régions tempérées (Smith *et al.*, 2003 ; Scatena, 2004). Par ailleurs, les politiques de gestion locale de l'eau dans les DOM ont été menées par différents organismes et supportées par différents moyens financiers, collaborations et appuis techniques, jusqu'au récent établissement des offices de l'eau qui se substituent aux Agences de l'eau de la Métropole (datant de 2002 en Martinique, 2003 à la Réunion et 2006 en Guadeloupe). Cette diversité des ressources se reflète en partie

² <http://agreste.agriculture.gouv.fr/enquetes/environnement/enquete-eau-et-assainissement/> - consulté le 6 janvier 2013

dans le nombre de SAGE proposés (3 seulement sur l'ensemble des DOM), et dans la disparité des outils développés et des données disponibles. Ceci étant, la gestion des débits est relative à une problématique plus complexe qui ne saurait se limiter aux outils techniques proposés. Le partage des connaissances intra- et interrégionales fait donc partie d'une composante essentielle de la démarche de la gestion des rivières insulaires tropicales.

4 LES OBJECTIFS DE LA THESE

Aux vues de la spécificité de la gestion des débits dans les milieux insulaires tropicaux et des impératifs législatifs, cette thèse vise à apporter des éléments de réponses au sujet des modalités d'actions pour une gestion équilibrée et durable de la ressource en eau.

Cette thèse propose alors de transférer les outils de gestion mis en œuvre en France métropolitaine pour quantifier l'impact des changements de débits sur les écosystèmes des rivières et de les adapter aux milieux insulaires tropicaux. En particulier, cette thèse répond à la question de la pertinence de l'application de la méthode des micro-habitats statistique au contexte insulaire tropical et constitue un apport méthodologique dans la démarche de détermination des DMB.

Outre les aspects de recherche appliquée de cette thèse, ce travail s'inscrit également dans un cadre de recherche fondamentale en termes d'acquisitions des connaissances sur l'écologie des espèces des milieux insulaires tropicaux et sur les similarités du lien entre l'hydraulique et la biologie intra- et interrégionales (Antilles, Océan Indien). En particulier, ce travail repose sur une approche statistique et multi-sites à partir d'un large jeu de données collectées par les collaborateurs du projet et par moi-même.

5 ORGANISATION DU MEMOIRE

Le manuscrit de thèse s'articule de la manière suivante. Tout d'abord, une synthèse des connaissances sur les milieux insulaires permet de décrire les écosystèmes des milieux insulaires tropicaux afin d'identifier les différences et les similitudes intra- et interrégionales (Chapitre 2). Je présente ensuite une synthèse des résultats des articles en trois chapitres qui traitent :

- des modèles de préférences hydrauliques (chapitre 3, II. A1) ;
- des modèles hydrauliques statistiques (Chapitre 4, II. A2, A3 et A4) ;
- d'une étude de cas pour proposer une méthodologie d'interprétation des résultats du modèle d'habitat statistique spécifiquement développée pour les milieux insulaires tropicaux (Chapitre 5, II. A5).

Enfin, sur la base des connaissances des enjeux, des spécificités des écosystèmes insulaires tropicaux et des limites du modèle d'habitat développé, je discute dans un dernier chapitre (Chapitre 6) de l'applicabilité de la méthode des micro-habitats statistiques en vue de la définition d'objectifs de gestion dans les DOM et je termine avec les potentielles perspectives de recherches.

A noter que dans cette thèse, je m'intéresse à l'étude des milieux insulaires ayant des rivières pérennes. Ainsi, les petites îles de l'archipel guadeloupéen et les grandes îles calcaires (Marie-Galante, Grande Terre) où les ravines sont dominantes ne relèvent pas de cette étude. Par ailleurs, au cours de mon stage de master, j'ai participé à un projet qui visait à définir les débits écologiques dans une région d'Equateur en altitude. A cette occasion, j'ai voulu appliquer la méthode des micro-habitats selon une approche statistique et j'ai cherché à tester la transférabilité des modèles hydrauliques statistiques. J'ai alors échantillonné des données hydrauliques qui sont également traitées dans le chapitre 4. De même, dans ce chapitre 4 sont intégrées des données hydrauliques complémentaires qui ont été collectées dans les Alpes (à l'aide d'une étudiante dans le cadre de son master) et d'autres qui m'ont été transmises par N. Lamouroux, relatives à un échantillonnage dans des rivières françaises (Lamouroux *et al.*, 1995).

SYNTHESE DES CONNAISSANCES DES MILIEUX

INSULAIRES TROPICAUX

L'utilisation des outils d'aide à la gestion pour recommander des débits écologiques repose sur les connaissances du fonctionnement des écosystèmes. A travers ce chapitre, j'ai donc cherché à synthétiser les principaux éléments du fonctionnement des écosystèmes des rivières insulaires tropicales des DOM (Martinique, Guadeloupe, Réunion, Mayotte, Photo I.2. 1) pour mettre en évidence des similitudes et des différences interrégionales. J'ai parfois complété cette bibliographie avec celle des autres milieux insulaires des régions Caraïbéennes et de l'Océan Indien qui partagent des peuplements dont l'écologie et la biologie sont proches.



Photo I.2. 1: Paysages insulaires : (1^{ère} ligne) vue sur Grand Bassin et le volcan du Piton de la Fournaise à l'île de la Réunion ; (2^{ième} ligne) la montagne Pelée à St-Pierre et la chute d'Absalon en Martinique.

1 CONTEXTE GEOGRAPHIQUE

1.1 Localisation

Les îles de la Martinique et de la Guadeloupe appartiennent à l'archipel de l'arc des petites Antilles dans la région Caraïbienne. L'île de la Réunion et Mayotte se trouvent dans la région Ouest de l'Océan Indien et appartiennent respectivement aux archipels des Mascareignes et des Comores (Figure I.1.4, Chapitre 1).

1.2 Une activité volcanique récente

Les îles des DOM sont des îles volcaniques récentes qui se distinguent des îles océaniques par la présence de sommets culminants jusqu'à plus de 3000 m (Le Pitons des Neiges à la Réunion, La Soufrière en Guadeloupe, la Montagne Pelée en Martinique, Le Mont Bénara à Mayotte) et leur composition géologique (roches basaltiques pour les îles volcaniques et roches calcaires pour les îles océaniques). Les îles des Antilles sont issues d'un volcanisme andésitique de l'arc insulaire antillais (mouvement de soulèvement des plaques depuis les fonds marins), alors que la Réunion et Mayotte sont issues de points chauds (volcanisme océanique avec éruption aérienne, Lachassagne et Maréchal, 2011). L'activité volcanique est encore présente aux Antilles et à la Réunion et continue à façonner le paysage (éruption du Piton de la Fournaise en octobre 2011 à la Réunion et de la Soufrière de Montserrat en 2010 aux Antilles).

1.3 Un climat tropical humide

Les DOM ont un climat tropical humide et chaud. Le climat est tempéré par les vents d'est dominants (Alizés) tout au long de l'année et les températures varient peu (en moyenne entre 18 et 24°C). Ces régions sont influencées par la circulation des masses d'air océaniques de la zone de convergence intertropicale (ZCIT) qui provoque de fortes variations saisonnières pluviométriques. Dans la région Caraïbienne, les basses eaux (période dite de "carême") ont lieu de décembre à mai et les hautes eaux (période dite d' "hivernage") de juin à novembre (Chaperon *et al.*, 1983). Dans l'ouest de l'océan Indien, la saison sèche (hiver austral) a lieu de mai à octobre et la saison humide (été austral) a lieu de novembre à avril (Robert, 2001).

Table I.2. 1: Géographie et principales caractéristiques des écosystèmes des DOM[†]

Ile	Géographie		Géologie			Hydrologie			Biodiversité					
	Région	Archipel	Surface (km ²)	Alt. (m)	Age (M.A.)	Saison		Pluviométrie moyenne (mm/an)	Nombre de famille		Nombre d'espèce		Type d'espèces	
						sèche	humide		Crev.	Pois.	Crev.	Pois.	Indig.	Intro.
Guadeloupe	Caraïbes	Antilles	1705	1467	40	déc.- mai	juin - nov.	3000 - 8000	4	9	14	16	16	5 (2)
Martinique	Caraïbes	Antilles	1108	1397	40	déc.- mai	juin - nov.	1500 - 6000	4	11	13	21	16	3 (2)
Réunion	Ouest de l'Océan Indien	Mascareignes	2512	3069	3	mai - oct.	nov.- avr.	500 - 12000	6	14	15	42	21	11 (4)
Mayotte	Ouest de l'Océan Indien	Comores	377	660	6	mai - oct.	nov.- avr.	900 - 2300	3	7	11	26	25	1 (1)

[†] Alt.: Altitude maximale; M.A.: Million d'Années; Crev.: crevettes; Pois.: Poissons; Indig.: Espèce Indigène; Intro.: Espèce Introduite (Menaçante); avr.: avril; oct.: octobre; nov.: novembre; déc.: décembre.

Les apports pluviométriques sont compris en moyenne entre 500 et 12000 mm/an (Figure I.2. 1). Ces apports sont conséquents sur les îles volcaniques montagneuses au contraire des îles océaniques calcaires dépourvues de sommet (e.g. Basse et Grande Terre en Guadeloupe) en raison de phénomènes orographiques. Les îles volcaniques montagneuses présentent également un gradient pluviométrique altitudinal favorisé sur les versants est par les Alizés. Par exemple, à la Réunion sur le versant est du Piton de la Fournaise, la pluviométrie annuelle moyenne observée peut dépasser les 12000 mm (Barcelo, 1996) alors qu'elle est de 500 mm à l'ouest de l'île dans la commune de St-Gilles. Ces régions sont également fréquemment traversées par des ondes tropicales qui provoquent de nombreux cyclones (~12 en 2011 aux Antilles, <http://www.meteo.fr>), de plus ou moins grande envergure.

En général, on distingue quatre zones climatiques dans ces îles selon les apports pluviométriques et les températures (côte au vent et côte sous le vent, en haute ou basse altitude). Toutefois, ces îles ne sont pas exemptes de microclimats créés par des configurations topographiques exceptionnelles (e.g. des cirques à la Réunion).

2 LES RIVIERES INSULAIRES TROPICALES

2.1 Caractéristiques hydro-morphologiques

2.1.1 Le réseau hydrographique

Le réseau hydrographique est composé par un nombre de rivières pérennes limité et de nombreuses ravines. Par exemple, on compte environ une douzaine de rivières pérennes à la Réunion parmi 750 cours d'eau au total. Le réseau hydrographique est plutôt dense sur les versants est en raison des pluies extrêmes qui favorisent les processus d'érosion. Les bassins versant sont de taille relativement faible (entre 30 et 150 km²), de forme plutôt allongée et très pentue (30 à 60 % en moyenne) favorable à des écoulements rapides. Le ruissellement varie suivant la composition géologique (basaltes, andésites) qui diffère peu au sein de chaque île (e.g. le ruissellement représente entre 16 et 21 % des précipitations annuelles à la Réunion ; Atlas hydrogéologique de la Réunion, 1906 ; Barcelo, 1996). En revanche, les propriétés hydrodynamiques des couches géologiques varient selon leur degré d'altération climatique (versants est vs. ouest) et en raison d'une tectonique active aux Antilles

(Lachassagne et Marechal, 2011), qui offrent une plus grande diversité de capacités de rétention d'eau des sols (e.g. Barcelo, 1996 ; Audru *et al.*, 2010 ; Charlier *et al.*, 2011). L'ensemble de ces caractéristiques concourent non seulement à des pics de crue records mais également à des tarissements rapides, relativement fréquents.

2.1.2 Profil et morphologie des rivières

Les rivières sont en général courtes et rectilignes. Leurs profils se caractérisent par de fortes pentes et en particulier des chutes de grandes tailles (Photo I.2. 2). On observe également à la Réunion des cônes de déjection dans lesquels les rivières sont en tresses sur une courte distance (e.g. la rivière de l'Est à la Réunion est en tresse sur 1.5 km).



Photo I.2. 2: Cascade du Grand Carbet en Guadeloupe et Cascade de Langevin à la Réunion

Les rivières sont dominées par des écoulements torrentiels, et les principaux faciès rencontrés sont de types rapide, cascades/baignoires et radier/rapide (Malavoi, 1998, 1999). L'arrangement du substrat est relativement faible et la taille des particules peut-être supérieure à la hauteur d'eau atteinte lors des pics de crues moyens (Photo I.2. 3).



Photo I.2. 3: Rivières en crue ; (à gauche) rivière Capesterre et (à droite) rivière Pérou localisées à proximité des embouchures, en Guadeloupe.

Les relations de géométrie hydraulique sont bien développées³ de l'amont vers l'aval excepté pour la hauteur en raison d'érosions ou accumulations favorisées localement (grande mouille, glissement de terrains) (e.g. Chatanvenet *et al.*, 2010 ; Pike *et al.*, 2010). Les glissements de terrains sont fréquents à Mayotte et dans certaines zones de la Réunion où les pentes des bassins versants sont particulièrement fortes (e.g. Audru *et al.*, 2011). Autrement, les processus de transport solide vers l'aval sont l'abrasion et la sélection des particules fines, laissant à l'aval un substrat de plus petite taille et des écoulements moins torrentiels (Chatanvenet *et al.*, 2010).

2.1.3 Composition physico-chimique des eaux

La composition physico-chimique est relativement uniforme sur l'ensemble des îles étant donné la faible diversité géologique. Les eaux ont une faible conductivité et sont relativement bien oxygénées en raison des écoulements majoritairement torrentiels. Toutefois, suivant le matériel géologique des rivières et l'usage des sols, la composition physico-chimique peut présenter des différences intra-régions en période de crue (e.g. McDowell *et al.*, 1995 ; Lagabrielle *et al.*, 2011). La présence d'intrusions salines et de sources thermales modifient ponctuellement les caractéristiques physico-chimiques des eaux (e.g. Lachassagne *et al.*, 2009). De même, les pratiques agricoles au chlordécone qui ont pollué une grande partie du territoire Martiniquais et Guadeloupéens (des années 1950 à 1993) contaminent de manière diffuse les rivières à l'occasion des pluies (e.g. Cabidoche *et al.*, 2009 ; Coat *et al.*, 2011).

2.2 Régime hydrologique

Le régime hydrologique se caractérise par une grande variabilité des débits journaliers. L'irrégularité interannuelle des débits est relativement faible (Chaperon *et al.*, 1983). Les écoulements mensuels suivent en général la distribution des précipitations mensuelles. Les extremums saisonniers diffèrent suivant le versant et la contribution des réserves souterraines (Chaperon *et al.*, 1983).

Les hydrogrammes de crues ont typiquement un temps de montée et un temps de descente relativement court (respectivement entre 10 et 40 min et entre 180 et 320 min, ORSTOM, 1985 ; Galéa et Javelle, 2000 ; Meunier, 2001). Les crues

³ i.e. il existe de forte corrélation entre les caractéristiques de la rivière et le débit, par exemple entre la largeur mouillée et le débit

capables de mobiliser le sédiment du lit des rivières sont fréquentes dans les rivières insulaires tropicales comparées à d'autres régions hydro-climatiques (Wohl et Jaeger, 2009).

2.3 Ecorégions

Les rivières insulaires tropicales se distinguent des rivières tempérées et continentales par un climat tropical humide et une activité volcanique encore présente. La principale conséquence est une grande disparité spatiale et temporelle de la ressource en eau superficielle. Par ailleurs, les régimes hydrologiques extrêmes et imprévisibles varient suivant le versant de l'île et l'altitude. Une sectorisation des rivières à l'échelle de l'île selon des critères hydro-morphologiques a été réalisée pour la Martinique (Chandesris *et al.*, 2005), la Guadeloupe (Wasson *et al.*, 2004a) et la Réunion (Wasson *et al.*, 2004b) (Figure I.2. 1). On y trouve en général une zone de montagne versants est et ouest, une zone de plaine et des criques (bassin de réception et couloirs). Les limites altitudinales varient selon les versants et les îles mais correspondent en général à une zone amont où la pente est $> 5-7\%$ et où les vitesses sont fortes, une zone intermédiaire et une zone aval où la pente et les vitesses sont quasi-nulles.

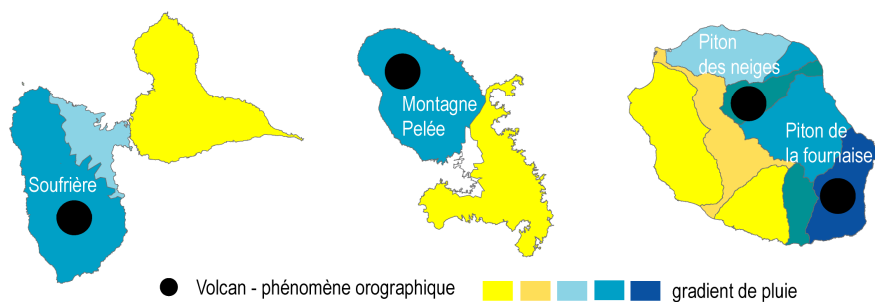


Figure I.2. 1: Ecorégions (adaptées) ; zone de montagne aux abords des volcans (bleu), zone de plaine (jaune) et cirques (orange et vert foncé).

3 LES ECOSYSTEMES DES RIVIERES INSULAIRES TROPICALES

3.1 Structure des écosystèmes

3.1.1 Une biodiversité limitée et un fort endémisme régional

Les rivières insulaires tropicales ont une faible biodiversité et un fort endémisme à l'échelle des îles et des archipels (e.g. Covich, 2006) en raison d'une bio-

zoogéographie récente (Darlington, 1957 ; Page *et al.*, 2008 ; Keith *et al.*, 2011). Les communautés aquatiques des rivières se composent ainsi de 10 à 20 familles et de 30 à 57 espèces selon la taille des îles (Table I.2. 1).

La plupart des espèces indigènes sont des espèces migratrices dites diadromes avec différents degrés de tolérances des eaux salées (ponctuellement ou sur une longue période) (cf. exemples, Photo I.2. 4). Les espèces diadromes sont particulièrement bien adaptées au contexte insulaire tropical, car la diadromie est une stratégie de vie favorable à la dispersion et à une recolonisation rapide dans des conditions extrêmes (cyclone, éruption, crue violente) et imprévisibles (McDowall, 2008, 2010 ; Leafthwick *et al.*, 2008). L'aire de répartition des espèces diadromes varie selon les espèces et les courants marins, et peut être particulièrement étendue (e.g. *S. lagocephalus* est présent dans une aire de rayon de 18000 km pour, Keith *et al.*, 2005, 2011).



Photo I.2. 4: Espèces diadromes des Antilles (de gauche à droite, de haut en bas) : *Macrobrachium faustinum*, *Macrobrachium heterochirus*, *Atya scabra*, *Sicydium sp.*, *Agonostomus monticola*, *Awaous banana*. © 2010 G. Guida

Les espèces diadromes migrent régulièrement entre les rivières et la mer (ou embouchure) pour y réaliser une étape de leur cycle de vie. Parmi ces espèces diadromes, on distingue les espèces catadromes (e.g. anguilles) qui se reproduisent en mer et poursuivent leur cycle de vie dans les rivières, des espèces amphidromes qui réalisent une partie de leur cycle de vie en mer ou en eaux saumâtres (Figure I.2. 2).

Les espèces amphidromes composent majoritairement le peuplement. Les espèces amphidromes les plus fréquemment rencontrées et qui feront l'objet de cette étude sont les poissons Gobiidae (Sicydiinae), les crevettes Palaemonidae

(Macrobrachium), Atyidae (Atya, Atyoda) et Xiphocarididae. Les crustacés dominent les peuplements aux Antilles alors que les poissons, essentiellement les Gobiidae, constituent principalement le peuplement à la Réunion (Keith *et al.*, 1999, 2006 ; Lim *et al.*, 2002 ; Monti *et al.*, 2010). Les autres espèces, dites "accompagnatrices", rares et/ou peu abondantes (Annexe I.1) ne seront abordées que ponctuellement dans ce chapitre.

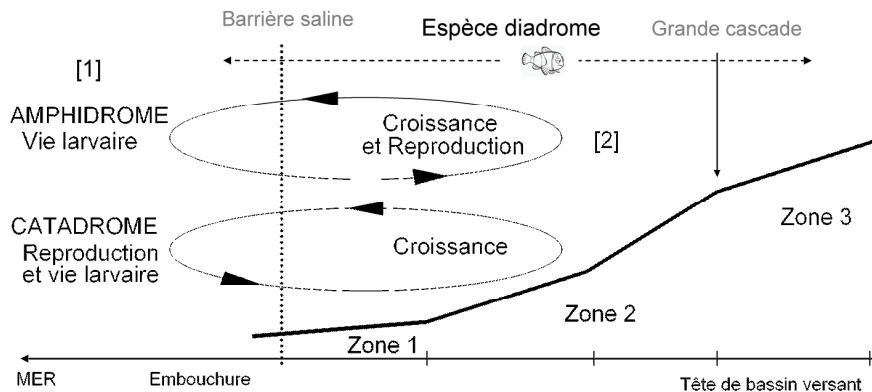


Figure I.2. 2: Cycle de vie simplifié des espèces diadromes (amphidrome et catadrome) : [1] une phase en mer et [2] une phase en rivière, où trois zones peuvent se distinguer selon les caractéristiques géomorphologiques des rivières (cf. §I.2.3).

3.1.2 Répartition altitudinale des espèces diadromes

Les espèces diadromes se distribuent en fonction de l'altitude et du courant selon leur capacité à escalader les obstacles pour accéder à leurs habitats préférés. Par conséquent, la richesse décroît de l'embouchure vers les têtes de bassins versants et un changement brutal de la richesse spécifique peut être observé en fonction de la présence ou non de cascades infranchissables (e.g. Covich *et al.*, 2009).

Les Gobiidae se distinguent des autres espèces migratrices (e.g. Eleotridae, Anguillidae, Mugilidae, Kuhliidae) car ils présentent une morphologie adaptée (ventouses ventrales, Photo I.2. 5) leur permettant de résister aux écoulements torrentiels dominant dans les parties amont (Keith *et al.*, 2003) et de franchir des grandes chutes (hauteur > 30 m, Maie *et al.*, 2007 ; Blob *et al.*, 2010). En revanche, les Anguillidae et Mugilidae, qui sont de très bons nageurs, sont limités dans leur déplacement amont par les grandes chutes infranchissables, et les Eleotridae et les Kuhliidae sont inféodés au cours d'eau bas et moyens où les écoulements sont plus lents.



Photo I.2. 5: Ventouse pelvienne de *Sicydium sp.*

Les crevettes au sein de la famille Atyidae présentent différentes capacités à escalader les cascades (e.g. Polynésie française, Fossati *et al.*, 2002 ; De Grave *et al.*, 2008). Les plus communes aux Antilles, appartenant au genre *Atya*, ont une bonne capacité à escalader et se trouvent essentiellement en tête de bassin versant. En revanche, les *Macrobrachium* se situent préférentiellement dans les cours moyens et inférieurs.

3.1.3 Espèces invasives

Des espèces exogènes ont également été recensées ; il s'agit des Tilapias, des Truites arc-en-ciel, des poissons Tigre, des poissons Zèbre, du Porte-épée, du Guppy, de la Carpe commune (Soubeyran, 2008). Les espèces exogènes ont été introduites soit pour l'aquarium, soit pour la lutte contre les moustiques ou pour l'aquaculture. Ces espèces ont un cycle de vie complet en eau douce et sont capables de coloniser des sections ou l'ensemble du linéaire du cours d'eau (Keith *et al.*, 1999). La menace de certaines de ces espèces a pu être identifiée dans d'autres contextes insulaires (e.g. Tilapia, Jenkins *et al.*, 2009). Une crevette d'élevage *Macrobrachium rosenbergii* se trouve également dans les rivières de manière sporadique et ne semble pas être acclimatée au contexte des rivières insulaires tropicales (Monti *et al.*, 2010).

3.2 Fonctionnement des écosystèmes

La diadromie impose un environnement salin et d'eau douce pendant certaines étapes clef du cycle de vie (e.g. reproduction, croissance, Figure I.2. 3). Les connaissances des habitats fonctionnels en eau douce ainsi que les modes de colonisation de ces habitats des espèces (migration passive/active, facteurs de contrôles) sont des éléments essentiels dans le cadre de la gestion des rivières.

3.2.1 Le cycle de vie des espèces amphidromes

La reproduction chez les espèces amphidromes est de type ovipare et a lieu en eau douce, de même que la phase embryonnaire et le premier stade de vie.

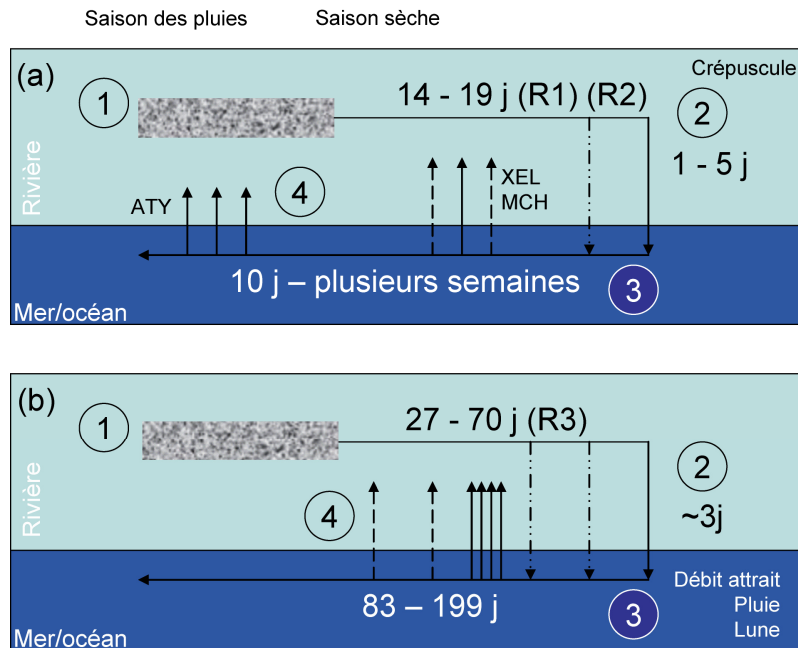


Figure I.2. 3: Les quatre principales phases du cycle de vie des espèces amphidrome relatif (a) aux crevettes Atyidae (ATY), Xiphocaridae (XEL), Macrobrachium (MCH) et (b) aux poissons Sicydiinae. [1] phase de reproduction (en gris): 3 types de stratégies de reproduction, saisonnière et/ou aléatoire en tête de bassin et dans les milieux très hétérogènes (R1 à R3, cf. texte pour les détails); [2] phase de migration aval: dévalaison passive, selon flottabilité, luminosité; [3] phase en mer: plusieurs stades de vie; [4] phase de montaison: migration amont massive ou diffuse aux embouchure et variable au long de la rivière, influencée par le débit, la pluie et la lune. (Figure adaptée de McDowall, 1998).

La reproduction chez les crevettes amphidromes a principalement lieu pendant la saison des pluies (e.g. Johnson *et al.*, 1998 ; Fiévet *et al.*, 2001). Toutefois, des femelles gravides ont pu être observées tout au long de l'année pour des Atyidae du Brésil (*Atya scabra*, Almeida *et al.*, 2010) ou pour des Macrobrachium suivant la position altitudinale des espèces, probablement en lien avec la température (*Macrobrachium faustinum*, Monti, *comm. pers.*). Une autre hypothèse suggère une reproduction annuelle en réponse à des perturbations hydrologiques fréquentes (stratégie de minimisation des risques dite "*bet-hedging*"), notablement en tête de bassin versant (*Xiphocaris elongata*, Covich *et al.*, 2003 ; Atyidae, Johnson *et al.*, 1998). Les crevettes pondent plusieurs fois dans l'année, et leur durée de vie a été estimée entre 5 (*X. elongata*) et 8 ans (*Atya sp.*) (Cross *et al.*, 2008).

Après la ponte, les femelles portent les œufs au niveau de leur abdomen jusqu'à éclosion. La période d'incubation est d'environ une quinzaine de jours sur la base des observations réalisées sur les Macrobrachium en aquariophilie (entre 14 et 19 jours, Monti *et al.*, 2010).

Après la période d'incubation, les jeunes larves (1^{er} stade) sont libérées par les femelles et dévalent les rivières de manière passive pour rejoindre le milieu salin,

transition nécessaire au déclenchement d'une nouvelle mue. La durée limite du premier stade larvaire pour rejoindre le milieu salin est de 1 à 5 jours suivant les espèces ; au-delà les larves ne pouvant pas réaliser leur mue meurent. La migration aval des larves se passe plutôt la nuit avec un pic observé pour les crevettes au crépuscule (Benstead *et al.*, 1999), en réponse probablement à la prédation. En effet, il a été observé que la migration aval des invertébrés, composée à plus de 50 % de larves de crevettes, ne présente pas de périodicité dans les têtes de bassin versant en absence de poissons ; alors que le cas contraire se produit à plus basses altitudes (March *et al.*, 1998 ; Pringle and Ramirez, 1998).

Les stratégies de reproduction diffèrent entre les Atyidae et les Macrobrachium. Chez les Atyidae, les femelles ont une taille adulte supérieure à celle des mâles et produisent un grand nombre d'œufs de petites tailles (e.g. *Atya innocous* et *A. scabra*, Fiévet *et al.*, 2001 ; Fiévet et Eppe, 2002). En revanche, les femelles des Macrobrachium ont une taille inférieure à celle des mâles et une production d'œuf moins importante que chez les Atyidae.

La reproduction chez les poissons de la famille des Sicydiinae a lieu toute l'année (Bell *et al.*, 1995 ; Keith, 2003) avec une période plus active, qui couvre la fin de la saison des pluies et le début de la saison sèche, sur la base d'observations faites pour les espèces de la Réunion (pour *Cotylopus acutipinnis* et *Sicyopterus lagocephalus*, Bielsa *et al.*, 2003 ; Teichert *et al.*, 2012). La reproduction serait en lien avec la température et les conditions nutritionnelles favorables à la maturation des ovocytes (Bell, 2009 ; Valade *et al.*, 2009). Toutefois, il a été observé que les femelles des *Lentipes concolor* (Sicydiinae d'Hawaï) peuvent se reproduire 2 à 3 fois dans l'année indépendamment des saisons mais vraisemblablement suivant des épisodes pluvieux persistants (Way *et al.*, 1998).

Les œufs des Sicydiinae sont agglomérés entre eux et déposés par les femelles sur un substrat composé de petits galets et de petits blocs (Teichert, 2012). A la différence des crevettes amphidromes, les œufs des Sicydiinae sont protégés par les mâles pendant la période d'incubation qui dure de 24 à 70 heures (Keith, 2003). Les mâles de la famille des Sicydiinae ne pratiqueraient pas la polygamie au contraire des autres poissons Gobiidae (Keith, 2003).

Après éclosion, les larves dévalent et par phototropisme (Bell *et al.*, 1995 ; Valade *et al.*, 2009). La migration vers l'aval doit être relativement rapide et ne doit

pas dépasser les trois jours (Delacroix et Champeau, 1992). Toutefois, la migration est ralentie au passage dans les mouilles car les larves ont peu de flottabilité.

Une fois l'embouchure de la rivière atteinte, les larves des crevettes et des poissons subissent différentes métamorphoses en mer ou en estuaires. Cette phase du cycle de vie est encore mal connue étant donné les nombreux paramètres environnementaux qui interviennent (Keith *et al.*, 2005). On sait toutefois, d'après des expériences en aquaculture, que les crevettes amphidromes ont une dizaine de stades larvaires en eaux salées avant de rejoindre l'embouchure des rivières pour entamer leur migration amont. Le temps nécessaire à la métamorphose est d'environ une dizaine de jours à plusieurs semaines pour les Atyidae et les Macrobrachium (Benstead *et al.*, 1999, 2000). La durée de phase larvaire en mer est particulièrement élevée pour *M. australe* comparativement à l'ensemble des Macrobrachium (276 espèces, De Grave *et al.*, 2008). Pour les poissons de la famille des Sicydiinae, la durée de la phase larvaire en mer varie en moyenne de 83 à 199 jours et est particulièrement longue pour *S. lagocephalus* par comparaison avec l'ensemble des Sicydiinae dans le monde (8 genres et 80-90 espèces ; Keith *et al.*, 2011).

Le recrutement aux embouchures est souvent associé à la période des hautes eaux, où l'arrivée d'eau douce constitue un débit d'attrait (Fiévet et Le Guennec, 1998 ; Benstead *et al.*, 2000). Le recrutement est également influencé par la lune et s'opère en général quelques jours avant la pleine lune et jusqu'à deux-trois jours après (Bell, 2009 ; Kikkert *et al.*, 2009). En effet, la marée serait favorable aux individus et/ou espèces les plus dépourvues de capacité de locomotion (e.g. *Awaous guamensis* vs. *S. lagocephalus*).

Pour les juvéniles des Gobiidae, le recrutement (remontées massives) se produirait principalement à l'aurore et durant la journée (Delacroix, 1983 ; Fiévet et Le Guennec, 1998). Les mécanismes de migration vers l'amont (timing et orientation) sont encore mal connus. Toutefois, il semblerait qu'un comportement d'échappement à la prédation et les relations agonistiques entre juvéniles et adultes favoriseraient une migration vers l'amont plus ou moins rapide à la recherche d'habitats disponibles (Blob *et al.*, 2010 ; Lord *et al.*, 2011).

La migration vers l'amont chez les crevettes se passe généralement la nuit et les influences du débit et de la lune sont variables suivant les espèces. Les juvéniles

des crevettes Xiphocariidae et Macrobrachium migrent préférentiellement à la fin de l'été, en début de saison humide quand les débits sont encore faibles. En revanche, les Atyidae migrent toute l'année et ont des réponses rhéotactiques positives. Par ailleurs, l'intensité de la lune favorise la migration des Macrobrachium et limite celle des Atyidae, probablement parce que les Atyidae ont développé une réticence à la lumière en réponse à la prédation (également observé pour les Xiphocariidae). Les Atyidae et Xiphocariidae ont un taux de migration moindre quand la turbidité augmente (Kikkert *et al.*, 2009) et sont particulièrement réactives à la prédation (Leberer et Nelson, 2001 ; Covich *et al.*, 2009 ; Hein *et al.*, 2010).

La plupart des espèces amphidromes ont développé une stratégie de migration en bancs, qui n'est présente qu'aux stades post-larvaires chez les poissons (Keith *et al.*, 1999). Le grégarisme est sans doute un reliquat du comportement larvaire en mer, ayant une fonction anti-prédateur. C'est aussi une réponse aux flux chimiques observés chez les escargots d'eau douce amphidrome pour migrer dans une direction (Blanco et Scatena, 2007). Suivant le mode de migration adopté chez les escargots amphidromes (en ligne ou agrégée), la migration a lieu préférentiellement en berge ou dans le chenal (Gorbach *et al.*, 2012). La route migratoire dépend également de la dernière crue (Blanco et Scatena, 2005). En ce qui concerne, les juvéniles de crevettes et de poissons, ils migrent plutôt aux abords des berges et des cascades (en bandes étroites), à l'interface de l'eau et du substrat (Fiévet, 1999).

3.2.2 Niches écologiques

Les milieux insulaires tropicaux se caractérisent par des ressources alimentaires limitées qui conduisent à une chaîne trophique courte et à un fort degré d'omnivorerisme (Coat *et al.*, 2009). Les ressources alimentaires sont de deux natures : autochtone et allochtone. Les ressources autochtones sont principalement composées du biofilm épilithique (Lefrançois *et al.*, 2011). C'est une ressource importante pour les crevettes, les poissons herbivores et les macro-invertébrés (Benbow *et al.*, 1997 ; March et Pringle, 2003 ; Coat *et al.*, 2009). Les ressources allochtones varient selon les bassins et abondent principalement en tête de bassins versants excepté lors d'événements climatiques extrêmes où ils sont délivrés plus intensément vers l'aval. La présence des crevettes est primordiale dans la transformation des ressources allochtones (Crowl *et al.*, 2001, 2006). De même, les crevettes et les poissons

herbivores ont une action continue qui empêche le développement algal et maintien la qualité du biofilm (March *et al.*, 2002 ; Lord *et al.*, 2011).

Les crevettes Atyidae se distinguent des autres crevettes car elles disposent de soies sur les premières paires de péréiopodes qui leur permettent de filtrer la matière en suspension (Levêque, 1974 ; Monti *et al.*, 2010). Elles raclent également les feuilles (micro-organismes) ou les blocs (biofilm) pour des vitesses relativement faibles ($< 5 \text{ cm.s}^{-1}$, Covich *et al.*, 1988). En revanche, les *X. elongata* sont exclusivement détritivores et sont donc très dépendantes des apports allochtones. Les poissons Sicydiinae sont des herbivores benthiques qui broutent les diatomées et les algues sur les rochers. Pour d'autres espèces de Gobiidae, des régimes alimentaires plus variés ont toutefois été observés, de type omnivore (Mantel *et al.*, 2004). Les crevettes Macrobrachium sont omnivores avec des tendances carnivores pour les plus gros individus. Enfin, les préférences alimentaires diffèrent selon les stades et classes de tailles (Bielsa *et al.*, 2003 ; Lord *et al.*, 2011).

Ainsi, on trouvera préférentiellement les Xiphocaridae en berges ; les Atyidae dans les cascades ; les Macrobrachium dans les mouilles où se concentrent une grande partie de la biomasse ; les Sicydiinae à la surface des cailloux et des dalles (substrat dur). Le pourcentage de la couverture végétale sur les berges et/ou la densité de substrat dur sont alors des facteurs déterminants pour ces espèces (Keith, 2003). Les ressources alimentaires conditionnent donc en partie la répartition des individus au sein du tronçon et au long du gradient amont-aval de la rivière (Greathouse et Pringle, 2006).

Le recouvrement des niches écologiques et les relations trophiques sont à l'origine d'interactions inter-ou intra-spécifiques relativement fortes à l'échelle du tronçon suivant les perturbations hydrologiques (Leberer et Nelson, 2001 ; Monti et Legendre, 2009 ; Shelton, 2011 ; pour les macro-invertébrés, Gomez-Aguirre, 2009) et la position altitudinale (Covich *et al.*, 2009). Les réponses à la prédation sont probablement une migration vers l'amont ou l'aval et des adaptations morphologiques (e.g. du rostre chez les crevettes *M. australe* - Zimmermann *et al.*, 2012 – et chez les *X. elongata* - Covich *et al.*, 2009). En réponse à une compétition intra-spécifique, on observe en général une exclusion des *A. scabra* en présence de *A. innocous*, puis des *M. crenulatum* en présence de *M. faustinum*. Par ailleurs, les interactions intra-

spécifiques sont fortes chez les *Macrobrachium* et les *Sicydiinae* qui sont des espèces territoriales (Maie *et al.*, 2007 ; Blob *et al.*, 2010 ; Lord *et al.*, 2011). Enfin, certaines espèces de *Sicydiinae* sont plutôt des espèces généralistes à un moment de leur vie avec des territoires provisoires pour l'alimentation et le repos qui diffèrent des territoires de reproduction, où l'habitat est plus spécifique et peut initier une migration vers l'aval des adultes (e.g. Lord *et al.*, 2011 ; Teichert *et al.*, 2012).

4 LE ROLE DU REGIME HYDROLOGIQUE DANS L'ORGANISATION DES COMMUNAUTES

4.1 Régimes naturels

Les effets principaux des sécheresses sur l'habitat sont une forte réduction des habitats lotiques (rapide, cascades), une fragmentation des habitats avec une perte de la continuité hydraulique (latérale et longitudinale) et une réduction de la communication (débit d'attrait, chimique). L'accumulation des nutriments produit également des habitats de mauvaise qualité (eutrophisation). Par ailleurs, la sédimentation comble les interstices (diminuant le nombre de refuge contre la prédation) et altère les ressources alimentaires (enterrement des feuilles, recouvrement du périphyton).

Les effets des sécheresses naturelles observées sur les peuplements sont une diminution des abondances (Covich *et al.*, 2006), une augmentation des migrations amont initiées par la compétition et/ou la prédation (Crowl et Covich, 1994 ; Covich *et al.*, 2009 ; Lord *et al.*, 2011) mais également une migration limitée par la fragmentation des habitats.

Les crues ont un effet régulateur sur les interactions inter et intra-spécifiques (Monti et Legendre 2009 ; Gomez-Aguirre *et al.*, 2009 ; Lee et Suen, 2012), initient les migrations amont (Blanco et Scatena, 2005), favorisent l'export des larves (Benstead *et al.*, 2000) et des nutriments vers les embouchures (abrasion du périphyton). Les crues augmentent également ponctuellement la turbidité ce qui a un effet positif pour les juvéniles (e.g. *A. monticola* ; Ribeiro et Villalobos, 2010).

Les effets des crues sur les peuplements sont limités dans le temps et l'espace en raison de la présence de nombreux refuges hydrauliques dans le substrat et/ou de la forte capacité des espèces à recoloniser le milieu (e.g. Cook *et al.*, 2009 ; également observé après une pollution au chlore, Greathouse *et al.*, 2006). En particulier, les effets des crues sont peu notables sur les populations de Macrobrachium (Covich *et al.*, 2006), à l'inverse des autres crevettes et des larves qui dérivent massivement vers l'aval (e.g. les densités de Atyidae diminuent de près de moitié dans les zones amont ; Covich *et al.*, 1991).

Des suivis sur du long terme pendant lesquels se sont produits des événements extrêmes (sécheresse et ouragan) ont pu mettre en évidence un recouvrement rapide des populations. Par exemple, après le passage d'un ouragan, la population d'Atyidae s'est rétablie en seulement 6-7 mois (Covich *et al.*, 1991). A titre de comparaison, sur l'île de Taïwan, après le passage d'un typhon, la communauté de poissons a retrouvé sa composition initiale après 17 mois et le Gobiidae *Gobiid Rhinogobius* n'a pas été affecté pendant la période d'étude (Tew *et al.*, 2002). En revanche, la reproduction des *X. elongata* a diminué au cours des années qui ont suivies une année de sécheresse record en 1994 à Porto Rico (Covich *et al.*, 2003).

4.2 Régimes influencés

Les effets des sécheresses qui se produisent naturellement sont amplifiés par l'activité anthropique (Ramirez *et al.*, 2012). En effet, les conséquences des aménagements (prises d'eau, barrages, routes, rejets et/ou débordements des stations d'épuration) fréquemment observés sont une augmentation de la fragmentation des habitats, une perte de la qualité de l'habitat (e.g. Hein *et al.*, 2011), une mortalité accrue des larves lors de la dévalaison (Fiévet *et al.*, 2000), une désorientation lors du recrutement ou lors de la montaison (e.g. Fiévet et Le Guennec, 1998 ; Gorbach *et al.*, 2012).

L'ensemble de ces impacts contribue à la modification des peuplements à plus ou moins long terme. En effet, il a été observé une diminution des abondances des espèces à l'amont des barrages et une accumulation des individus de petites tailles à l'aval immédiat des barrages (e.g. effet sur les macro-invertébrés rhéophiles, McIntosh *et al.*, 2002, 2008 ; Benbow *et al.*, 2003 ; et effet sur les crevettes, Covich *et al.*, 2003). Le maintien des espèces dans des conditions sub-optimales affecte leur

croissance (e.g. effet des prédateurs sur la croissance des Atyidae ; Leberer et Nelson, 2001) et leur reproduction (e.g. McIntosh *et al.*, 2008). Par exemple, pour les poissons *L. concolor* (Sicydiinae à Hawaii) on a pu observer une plus grande variabilité du potentiel de reproduction chez les femelles (absence de reproduction aux plus faibles débits) et une plus grande production d'œufs ayant une taille plus petite en comparaison avec un site non impacté (Way *et al.*, 1998).

Néanmoins, les effets d'un changement de régime (naturel ou artificiel) ne sont pas systématiques car le rétablissement des populations dépendent de nombreux paramètres tels que la configuration des rivières et de leurs embouchures qui déterminent la dispersion et la rétention des larves (Cook *et al.*, 2009).

5 POUR CONCLURE

Les rivières insulaires tropicales des îles volcaniques partagent des caractéristiques hydro-morphologiques et des peuplements similaires. En particulier, ce chapitre met en évidence que les espèces des rivières insulaires tropicales sont adaptées aux phénomènes fréquents de crues et de sécheresses.

L'amphidromie est une stratégie de vie qui fait des espèces insulaires tropicales des espèces résilientes et opportunistes. En effet, les espèces amphidromes ont une grande capacité à s'adapter (plasticité alimentaire, phénotypique et comportementale) aux fréquentes variations environnementales rencontrées localement (inférieures à la taille de l'île). Cependant, la qualité, la disponibilité et la connectivité des habitats aquatiques des sources aux embouchures sont particulièrement importants pour assurer leur cycle de vie.

Le cycle de vie des espèces amphidromes est complexe. De ce fait, l'ensemble des mécanismes à l'origine des migrations et de la sélection de l'habitat à différentes échelles est encore mal cerné. En particulier, peu d'études se sont penchées sur le rôle des contraintes hydrauliques à l'échelle du micro-habitat dans la sélection de l'habitat dans ces deux régions (Table I.2. 2). De plus, aucun travail ne s'est penché sur des préférences hydrauliques régionales malgré les fortes similitudes entre les espèces diadromes. Le chapitre suivant propose alors de quantifier la relation entre les

espèces et leurs micro-habitats selon un aspect purement hydraulique à l'échelle de chaque région.

Table I.2. 2: Principales études (auteurs, nombres de rivières étudiées et type de modèles proposés) sur les préférences d'habitat des espèces insulaires amphidromes (des DOM) dans la région caribéennes et de l'Océan Indien

Région	Echelle de Distribution	Crevette	Poisson	Mollusque
Antilles	Tronçon	(1) Monti et Legendre (2009) 6 rivières Abondance		
		(2) Scatena et Johnson (2001) Abondance		Blanco et Scatena (2006) 1 rivière Abondance
		(3) Johnson et Scatena (1998) Abondance		
	Rivière	Fiévet <i>et al.</i> (2001) 51 rivières Abondance (OMI)		
	Ile			32 rivières
Océan indien	Tronçon		Teichert (2012) 13 rivières hab. quotidien 2 rivières hab. reprod. Présence/Absence	
	Rivière		Delacroix (1987)	

MODELISATION DES PREFERENCES HYDRAULIQUES DU MICRO-HABITAT

L'application des modèles d'habitat est encore limitée en milieu insulaire tropical car les préférences hydrauliques du micro-habitat des espèces sont peu connues. Par conséquent, j'ai examiné la variation de la densité de 15 taxa les plus abondants dans 52 rivières des Antilles (Martinique, Guadeloupe) et de l'Océan Indien (Réunion) en fonction des paramètres hydrauliques du micro-habitat (vitesse, hauteur, substrat). Les principaux objectifs ont été (1) d'établir des modèles de préférences hydrauliques multi-sites par taxa et par classe de taille dans chacune des deux régions (Antilles, Océan Indien), appelés modèles régionaux (2) d'évaluer l'influence des jeux de données et groupes de campagnes sur les préférences établies et (3) de comparer les préférences hydrauliques entre les espèces d'une même famille. Ce chapitre présente une synthèse des résultats qui font l'objet d'une publication (II. A1).



Photo I.3. 1: Méthode de pêche par point et matériel d'échantillonnage

1 MATERIELS ET METHODES

Ce travail repose sur une collaboration établie avec D. Monti et l'A.R.D.A. qui m'ont transmis des données d'abondances des espèces associées à une description du micro-habitat (en particulier des données de vitesse v , hauteur h et substrat d). Ces données se sont ajoutées à celles collectées par Asconit Consultants. Au total, cinq jeux de données collectés selon trois méthodes d'échantillonnage ont pu être rassemblés (Table I.3. 1, Photo I.3. 1 page précédente et Figure I.3. 1). Les données utilisées regroupent 8353 échantillons de micro-habitat collectés par pêche électrique à l'occasion de 320 campagnes (station×date) réalisées entre 1999 et 2011 (Table I.3. 1, Annexe I.2).

Table I.3. 1: Caractéristiques des jeux de données

Code jeu de données	Ile	Source	Méthode	Nombre de campagne	Nombre d'échantillons (min-max par station)	Années	Nombre de taxa total
<i>Antilles</i>							
Gp	Guadeloupe	Asconit	Points	32	1455 (10 - 52)	2005, 2008, 2009	23
Gq	Guadeloupe	D. Monti	Quadrats	27	1811 (79 - 99)	2005	22
Mp	Martinique	Asconit	Points	21	946 (31 - 50)	2008, 2010	21
<i>Océan Indien</i>							
Rp	Réunion	A.R.D.A.	Points	17	1359 (13 - 85)	1999, 2001	25
Rh	Réunion	A.R.D.A.	Ambiance	196	3284 (3 - 21)	2000-2011	28

Les données par "points" rassemblent au minimum 25 (jeu Rp à la Réunion) et en moyenne 50 (jeux Gp et Mp aux Antilles) points de 1 m² échantillonnés de manière aléatoire au sein de la station (Fiévet *et al.*, 1999 ; Figure I.3. 1a, Table I.3. 1). Les données par "quadrats" regroupent entre 80 à 90 points de pêche de 4 m² répartis selon une grille régulière (Figure I.3. 1b). Les données par "ambiance" regroupent ~ 20 points de surfaces comprises entre 2 et 5 m², choisis et distribués dans les différents faciès hydraulique en proportion de leurs disponibilité dans les tronçons (échantillonnage stratifié ; Pouilly, 1994) (Figure I.3. 1c).

Les modèles ont été développés pour 15 taxa abondants (> 100 individus), dont 11 taxa proviennent des Antilles incluant deux stades juvéniles pour les crevettes Atyidae et Macrobrachium (difficilement identifiable au rang de l'espèce à ce stade), et quatre taxa de l'Océan Indien (Table I.3. 2).

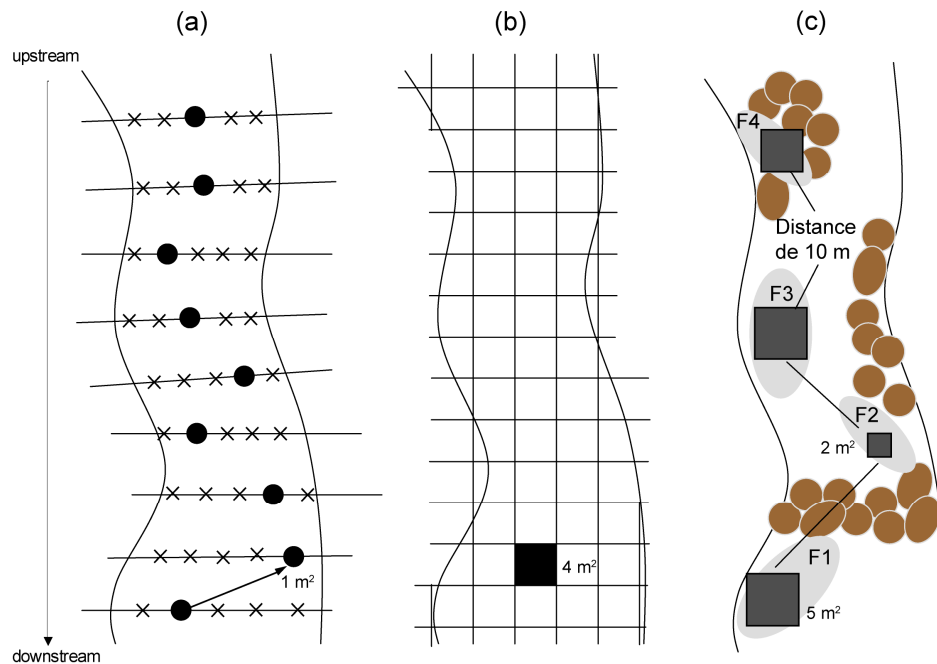


Figure I.3. 1: Schéma des méthodes d'échantillonnage : (a) par "points" (aléatoire), (b) par "quadrats" (contigüe) et (c) par "ambiance" (F pour faciès)

Table I.3. 2: Taxa sélectionnés et leurs principales caractéristiques écologiques⁴.

Taxa Code	Taxa	Famille	Habitat utilisé	Groupe trophique
<i>Antilles</i>				
AIN	<i>Atya innocous</i> (Herbst, 1972)	Atyidae	Rapide	F, D/H
ASC	<i>Atya scabra</i> (Leach, 1815)	Atyidae	Rapide	F, D/H
ASP	<i>Atya</i> spp. (juvénile)	Atyidae		
MPO	<i>Micratya poeyi</i> (Guérin-Méneville, 1885)	Atyidae	Végétation	F, D/H
XEL	<i>Xiphocaris elongata</i> (Guérin-Méneville, 1855)	Xiphocariidae	Mouille, berges	D/H
MCR	<i>Macrobrachium crenulatum</i> (Holthuis, 1950)	Palaemonidae	Rapide, plat lotique	O
MFA	<i>Macrobrachium faustinum</i> (de Saussure, 1857)	Palaemonidae	Mouille, abris	O
MHE	<i>Macrobrachium heterochirus</i> (Wiegmann, 1836)	Palaemonidae	Rapide	O
MSP	<i>Macrobrachium</i> spp. (juvénile)	Palaemonidae		
AMO	<i>Agonostomus monticola</i> (Bancroft, 1834) <i>Sicydium punctatum</i> (Perugia, 1986)	Mugilidae	Rapide	D/H
SIC	<i>Sicydium plumeri</i> (Bloch, 1786)	Gobiidae	Rapide	H
<i>Océan Indien</i>				
ATY	<i>Atyoida serrata</i> (Bate, 1888)	Atyidae	Rapide, végétation	F, D/H
MAA	<i>Macrobrachium australe</i> (Guérin-Méneville, 1838)	Palaemonidae	Mouille	O
COA	<i>Cotylopus acutipinnis</i> (Guichenot, 1863)	Gobiidae	Rapide	H
SLA	<i>Sicyopterus lagocephalus</i> (Pallas, 1770)	Gobiidae	Rapide	H

⁴ L'habitat utilisé et les groupes trophiques sont d'après les informations détaillées dans Coat *et al.* (2009, 2011), Keith *et al.* (1999), Lim *et al.* (2002) et Monti *et al.* (2010). Les abréviations pour les groupes trophiques sont: F pour filtreurs, H pour herbivores, D pour détritivores et O pour omnivore.

L'analyse simultanée des données a nécessité d'uniformiser les jeux de données. En particulier, les données d'abondances ont été ramenées à une surface de 10 m² pour s'affranchir de la surface des échantillons variables entre les jeux de données et certaines campagnes (données "ambiance" de la Réunion).

J'ai utilisé des modèles généralisés additifs (GAMs) qui lient le log des densités des taxa (\check{D} , exprimé en nombre d'individu/10m²) aux caractéristiques hydrauliques du microhabitat (v , h , d) (cf. exemples de modèles M1-M3, Eqs. 1-3). Les modèles testés sont soit univariés soit multivariés. Par ailleurs, les modèles intègrent un paramètre de campagnes (a_{survey}) qui permet de s'affranchir de l'influence des paramètres environnementaux à l'échelle de la station. Par conséquent, la part de déviance expliquée par le ou les paramètres hydrauliques (modèles univariés et multivariés, M2, e.g. Eq. 2) a été évaluée par rapport au modèle de référence (M1, Eq. 1) et caractérise la variation des densités intra-campagne. De la même manière, j'ai testé l'influence du jeu de données et des paramètres environnementaux relatifs à des groupes de campagnes en comparant la déviance expliquée des modèles M3 (Eq. 3) par rapport à la déviance expliquée des modèles M2 (Eq. 2). Les groupes de campagnes ont été définis selon des paramètres environnementaux jouant un rôle dans la répartition des espèces à plus larges échelles (d'après la littérature et les données disponibles). Il s'agit de l'altitude, la position par rapport à la prise d'eau, la surface du bassin versant et les années d'échantillonnage.

$$M1: \quad \log(\check{D}) \sim a_{survey} \quad (1)$$

$$M2: \quad \log(\check{D}) \sim a_{survey} + s(p) \quad (2)$$

$$M3: \quad \log(\check{D}) \sim a_{survey} + s(p) + s(p:p_k) \quad (3)$$

Où $s()$ représente une fonction de lissage, p représente une variable hydraulique, p_k représente la variable jeu de donnée ou une variable environnementale qui permet de distinguer des groupes de campagne.

Les GAMs sont construits selon une loi Binomial Négative (NB), qui est particulièrement bien adaptée en présence de données sur-dispersées (Gray, 2005 ; Vaudor *et al.*, 2011). Les GAM-NB nécessitent de définir un paramètre de dispersion caractéristique des relations variance et moyenne de densité d'un taxa. Pour établir des modèles régionaux, j'ai observé ces relations inter-jeu et intra-jeu par taxa. Le coefficient de détermination (r^2) variait entre 0.82 et 0.98 permettant de supposer d'un paramètre de dispersion par taxa (commun à l'ensemble des combinaisons stationxtaxa au sein de chaque région).

2 RESULTATS

Les préférences hydrauliques au sein de chaque région (Antilles et Océan Indien) sont significatives pour la plupart des taxa et varient peu entre les cours d'eau et entre les campagnes. Les variations log-densité intra-campagne sont expliquées par les variables du micro-habitat entre 0 et 18.1 % (modèles régionaux univariés) et entre 4.1 et 30.0 % (modèles régionaux multivariés). Les préférences du substrat sont relativement faibles comparées à la vitesse et la hauteur d'eau. Parmi les taxa sélectionnés, les crevettes *Atya scabra*, *Macrobrachium heterochirus*, *Xiphocaris elongata* et les poissons Sicydiinae sont les taxa dont les préférences sont les plus fortes (Photo I.3. 2). *A. scabra*, *M. heterochirus* et les Sicydiinae sont des espèces rhéophiles et *X. elongata* est une espèce limnophile (Figure I.3. 2). Bien que la déviance expliquée par les variables hydrauliques soit faible, l'effet du gradient hydraulique peut être important. Par exemple, la densité des *A. scabra* ou de *X. elongata* peut être multipliée par un facteur ~ 12 pour un changement de gradient de vitesse de l'ordre de 1 m/s (Figure I.3. 2).



Photo I.3. 2: Espèces ayant des préférences hydrauliques significatives et relativement fortes (de gauche à droite) : *A. scabra*, *M. heterochirus*, *Sicydium* sp. and *X. elongata* (espèces des Antilles)
- © G. Guira.

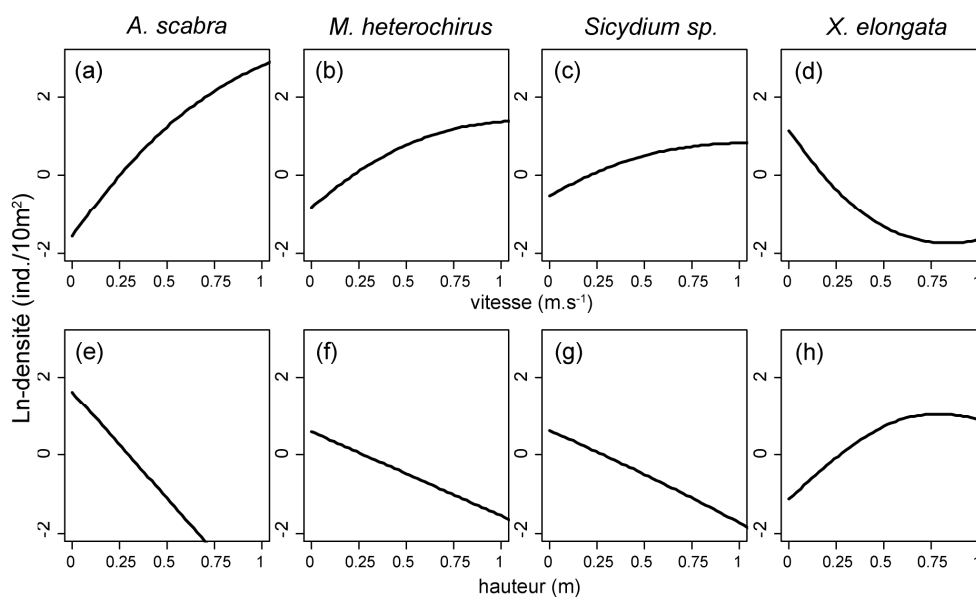


Figure I.3. 2: Modèles de préférences (1^{ère} ligne) de vitesses et (2^{ème} ligne) de hauteur d'eau pour *A. scabra* (a,e), *M. heterochirus* (b,f), *Sicydium* sp. (c,d) et *X. elongata* (d,h).

Les jeux de données ou les groupes de campagnes améliorent peu les modèles (déviante expliquée ajoutée < 2 %). Ainsi, les modèles régionaux restent pertinents pour refléter les préférences des taxa malgré la diversité des jeux de données. Par ailleurs, les performances des modèles par classes de tailles ne suggèrent pas une amélioration notable. Ces résultats sont toutefois à relativiser, car un découpage des taxa par stade de vie plutôt que par classe de tailles serait probablement plus approprié pour refléter les différentes conditions de compétition inter- et intra-spécifiques (e.g. Teichert *et al.*, soumis). Enfin, la faible différence de performances des modèles multivariés (qui intègrent l'interaction des variables hydrauliques) comparés aux modèles univariés est cohérente avec la diversité des milieux qui est observé localement (écoulement turbulent où il existe une faible corrélation entre la vitesse et la hauteur, cf. Chapitre 4) et le caractère opportuniste des espèces (cf. Chapitre 2).

3 DISCUSSION ET CONCLUSION

Les préférences hydrauliques sont significatives pour la plupart des 15 taxa étudiés. Les préférences observées sont cohérentes avec nos connaissances des espèces en ce qui concernent les stratégies alimentaires (e.g. filtrage et/ou ratisage), les adaptations morphologiques (e.g. taille, épine apicale) et comportementales (e.g. capacité de locomotion). Par exemple, *A. scabra* et *Atya innocous* (espèces très proches d'un point de vue phylogénique et écologique) s'excluraient mutuellement et la première, plus trapue, privilégierait les rapides pour filtrer les particules en suspension au lieu de ratisser (Lim *et al.*, 2002). Les préférences du substrat observées sont toutefois relativement faibles. La taille de la particule ponctuelle est probablement peu appropriée pour étudier la relation de l'espèce au substrat, et d'autres variables descriptives de l'habitat comme par exemple la description des refuges (e.g. Biggs *et al.*, 1997) seraient à explorer. Toutefois, les résultats obtenus sont cohérents avec ceux de Jowett *et al.* (2008), où le substrat est une variable déterminante de la distribution d'une crevette amphidrome de Nouvelle-Zélande entre les rivières plutôt qu'au sein d'un tronçon.

Les variables du micro-habitat expliquent faiblement la distribution des espèces au sein de la station par rapport aux modèles développés en zones tempérées. En effet, la distribution des taxons est expliquée par l'hydraulique en moyenne à 7 %, et 6/15 taxons ont des préférences avec une déviante expliquée > 4 %, alors que 34 % des macro-invertébrés des rivières européennes ont des préférences de variance expliquée > 25 % (Dolédéc *et al.*, 2007). Par

conséquent, les contraintes hydrauliques ne seraient pas responsables directement de la sélection du micro-habitat au sein de la station. Un réajustement de l'échelle à laquelle est établi le lien entre l'habitat physique et les espèces serait probablement plus pertinent. En particulier, les mouilles sont des habitats qui supportent en général la plus grande diversité des peuplements (e.g. Pyron *et al.*, 1999 ; Leberer and Nelson, 2001 ; Covich *et al.*, 2009). Ces habitats offrent effectivement une grande diversité des conditions hydrauliques (Rosenfeld *et al.*, 2011) et permettent entre autres l'accumulation des nutriments, qui est essentiel dans ces milieux pauvres en nutriments (Coat *et al.*, 2009). De même, Teichert *et al.* (en préparation) a mis en évidence une sélection de l'habitat plus forte à l'échelle des faciès chez les Sicydiinae de la Réunion pendant la période de reproduction. La répartition spatiale de tels habitats associée à l'organisation spatiale des espèces, comme identifiée chez les *A. innocous* aux Antilles (Monti et Legendre, 2009) permettrait sans doute de mieux quantifier l'impact des débits sur la distribution des espèces à l'échelle de la station.

Par ailleurs, dans les régions tropicales insulaires, le caractère imprévisible des événements hydrologiques extrêmes (crue et sécheresse) amène probablement à une sélection de l'habitat selon des mécanismes stochastiques qui se superposent à des mécanismes déterministes (Winemiller *et al.*, 2010). En effet, dans les rivières insulaires tropicales, le recouvrement des niches écologiques est particulièrement fort (e.g. ressources alimentaires limitées) et les espèces présentent des stratégies de type opportunistes et généralistes (e.g. Coat *et al.*, 2009 ; Monti et Legendre, 2009 ; Chapitre 2). La répartition des ressources et de l'habitat entre les espèces est donc probablement moins structurée par des mécanismes déterministes en comparaison aux régions tempérées. Le rôle du régime hydrologique serait alors particulièrement important pour maintenir un niveau de compétition inter- et intra-spécifiques bas (Monti et Legendre, 2009 ; Lee et Suen, 2012). Une meilleure prise en compte du régime hydrologique permettrait sans doute de mieux comprendre les interactions au sein des peuplements (e.g. Grossman *et al.*, 1998 ; Blanco et Scatena, 2005).

L'analyse des préférences hydrauliques a été en partie limitée par rapport aux difficultés d'identification en routine au rang de l'espèce des *Sicydium* sp. adultes et l'ensemble des juvéniles des Atyidae, Macrobrachium et Sicydiinae. En effet, les préférences des espèces varient au sein d'une même famille (e.g. Macrobrachium) et suivant le stade de vie. En particulier, certaines espèces présentent un caractère grégaire et/ou territorial relativement fort, susceptible d'influencer les préférences hydrauliques (e.g. habitat de reproduction,

Teichert *et al.*, en préparation). La similitude des préférences observées entre les espèces d'une même famille et/ou phylogénétiquement proches (cf. exemple Figure I.3. 3) et entre les régions encourage alors l'emploi de traits de vie pour décrire les préférences hydrauliques et dépasser les problèmes d'identification et/ou le manque de données relatif à une espèce (e.g. Blanck et Lamouroux, 2007 ; Ibañez *et al.*, 2009).

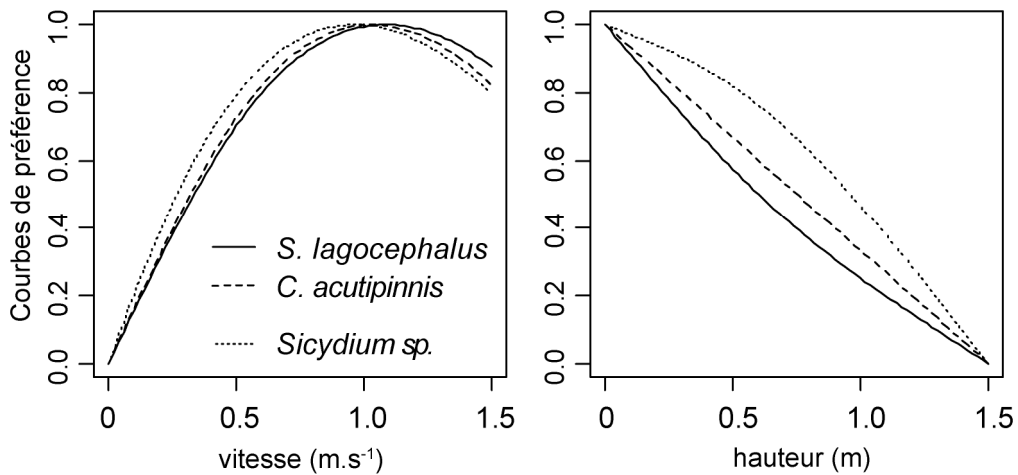


Figure I.3. 3: Courbes de préférences établies à partir des modèles de préférences des Sicydiinae des Caraïbes et de l'Océan Indien (espèces phylogénétiquement proches, Keith *et al.*, 2011) à partir des modèles régionaux (II. A1)

Finalement, pour les taxa dont les préférences sont relativement fortes, les modèles de préférences établis sont cohérents à l'échelle d'une région et peuvent être utilisés dans des perspectives de gestion pour quantifier l'impact d'un changement de débit.

MODELES HYDRAULIQUES STATISTIQUES

Les modèles hydrauliques statistiques prédisent les distributions en fréquences des variables hydrauliques ponctuelles (ici, vitesse et hauteur d'eau) à l'échelle du tronçon d'une rivière à partir de ses caractéristiques moyennes (*e.g.* débit, hauteur et largeur moyenne à l'échelle du tronçon). Les modèles développés en Europe (Lamouroux *et al.*, 1995 ; Lamouroux, 1998) ont un domaine d'application qui se limitent aux rivières à faible pente (< 4%), où la taille de la particule moyenne < 64 cm et des écoulements peu ou pas torrentiels. Par conséquent, les modèles hydrauliques statistiques ne sont pas applicables en l'état dans les rivières insulaires tropicales. Par ailleurs, le transfert des modèles hydrauliques statistiques à d'autres régions hydro-climatiques permet de tester la généralité des propriétés hydrauliques et d'identifier les paramètres déterminants de la distribution des variables hydrauliques à l'échelle du tronçon.

Dans ce chapitre, je présente trois jeux de données (Equateur, îles tropicales/Alpes et France) décrits ci-après avec comme objectifs: (1) de tester la transférabilité des modèles européens aux rivières andines d'Equateur, (2) de proposer de nouveaux modèles adaptés aux contextes hydro-morphologiques étudiés, avec la volonté en particulier d'étendre le domaine d'application des modèles européens aux rivières pentues et à forte granulométrie des îles tropicales (Photo I.4. 1) et dans les Alpes françaises et (3) de proposer des modèles généraux qui regroupent l'ensemble des jeux de données pour évaluer leurs performances par comparaison avec les modèles partiels (associé à un jeu de données) (Table I.4. 1).



Photo I.4. 1: Echantillonnage des mesures hydrauliques dans les DOM

1 MATERIELS ET METHODES

Table I.4. 1: Caractéristiques des jeux de données.

Source	Code jeu de données	Zone	Nombre de tronçons	Nombre de tronçon×débit	
V. Girard - IRD/Irstea	EC	Equateur	14	25	
V. Girard - Asconit/Irstea	ILE	guad	Guadeloupe	15	25
		mart	Martinique	7	11
		mayo	Mayotte	4	4
		reun	Réunion	13	16
		ALP	Alpes	5	13
N. Lamouroux - Irstea	FR	France	36	36	

1.1 Sites d'études

1.1.1 Les rivières d'Equateur

Les rivières andines d'Equateur appartiennent à un étage bioclimatique particulier où les apports pluviométriques sont restitués continument et les variations intra-journalières des débits sont fortes en raison de l'apport des glaciers (Jacobsen, 2009 ; Crespo *et al.*, 2011). Les rivières sillonnent des vallées qui alternent entre plaines d'altitudes et montagnes, constituant des zones humides d'altitudes par endroits en raison de la composition du sol (un mélange de cendres et d'argile non induré). Les rivières présentent alors une certaine variabilité hydro-morphologique (Table I.4. 1), avec par exemple des rivières plutôt chenalisées et sinueuses (Photo I.4. 2a).

L'étude de la transférabilité des modèles hydrauliques statistiques développés en Europe (Lamouroux *et al.*, 1995 ; Lamouroux, 1998) a été réalisée à partir de données collectées dans 14 tronçons de rivières andines d'Equateur à l'occasion de 25 campagnes (tronçon×débit, Table I.4. 1, Figure I.4. 1).



Photo I.4. 2: Trois types de tronçons échantillonnés en Equateur : (a) chenalisé et étroit, (b) étroit avec forte granulométrie relative et (c) large.

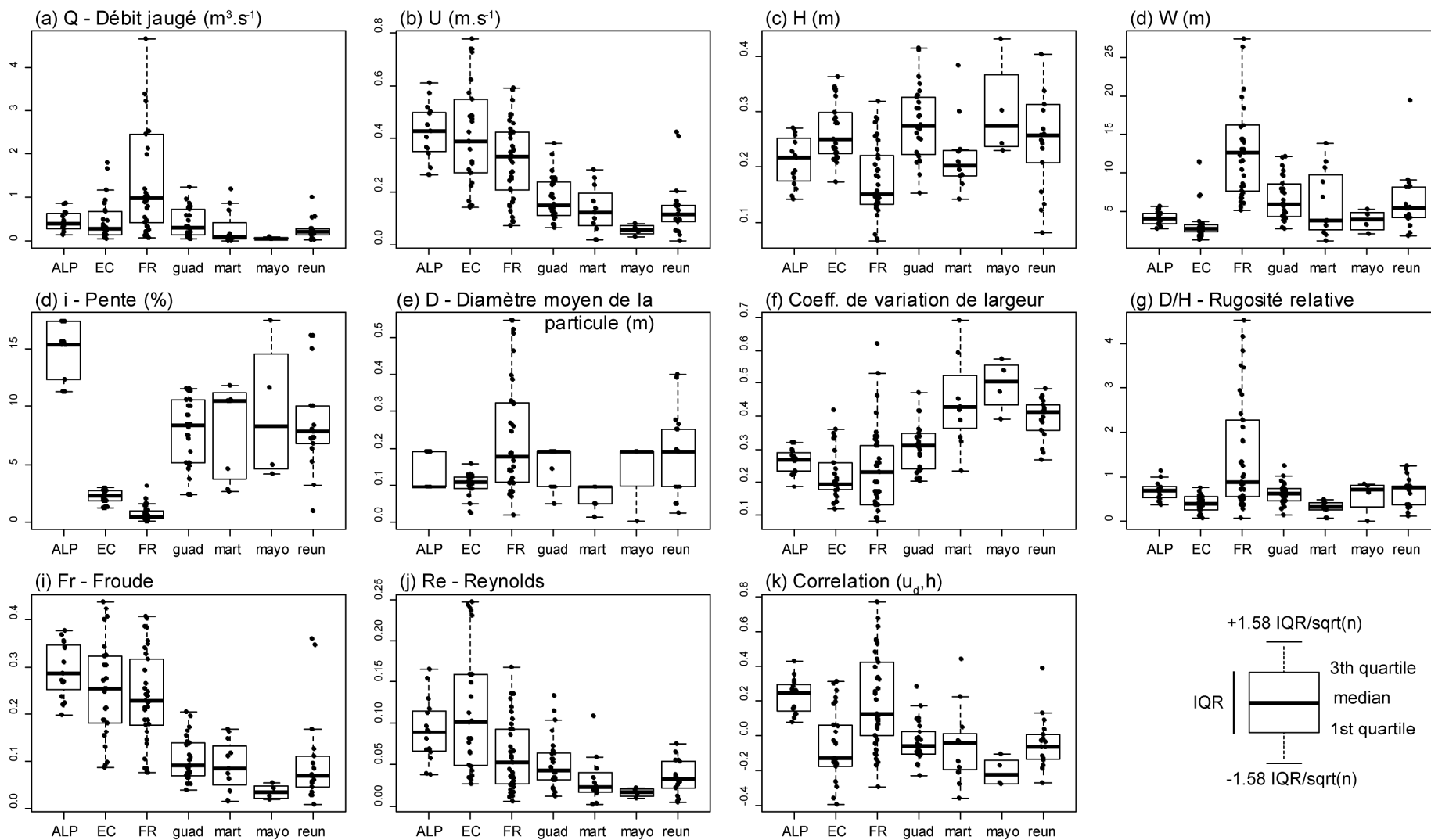


Figure I.4. 1: Principales caractéristiques hydro-morphologiques des campagnes par zones et chaque point représente une combinaison tronçon×débit.

1.1.2 Les rivières pentues à forte granulométrie

Les rivières des îles tropicales et des Alpes sont des rivières très pentues (> 5 %) et soumises à des régimes hydrologiques parfois extrêmes où le remaniement du substrat est fréquent (cf. Chapitre 2). Il en résulte une configuration des chenaux typiquement de type cascades-baignoires ("step-pool"), où les écoulements turbulents sont dominants et la granulométrie relative à la hauteur d'eau est forte (cf. exemple de rivières Photo I.4. 1 et Photo I.4. 3).

La spécificité des conditions d'écoulements dans les rivières torrentielles à forte pente et forte granulométrie relative à la hauteur d'eau a conduit à l'établissement de nouveaux modèles hydrauliques statistiques. Dans ce but, j'ai collecté des données dans 44 tronçons des îles tropicales (Guadeloupe, Martinique, Mayotte, Réunion) et des Alpes, à l'occasion de 69 campagnes (Table I.4. 1, Figure I.4. 1, Annexe I. 2).



Photo I.4. 3: Exemples de rivières dans les DOM

1.1.3 Les rivières françaises à faible pente

Pour établir des modèles hydrauliques statistiques généraux, j'ai rassemblé les données échantillonnées dans une large gamme de rivières. Les données utilisées sont relatives à 94 tronçons de rivières et 130 campagnes et issues des études présentées précédemment et des travaux de Lamouroux *et al.* (1995) (Table I.4. 1, Figure I.4. 1).

1.2 Collectes des données

Les données d'Equateur ont été échantillonnées selon un protocole similaire à celui destiné à la collecte de données pour l'emploi des modèles statistiques (e.g. protocole du logiciel ESTIMHAB, Lamouroux, 2002). Des mesures de vitesses (u), de hauteurs (h), de substrat (d) et de largeur mouillée (w) ont été prises sur une grille régulière (Figure I.4. 2a). La pente de la ligne d'eau (i) a également été mesurée à l'échelle du tronçon. Les données dans les rivières insulaires tropicales et des Alpes ont été échantillonnées selon le même protocole, complétées par des mesures réalisées sur certaines des caractéristiques morphologiques du chenal (chutes de hauteur > 20 cm, composition et inclinaison des berges).

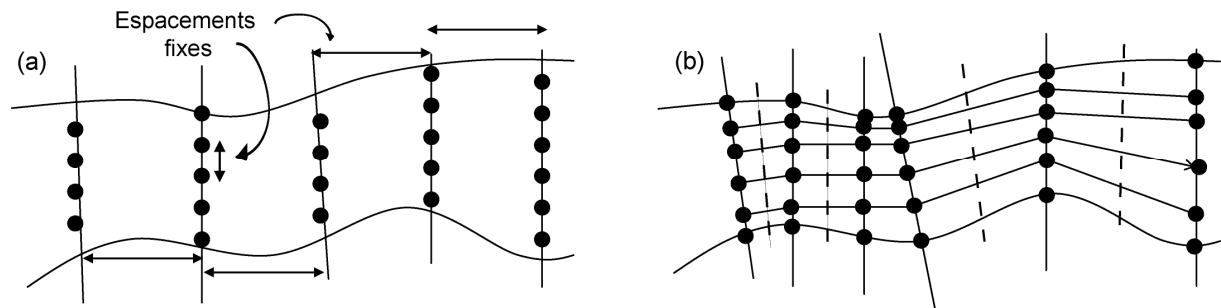


Figure I.4. 2: Principe d'échantillonnage des variables hydrauliques selon (a) une grille régulière (cf. protocole du logiciel ESTIMHAB, Lamouroux, 2002) et (b) une grille adaptée à la morphologie du cours d'eau (cf. protocole du logiciel EVHA, Ginot, 1995). Les transects sur lesquels sont prises les mesures hydrauliques sont représentés par des lignes verticales en traits pleins. La limite de représentativité de la mesure correspond aux lignes en pointillés, et les lignes horizontales représentent les lignes de courant sur lesquelles se base le choix des points de mesures en (b).

En revanche, les données des rivières françaises, collectées par Lamouroux *et al.* (1995), sont issues d'un échantillonnage destiné à l'emploi de modèle hydraulique classique (cf. protocole EVHA, Ginot, 1995). Dans ce dernier cas, chaque mesure sur une verticale est alors représentative d'une surface où l'écoulement est homogène (Figure I.4. 2b). A la différence des mesures réalisées dans le cadre d'une approche statistique, les surfaces échantillonnées sont variables et les points de mesures non aléatoires. Les détails du protocole de mesures sont disponibles dans les articles référencés et, pour certains, annexés (cf. II. A2, A3, A4 et Lamouroux *et al.*, 1995).

1.3 Traitement des données

Les distributions de u et h ne sont pas modélisées directement. En effet, la modélisation statistique concerne les vitesses et les hauteurs relatives à leur moyenne à l'échelle du tronçon (respectivement u/U et h/H) afin de pouvoir comparer leurs distributions entre les rivières. De même, chaque variable hydraulique est pondérée par le volume (dV) ou la surface (dS) qu'elle représente pour assurer une comparaison des variables intra-campagne (tronçon \times débit). Au

final, la somme des vitesses relatives ou des hauteurs relatives observées sur l'ensemble du tronçon est égale à 1. Les distributions bivariées n'ont pas été envisagées pour les modèles adaptés aux rivières des îles et des Alpes en raison d'une faible corrélation entre les vitesses moyennes sur la verticale (u_d) et les hauteurs d'eau (Figure I.4. 1k).

1.4 Principe de modélisation

Les fréquences des variables hydrauliques sont décrites selon une fonction paramétrique (f). Cette fonction est un mélange de deux formes extrêmes : une forme représentative des distributions à forte variance (f^1) et une forme représentative des distributions à faible variance (f^2) (Figure I.4. 3). Un paramètre de mélange (s pour la distribution des vitesses et t pour la distribution des hauteurs) indique la contribution de chacune des formes et évolue en fonction du débit. En général, la forme f^1 est caractéristique des écoulements hétérogènes ou à bas débits, et la forme f^2 est caractéristique des distributions homogènes et à fort débits.

La paramétrisation des modèles hydrauliques statistiques comporte deux étapes. Dans une première étape, chaque forme extrême est définie à partir de distributions observées moyennes. Les distributions observées choisies sont celles dont la variance est minimale (f^1) et maximale (f^2). La forme générale, f , résultante du mélange des deux formes extrêmes, est ensuite ajustée aux distributions observées à chaque campagne. Cette étape consiste alors à déterminer le paramètre de mélange (s ou t). Dans une deuxième étape, pour rendre le modèle prédictif, le paramètre de mélange est prédit à partir de caractéristiques moyennes à l'échelle du tronçon. En particulier, les variables explicatives choisies sont préférentiellement invariantes avec un changement de débit (e.g. la pente, le nombre de Froude Fr^5 , le nombre de Reynolds Re^6) et/ou simples à prédire (e.g. la hauteur d'eau moyenne H , la largeur mouillée moyenne W). En effet, les relations de géométrie hydraulique à l'échelle du tronçon qui lient W et H au débit peuvent être établies à partir d'une centaine de hauteurs d'eau et une vingtaine de largeurs mouillées à deux débits différents au minimum (Stewardson, 2005 ; Lamouroux, 2007).

⁵ $Fr = U / \sqrt{g \cdot H}$ avec g la constante d'accélération gravitationnelle

⁶ $Re = (U \cdot H) / \nu$ avec ν la constante de viscosité cinématique de l'eau

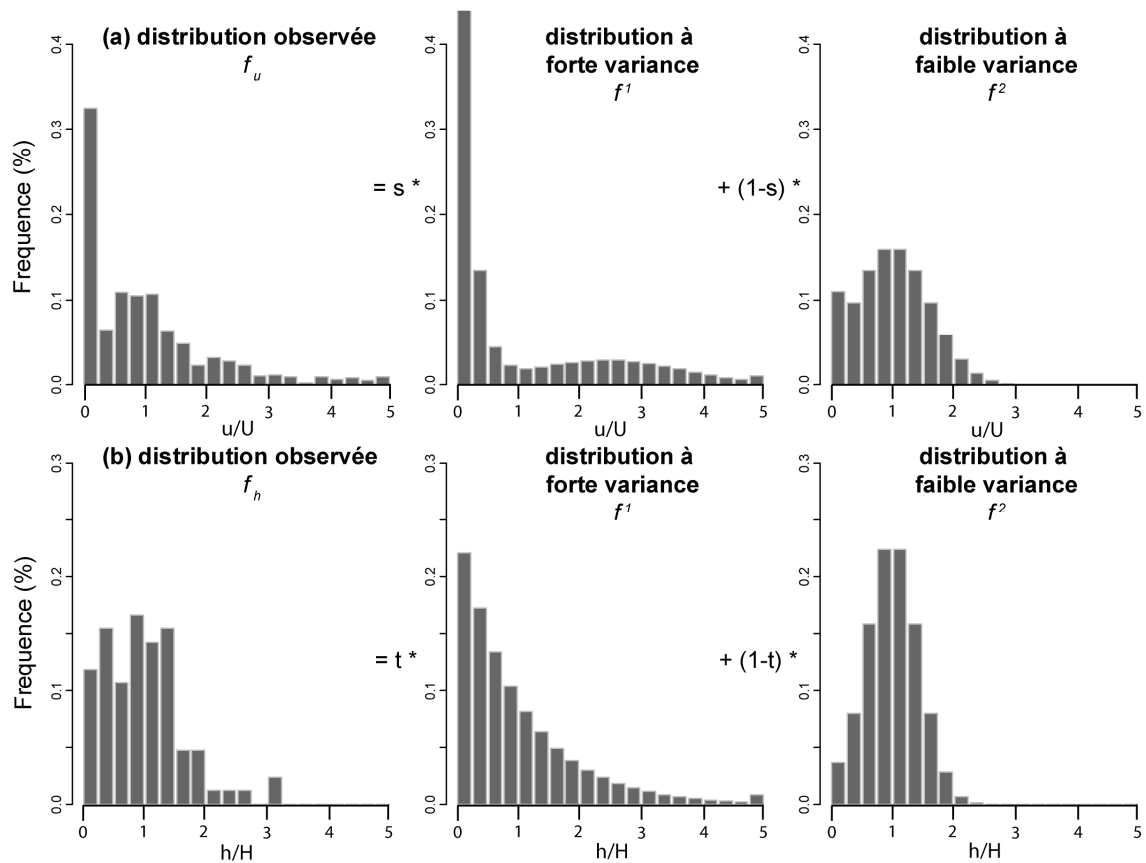


Figure I.4. 3: Principe de modélisation des (a) distributions des vitesses selon le modèle de Lamouroux *et al.* (1995) et (b) distributions des hauteurs selon le modèle de Lamouroux (1998). Les distributions observées sont relatives à un tronçon en Equateur.

Suivant les spécificités des distributions, des jeux de données, ou encore des objectifs (test des modèles existants ou établissement de nouveaux modèles – partiels ou généraux), le traitement des données et la modélisation comportent des étapes supplémentaires, détaillées dans les articles. Les paragraphes suivants présentent les principaux résultats des articles produits également synthétisés dans la Table I.4. 2.

Table I.4. 2: Caractéristiques des modèles partiels et généraux⁷

Modèle	Caractéristiques de la modélisation	Distributions extrêmes		Paramètre de mélange	
		Forme centrée	Forme décentrée	Régression	r^2
Partiel	Données	Europe	Europe	EC	
u	Loi/Modèle	Normale	Exponentielle + Normale	$Fr, \sigma_W/W, i$	0.69
	Domaine	[0;+Inf[[0;+Inf[[0,1]	
h	Loi/Modèle	Normale	Exponentielle	Fr, i, Re	0.82
	Domaine	[0;+Inf[[0;+Inf[[0,1]	
Partiel	Données	ILE/ALP	ILE/ALP	ILE/ALP	
u	Loi/Modèle	non-paramétrée	non-paramétrée	Fr, i_{step}	0.73
	Domaine] -Inf; +Inf[] -Inf; +Inf[[0,1]	
h	Loi/Modèle	non-paramétrée	non-paramétrée	Fr, i	0.34
	Domaine	[0;+Inf[[0;+Inf[[0,1]	
Général	Données	ILE/ALP/EC/FR	ILE/ALP/EC/FR	ILE/ALP/EC/FR	
u	Loi/Modèle	Exponentielle+ Normale	Log-Normale	$Fr, D/H, \sigma_W/W, i$	0.64
	Domaine	[0;+Inf[[0;+Inf[[0,1]	
h	Loi/Modèle	Normale	Exponentielle + Normale	Re, Fr	0.34
	Domaine	[0;+Inf[[0;+Inf[[0,1]	

1.5 Analyse des fréquences

De manière générale, j'ai d'abord ajusté le modèle européen existant ou le nouveau modèle établi (i.e. suivant la forme paramétrique générale f_u et f_h) aux distributions observées de u/U et h/H dans les sites d'études, puis j'ai prédit directement les fréquences de u/U et h/H à partir des caractéristiques moyennes à l'échelle du tronçon (Figure I.4. 1) (i.e. suivant le modèle de s ou t , existant ou nouvellement établi) (Lamouroux *et al.*, 1995; Lamouroux, 1998; Girard *et al.*, accepté, II. A2 ; Girard *et al.*, soumis, II. A3 ; Girard et Lamouroux, en préparation, II. A4). J'ai ensuite comparé les distributions observées, ajustées et prédites selon trois classes de vitesses et trois classes de hauteurs d'eau, excepté pour le modèle partiel des îles/Alpes (quatre et cinq classes sont considérées pour les valeurs extrêmes, respectivement de hauteurs et de vitesses). Enfin, j'ai calculé le biais moyen (écart absolu moyen), la variance expliquée et le coefficient de détermination (r^2) pour chacune de ces classes afin d'estimer la performance des modèles.

⁷cf. Table I.4. 1, Figure I.4. 1 pour les notations; i_{step} : hauteur de chute cumulée relative à la longueur du tronçon

2 RESULTATS

Les résultats obtenus en Equateur montrent que l'écart entre les fréquences observées et ajustées, puis observées et prédites, pour trois classes de vitesses et trois classes de hauteurs, est faible en valeur absolue ($< 3\%$). La variance expliquée obtenue entre les fréquences observées et ajustées est comprise entre 83 et 92 % pour les classes de vitesses et entre 82 et 91 % pour les classes de hauteur. La variance expliquée obtenue entre les fréquences observées et prédites est comprise entre 48 et 61 % pour les classes de vitesses et entre 64 et 80 % pour les classes de hauteur. Les modèles européens sont donc bien adaptés pour décrire et prédire les variables hydrauliques à l'échelle du tronçon pour les rivières d'Equateur. Toutefois, le modèle des distributions de u/U adapté spécifiquement à la région andine a permis d'améliorer les prédictions (mais pas dans le cas de la distribution de h/H).

J'ai pu développer des modèles hydrauliques statistiques pour les rivières pentues et à forte granulométrie. Le modèle de vitesse et le modèle de hauteur établis fonctionnent quelque soit la région (Iles/Alpes, cf. exemples Figure 3 et 4 dans II. A3). Les résultats obtenus montrent que les fréquences des vitesses fortes ($> 2U$) et des hauteurs fortes ($> 2H$) varient peu entre les stations et entre les campagnes (Figure I.4. 4a et Figure I.4. 5a). Les modèles développés prédisent les fréquences de classes de u et h avec un biais $< 6\%$. En particulier, les fréquences de classes de vitesses sont relativement bien prédites, avec une variance expliquée comprise entre 33 et 72 % pour quatre classes de vitesses et nulle pour la classe de vitesses faibles. Par ailleurs, le modèle de distribution des vitesses prédit mieux les fréquences observées que le modèle européen (Figure I.4. 4c et Figure I.4. 4d). En revanche, le modèle de distribution de h est peu performant, avec une variance expliquée entre les fréquences observées et prédites comprise entre 25 et 38 % pour 3 classes de hauteurs et nulle pour les très fortes hauteurs (Figure I.4. 5b).

Les modèles généraux présentent des résultats relativement satisfaisants pour représenter les distributions de u/U et de h/H quelque soit le jeu de données. En effet, la variance expliquée entre les fréquences observées et ajustées varie entre 94 et 96 % pour la vitesse (excepté pour la classe de vitesse faible où variance expliquée est égale à 32 %) et entre 69 et 90 %. Toutefois, les modèles généraux sont en général moins performants que les modèles partiels pour prédire les distributions u/U et de h/H . En effet, le biais associé aux fréquences prédites

varie entre 4 et 9 % pour la hauteur et la vitesse (sans tenir compte du modèle simplifié). La variance expliquée entre les fréquences observées et prédites est comprise entre 23 et 60 % pour les classes de vitesses et entre 27 et 34 % pour les classes de hauteurs. Une meilleure corrélation est obtenue pour prédire les distributions de hauteurs en Equateur, sans doute en lien avec une plus faible hétérogénéité des chenaux. Par ailleurs, les résultats montrent une plus forte variabilité des fréquences de hauteurs et de vitesses prédites pour les rivières françaises. Le choix des points de mesure surestime probablement la taille de la particule moyenne et la variabilité de la largeur mouillée comparée à une approche statistique.

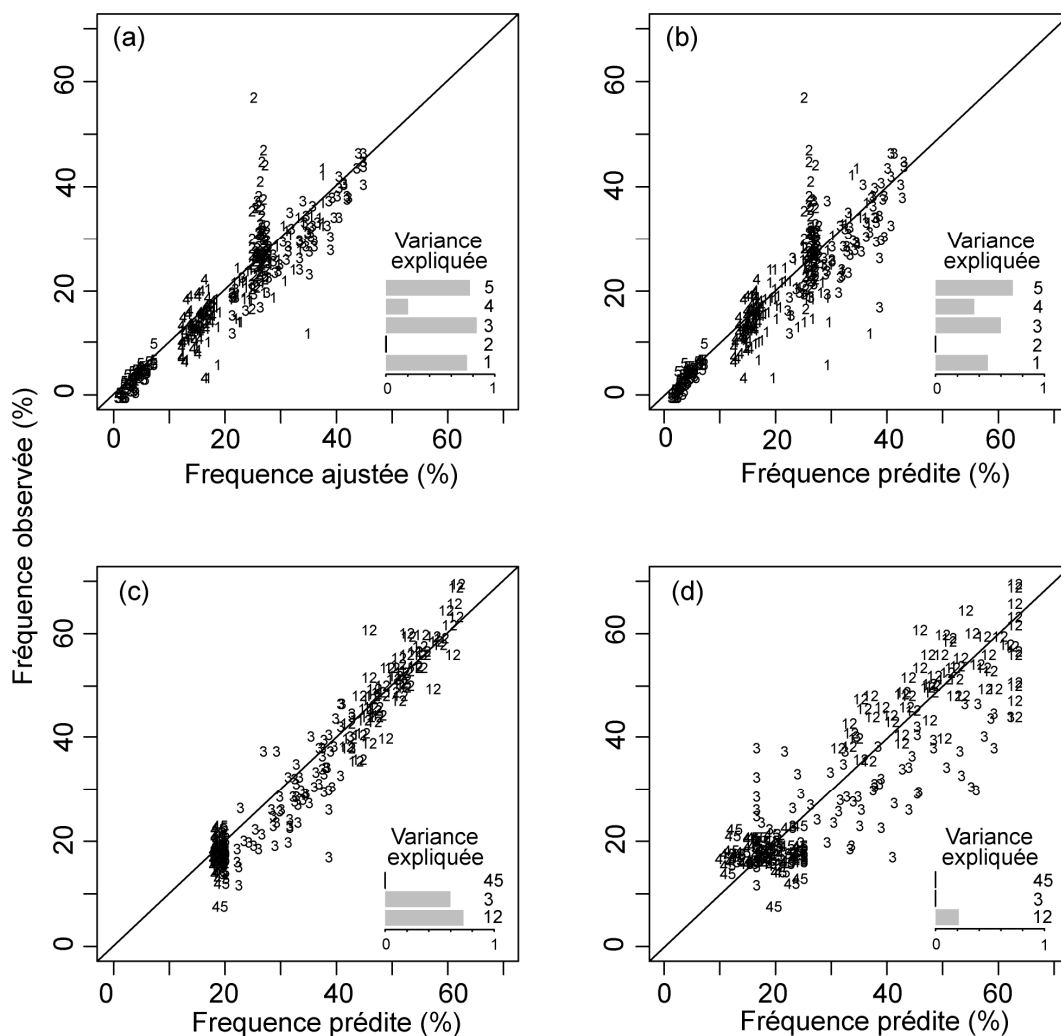


Figure I.4: 4: (a) Fréquences observées vs. fréquences ajustées et (b) fréquences observées vs. fréquences prédites pour (c) cinq et (d) trois classes de vitesses. Les fréquences prédites dans (b) et (c) correspondent au nouveau modèle (Eq. 1 et 3 in II. A3) et celles dans (d) au modèle de Lamouroux *et al.* (Eq. 3, 1995).

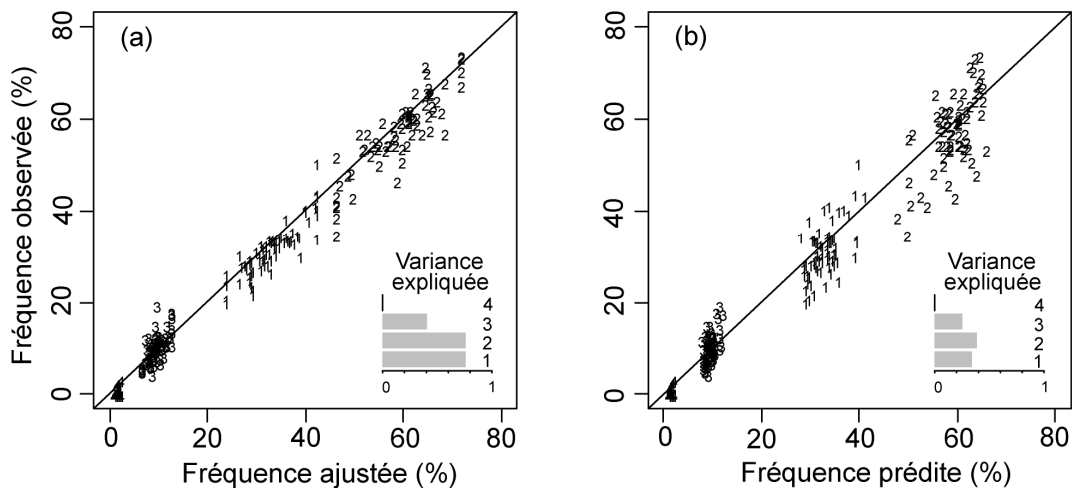


Figure I.4. 5: (a) Fréquences observées vs. fréquences ajustées et (b) fréquences observées vs. fréquences prédites pour quatre classes de hauteurs, selon le nouveau modèle (Eq. 5 in II. A3).

Le nombre de Froude (Fr) est une variable majeure dans la détermination de la distribution des variables hydrauliques pour une large gamme de rivières (Lamouroux *et al.*, 1995 ; Stewardson et McMahon, 2002 ; Schweizer *et al.*, 2007 ; Rosenfeld *et al.*, 2011 ; Girard *et al.*, soumis, II. A3, Girard et Lamouroux, en préparation, II. A4 ; Table I.4. 2). Fr augmente avec la vitesse et diminue avec la hauteur et caractérise la variation longitudinale de la morphologie du tronçon (cf. Stewardson et McMahon, 2002). Fr représente aussi la proportion de radiers par rapport aux mouilles (Jowett, 1993). La hauteur de chute cumulée relative à la longueur du tronçon (i_{step}) est caractéristique des rivières pentues à l'échelle du tronçon et est comparable à l'amplitude des formes "step-pool" (Wohl et Meritt, 2008). L'inclusion de i_{step} dans le modèle spécifique aux rivières pentues montre le besoin d'adapter les modèles au contexte hydro-géomorphologique. Les limites de transférabilité des modèles hydrauliques statistiques ont d'ailleurs été mis en évidence à différentes occasions (Sareva and Hardy, 2009 ; Rosenfeld *et al.*, 2011 ; Girard *et al.*, accepté, II. A2). Enfin, la granulométrie relative (D/H) et le coefficient de variation de la largeur mouillée (σ_w/W), identifiées comme variables particulièrement déterminantes des distributions de u/U des rivières européennes (Lamouroux *et al.*, 1995), ne permettent pas d'améliorer les prédictions dans les rivières pentues. En revanche, un réajustement des paramètres du modèles selon D/H et σ_w/W a permis d'améliorer les prédictions des vitesses des rivières andines d'Equateur.

3 CONCLUSIONS

Mes travaux ont donc permis d'étendre le domaine de validité des modèles hydrauliques statistiques aux rivières pentues et à forte granulométrie, et montrent l'intérêt d'une approche statistique dans des cours d'eau où les modèles hydrauliques numériques présentent des limites d'application. Ces résultats montrent également la limite de transférabilité des modèles existants (Lamouroux *et al.*, 1995 ; Lamouroux, 1998) et le besoin effectivement d'adapter les modèles au contexte hydro-géomorphologique (Saraeva et Hardy, 2009). Malgré tout, les modèles hydrauliques statistiques développés donnent des prédictions relativement satisfaisantes pour une large gamme de rivières qu'il s'agisse des modèles partiels ou généraux. En particulier, le modèle général relatif aux vitesses présente un grand intérêt pour une application à larges échelles afin d'optimiser la gestion de la ressource tout en prenant en compte l'habitat hydraulique des espèces (Conallin *et al.*, 2010 ; Snelder *et al.*, 2011).

Ces résultats mettent également en évidence que les facteurs déterminants des distributions des variables hydrauliques à l'échelle du tronçon sont encore mal identifiés, excepté *Fr*. La poursuite du transfert des modèles à d'autres types de rivières telles que les rivières en tresses permettrait de mieux caractériser les sources de résistance gouvernant la forme des distributions hydrauliques et les paramètres prédictifs associés (Figure I.4. 6). De même, un échantillonnage à plusieurs débits plus poussés permettrait de mieux quantifier la variabilité intra-stations de ces distributions et d'évaluer les effets des berges (sinuosité et verticalité) (e.g. Rhoads *et al.*, 2003 ; Meile *et al.*, 2011). Enfin, une meilleure caractérisation des écoulements à travers l'étude de la turbulence (e.g. Wilcox *et al.*, 2011) et l'intégration de paramètres caractéristiques de la variabilité topographique, telle que l'erreur standard de l'élévation du lit selon un axe longitudinal (Western *et al.*, 1997 ; Yochum *et al.*, 2012) permettrait sans doute d'améliorer notre compréhension de l'hydraulique et de ce fait la modélisation des écoulements en rivières. Par ailleurs, la difficulté à décrire le substrat (cas des dalles et de la roche-mère) pourrait être dépassée avec des modèles basés sur de nouvelles méthodes d'échantillonnages ou techniques tels que les données LIDAR (e.g. Trevisani *et al.*, 2010). Enfin, l'analyse des données hydrauliques spatialisées (modélisation du nombre de fois où une distance entre deux variables est observée, appelés variogramme) représentent un intérêt notable en vue coupler ces modèles avec des préférences biologiques (Legleiter *et al.*, 2007).



Figure I.4. 6: Exemples de rivières à échantillonner pour tester la transférabilité des modèles

APPPLICATION DE LA METHODE DES MICRO-HABITATS AUX RIVIERES INSULAIRES TROPICALES

Dans ce chapitre, je présente un exemple d'application des modèles d'habitats statistiques établis à partir du couplage des modèles de préférences et du modèle hydraulique présentés précédemment (Chapitre 3 et 4). Le principal objectif est de proposer une méthodologie d'interprétation des résultats des modèles d'habitats statistiques pour fournir des éléments d'aide à la décision dans la gestion des débits à l'aval des ouvrages.

Les résultats des modèles d'habitats statistiques sont des courbes de valeurs d'habitat (VPU, cf. Chapitre 1) en fonction du débit pour un taxa donné. L'interprétation des courbes de VPU se base sur des scénarios de gestion et le contexte hydro-biologique, pour tenter de définir des Débits Minimum Biologiques (DMB, valeurs en dessous desquelles les peuplements en place ne peuvent plus se maintenir en vie, circuler et se reproduire), compatibles avec les débits d'usages afin de satisfaire la demande en eau une grande partie de l'année dans le respect du cadre légal.

La méthodologie proposée ici (Figure I.5. 1) est un exemple d'interprétation des résultats des modèles d'habitats. Le cas d'étude est une prise au fil de l'eau dans une rivière de Guadeloupe. L'approche se décompose en trois étapes : la reconstitution de l'hydrologie naturelle et influencée au droit de la station (E1), la modélisation de la courbe de VPU (E2) et l'analyse des durées de perte de VPU sous plusieurs scénarios de gestion pour lesquels varient le DMB et le prélèvement (E3, Figure I.5. 1). En particulier, la discussion s'appuie sur la perte de VPU et de la durée associée par rapport à une situation naturelle de référence (méthode des Durées Continues d'Habitant Limitant, DCHL ; Capra *et al.*, 1995), le nombre de jours où le prélèvement est arrêté pour respecter un DMB et sur deux périodes clés pour la faune aquatique (période de reproduction optimale⁸) et les usages (saison des basses eaux⁹).

⁸ d'avril à fin aout aux Antilles

⁹ de décembre à fin mars aux Antilles

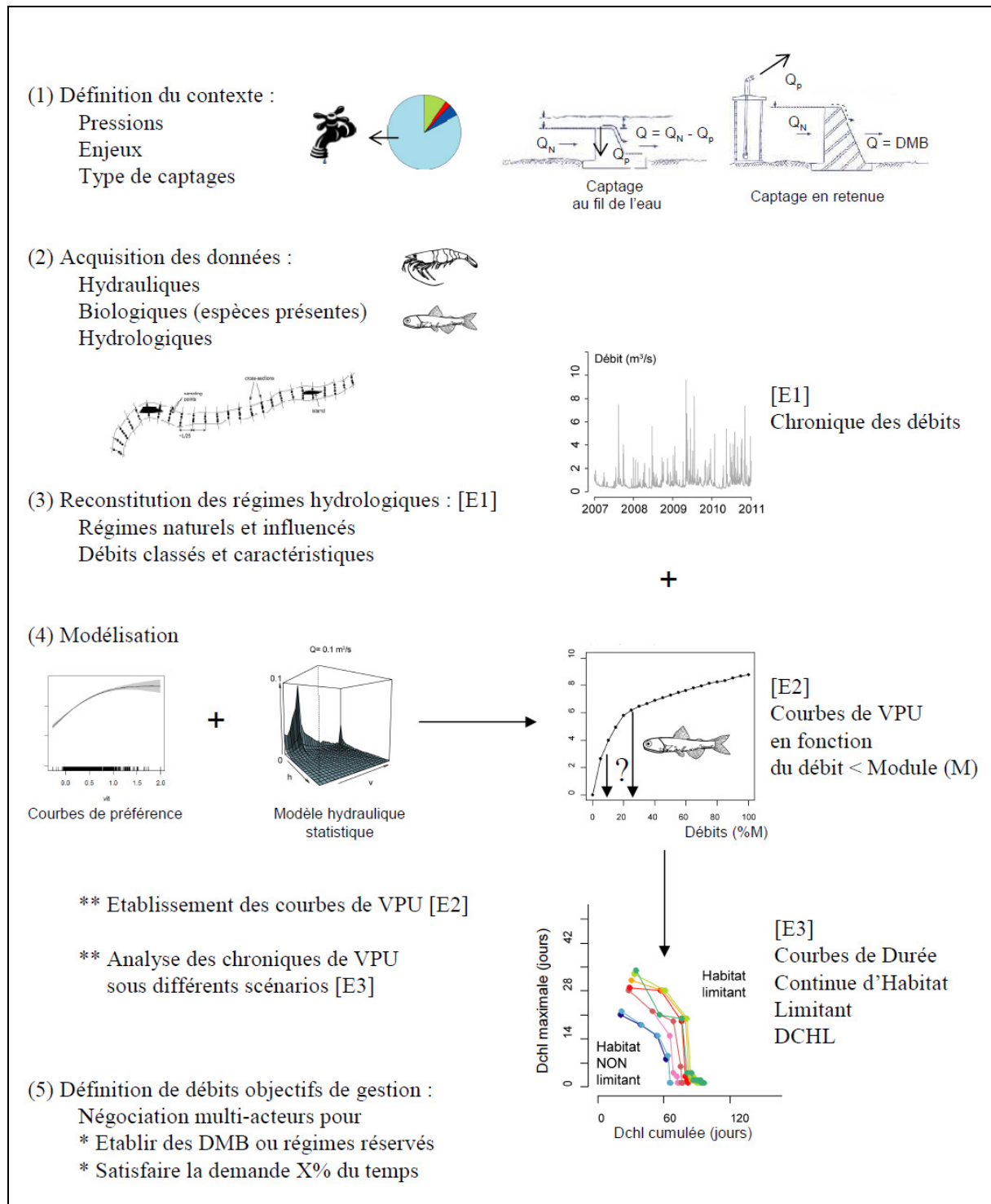


Figure I.5. 1: Proposition de méthodologie visant à fournir des éléments d'aide à la décision dans la gestion des débits. La méthodologie se décline en cinq points et 3 étapes de modélisation (cf. détails dans le texte). Le Volume Pondéré Utile (VPU) est un indice de qualité d'habitat. DMB : Débits Minimum Biologiques.

1 MATERIELS ET METHODES

Je me suis intéressée à une prise au fil de l'eau (captage gravitaire) de la rivière Bras David en Guadeloupe dont l'usage est destiné à l'alimentation en eau potable (prélèvement actuel, supposé ici constant, à $0.250 \text{ m}^3/\text{s}$) qui (1) avait fait l'objet d'investigations poussées par Asconit Consultants dans le cadre d'une étude¹⁰, et (2) est située à proximité d'une station hydrologique (Figure I.5. 2). L'objet de l'étude était la détermination des DMB au droit de la prise d'eau¹¹. Les données recueillies lors de cette étude sont relatives aux relevés hydrauliques destinés au modèle hydraulique statistique et concernent également les caractéristiques du peuplement aquatique en place obtenues à l'amont et à l'aval immédiat de la station. Les données hydrologiques sont issues de la Banque Hydro et/ou ont été fournies dans le rapport d'étude. Les chroniques de débits disponibles couvrent une période de 12 ans. Toutefois, je me suis intéressée à une période de quatre années consécutives, de 2007 à 2010, au cours de laquelle les relevés journaliers dépassent 350 jours dans l'année.

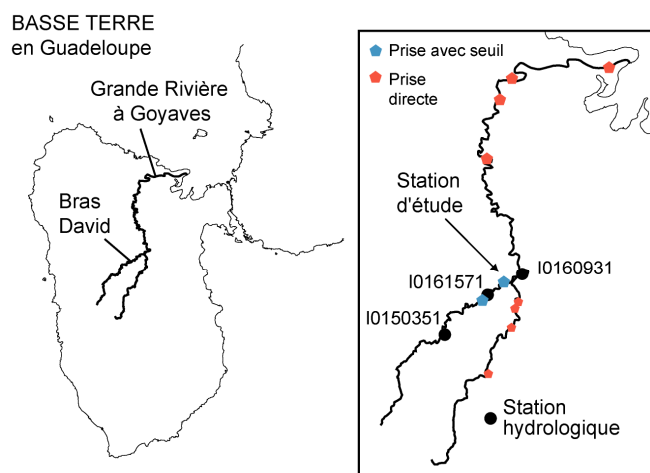


Figure I.5. 2: Localisation de la station d'étude en Guadeloupe sur l'île de la Basse-Terre

J'ai étudié les courbes de VPU en fonction du débit des taxa recensés et dont les préférences hydrauliques sont les plus fortes (cf. Chapitre 3). Les taxa choisis sont *Atya scabra*, *Macrobrachium heterochirus*, *Sicydium* sp. (3 taxa rhéophiles) et *Xiphocaris elongata* (1 taxa limnophile). Pour se faire, j'ai couplé leurs préférences hydrauliques bivariées (vitesse et

¹⁰ Régularisation administrative de la prise d'eau "Duclos" menée pour le compte de Syndicat Intercommunale de l'Eau de Pointe-à-Pitre et des Abymes (S.I.E.P.A.).

¹¹ La gamme de DMB préconisée à l'issue de cette étude était comprise entre 15 et 19% du module.

hauteur) à un modèle hydraulique statistique du tronçon. Toutefois, les modèles hydrauliques statistiques disponibles (cf. Chapitre 4, Girard *et al.*, II. A3) ne permettent pas de prédire les fréquences bivariées de vitesses et de hauteurs. J'ai alors multiplié les fréquences associées à chacune des variables hydrauliques prises indépendamment. Les fréquences ainsi calculées sont supposées équivalentes à celles qui auraient été obtenues avec un modèle hydraulique bivarié. Cette hypothèse semble acceptable étant donné la faible corrélation observée entre la vitesse et la hauteur (cf. Chapitre 4). Par ailleurs, les préférences hydrauliques bivariées sont construites sur la base des modèles biologiques établis précédemment (cf. Chapitre 3, Girard *et al.*, II. A1) de sorte qu'elles varient entre 0 (faible préférence) et 1 (forte préférence). Le couplage du modèle hydraulique aux préférences hydrauliques d'un taxa pour une gamme de débit fournit une courbe de VPU en fonction du débit.

La variation de VPU pour un changement de débit est comparée à une situation naturelle de référence qui est en général associée à un débit d'étiage naturel, que j'ai choisi ici égal au VCN3 minimal entre 2007 et 2010 ($VCN3_{ref}^{12}$). Pour chaque scénario de DMB et de niveau de prélèvement (réduction de moitié, pas de modification, et doublement du prélèvement actuel), j'ai calculé le nombre de jour où le VPU est inférieur à 80 % du VPU de la situation naturelle de référence (notées respectivement DCHLmax et DCHLcum pour la durée continue maximale et totale sur la période d'observation). J'ai également calculé le nombre de jour où la prise d'eau doit être arrêtée. La limite seuil choisie de 80 % du VPU de référence est arbitraire et prise en faveur de la mise en évidence de l'impact d'un changement de débits sous différents scénarios de gestion.

2 RESULTATS

L'analyse du régime hydrologique naturel au droit de la station montre (1) une forte variabilité journalière et interannuelle des débits, (2) des débits de crues largement supérieurs au module (jusqu'à 8 fois) et (3) les mois les plus secs variables suivant les années. Les débits caractéristiques sont un module (M) égal à $3.210 \text{ m}^3/\text{s}$, un QMNA5¹³ égal à $0.877 \text{ m}^3/\text{s}$, un Q98 égal à $0.546 \text{ m}^3/\text{s}$ et un $VCN3_{ref}$ égal à $0.492 \text{ m}^3/\text{s}$ (Table I.5. 1). La capacité de rétention

¹² VCN3 représente le débit minimal sur 3 jours consécutifs dans un mois donné

¹³ QMNA5: Débit mensuel d'étiage interannuel quinquennal; Q98: débit dépassé 98% de l'année

du bassin est faible selon l'indice Base Flow Index¹⁴ (BFI= 0.603). Au vu des débits caractéristiques et classés, un scénario du maintien des prélèvements actuels, à valeur fixe tout au long de l'année, n'est pas possible au regard de la loi (Table I.5. 1). Une modulation autour de la valeur plancher légale (10 % du M) devrait donc être envisagée pour satisfaire la demande en eau en l'état.

Table I.5. 1: Débits caractéristiques du régime hydrologique naturel et influencé (avec prélèvement actuel). XM : fraction du Module, QX pour les débits dépassés X % du temps dans l'année ; QMNA5 : Débit mensuel d'étiage interannuel quinquennal ; VCN3 : débit minimal sur 3 jours consécutifs dans un mois donné entre 2007 et 2010

Débits	M	Q50	Q80	QMNA5	Q90	0.20M	Q95	Q98	Q99	VCN3	0.15M	0.10M	0.05M
naturel	3.210	1.488	0.931	0.877	0.754	0.642	0.625	0.546	0.519	0.492	0.482	0.321	0.161
influencé	2.960	1.238	0.681	0.627	0.504	0.392	0.375	0.296	0.269	0.242	0.232	0.071	-

La courbe de valeur d'habitat (VH, égal au VPU divisé par le volume d'eau sur le tronçon) augmente rapidement dans la gamme des débits faibles (< 20% du module) quelque soit le taxa (Figure I.5. 3a). Au delà des 20 % du module, la variation de VH croît plus lentement pour les taxas rhéophiles et décroît pour le taxa limnophile (*X. elongata*). Les taxas rhéophiles sont particulièrement sensibles à une réduction de débit, probablement en termes de diminution de flux de matière organique et d'une perte de qualité du biofilm (Lefrançois *et al.*, 2011). J'ai donc choisi de me concentrer sur un taxa rhéophile (*M. heterochirus*) dont la courbe de VPU présente des valeurs intermédiaires comparées à celles des deux autres taxa rhéophiles (*A. scabra* et *Sicydium* sp.; Figure I.5. 3b) pour étudier différents scénarios de gestion.

¹⁴ BFI: correspond au ratio du débit de base moyen sur le module (calculé selon l'algorithme de séparation d'hydrogrammes proposé par l'Institut d'Hydrologie de Wallingford (1980), E. Sauquet).

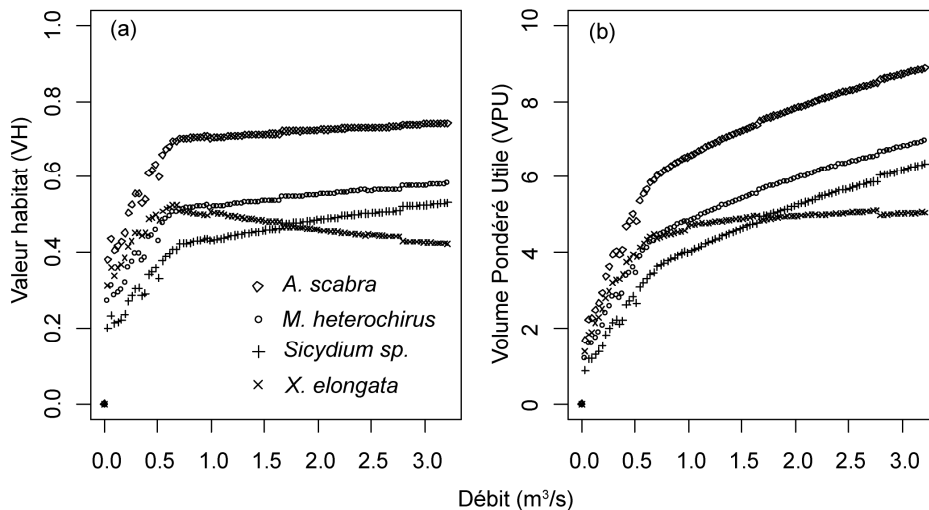


Figure I.5. 3: Evolution des valeurs d'habitats (VH) et des volumes pondérés utiles (VPU) pour trois taxa rhéophiles (*A. scabra*, *M. heterochirus* et *Sicydium sp.*) et un taxa limnophile (*X. elongata*).

Parmi les scénarios envisagés, seule l'année 2007 (année plutôt sèche) présente des difficultés de gestion (impact sur le milieu et/ou arrêt des prélèvements) comparé à l'année humide de 2009. Pour cette année sèche, le choix d'un DMB égal à 10 % du M et le maintien du prélèvement actuel entrainerait une perte d'habitat de 14 jours au total et un arrêt des prélèvements sur 13 jours (Table I.5. 2). Une solution serait la réduction de moitié des prélèvements. Les scénarios avec un DMB de 20 % semblent irréalistes en termes de gestion de la demande en eau (nombre d'arrêt des prélèvements > 85 jours), et ont été écartés par la suite.

Table I.5. 2: Critères d'interprétation des valeurs d'habitats selon 11 scénarios dont deux régimes réservés avec une moyenne sur l'année indiquée selon trois périodes (basses eaux, reproduction et hautes eaux) ; res1 : régime réservés selon (5, 15 et 25 % du M) ; res2 : régime réservé selon (5,15 et 10 % du M) ; DCHLmax et cum : Durée de perte d'habitat maximale et totale sur l'année.

Scénario	DMB (% du M)	Facteur prélèvement	2009			2007		
			Nombre jour arrêt	DCHL max	DCHL cum	Nombre jour arrêt	DCHL max	DCHL cum
1	10	0.5	0	0	0	0	2	3
2	10	1	0	0	0	13	2	14
3	10	2	11	1	3	100	2	6
4	15	0.5	0	0	0	26	0	0
5	15	1	1	0	0	72	0	0
6	15	2	41	0	0	161	0	0
7	20	0.5	3	0	0	86	0	0
8	20	1	25	0	0	125	0	0
9	20	2	70	0	0	215	0	0
10	res1 (15 %)	1	1	0	0	55	14	18
11	res2 (10 %)	1	0	0	0	36	14	22

Pour cette même année sèche, un DMB égal à 15 % du M limite la perte d'habitat mais augmente notablement le nombre de jours d'arrêt des prélèvements (72 jours au total). Pour diminuer le nombre de jour d'arrêt du prélèvement tout en gardant un faible impact sur le milieu, un régime réservé avec une moyenne annuelle de 15 % du M a été envisagé. La perte d'habitat se produirait pendant 18 jours et l'arrêt des prélèvements serait de 55 jours. Nous avons également considéré un régime réservé "plancher", où la moyenne des DMB sur l'année serait égale à 10 % du M. L'arrêt des prélèvements serait réduit à 36 jours et la perte d'habitat serait de 22 jours. Finalement, les régimes réservés considérés ne présentent pas d'avantages par rapport à un scénario d'un DMB constant et égal à 10 % du M, où l'effet sur les peuplements semble relativement acceptable (2 jours d'habitat limitant en continue au maximum). La Figure I.5. 4a illustre la comparaison entre des scénarios avec un DMB constant (à 5 et 10 % du M) et avec un régime réservé sur trois périodes de l'année (5, 15 et 10 % du M). Sur cet exemple, on peut y observer que la DCHLmax (sur l'axe des ordonnées) est la plus faible pour un scénario d'un DMB à 10 % du M. Enfin, pour l'année sèche de 2007, la perte d'habitat selon un régime réservé "plancher" se présente à la fin des hautes eaux (Figure I.5. 4b), ce qui met en évidence des périodes transitoires entre la saison des hautes et basses eaux également sensibles aux prélèvements. Ceci explique que nos scénarios de DMB modulés n'apportent pas de bons compromis.

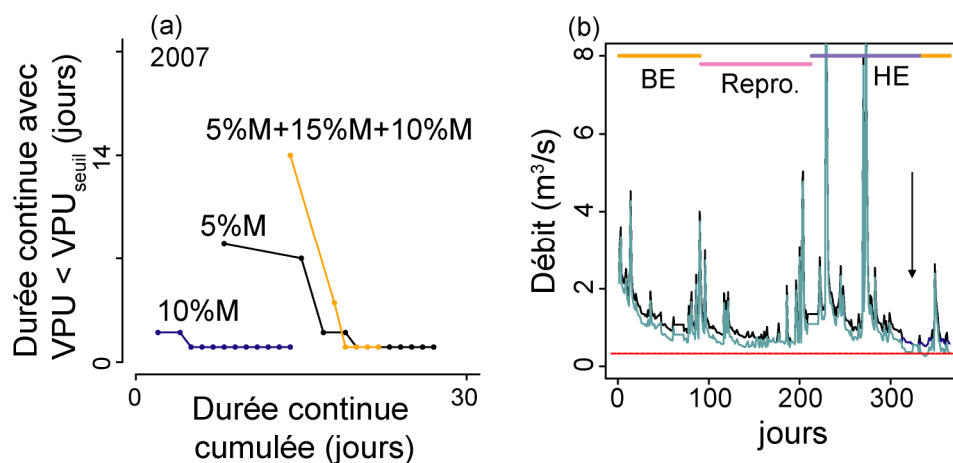


Figure I.5. 4: (a) Durée Continue d'Habitat Limitant pour 2007 (année sèche), selon trois scénarios de gestion des débits au droit de l'ouvrage – deux DMB constant sur l'année de 5 et 10 % du M ; et un régime de DMB sur trois périodes de l'année avec prélèvement actuel. (b) Régime naturel (en noir) et influencé selon le régime réservé "plancher" (en bleu). La flèche indique le dépassement de la valeur plancher légale (10 %M). BE : Basses eaux ; Repro. : reproduction ; HE : hautes eaux.

3 DISCUSSION ET CONCLUSION

L'application des modèles d'habitats développés pour les rivières insulaires tropicales vise à élaborer des scénarios de gestion des débits sur une année hydrologique. Les résultats obtenus dans notre étude de cas montrent que la méthode des micro-habitats associée à l'analyse des DCHL présente un fort intérêt dans la discussion de la gestion des débits, car elles renseignent sur la quantité et la durée de l'impact à la différence d'une analyse hydrologique simple. L'analyse des valeurs d'habitats montre que la modulation des débits minimum sur une année est sensible à la variabilité hydrologique, qu'il est difficile d'anticiper, en particulier dans le contexte climatique des milieux insulaires tropicaux. Dans ce cas, une meilleure définition des périodes hydrologiques clefs pour la faune et les usages conduirait à un scénario de modulation des débits plus pertinent. Enfin, il est nécessaire de prendre en compte les enjeux de la gestion (e.g. moyens techniques, existence d'une ressource alternative) pour établir des scénarios plausibles/réalistes.

Les modèles utilisés présentent également des limites, en lien avec le domaine de validité des modèles biologiques et hydrauliques, qu'il est important de garder à l'esprit lors de la mise en œuvre de la méthode des micro-habitats. Nous avons pu voir que les courbes de VPU en fonction du débit sont cohérentes avec la guildes d'habitat de ces taxa (rhéophile ou limnophile). Néanmoins, les courbes de préférences utilisées ont été calibrées à partir de données de pêches réalisées à bas débits et au-delà du module les courbes de préférences sont peu significatives. Les relations de géométrie hydraulique établies à partir des données (H,Q) et (W, Q) à deux campagnes sont sensibles à la qualité de la mesure et à l'écart entre les débits associés (Stewardson 2005). Ceci est d'autant plus vrai que les rivières insulaires tropicales sont très hétérogènes. Enfin, l'application de la méthode des micro-habitats implique des choix. Le choix d'un taxa représentatif dans la négociation est acceptable dans notre cas car nous avons observé un VPU qui varie peu entre les taxa, contrairement aux courbes de VPU de certains taxa des rivières tempérées (e.g. la loche franche *Barbatula barbatula*, Lamouroux *et al.*, 1999 ; les larves de *Hydropsyche contubernalis*, Méricoux *et al.*, 2009). Toutefois, aucune généralité ne peut être tirée de cette étude de cas. De même, le choix d'une valeur seuil de référence égale à 80 % du VPU ne repose sur aucun fondement et répond au besoin d'établir et de comparer des scénarios de gestion par rapport à une situation naturelle de

référence. Par conséquent, les résultats des modèles d'habitats doivent être relativisés dans un contexte plus global lors de la recommandation de débits minimum.

La préconisation de DMB ou régime réservé doit tenir compte des spécificités de la station étudiée et de la rivière (étiages, crues, aménagements, rejets). Bien qu'ils soient peu modifiés par l'aménagement dans notre étude de cas, les débits de crue sont également des composantes importantes du régime hydrologique. En effet, les débits de crues sont essentiels au maintien de la dynamique géomorphologique de la rivière qui offre entre autres des zones de refuge hydrauliques. Les crues structurent également les relations biotiques en limitant la prédation ou l'invasion d'espèces exogènes (e.g. Covich *et al.*, 2009 ; Monti et Legendre, 2009 ; Lee et Suen, 2012). Par ailleurs, pour les espèces amphidromes qui constituent la majeure partie du peuplement, il est nécessaire d'assurer la libre circulation des larves à l'export, le maintien des corridors favorables à la migration et la santé des estuaires (e.g. Fiévet *et al.*, 2001).

Enfin, les mécanismes déterminants à l'échelle du tronçon dans l'organisation des communautés ainsi que l'effet d'une réduction de débit sur les espèces sont encore mal identifiés. Des suivis de restauration de débits permettraient d'approfondir les connaissances actuelles sur la réponse des espèces à un changement de débit (Souchon *et al.*, 2008). De même, l'acquisition de connaissances sur la biologie des espèces (e.g. traits de vie, taux de mortalité, etc.) viendraient compléter les outils d'aide à la gestion des débits fournis ici. Finalement, une planification à long terme devrait également tenir compte des processus et des paramètres environnementaux clefs à l'échelle d'une population et de la région en raison du fort potentiel de dispersion des espèces (Hoareau, 2005 ; Keith *et al.*, 2005 ; Cook *et al.*, 2009 ; Zimmermann, 2009).

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

La méthode des micro-habitats est un outil de gestion qui permet de quantifier et prédire le potentiel d'habitat favorable à une espèce cible à l'échelle du tronçon. Cette méthode est largement appliquée en Métropole dans la gestion quantitative des débits. En revanche, la réponse à la question de l'applicabilité des modèles d'habitats aux rivières insulaires tropicales est fortement attendue, en particulier au regard de la spécificité des rivières insulaires tropicales (espèces diadromes, régimes hydrologiques extrêmes) et de la mise en conformité des prélèvements. Mes travaux de thèse y apportent des éléments de réponse.

En effet, j'ai quantifié la part de l'hydraulique dans la sélection de l'habitat des espèces à l'échelle du micro-habitat et j'ai proposé des modèles de préférences hydrauliques régionaux. J'ai également testé des modèles hydrauliques statistiques existants et je les ai adaptés aux spécificités géomorphologiques des rivières insulaires tropicales (forte pente et forte granulométrie). Par ailleurs, j'ai saisi l'opportunité de proposer des modèles hydrauliques statistiques sur la base d'un grand nombre de données hydrauliques d'origines géographiques diverses (îles des Antilles et de l'Océan indien, Andes d'Equateur, France) destinés à une application à large échelle.

Les résultats montrent (1) qu'il est possible de prédire la distribution de la vitesse à partir de caractéristiques moyennes du tronçon dans les rivières à forte pente et forte granulométrie relative et (2) que les conditions hydrauliques du micro-habitat déterminent faiblement la distribution des espèces au sein du tronçon. Par conséquent, les modèles d'habitats fournis doivent être utilisés avec précaution et l'interprétation des résultats ne saurait se passer d'une analyse globale du contexte hydro-biologique.

Dans ce chapitre, je discute de l'intérêt d'une approche statistique et multi-sites (à l'échelle d'une région ou d'un contexte géographique) et de la méthode des micro-habitats pour définir des objectifs de gestion. Les limites des modèles et des méthodes mises en œuvre m'amènent également à proposer des perspectives de recherches appliquées et fondamentales.

1 CONCLUSIONS

1.1 Avantages et limites d'une approche statistique et multi-sites

Les phénomènes naturels observés dans les rivières insulaires tropicales possèdent une grande variabilité en raison d'un climat extrême et imprévisible, et un relief abrupt. Dans ce contexte, une approche statistique et multi-sites s'est avérée particulièrement performante pour identifier les propriétés générales de ces écosystèmes.

1.1.1 Le rôle du nombre de Froude et de la hauteur de chute cumulée

Une approche multi-sites a permis de mettre en évidence les variables clefs à l'échelle du tronçon qui contrôlent la distribution des variables hydrauliques ponctuelles en réponse à un changement de débit. En effet, mes travaux montrent que le nombre de Froude (Fr) est une variable prédictive majeure de la distribution des variables hydrauliques du micro-habitat, ce qui rejoint les résultats obtenus pour une grande variété de rivières (Lamouroux *et al.*, 1995 ; Stewardson et McMahon, 2002, Schweizer *et al.*, 2007 ; Rosenfeld *et al.*, 2011). Fr est bien adapté pour décrire la réponse des organismes à un changement de débit car c'est une variable intégratrice de la variabilité de l'écoulement (e.g. Statzner *et al.*, 1988 ; Lamouroux et Capra, 2002 ; Lamouroux et Souchon, 2002 ; Wilcox *et al.*, 2008). De même, il a été montré que Fr est caractéristique de la variabilité inter-rivières de l'habitat des peuplements de poissons des rivières tempérées (Lamouroux et Jowett, 2005). De plus, Fr est une variable simple à prédire.

Par ailleurs, mes travaux montrent que dans les rivières à forte pente et forte granulométrie relative, la hauteur de chute cumulée relative à la longueur du tronçon (i_{step}) est une variable déterminante des distributions des variables hydrauliques. Cette variable identique à la fréquence des chutes ou l'amplitude des formes "step-pool" dans les rivières de montagnes pentues (e.g. Wohl et Meritt, 2008 ; Zimmermann, 2010), peut être associée aux pertes d'énergie tout comme Fr (Wilcox *et al.*, 2011). De la même manière, on aurait pu s'attendre à un effet de la forme du chenal qui occasionne également une perte d'énergie. Toutefois, l'influence des formes de résistance est mal prise en compte par nos modèles en raison probablement de variables trop simplificatrices (e.g. Wohl, 2010 ; Comiti et Mao, 2012). Il conviendrait alors de poursuivre les recherches sur les formes de résistance créées par la forme des berges (e.g. Meile *et al.*, 2011), avec l'objectif de trouver un compromis entre des variables descriptives performantes et des variables prédictives simples.

1.1.2 L'expression de la niche réalisée

Les organismes qui peuplent les rivières insulaires tropicales ont su s'adapter aux fortes variations des ressources et des habitats disponibles en développant des stratégies de vie spécifiques à ces milieux. En effet, la plupart des espèces sont des espèces amphidromes et plutôt opportunistes. Par conséquent, une forte variabilité des réponses des espèces vis à vis d'un gradient hydraulique à l'échelle du micro-habitat était pressentie. Toutefois, l'approche multi-sites (et sur plusieurs années) a permis de mettre en évidence des préférences hydrauliques régionales significatives et de quantifier le rôle des contraintes hydrauliques à l'échelle du micro-habitat dans la sélection de l'habitat. Par ailleurs, l'approche s'est montrée robuste car la diversité des méthodes d'échantillonnages n'influencent pas les modèles de préférences régionaux établis.

Les préférences observées sont cohérentes avec nos connaissances sur les espèces (e.g. en lien avec leur trophie et leur capacité de locomotion). De plus, la faible part de l'hydraulique pour expliquer la répartition des espèces au sein du tronçon, penche en faveur des hypothèses où les mécanismes responsables de la sélection du micro-habitat seraient l'alimentation disponible et l'effet de la prédation (Fiévet *et al.*, 2001 ; Coat *et al.*, 2009 ; Covich *et al.*, 2009 ; Monti et Legendre, 2009 ; Lord *et al.*, 2001). Les préférences hydrauliques observées exprimeraient donc la niche réalisée pour un taxa représentatif à l'échelle de la région. Par conséquent, la détermination d'un débit propice à l'espèce devrait (1) intégrer les flux de matières organiques de l'amont vers l'aval et la capacité de rétention du milieu, (2) assurer le maintien de la continuité hydraulique sous l'hypothèse que la compétition inter et intra-spécifique initie une migration amont ou aval.

Ainsi, les modèles statistiques et multi-sites sont des outils qui sont capables de décrire et prédire les propriétés générales des écosystèmes aquatiques. Les modèles statistiques permettent également de répondre à une problématique opérationnelle : quantifier l'impact d'un changement de débit. Toutefois, ces résultats montrent que l'emploi des modèles biologiques statistiques ne devrait pas se substituer systématiquement aux modèles site- ou contexte spécifiques, car les mécanismes de sélection du micro-habitat sont encore mal identifiés.

1.2 Applicabilité des modèles d'habitats dans les rivières insulaires tropicales

1.2.1 *Le domaine de validité*

Une hypothèse particulièrement contraignante dans l'application des modèles d'habitat est la stabilité du substrat. En effet, les relations de géométrie hydraulique à l'échelle du tronçon, permettant de prédire les caractéristiques moyennes du tronçon, sont sensibles au remaniement du substrat. Un réajustement des relations après des crues violentes est alors nécessaire. L'étude de la dynamique géomorphologique permettrait d'identifier avec quelle périodicité ces mesures doivent être reproduites.

Les courbes de préférences présentent des limites pour des hauteurs en général < 1.5 m et des vitesses < 2 m/s, en raison d'un échantillonnage des crevettes et des poissons à pied. Au delà de ces valeurs, d'autres techniques d'échantillonnages (e.g. plongée avec tuba, nasses...) sont à envisager pour compléter nos résultats sur les préférences et les réelles capacités physiques des individus à supporter ou non certaines contraintes hydrauliques. Toutefois, les limites des courbes de préférences peuvent être relativisées dans la perspective de les utiliser dans la gamme des débits faibles.

De même, dans l'objectif d'utiliser les modèles d'habitat dans une gamme de débits bas, la faible performance de nos modèles hydrauliques statistiques pour prédire les vitesses faibles et les hauteurs d'eau n'est pas une limite en soi. En effet, leur variabilité intra-stations reste faible et pour un changement de débit d'un facteur de ~ 3 (où l'écoulement reste superficiel) les biais associés sont relativement acceptables ($< 6\%$).

1.2.2 *Le choix d'une espèce pour la modélisation*

Le choix des espèces au sein d'un peuplement dans l'application des modèles d'habitat se base en général sur la diversité des préférences et l'enjeu de la préservation des espèces selon des valeurs écosystémiques (e.g. espèces endémiques, patrimoniales, d'intérêt économique). Le choix d'un groupe taxonomique en particulier relève du rôle des contraintes hydrauliques dans la sélection de l'habitat des espèces.

Dans les rivières insulaires tropicales, parmi les espèces étudiées, peu d'espèces présentent des préférences hydrauliques fortes. Le choix d'une espèce représentative des espèces amphidromes rhéophiles (présentes) est probablement suffisant pour déterminer dans un premier temps les DMB. Toutefois, le choix des espèces dépendra beaucoup de l'état des

connaissances sur sa biologie et son écologie (e.g. stratégie d'alimentation, compétition inter- et intra-spécifiques, réponse à un changement de débit, période de reproduction, etc.) qui permettront de discuter d'une potentielle réduction de l'habitat favorable sous divers scénarios de gestion.

La considération des macro-invertébrés serait probablement plus adaptée dans la recommandation des débits minimum biologiques, car ce sont des espèces non diadromes. L'étude des préférences des macro-invertébrés à travers les données acquises dans le cadre des thèses sur les macro-invertébrés des Antilles (H. Poncet et C. Bernadet) ou des suivis de réseau de bio-indication à la Réunion devraient apporter des réponses.

1.2.3 *Les limites d'interprétations des valeurs d'habitats*

L'interprétation des valeurs d'habitats se fait dans un contexte hydrologique dont le prérequis est une bonne connaissance du régime hydrologique au droit de la station d'étude (e.g. module, QMNA5, VCN3, etc.). Un travail important et rigoureux est donc à fournir dans l'extrapolation des données hydrologiques dans les bassins versants non jaugés (e.g. Sauquet, 2011), données à partir desquelles se déclinent les scénarios de gestion. Nous avons pu remarquer que les périodes de basses eaux et hautes eaux sont difficiles à cerner étant donné la forte variabilité interannuelle des débits. Par conséquent, la préconisation de régime réservé requiert une caractérisation plus fine du régime hydrologique (e.g. Richter *et al.*, 1996 ; Poff, 2009). Par ailleurs, la détermination d'un ou plusieurs DMB dépend essentiellement de la comparaison des VPU sous différents scénarios et comparativement à une situation naturelle (débits d'étiage). Enfin, l'effet d'un gain ou d'une perte de VPU pour une espèce n'est pas connu. Il est donc important de mieux comprendre les réponses des espèces à un changement de débit et les capacités d'adaptation des espèces (sur une ou plusieurs générations ; Lytle et Poff, 2004).

2 PERSPECTIVES DE RECHERCHE

Les limites de la méthode des micro-habitats identifiées dans le contexte des rivières insulaires tropicales encouragent la poursuite des recherches sur la relation espèce-habitat, sur la dynamique des populations et des stratégies de vie développées en réponse à des changements de régimes à plus ou moins long terme. En particulier, une approche

comparative des communautés insulaires tropicales permettrait sans doute d'optimiser les efforts dans un contexte où les changements sont rapides (climat, démographie).

2.1 Une approche spatialisée du micro-habitat

Les rivières insulaires tropicales ont des écoulements très variables dans le temps et l'espace. Les modèles établis sur la base des caractéristiques classiques de l'habitat (vitesse, hauteur et substrat) sont donc probablement insuffisants pour décrire le micro-habitat des crevettes et les poissons amphidromes. Une mesure de la turbulence serait plus appropriée pour décrire la relation espèce-habitat, car c'est une variable écologique distincte des variables d'habitat classiques (e.g. Roy *et al.*, 2010) qui permet de mesurer l'amplitude des fluctuations de l'écoulement (e.g. Biggs *et al.*, 2005 ; Marquis et Roy, 2011). Par exemple, des recherches ont montré que la turbulence explique la structure spatiale de la sélection de l'habitat chez la truite (e.g. Marchildon *et al.*, 2011), les capacités de nage des saumons (Enders *et al.*, 2003) ou encore les stratégies adaptatives des macro-invertébrés en réponse à une perturbation environnementale (Wilcox *et al.*, 2008 ; James *et al.*, 2008).

La fréquente mobilité des espèces initiée par divers mécanismes (migrations gamiques, alimentaires, ontogénétiques) et le caractère territorial des espèces suggèrent de considérer la distribution spatiale des micro-habitats pour étudier les préférences hydrauliques des espèces amphidromes. L'intérêt de l'analyse spatiale pour ces espèces a été souligné dans le choix de l'habitat de reproduction chez les Sicydiinae (Teichert *et al.*, en préparation) et l'organisation spatiale de la crevette *A. innocous* (Monti et Legendre, 2009). D'autre part, des recherches en hydraulique ont montré qu'il était possible d'intégrer une composante spatiale dans des modèles hydrauliques dits géostatistiques (Legleiter *et al.*, 2007). Le développement de modèles géostatistiques présenterait donc un fort intérêt en écologie pour mieux appréhender la réponse des espèces à un changement de débit.

2.2 Une approche fonctionnelle des communautés

L'approche fonctionnelle des communautés nécessiterait de prendre également en compte les espèces rares et d'autres compartiments biologiques tels que les macro-invertébrés ou le périphyton. L'interprétation des résultats avec la multiplication des espèces à considérer devient toutefois complexe et l'utilisation des traits de vie pour décrire le lien entre les espèces et leur habitat permettrait d'intégrer en partie la notion de fonctionnalité d'un écosystème. En effet, à l'échelle d'une région hydro-géomorphologique, un ensemble de traits de vie permet de synthétiser les caractéristiques des communautés en terme de stratégie reflétant une

adaptation au milieu sur du long terme (Poff, 1997). En particulier, il a été montré que des combinaisons de traits pouvaient répondre à un gradient hydraulique (e.g. Blanck *et al.*, 2007 ; Sagnes et Statzner, 2009). Dans les îles Hawaïennes, une étude de Blob *et al.* (2008) souligne le rôle des traits morphologiques et trophiques dans la distribution de cinq poissons amphidromes. Aux vues des similitudes et des différences des crevettes amphidromes (morphologie, habitat, alimentation), il serait intéressant de poursuivre l'étude des traits de vie des espèces associés aux caractéristiques de leur habitat.

2.3 Une approche intégrée de la gestion sur le gradient amont-aval

La généralité des modèles d'habitats fournis permet de compléter les outils de gestion existants pour une gestion intégrée de la ressource et sur la base d'une information géo-référencées. En effet, le couplage des modèles d'habitats avec les relations de géométrie hydraulique vers l'aval permettrait d'évaluer l'évolution des valeurs habitats potentiels le long de la rivière afin de mieux évaluer les débits minimums nécessaires à la préservation ou restauration des rivières (e.g. Rosenfeld *et al.*, 2007; Lamouroux *et al.*, 2008; Snelder *et al.*, 2011).

2.4 Une approche comparative des espèces et des communautés

L'approche comparative des espèces entre les systèmes insulaires permettrait sans doute de palier à l'absence de connaissances pour certaines espèces plutôt rares (e.g. Fitzimons *et al.*, 2002 ; Lord *et al.*, 2010) et de mieux évaluer les capacités d'adaptation des espèces en réponse à des perturbations (Blob *et al.*, 2010 ; Zimmerman *et al.*, 2012). Par exemple, l'impact d'un changement des régimes sur du long terme, pourrait être mesuré en comparant des prélèvements dans les îles voisines et encore peu impactées par les activités anthropiques (agricultures, infrastructures, etc.) telle que l'île de la Dominique aux Antilles (Lytle et Poff, 2004 ; Lytle *et al.*, 2008). De même, certaines îles océaniques présentent une composition géologique (e.g. Nouvelle-Calédonie dans l'Océan Pacifique) et des gradients de températures beaucoup plus faibles étant donné l'absence de point culminants (e.g. Les Seychelles). Ainsi, la comparaison des préférences hydrauliques entre ces îles permettrait de tester la transférabilité des préférences établies et de mieux cerner le rôle des autres paramètres environnementaux en dehors des contraintes hydrauliques.

Les perspectives proposées sont résumées avec la Figure I.6. 1.

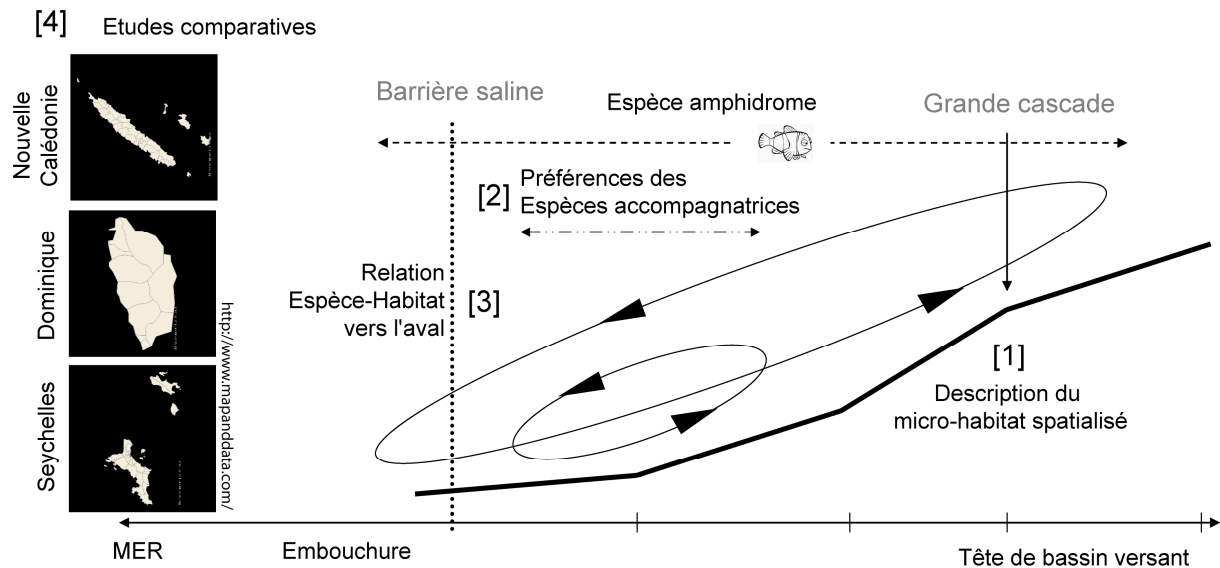


Figure I.6. 1: Perspectives de recherches à l'échelle du micro-habitat et du tronçon pour [1] les espèces diadromes [2] mais également des espèces accompagnatrices (espèces rares, macro-invertébrés) ; [3] à l'échelle de la rivière, étude des valeurs d'habitats vers l'aval ; et [4] à l'échelle régionale, études comparatives avec les autres milieux insulaires tropicaux.

3 RECOMMANDATIONS POUR LA GESTION DES RIVIERES TROPICALES INSULAIRES

Malgré la complexité des milieux insulaires tropicaux et de l'état des connaissances actuelles sur l'écologie et la biologie des espèces, l'utilisation de la méthode des micro-habitats n'en reste pas moins pertinente, tant que les résultats des modèles d'habitats s'inscrivent dans une démarche globale pour préconiser la gestion des débits. En effet, à l'échelle de l'île, une stratégie de gestion devrait tenir compte non seulement de l'habitat des espèces à l'échelle du tronçon, mais également de la libre circulation des larves à l'export, le maintien des corridors favorable à la migration et la santé des estuaires (e.g. Fiévet *et al.*, 2001). Le maintien des crues pour limiter la menace des espèces exogènes envahissantes (e.g. Jowett et Biggs, 2009) et la limitation de la surpêche sont également des éléments important de la gestion.

Les outils proposés permettent également une négociation entre les différents acteurs pour trouver un compromis de gestion entre des objectifs de préservation des écosystèmes aquatiques et des objectifs de satisfaction de la demande en eau (potable, irrigation, hydroélectricité). Par exemple, les alternatives pour approvisionner en eau potable sont parfois limitées dans le contexte insulaire tropical. La mise en place de régime réservé associé à des objectifs de gestion, sur la base d'une connaissance réelle des enjeux et des moyens

techniques disponibles, apparaît comme une solution adaptée qu'il serait nécessaire d'approfondir. Enfin, un suivi sur du long terme des projets de restauration devrait permettre la validation de la méthode des micro-habitats pour prédire la réponse des espèces à un changement de débit ou encore de réajuster les débits minimums préconisés. A noter, toutefois que la validation des prédictions des réponses des espèces dans ces milieux reste difficile à mettre en œuvre en raison d'une dispersion à l'échelle de l'île voire de l'archipel qui n'impliquerait pas nécessairement le rétablissement des populations (Keith *et al.*, 2005 ; Cook *et al.*, 2009).

Enfin, l'établissement de débits écologiques est l'œuvre d'une approche globale et concertée. C'est également un processus évolutif où le rôle de l'expert est celui d'y adapter et intégrer les avancées scientifiques et les attentes sociétales. Il apparaît donc primordial d'entretenir un lien entre expert-scientifique-gestionnaire-décideur.

- PARTIE II -
ARTICLES

A1. Hydraulic preferences of shrimps and fishes in tropical insular rivers.

Girard V.^{1,2}, Monti D.³, Valade P.⁴, Lamouroux N.¹, Mallet J.P.², Grondin H.⁵

Article soumis à *River Research and Application*

ABSTRACT

Hydraulic habitat models based on the preferences of species for the hydraulic characteristics of their microhabitats are frequently used to evaluate the impact on the habitat of a change in river flow regime. Their application in a tropical insular environment is still limited as little is known about the hydraulic preferences of species. Hydraulic preferences models have been developed for 15 taxa (diadromous shrimps and fishes) sampled in 52 rivers in the Caribbean (the French West Indies) and the Indian Ocean (the Reunion island). Five datasets were used and group 8353 samples collected by electrofishing during 320 surveys (reach×date) performed between 1999 and 2011. Generalised additive models were used to link variations of taxa density within surveys to the hydraulic characteristics of the microhabitat (velocity, depth, substrate). Hydraulic preferences within each region (Caribbean and Indian Ocean) are significant for most of the taxa and vary little between rivers and surveys. The hydraulic variables explain up to 18.1% (univariate models) and 30.0% (multivariate models) of the deviance of densities within survey. Of the taxa selected, *Atya scabra*, *Macrobrachium heterochirus*, *Xiphocaris elongata* and the Sicydiinae are the most demanding.

Key words: micro-habitat preferences; generalized additive models; transferability; Caribbean; Indian Ocean

¹ IRSTEA Lyon, UR MALY, 5 rue de la Doua CS70077 69626 VILLEURBANNE Cedex, France

² ASCONIT Consultants, Espace Scientifique Tony Garnier, 6-8 Espace Henry Vallée, 69 366 LYON Cedex 07

³ Université des Caraïbes et de la Guyane, Fouillole, BP 250, 97157 Pointe-à-Pitre

⁴ O.C.E.A. Consult', Organisme Consultant en Environnement Aquatique, BP 22, Centre Régional d'Application Aquacole 97 427 Etang Salé

⁵ A.R.D.A., B.P. 16, Z.I. Les Sables, 97427 Etang Salé

Introduction

Tropical insular rivers are characterised by extreme and unpredictable hydrological events (typhoons, cyclones, Tew *et al.*, 2002) that alternate with sometimes severe periods of low flow (Covich, 2006) that are decisive for aquatic communities (Poff and Ward, 1989). The communities of these rivers are characterised by low density and are mainly composed of three families of shrimp (Atyidae, Palaemonidae, Xiphocaridae) and four families of fish (Eleotridae, Gobiidae, Mugilidae and Anguillidae) (Covich and McDowell, 1996), all of which are diadromous (McDowall, 2004). The catadromous species (Mugilidae, Anguillidae) spend their lives in rivers and reach the sea and/or river outlets to reproduce. Amphidromous species (Atyidae, Palaemonidae, Xiphocaridae, Gobiidae) spawn and grow in freshwater except during larval stages which require a saline environment. The complex lifecycle of these species makes them especially vulnerable to increasing demographic pressure (Mittermeier *et al.*, 2005; Smith *et al.*, 2008), such as dams that modify flow regimes and river habitats, and impede their migrations (March *et al.*, 2003; Milton, 2009). Nonetheless, little is known at present of the impact of changes in hydrological regimes.

Hydraulic habitat models have been used widely around the world to facilitate the management of low to medium discharges (Tharme 2003; Conallin *et al.*, 2010). This method uses models that predict the amount of favourable habitat at the reach scale ($\sim 10^2$ - 10^3 m²) as a function of discharge rate (Bovee, 1982; Ginot, 1995). Habitat models combine the hydraulic model of a stream reach with models of hydraulic preferences. Classically, hydraulic preference models represent how the abundance or occurrence of a taxon (e.g. guild of species, species, life stage of a species) varies within the reach as a function of microhabitat parameters (e.g. velocity, depth, substrate). The applicability of habitat models is generally limited by their degree of transferability between rivers (Jowett, 2003; Lamouroux *et al.*, 2010; Lancaster and Downes, 2010). Indeed, habitat preferences can vary as a function of a large number of biotic and abiotic factors such as competition, predation, and water chemistry (Jackson *et al.*, 2001). In order to better quantify the generality of hydraulic preference models, it is therefore interesting to study the hydraulic preferences of taxa using data collected from different rivers at different times (seasons, years) (Leftwich *et al.*, 1997; Lamouroux *et al.*, 1999a; Strakosh *et al.*, 2003; Vilizzi *et al.*, 2004; Dolédec *et al.*, 2007; Mérigoux *et al.*, 2009). The models developed at several sites have led to contrasting conclusions, but have often highlighted the pertinence of models defined for a number of

rivers sharing the same hydromorphological characteristics (Lamouroux *et al.*, 1999b; Lamouroux *et al. in press*).

Not much is known about the hydraulic preferences of tropical river species (Pringle *et al.*, 2000; Scatena, 2004; Boulton *et al.*, 2008). Research into these species has mainly focused on (1) the altitudinal distribution of species and the importance of maintaining upstream/downstream connectivity (Holmquist *et al.*, 1998), (2) trophic links and the role of macro-consumers (Crowl *et al.*, 2006; Coat *et al.*, 2009), (3) the effects of extreme events on population structures (e.g. the harmful effect of low water levels on the abundance of *Macrobrachium sp.*, Covich *et al.*, 2006) and (4) the mechanisms and role of dispersion in population renewal (Keith *et al.* 2008; Crook *et al.*, 2009). However, few works have focused on the role of hydraulic constraints (e.g. shift of driving force under natural disturbance, Monti and Legendre, 2009) and the habitat selection mechanisms at the reach scale (e.g. habitat selection for Sicydiinae, Teichert *et al. submitted*).

In this study, we examine how the density of 15 taxa of the families of Atyidae, Palaemonidae, Xiphocaridae, Gobiidae and Mugilidae vary as a function of the hydraulic parameters of the microhabitat (velocity, depth, substrate). The datasets used come from two regions: the French West Indies (Martinique, Guadeloupe) in the Caribbean and the island of Reunion in the Indian Ocean. These are recent volcanic islands with comparable hydromorphological characteristics (narrow valleys, abrupt reliefs, high waterfalls) (Falkland, 1992). Our main objectives were to (1) build hydraulic preference models for different taxonomic groups in each of the two regions (Caribbean, Indian Ocean), (2) estimate the transferability of models among datasets and groups of surveys, and (3) compare hydraulic preferences among the species of the same family.

Methods

Reaches and sampling dates

We used five datasets (Table 1), three collected from the Caribbean and two from the Indian Ocean (Figure 1). Abundance samples were taken in 121 reaches of 52 rivers during periods of 1 to 12 years. The reaches were distributed over the entire island, in river sections with persistent flows, and were sometimes located upstream or downstream of water intakes. The length of the reaches varied from 0.05 to 2.75 km so that each reach encompassed a variety of

morphological units (e.g. riffles, rapids, pools, cascades). The reaches were located at an altitude between 5 and 670 m, at a distance from the sea from 0.1 to 22.8 km and at a distance of 1 to 34.5 km from the source. The surface area of the watersheds upstream of the reach was on average (\pm standard deviation) 15 ($\pm 15 \text{ km}^2$) in the Caribbean and 70 ($\pm 49 \text{ km}^2$) in the Indian Ocean. Most of the sampling was performed during the low flow period (when hydraulic selection occurs), i.e. from December to May in the Caribbean (Chaperon *et al.*, 1983) and from November to April in the Indian Ocean (Robert, 1988). 20% of the surveys (reach \times date) in the Caribbean were carried out during the high flow period but when discharge rate was relatively low.

Sampling methods

Sampling of fishes and shrimps was done by electrofishing using three methods (Table 1) according to the objectives of previous studies (e.g. analysis of spatial patterns, Monti and Legendre, 2009). The "points" method consisted in collecting 50 samples ($\sim 1 \text{ m}^2$) distributed randomly in the reach by positioning a portable electrode (e.g. DEKA 3000 Lord; DEKA-Gerätebau, Marsberg, Germany) without moving it (Fiévet *et al.*, 1996). The "habitat units" method consisted in fishing about 20 samples from wider surface areas distributed in the available morphological units. The surface area of the samples was 17 m^2 on average ($\pm 8 \text{ m}^2$). The "quadrats" method consisted in fishing about 90 contiguous samples (squares of surface area = 4 m^2) in the reaches.

Each sample was characterised by three microhabitat variables: average velocity (v), average water depth (h) and the size of the substrate (d). v , h and d were estimated on the basis of measurements along one vertical (44% of cases) or several verticals distributed in the sampling area (56% of cases). On each vertical, point velocities were measured using a current meter (a propeller for dataset Gq; an electromagnetic current meter for the other datasets) at $0.2h$, $0.4h$ and $0.8h$ at the bottom of the bed when $h > 0.20 \text{ m}$, otherwise at $0.4h$. However, 5.4% of the velocities were estimated at the water surface as a function of the distance travelled by a float over a given time. The dominant substrate size d of the sample area was estimated visually using ordinal classes (Cailleux 1954; Malavoi and Souchon, 1989). The central value of the class of substrate was assigned to d .

Each individual fish was measured and identified at species level (Keith *et al.*, 1999, Lim *et al.*, 2002, Monti *et al.*, 2010), except for three taxa in the Caribbean (Table 1): *Sicydium sp.* groups two species of fish, *Sicydium punctatum* and *Sicydium plumeri*, of the Gobiidae family (subfamily Sicydiinae); *Atya sp.* groups the juvenile shrimps of *Atya scabra*

et *Atya innocous*; and *Macrobrachium sp.* groups the juvenile shrimps of the family of Palaemonidae (subfamily *Macrobrachium*). However, the individuals of dataset Gq (Table 1) were not measured.

Taxa selected

Of the 21 to 28 species sampled in each dataset (Table 1) only the taxa with a total abundance > 200 individuals were chosen for the analysis. Therefore, we selected 11 taxa in the Caribbean belonging to three families of shrimp (Atyidae, Xiphocariidae, Palaemonidae) and two families of fish (Mugilidae, Gobiidae), and four taxa in the Indian Ocean belonging to two families of shrimp (Atyidae, Palaemonidae) and one family of fish (Gobiidae) (Table 2). In order to get round the problem of different surface areas of the samples used in the analyses, the abundances of the samples were transformed to densities (\check{D} , number of each for an equivalent surface of 10 m²). Taxa size classes were defined in order to infer the effect of size preferences on hydraulic. The limits of classes were chosen to obtain comparable numbers.

Statistical modelling

For each taxon of each region, we modelled the \check{D} as a function of microhabitat variables with a series of generalised additive models (GAMs). GAMs permit considering nonlinear relations and have a flexible structure that does not require prior determination of the form of the relation (Guisan and Zimmerman, 2000, Guisan *et al.*, 2002). Six models (Eqs. 1-6) were defined with a log link function. The reference model M1 (Eq. 1) assumes that the density is constant by survey, so that there is no hydraulic preference. Model M2 (Eq. 2) defines the regional model where the abundance varies similarly in each survey as a function of a microhabitat variable. By comparing M2 in relation to M1, we quantify the strength of hydraulic preference independently of the other biotic and abiotic factors acting at the scale of the reach on a given date. In model M3 (Eq. 3), the hydraulic preferences can vary as a function of the dataset. In model M4 (Eq. 4), the hydraulic preferences can vary as a function of the dataset and groups of surveys. The latter two models permit appreciating the transferability of the results between rivers. Different criteria were used to define two groups of surveys in M4 (with comparable numbers): the season of low and high flow in the Caribbean; the years < and \geq 2009 in the Caribbean and the years < and \geq 2005 in the Indian Ocean; the altitude (\leq or $>$ 165 m in the Caribbean; < and \geq 80 m in the Indian Ocean); the wind coast exposure (exposed or not); the size of the watershed (\leq or $>$ 10 km² in the

Caribbean; \leq or $>$ 50 km² in the Indian Ocean); the situation in relation to water intakes (upstream of an intake or not; only in the Caribbean). Lastly, models M5 and M6 (Eqs. 5-6) define multivariate models for a taxon with or without a term of interaction between microhabitat variables. Concerning the preference models of taxa size classes, we fitted M1 and M2 only. Our series of models is:

$$\text{M1: } \log(\check{D}) \sim a_{\text{survey}} \quad (1)$$

$$\text{M2: } \log(\check{D}) \sim a_{\text{survey}} + s(p) \quad (2)$$

$$\text{M3: } \log(\check{D}) \sim a_{\text{survey}} + s(p) + s(p:p_{\text{dataset}}) \quad (3)$$

$$\text{M4: } \log(\check{D}) \sim a_{\text{survey}} + s(p) + s(p:p_{\text{dataset}}) + s(p:p_{\text{survey}}) \quad (4)$$

$$\text{M5: } \log(\check{D}) \sim a_{\text{survey}} + s(v) + s(h) + s(d) \quad (5)$$

$$\text{M6: } \log(\check{D}) \sim a_{\text{survey}} + s(v) + s(h) + s(d) + s(v, h, d) \quad (6)$$

where p corresponds either to v , h or d ; $s()$ is a smoothing function (of cubic spline type); p ; p_{dataset} is the term of interaction between the hydraulic variable and the *dataset* variable; $p:p_{\text{survey}}$ is the term of interaction between the hydraulic variable and a group of surveys. The parameter a_{survey} permits ignoring differences in density between surveys which do not reflect the microhabitat hydraulic preferences.

For all the models, we chose a negative binomial (NB) type error distribution, which can account for the over-dispersion of abundance data, as suggested by Gray *et al.* (2005, freshwater macro-invertebrates) and Vaudor *et al.* (2009, freshwater fishes) for data of the same type. We set the dispersion parameter (θ) of the NB distribution for each taxon when fitting model M1. We also set the degree of freedom of the smoothing function of the GAMs at three to avoid any over-parameterisation (Jowett *et al.*, 2008). Lastly, for each taxon we eliminated the surveys where the number of individuals was less than three. The models were fitted using the functions available in the *mgcv* package (Wood, 2006) of the R software (R Development Core Team, 2010).

We described the quality of our two series of nested models (M1-M4 and M1, M5-M6) using the additional deviance explained in comparison to the previous model. In addition, we used a likelihood ratio test to compare a given model with the previous one.

Results

A total of 8353 samples were collected from 320 surveys, making it possible to establish and study the preferences of 11 taxa and 16 size classes in the Caribbean, four taxa and eight size

classes in the Indian Ocean (Table 2). The velocities of the samples varied from 0 to 2.80 m.s⁻¹, the depths from 0.02 to 1.90 m and the substrate from 0 to 1.024 m.

The dispersion parameter θ varied from 0.06 (*A. scabra*) to 0.46 (*M. poeyi*) for the taxa of the Caribbean, and from 0.32 (*A. serrata*) and 1.10 (*S. lagocephalus*) for the taxa of the Indian Ocean (Table 2, standard error on $\theta \leq 0.03$ for all species). The low values of θ , which indicate over-dispersion of densities, were obtained for rare species (*M. crenulatum*, *A. monticola*) and those known to be gregarious (*A. scabra*; Lim *et al.*, 2002; Monti *et al.*, 2010).

Univariate models M1 – M4 by taxon

The deviance explained by the survey in reference model M1 varied from 20.3 to 56.0% (on average 36%, Tables 3a and 3b). The addition of microhabitat variables in M2 explained from 0 to 18.1% (average 4.3%) of the residual deviance of M1. The model of velocity preferences was generally more efficient than that of preferences of depths and substrates (on average 6.9, 4.4 and 1.6% of explained deviance, respectively). Examples of fits of M2 models to the data observed are given in Figure 2.

Hydraulic preferences were significant for most of the species, except *A. monticola* (*v* and *d*), *M. crenulatum*, *Atya sp.* and *X. elongata* (*d*) (Tables 3a and 3b). The strongest preferences, relative to velocity and depth, concerned *A. Scabra*, *M. heterochirus*, *X. elongata* and *Sicydiium sp.* in the Caribbean and *S. lagocephalus* and *C. acutipinnis* in the Indian Ocean. The taxa had preferences for low (*X. elongata*, *M. crenulatum*, *M. faustinum*, *M. australe*), intermediate (*A. innocous*, *M. poeyi*) or high (*A. Scabra*, *M. heterochirus*, *A. serrata* and *Sicydiinae*) velocities, whereas most taxa preferred shallow depths, except *X. elongata*, *M. crenulatum* and *M. australe* (Figures 3 and 4). *A. scabra*, *M. heterochirus*, *A. serrata*, *C. acutipinnis* and *S. lagocephalus* preferred coarse substrates whereas *M. australe* preferred fine substrates (Figures 3 and 4).

The preferences for velocities and depths, and to a lesser extent substrates (Tables 3a and 3b), differed between datasets. However, the additional deviance explained by M3 in comparison to M2 remained low: it was < 2.2% in the Caribbean (Table 3a) and < 1.5% in the Indian Ocean (Table 3b). The main differences observed in the Caribbean are the variations of preferences in the range of high velocities (> 0.5 m.s⁻¹) (cf. *A. scabra* in Figure 3) and preferences for shallower or deeper water depths (cf. *A. monticola* in Figure 3). In the Indian Ocean, we observed preferences for lower velocities and an absence of preferences for depths in the dataset sampled by "points" in comparison to "habitat units" for *C. acutipinnis* (*v*, *h*)

(Figure 4). Regarding variations between groups of surveys, the comparison of M4 and M3 indicated that the localisation parameters of reaches and the sampling period generally had little influence on hydraulic preferences (explained relative deviance < 2.4%, Tables 3a and 3b). The highest values observed concerned *A. scabra* in the Caribbean, and *A. serrata*, *M. australe* and *C. acutipinnis* in the Indian Ocean.

Univariate models M1 – M2 by size classes

The hydraulic preferences according to size classes were mostly significant except for the preferences of *X. elongata* (*h*), *A. monticola* (*h*) and *A. serrata* (*d*) of small sizes and the preferences of adults of *Sicydium sp.* (*d*) and *A. monticola* (*v*) (Table 4, Figure 5). The deviance explained by the models by size classes was close to that of the model by taxon. The deviance explained was nonetheless higher for size classes concerning the preferences for substrate. The preferences of larger individuals for velocities were weaker than those of smaller individuals for the species *A. scabra* and *X. elongata*; on the contrary, the preferences of larger individuals for velocities were stronger than those of smaller individuals for the species *Sicydium sp.*. Size classes generally preferred similar depth ranges except for the taxa *X. elongata*, where larger individuals tended to prefer deeper habitats (Figure 5). The preferences of larger individuals for substrate are weaker than those of smaller individuals for *M. australe* and *M. heterochirus*; conversely, larger individuals of *A. scabra*, *A. serrata* and *S. lagocephalus* have stronger preferences for substrate.

Multivariate models M5 – M6

The multivariate models without interactions (M5) explained from 2.8 to 24.4% of the residual deviance of M1 (Table 5). The addition of an interaction term (M6) improved the explained deviance between 3.7 and 9.4% for some taxa: *Sicydium sp.*, *X. elongata*, *C. acutipinnis* and *S. lagocephalus* (Table 5).

Discussion

The within-survey deviance explained by microhabitat variables varies between 0 and 18.1% (univariate regional models) and from 4.1 to 30.0% (multivariate regional models). The poor performances achieved by the models built are partly due to the small size of the scale of observation ($\sim 1\text{m}^2$) and likely result from the particular life cycle of the taxa (diadromous and

opportunistic species). Similarly, the within-survey deviance of models of hydraulic preferences of the white shrimp *Paranephrops planifrons*, a diadromous species of the rivers of the north island of New Zealand, varies from 7 and 11% (Jowett *et al.*, 2008). By way of comparison, Dolédec *et al.* (2007) showed that models of European regional preferences for macro-invertebrates explained on average 25% of within-survey variance.

Taxa showing the most marked hydraulic preferences are *A. scabra*, *M. heterochirus*, *X. elongata*, *Sicydium sp.* in the Caribbean, and *C. acutipinnis* and *S. lagocephalus* in the Indian Ocean. For example, the density of *A. scabra* and *X. elongata* can be multiplied by a factor of ~5 for a change of velocity in the order of 0.5 m.s⁻¹.

The preferences of shrimps for high (*A. scabra*, *M. heterochirus*) or low (*X. elongata*) velocities are probably linked to their capacity to resist currents or not and their foraging strategy. Indeed, *A. scabra* and *M. heterochirus* are larger in comparison to the other species of the same family (*M. poeyi*, *M. faustinum*) and have larger morphological attributes (pincers, legs, spines on pincers) (Lim *et al.*, 2002) that allow them to move in rapids where densities of drifting benthos, particles and/or individuals are higher (Orth and Maughan, 1983; Brooks *et al.*, 2005). Furthermore, the feeding mode of *A. scabra* is probably more specialised than for *A. innocous*, likewise with *M. heterochirus* in comparison to *M. crenulatum*. On the contrary, *X. elongata* has a strong preference for low velocities and deeper water since it lives essentially in the water column (Lim *et al.*, 2002). In addition, our results corroborate those of Monti and Legendre (2009) who showed that *M. heterochirus* and *X. elongata* have notable preferences for velocities in environments with strong hydrological disturbances.

The fish of the subfamily of Sicydiinae in the two regions (*Sicydium sp.*, *C. acutipinnis* and *S. lagocephalus*) prefer fast-flowing and shallow habitats. Their hydraulic preferences are probably linked to the presence of periphytic biofilm whose quality and development are conditioned by bed shear stress and light, respectively (Julius *et al.*, 2005; Lefrançois *et al.*, 2011; Tabouret *et al.*, 2011). The hydraulic preferences of *S. lagocephalus* and *C. acutipinnis* are comparable to those given by the logistic models built by Teichert *et al.* (*submitted*), except that the authors showed that *C. acutipinnis* has stronger preferences for depths than velocities. This difference in preference strength can be due to the longer sampling period covered by our dataset.

Taxa showing weaker hydraulic preferences are *A. monticola*, *M. faustinum*, *M. crenulatum*, *M. australe*, *A. innocous*, *M. poeyi* and the juvenile shrimps of the Caribbean. These results are consistent with those of Monti and Legendre (2009) who reported weak

preferences for velocity for *M. faustinum* and *M. poeyi*. Concerning *M. crenulatum*, Monti and Legendre identified strong preferences for low velocities for four sites under strong and weak hydrological disturbance, suggesting that food predominates in influencing habitat selection. Some of these species are also described with preference variables according to diurnal phases (e.g. *A. innocous*) (Keith *et al.*, 1999; Lim *et al.*, 2002; Monti *et al.*, 2010). The weak preferences of the species observed here can also be partly due to variations in fishing efficiency or to our grouping of juveniles of some taxa (*A. scabra* and *A. innocous*; *M. crenulatum*, *M. heterochirus* and *M. faustinum*). Regarding fishing efficiency, it is as poor as the species are rare (*M. crenulatum*) and their mobility is high (*A. monticola*) (Fiévet *et al.*, 1999; King *et al.*, 2002). It is therefore possible that fishing efficiency explains the absence of preference for velocity that we observed for the mobile *A. monticola*, whereas the taxon is expected to prefer fast and well oxygenated water (Lim *et al.*, 2002). Fishing efficiency can also explain that we observed weak preferences for *A. innocous*, which is an excellent swimmer and very reactive in the presence of predators (Covich *et al.*, 2009; Hein and Crowl, 2010) or when disturbed by electrofishing (Fiévet *et al.*, 1999). Regarding the shrimp *M. australe*, its weak regional preferences can be explained by its sheltering behaviour during the day and variation due to its morphological plasticity (Zimmermann *et al.*, 2012). The grouping of juveniles of different species of *Macrobrachium* is probably not very appropriate since we observed that the adults of *M. faustinum* and *M. heterochirus* have different preferences (forces and directions) regarding velocity and depth. This is less the case for the juveniles of the family of Atyidae since the adults (*A. scabra*, *A. innocous* and *M. poeyi*) share relatively similar preferences. Lastly, the more flexible mode of feeding (filtering and scraping) of *M. poeyi* and *A. innocous* in comparison to *A. scabra* (mainly filtering) can also explain less selective use of microhabitats.

The comparison of inter-species hydraulic preferences suggests that food strategies (filtering and/or scraping) and morphological adaptations (size, apical spine) effectively influence habitat selection. The use of life history traits is therefore encouraged for overcoming problems of identification and/or lack of data on a particular species (Blanck *et al.*, 2007).

The low additional deviance explained by datasets or groups of surveys suggests that regional models are pertinent for expressing taxa preferences. Likewise, the performance of models regarding size class does not suggest a notable improvement. These results should nonetheless be seen relatively. For example, it is possible that our definitions of groups are not very

appropriate for expressing different competition conditions. These effects can exist for certain species (*S. lagocephalus* and *C. acutipinnis*, Lord *et al.*, 2011) and might partially explain the variations observed between groups in our results (*C. acutipinnis*). Likewise, taking the hydrological regime (Monti and Legendre, 2009) into account in more detail would undoubtedly lead to more thorough models. Lastly, a breakdown of taxa by life stage rather than by size class could be more pertinent to reflect the physiological needs of species (Bielsa *et al.*, 2003, for *S. lagocephalus*) and their behaviours regarding different predators (e.g. longer rostrum in *X. elongata* in the presence of predatory fish, Covich *et al.*, 2009).

To sum up, the hydraulic preferences of insular tropical taxa are generally weaker than in temperate regions. This observation, as well as the complexity of the life cycle of these taxa, tends to emphasise that the hydraulic preferences of taxa should only be taken into account within an approach that provides a more general description of their habitat during their life cycle. This approach would imply in particular taking into account the connectivity of habitats for migration and the availability of reproduction sites. Nonetheless, our results show that the hydraulic preferences of certain taxa are significant (e.g. *A. scabra*, *M. heterochirus*) and consistent with the knowledge available on these taxa. Our regional models can contribute to describe the hydraulic preferences of these taxa and model how the management of low to average discharges modifies their available habitat.

Acknowledgments

We thank the staff from "Association Réunionnaise de Développement de l'Aquaculture" and from Asconit Consultants for their collaboration in this project and for collecting part of the data. We also thank Sylvie Mérigoux, Jean-Michel Olivier, Philippe Keith and Thierry Oberdorff for helpful discussions. The "Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement" of Guadeloupe, the "Office de l'eau" of Martinique and "Office de l'eau" of Reunion provided financial support.

References

- Bielsa S, Francisco P, Mastrorillo S, Parent JP. 2003. Seasonal changes of periphytic nutritive quality for *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas, 1770) (gobiidae) in three streams of Reunion Island. *Annales De Limnologie-International Journal of Limnology* **39**:115–127.
- Blanck A, Tedesco PA, Lamouroux N. 2007. Relationships between life-history strategies of European freshwater fish species and their habitat preferences. *Freshwater Biology* **52**:843–859.
- Boulton AJ, Boyero L, Covich AP, Dobson M, Lake S, Pearson R. 2008. Are tropical streams ecologically different from temperate streams? In *Tropical Stream Ecology*, Dudgeon D (ed.). Academic Press (Aquatic Ecology Series): London; 257–284.
- Bovee KD, 1982. A guide to stream habitat analysis using the instream flow incremental methodology. instream flow information. In *Western energy and land use team*, U.S. Fish and wildlife Service (ed.): Fort Collins, Colorado.
- Brooks AJ, Haeusler T, Reinfelds I, Williams S. 2005. Hydraulic microhabitats and the distribution of macroinvertebrate assemblages in riffles. *Freshwater Biology* **50**:331–344.
- Cailleux A. 1954. Limites dimensionnelles des noms des fractions granulométriques. *Bulletin de la Société géologique de France* **4**: 643–646.
- Chaperon P, L'Hôte Y, Vuillaume G. 1983. Les ressources en eaux de surface de la Guadeloupe. *Cahier ORSTOM, Série Hydrologie* **20**:149–178.
- Coat S, Monti D, Bouchon C, Lepoint G. 2009. Trophic relationships in a tropical stream food web assessed by stable isotope analysis. *Freshwater Biology* **54**:1028-1041.
- Conallin J, Boegh E, Jensen JK. 2010. Instream physical habitat modelling types: An analysis as stream hydromorphological modelling tools for EU water resource managers. *International Journal of River Basin Management* **8**:93-107.
- Covich AP. 2006. Dispersal - Limited biodiversity of tropical insular streams. *Polish Journal of Ecology* **54**:523-547.
- Covich AP, Mcdowell WH. 1996. The stream community. *The Food Web of a Tropical Rain Forest* 433–459.
- Covich AP, Crowl TA, Heartsill-Scalley T. 2006. Effects of drought and hurricane disturbances on headwater distributions of palaemonid river shrimp (*Macrobrachium spp.*) in the Luquillo Mountains, Puerto Rico, *Journal of the North American Benthological Society* **25**:99–107.
- Covich AP, Crowl TA, Hein CL, Townsend MJ, Mcdowell WH. 2009. Predator-prey

- interactions in river networks: comparing shrimp spatial refugia in two drainage basins. *Freshwater Biology* **54**:450–465.
- Crook KE, Pringle CM, Freeman MC. 2009. A method to assess longitudinal riverine connectivity in tropical streams dominated by migratory biota. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **19**:714–723.
- Crowl TA, Welsh V, Heartsill-Scalley T, Covich AP. 2006. Effects of different types of conditioning on rates of leaf-litter shredding by *Xiphocaris elongata*, a Neotropical freshwater shrimp. *Journal of the North American Benthological Society* **25**:198–208.
- Dolédéc S, Lamouroux N, Fuchs U, Mériçoux S. 2007. Modelling the hydraulic preferences of benthic macroinvertebrates in small European streams. *Freshwater Biology* **52**:145–164.
- Falkland AC. 1992. Small tropical islands: water resources of paradise lost. *IHP Humid Tropics Programme Series 2*. UNESCO: Paris.
- Fiévet E, De Morais LT, De Morais AT. 1996. Quantitative sampling of freshwater shrimps: Comparison of two electrofishing procedures in a Caribbean stream. *Archiv für Hydrobiologie* **138**:273–287.
- Fiévet E, Bonnet-Arnaud P, Mallet JP. 1999. Efficiency and sampling bias of electrofishing for freshwater shrimp and fish in two Caribbean streams, Guadeloupe Island. *Fisheries Research* **44**:149–166.
- Ginot V. 1995. EVHA, a Windows software for fish habitat assessment in streams. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 303–308.
- Gray BR. 2005. Selecting a distributional assumption for modelling relative densities of benthic macroinvertebrates. *Ecological Modelling* **185**:1–12.
- Guisan A, Zimmermann NE. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* **135**:147–186.
- Guisan A, Edwards jr TC, Hastie T. 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: Setting the scene. *Ecological Modelling* **157**:89–100.
- Hein CL, Crowl TA. 2010. Running the predator gauntlet: do freshwater shrimp (*Atya lanipes*) migrate above waterfalls to avoid fish predation? *Journal of the North American Benthological Society* **29**:431–443.
- Holmquist JG, Schmidt-Gengenbach JM, Yoshioka BB. 1998. High dams and marine-freshwater linkages: Effects on native and introduced fauna in the Caribbean. *Conservation Biology* **12**:621–630.
- Jackson DA, Peres-Neto PR, Olden JD. 2001. What controls who is where in freshwater fish

- communities - the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**:157–170.
- Jowett IG. 2003. Hydraulic constraints on habitat suitability for benthic invertebrates in gravel-bed rivers. *River Research and Applications* **19**:495–507.
- Jowett IG, Parkyn SM, Richardson J. 2008. Habitat characteristics of crayfish (*Paranephrops planifrons*) in New Zealand streams using generalised additive models (GAMs). *Hydrobiologia* **596**:353–365.
- Julius M, Blob R, Schoenfuss H. 2005. The survival of *Sicyopterus stimpsoni*, an endemic amphidromous Hawaiian gobiid fish, relies on the hydrological cycles of streams: evidence from changes in algal composition of diet through growth stages fish. *Aquatic Ecology* **39**:473–484.
- Keith P, Vigneux E, Bosc P. 1999. *Atlas des poissons et crustacés d'eau douce de la Réunion*. Muséum national d'Histoire naturelle **39**: Paris.
- Keith P, Hoareau TB, Lord C, Ah-yane O, Gimonneau G, Robinet T, Valade P. 2008. Characterisation of post-larval to juvenile stages, metamorphosis and recruitment of an amphidromous goby, *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas) (Teleostei: Gobiidae: Sicydiinae). *Marine and Freshwater Research* **59**:876–889.
- King AJ, Crook DA. 2002. Evaluation of a sweep net electrofishing method for the collection of small fish and shrimp in lotic freshwater environments. *Hydrobiologia* **472**:223–233.
- Lamouroux N, Capra H, Pouilly M, Souchon Y. 1999a. Fish habitat preferences in large streams of southern France. *Freshwater Biology* **42**:673–687.
- Lamouroux N, Olivier JM, Persat H, Pouilly M, Souchon Y, Statzner B. 1999b. Predicting community characteristics from habitat conditions: fluvial fish and hydraulics. *Freshwater Biology* **42**:275–299.
- Lamouroux N, Mérigoux S, Capra H, Dolédec S, Jowett IG, Statzner B. 2010. The generality of abundance-environment relationships in microhabitats: A comment on Lancaster and Downes (2009). *River Research and Applications* **26**:915–920.
- Lamouroux N, Mérigoux S, Dolédec S, Snelder TH. 2012. Transferability of hydraulic preference models for aquatic macroinvertebrates. *River Research and Applications* DOI: 10.1002/rra.
- Lancaster J, Downes BJ. 2010. Linking the hydraulic world of individual organisms to ecological processes: putting ecology into ecohydraulics. *River Research and Applications* **26**:385–403.
- Lefrancois E, Coat S, Lepoint G, Vachriery N, Gros O, Monti D. 2011. Epilithic biofilm as a

- key factor for small-scale river fisheries on Caribbean islands. *Fisheries Management and Ecology* **18**:211–220.
- Leftwich KN, Angermeier PL, Dolloff CA. 1997. Factors influencing behavior and transferability of habitat models for a benthic stream fish. *Transactions of the American Fisheries Society* **126**:725–734.
- Lim P, Meunier FJ, Keith P, Noël PY. 2002. *Atlas des poissons et crustacés d'eau douce de la Martinique*. Muséum national d'Histoire naturelle **51**: Paris.
- Lord C, Tabouret H, Claverie F, Pecheyran C, Keith P. 2011. Femtosecond laser ablation ICP-MS measurement of otolith Sr:Ca and Ba:Ca composition reveal differential use of freshwater habitats for three amphidromous Sicyopterus (Teleostei: Gobioidae: Sicydiinae) species. *Journal of Fish Biology* **79**:1304–1321.
- Malavoi JR, Souchon Y. 1989. Méthodologie de description et quantification des variables morphodynamiques d'un cours d'eau à fond caillouteux. Exemple d'une station sur la Filière (Haute Savoie). *Revue de Géographie de Lyon* **64**:252–259.
- March JG, Benstead JP, Pringle CM, Scatena FN. 2003. Damming tropical island streams: Problems, solutions, and alternatives. *Bioscience* **53**:1069–1078.
- Mcdowall RM. 2004. Ancestry and amphidromy in island freshwater fish faunas. *Fish and Fisheries* **5**:75–85.
- Mérigoux S, Lamouroux N, Olivier JM, Dolédec S. 2009. Invertebrate hydraulic preferences and predicted impacts of changes in discharge in a large river. *Freshwater Biology* **54**:1343–1356.
- Milton DA. 2009. Living in Two Worlds: Diadromous Fishes, and Factors Affecting Population Connectivity Between Tropical Rivers and Coasts. In *Ecological Connectivity among Tropical Coastal Ecosystems*, Nagelkerken I (ed.). Springer: Netherlands; 325–355.
- Mittermeier RA, Gil PR, Hoffman M, Pilgrim J, Brooks T, Mittermeier CG, Lamoreux J, Da Fonseca GAB. 2005. *Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions*. Conservation International: Washington, DC.
- Monti D, Keith P, Vigneux E. 2010. *Atlas des poissons et des crustacés d'eau douce de la Guadeloupe*. Muséum national d'Histoire naturelle **69**: Paris.
- Monti D, Legendre P. 2009. Shifts between biotic and physical driving forces of species organization under natural disturbance regimes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **66**:1282–1293.
- Orth DJ, Maughan OE. 1983. Microhabitat Preferences Of Benthic Fauna In A Woodland

- Stream. *Hydrobiologia* **106**:157–168.
- Poff NL, Ward JV. 1989. Implications of streamflow variability and predictability for lotic community structure - a regional-analysis of streamflow patterns. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **46**:1805–1818.
- Pringle CM, Freeman MC, Freeman BJ. 2000. Regional effects of hydrologic alterations on riverine macrobiota in the New World: tropical-temperate comparisons. *BioScience* **50**:807–823.
- R Development Core Team. 2010. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing: Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Robert R. 1988. Géographie de l'eau à l'île de La Réunion: Essai de distribution régionale de l'alimentation et de l'écoulement. *Annales de Géographie* **539**:112–116.
- Scatena FN. 2004. A survey of methods for setting minimum instream flow standards in the Caribbean Basin. *River Research and Applications* **20**:127–135.
- Smith KL, Flores IC, Pringle CM. 2008. A comparison of current and historical fish assemblages in a Caribbean island estuary: conservation value of historical data. *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems* **18**:993–1004.
- Strakosh TR, Neumann RM, Jacobson RA. 2003. Development and assessment of habitat suitability criteria for adult brown trout in southern New England rivers. *Ecology of Freshwater Fish* **12**:265–274.
- Tabouret H, Lord C, Bareille G, Pecheyran C, Monti D, Keith P. 2011. Otolith microchemistry in *Sicydium punctatum*: indices of environmental condition changes after recruitment. *Aquatic Living Resources* **24**:369–378.
- Tew KS, Han CC, Chou WR, Fang LS. 2002. Habitat and fish fauna structure in a subtropical mountain stream in Taiwan before and after a catastrophic typhoon. *Environmental Biology of Fishes* **65**:457–462.
- Tharme RE. 2003. A global perspective on environmental flow assessment: emerging trends in the development and application of environmental flow methodologies for rivers. *River Research and Applications* **19**:397–441.
- Vaudor L, Lamouroux N, Olivier JM. 2011. Comparing distribution models for small samples of overdispersed counts of freshwater fish. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* **37**:170–178.
- Vilizzi L, Copp GH, Roussel JM. 2004. Assessing variation in suitability curves and electivity profiles in temporal studies of fish habitat use. *River Research and Applications* **20**:605–

618.

Wood SN. 2006. *Generalized Additive Models: An Introduction with R*. Chapman and Hall/CRC: Boca Raton, FL.

Table 1: Datasets characteristics

Dataset code	Island	Sampling method	Number of surveys	Number of samples (min-max per station)		Sampling Years	Number of taxa sampled
<i>Caribbean</i>							
Gp	Guadeloupe	Points	32	1455	(10 - 52)	2005, 2008, 2009	23
Gq	Guadeloupe	Quadrats	27	1811	(79 - 99)	2005	22
Mp	Martinique	Points	21	946	(31 - 50)	2008, 2010	21
<i>Indian Ocean</i>							
Rp	Réunion	Points	17	1359	(13 - 85)	1999, 2001	25
Rh	Réunion	Habitat units	196	3284	(3 - 21)	2000-2011	28

Table 2: Selected taxa and their main ecological characteristics. Habitat use and feeding groups are summarized from information detailed in Coat *et al.* (2009, 2011), Keith *et al.* (1999), Meunier *et al.* (2002) and Monti *et al.* (2010). Abbreviations for feeding guilds are: F for filter feeding, H for Herbivore, D for Detritivore, O for Omnivore. θ (σ_θ) is the dispersion coefficient (and its standard error) fitted for the taxa.

Taxa Code	Taxa	Family	Habitat use	Feeding group	Number of occurrence in sample	Number of individuals	θ	σ_θ	Mean size (mm)
<i>Caribbean</i>									
AIN	<i>Atya innocous</i> (Herbst, 1972)	Atyidae	Rapid	F, D/H	1139	8873	0.22	0.01	47
ASC	<i>Atya scabra</i> (Leach, 1815)	Atyidae	Rapid	F, D/H	391	1556	0.06	0.00	51
ASP	<i>Atya sp.</i> (juvenile)	Atyidae			560	2135	0.09	0.00	
MPO	<i>Micratya poeyi</i> (Guérin-Méneville, 1885)	Atyidae	Vegetation	F, D/H	2407	25759	0.46	0.01	18
XEL	<i>Xiphocaris elongata</i> (Guérin-Méneville, 1855)	Xiphocariidae	Pool, river banks	D/H	956	5513	0.11	0.00	44
MCR	<i>Macrobrachium crenulatum</i> (Holthuis, 1950)	Palaemonidae	Rapid, deep run	O	345	565	0.06	0.00	57
MFA	<i>Macrobrachium faustinum</i> (de Saussure, 1857)	Palaemonidae	Pool, shelter	O	1814	5657	0.34	0.01	42
MHE	<i>Macrobrachium heterochirus</i> (Wiegmann, 1836)	Palaemonidae	Rapid	O	1010	1793	0.14	0.01	48
MSP	<i>Macrobrachium sp.</i> (juvenile)	Palaemonidae			1147	2984	0.17	0.01	
AMO	<i>Agnostomus monticola</i> (Bancroft, 1834)	Mugilidae	Rapid	D/H	307	617	0.06	0.00	124
SIC	<i>Sicydium sp.</i> (Perugia, 1986; Bloch, 1786)	Gobiidae	Rapid	H	2208	11658	0.32	0.01	50
<i>Indian Ocean</i>									
ATY	<i>Atyoida serrata</i> (Bate, 1888)	Atyidae	Rapid, vegetation	F, D/H	532	2974	0.32	0.01	18
MAA	<i>Macrobrachium australe</i> (Guérin-Méneville, 1838)	Palaemonidae	Pool	O	476	1444	0.51	0.02	42
COA	<i>Cotylopus acutipinnis</i> (Guichenot, 1863)	Gobiidae	Rapid	H	1033	2719	0.92	0.03	44
SLA	<i>Sicyopterus lagocephalus</i> (Pallas, 1770)	Gobiidae	Rapid	H	2423	11512	1.10	0.03	60

Table 3: Explained deviance for M1 (% of the initial deviance) and supplementary deviance M_i/M_{i-1} (% of the residual deviance of M_{i-1} explained by M_i). Additional deviance is shown for significant cases only (P-value <0.05).

	Taxon	M1	Hydraulic parameter	M2/M1	M3/M2	M4/M3				years
						Altitude	Withdrawals	Coast exposure	Basin surface area	
<i>Caribbean</i>	AIN	52.4	v	2.8	-	-	-	-	-	-
			h	1.2	0.5	0.4	-	-	-	-
			d	0.4	0.6	-	-	-	-	0.4
	AMO	20.3	v	-	-	-	-	-	-	-
			h	4.0	2.2	0.6	-	-	-	-
			d	-	-	-	-	-	-	-
	ASC	30.7	v	18.1	1.5	-	-	0.8	-	-
			h	5.4	0.9	2.2	1.1	2.0	1.2	1.2
			d	3.9	-	-	-	-	-	-
	ASP	20.9	v	1.9	-	-	-	-	0.5	-
			h	2.6	0.9	0.7	1.0	-	0.4	-
			d	-	1.2	-	-	-	0.5	-
	MCR	32.3	v	3.1	-	-	-	0.7	-	-
			h	0.5	-	-	-	-	-	-
			d	-	0.8	-	-	-	-	-
	MFA	30.9	v	1.6	0.3	-	0.6	0.1	0.5	-
			h	0.9	-	0.4	0.2	-	0.4	-
			d	0.5	-	-	-	-	0.2	-
	MHE	24.3	v	7.1	0.7	-	-	-	-	-
			h	1.5	0.8	-	-	0.4	0.6	0.3
			d	1.0	0.4	-	0.2	0.3	-	0.3
MPO	45.0	v	3.3	0.3	0.2	-	-	0.2	-	
		h	2.9	1.1	-	-	-	-	0.2	
		d	0.9	0.4	0.6	-	-	-	-	
MSP	28.1	v	1.1	0.9	-	0.5	-	-	-	
		h	1.7	0.5	-	0.2	0.3	0.3	0.5	
		d	0.5	-	-	-	-	-	0.3	
SIC	33.2	v	3.8	0.5	0.1	-	0.2	0.3	0.1	
		h	2.8	0.8	0.2	0.3	-	0.3	-	
		d	0.3	-	-	-	-	0.1	-	
XEL	29.7	v	8.1	-	1.0	0.4	-	0.8	-	
		h	2.4	0.7	0.4	-	0.4	-	-	
		d	-	0.7	-	-	-	-	-	
<i>Indian Ocean</i>	ATY	48.7	v	3.0	-	2.4	-	0.5	-	-
			h	5.6	-	0.4	-	-	0.8	0.6
			d	1.6	1.0	0.5	-	-	0.9	-
	COA	56.0	v	9.3	1.5	1.4	-	-	2.1	0.2
			h	5.3	1.5	1.3	-	-	-	-
			d	1.1	-	-	-	0.5	-	0.0
	MAA	44.4	v	5.4	-	-	-	0.3	1.9	2.4
			h	1.4	1.5	-	-	0.4	-	1.7
			d	3.0	0.9	-	-	1.3	-	0.0
	SLA	39.7	v	16.9	0.3	1.3	-	0.3	0.8	-
			h	13.5	0.9	1.6	-	0.5	1.1	-
			d	2.7	-	0.3	-	-	0.6	-

Table 4: Supplementary deviance M2/M1 (% of the residual deviance of M1 explained by M2) for size classes. Additional deviance is shown for significant cases only (P-value <0.05).

Region	Taxon	Size class (mm)	M2/M1		
			v	h	d
<i>Caribbean</i>	AIN	≤ 45	2.7	2.5	-
		> 45	2.4	1.2	-
	AMO	≤ 115	1.8	-	1.1
		> 115	-	7.7	1.3
	ASC	≤ 50	20.9	10.1	3.1
		> 50	16.9	3.2	5.2
	MCR	≤ 55	1.3	2.5	-
		> 55	2.8	1.7	-
	MFA	≤ 40	2.1	0.5	0.5
		> 40	3.0	1.6	0.6
	MHE	≤ 45	7.4	3.3	2.0
		> 45	6.0	1.4	0.9
	MPO	≤ 15	2.1	4.3	0.5
		> 15	3.2	4.5	0.8
	SIC	≤ 45	2.6	5.4	-
		> 45	5.5	2.5	0.5
XEL	≤ 40	11.0	-	-	
	> 40	8.8	2.5	-	
<i>Indian Ocean</i>	ATY	≤ 20	3.1	6.0	-
		> 20	3.7	5.2	4.3
	COA	≤ 35	8.2	9.4	0.5
		> 35	8.5	4.1	1.3
	MAA	≤ 40	7.4	2.1	3.6
		> 40	3.8	1.4	1.2
	SLA	≤ 55	11.6	13.6	1.0
		> 55	16.2	9.7	3.7

Table 5: Explained deviance for M1 (% of the initial deviance) and supplementary deviance M_i/M_{i-1} (% of the residual deviance of M_{i-1} explained by M_i). Additional deviance is shown for significant cases only (P-value <0.05).

Region	Taxon	M1	M5/M1	M6/M5
<i>Caribbean</i>	AIN	52.4	3.8	1.4
	AMO	20.3	4.6	2.8
	ASC	30.7	23.7	0.9
	ASP	20.9	4.1	2.8
	MCR	32.3	3.3	1.5
	MFA	30.9	2.8	1.3
	MHE	24.3	8.3	1.0
	MPO	45.0	6.5	1.2
	MSP	28.1	3.3	2.7
	SIC	33.2	6.4	3.7
	XEL	29.7	10.1	5.3
<i>Indian Ocean</i>	ATY	48.7	9.2	1.7
	COA	56.0	11.0	9.4
	MAA	44.4	3.6	2.5
	SLA	39.7	24.4	5.7

Figure 1: Sampled reaches. Numbered reaches are those used in Figure 2.

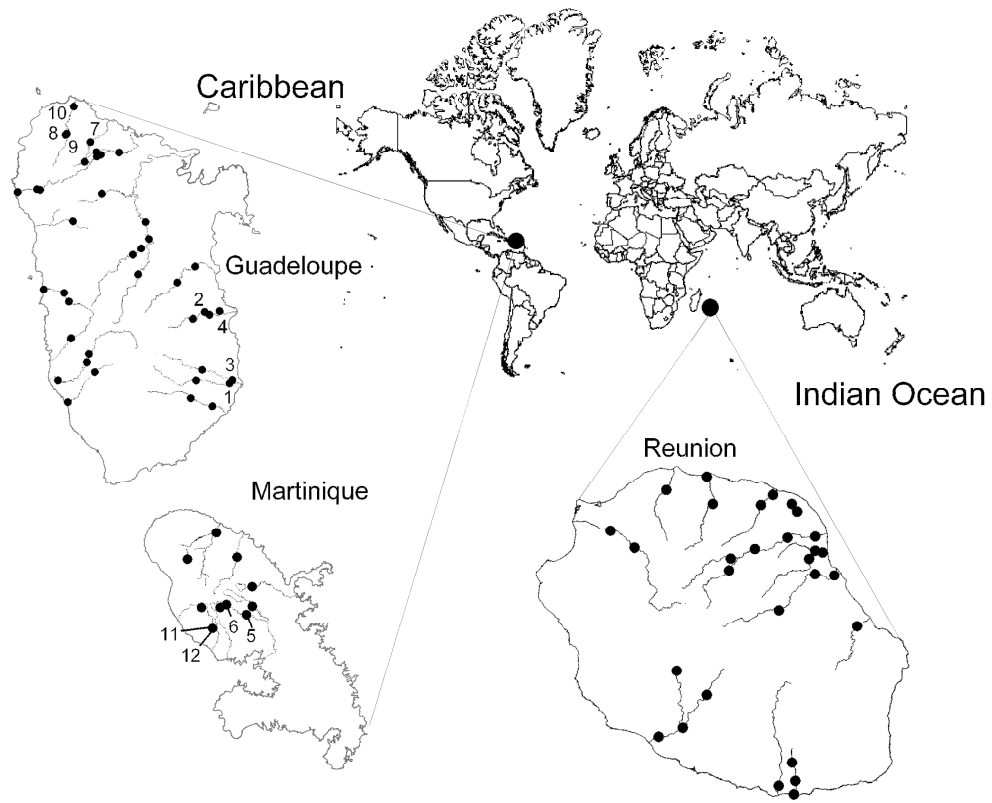


Figure 2: Examples of regional preference models (full line) (a) of velocity for *A. scabra* and (b) of depth for *X. elongata*, shown with observed densities (dots) in 12 reaches. Densities (individuals for 10 m²) are $\ln(\check{D}+1)$ transformed on this figure so that observed null densities are visible. Two reaches are shown (those with the highest observed abundance) for each dataset (Gp: Guadeloupe "points"; Mp: Martinique "points"; Gq: Guadeloupe "quadrats"). Reach numbers are from Figure 1.

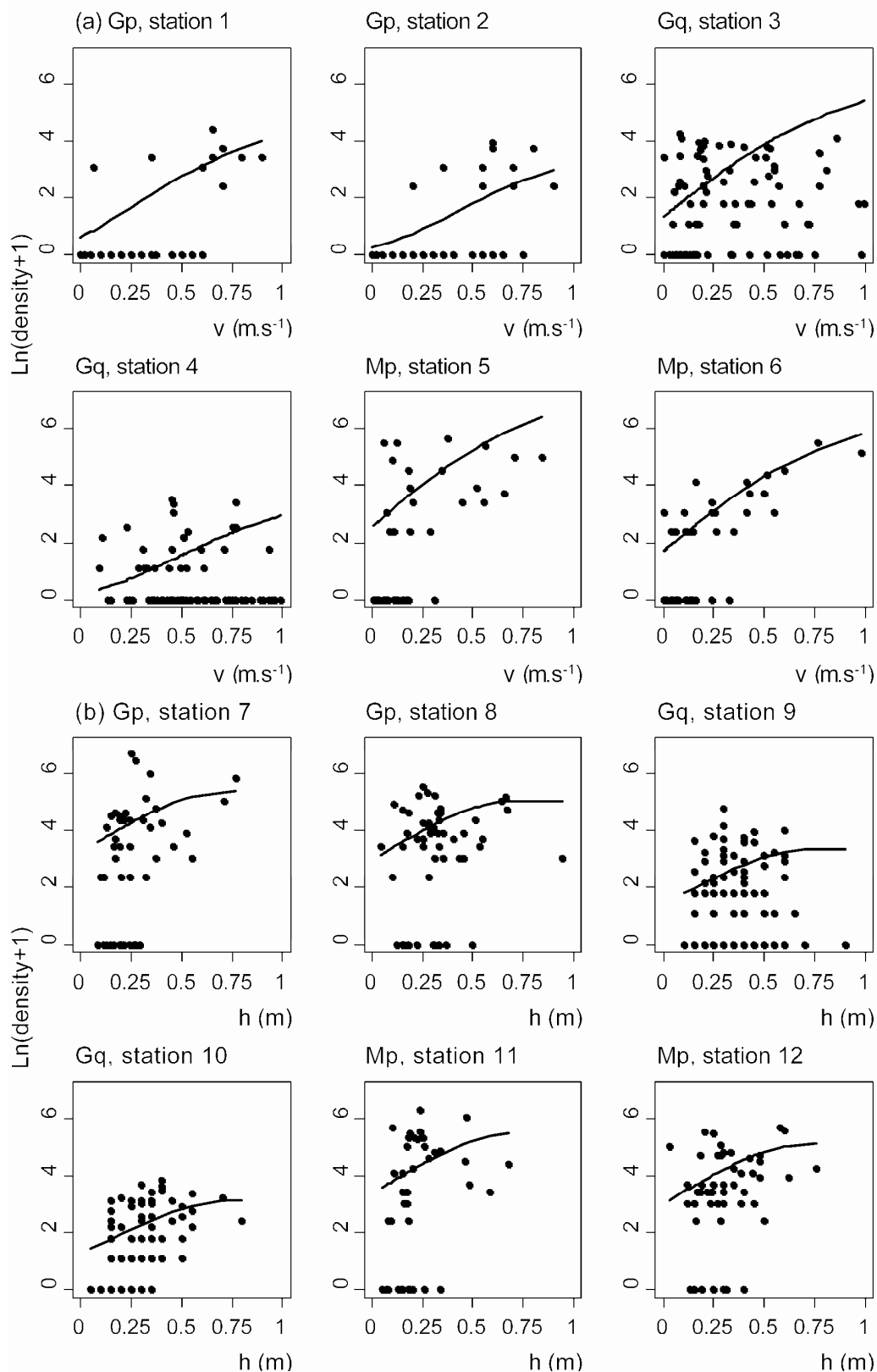


Figure 3: Regional preference model (M2, bold line) and models for datasets (M3; long dashed line for Gp, dot line for Gq, short dashed line for Mp) in the Caribbean. M2 models are shown if the additional deviance they explained is $\geq 3.5\%$ for one of the hydraulic variables. M3 models are shown if the additional deviance they explained is $\geq 1\%$. The reach intercepts asurvey (Eqs. 1-3) are considered null for these graphs.

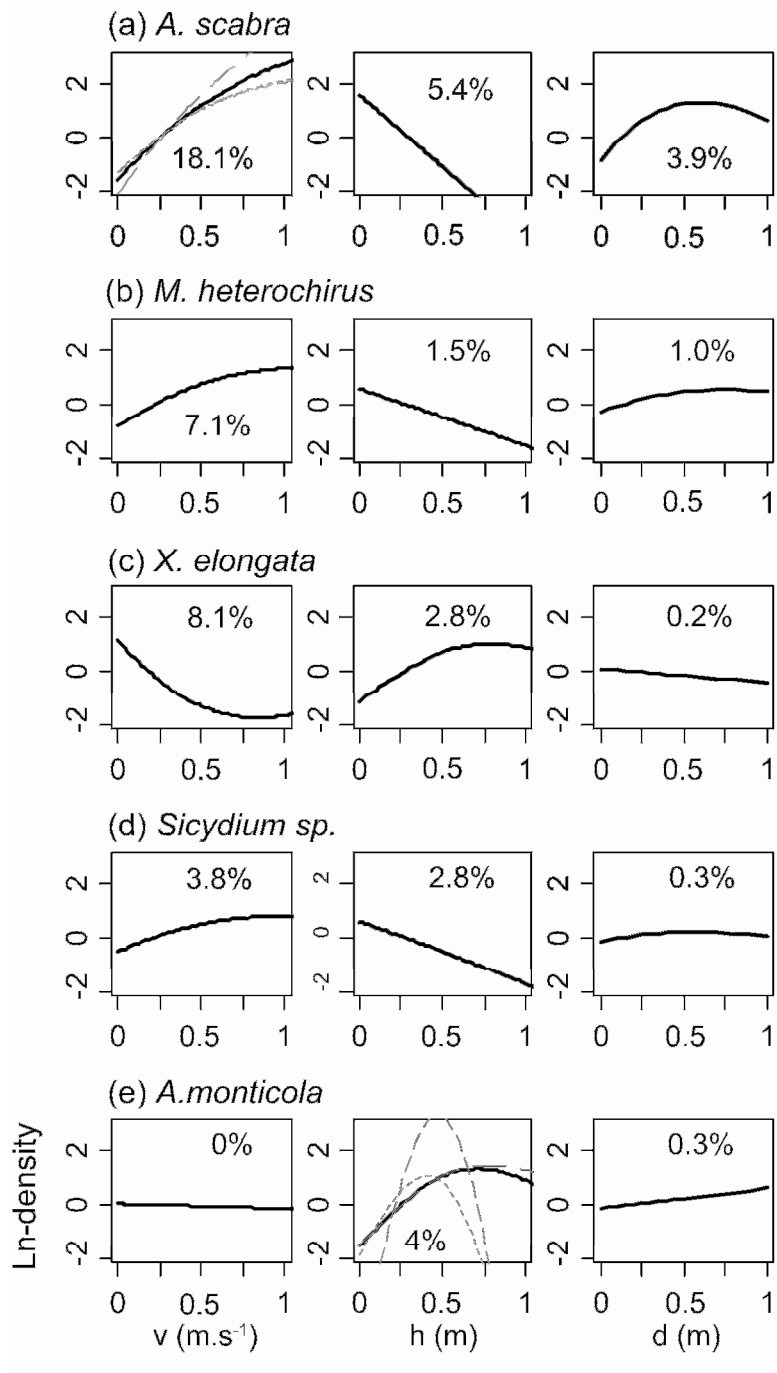


Figure 4: Regional preference model (M2, bold line) and models for datasets (M3; long dashed line for Rp, short dashed line for Rh) in the Indian Ocean. M2 models are shown if the additional deviance they explained is $\geq 3.5\%$ for one of the hydraulic variables. M3 models are shown if the additional deviance they explained is $\geq 1\%$. The reach intercepts a_{survey} (Eqs. 1-3) are considered null for these graphs.

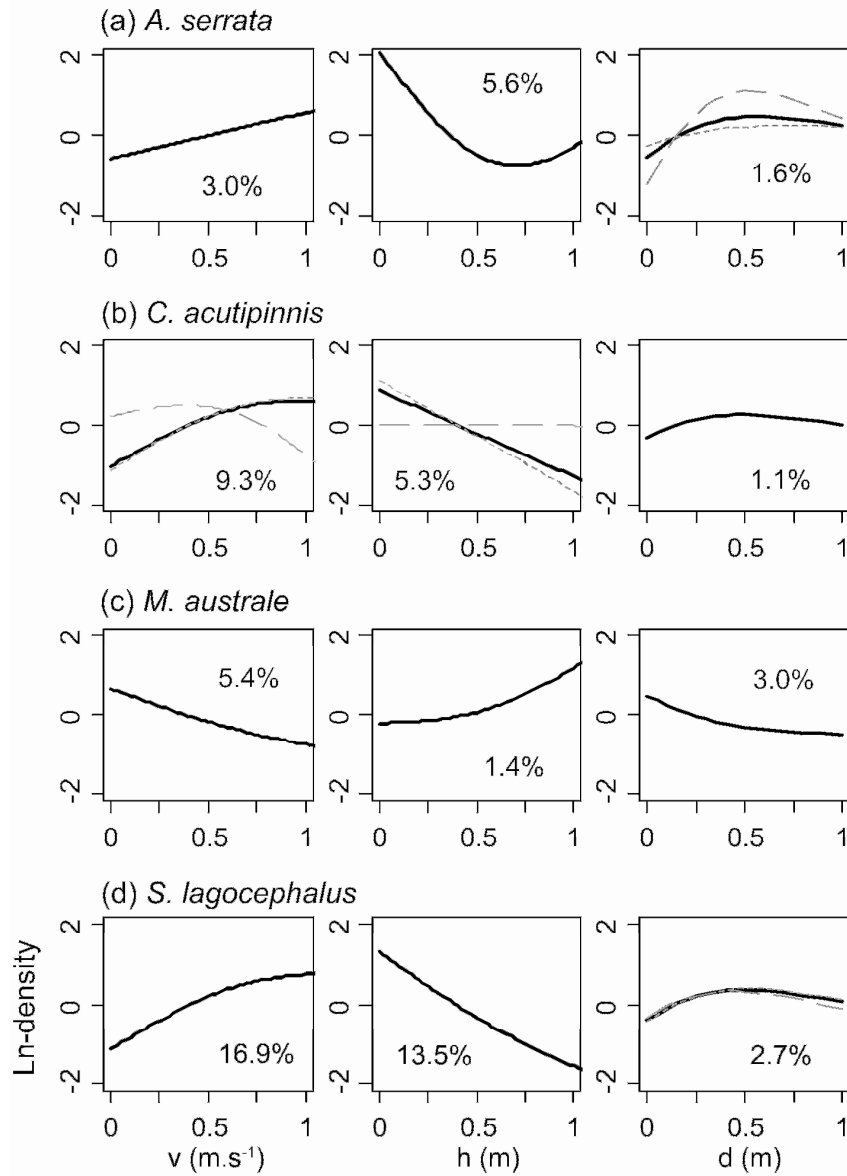
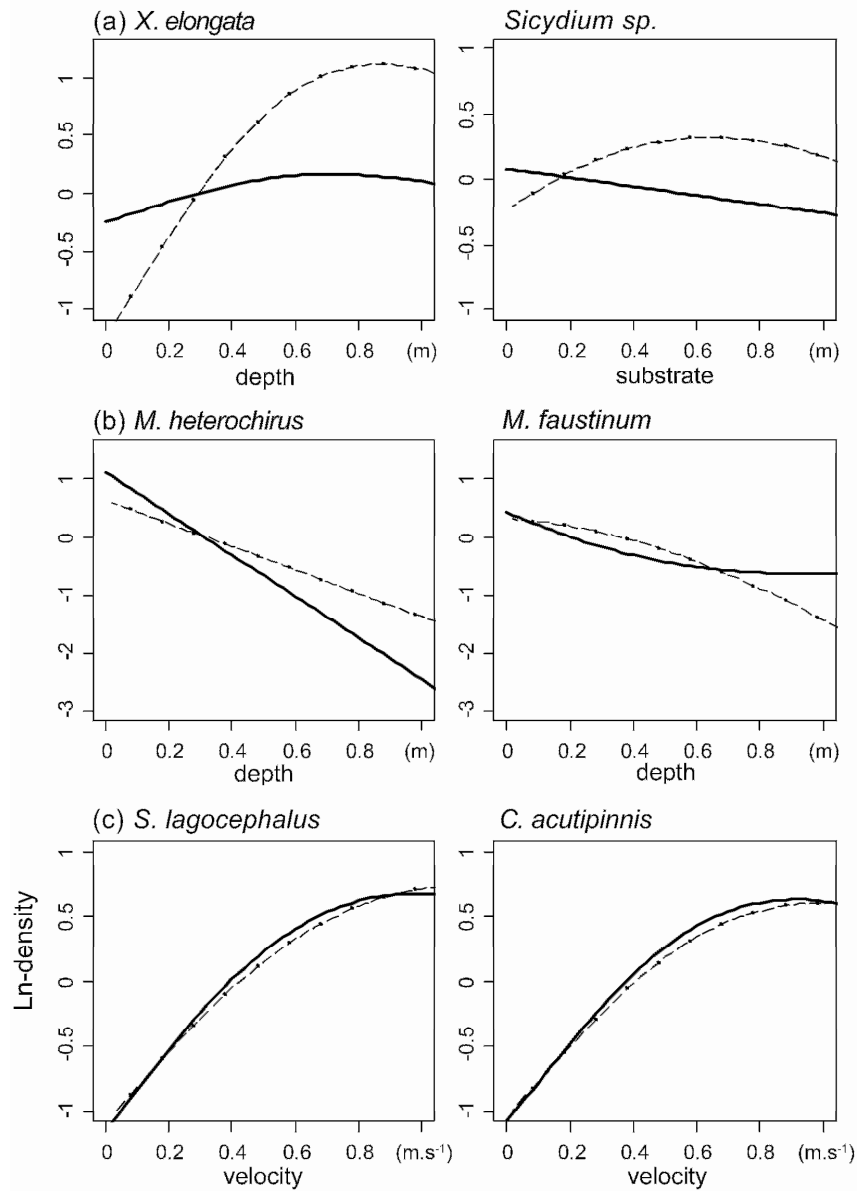


Figure 5: Examples of hydraulic preference models for six taxa and two size classes (small individuals represented by full line; large individuals by long dashed line). See details in Table 4 for class limits. Two taxa with significant differences in preferences between classes in (a), two taxa of shrimp (b) and two taxa of fish (c) with no significant differences in preferences between classes are provided.



A2. Velocity and depth distributions in stream reaches: testing European models in Ecuador.

Girard V.¹, Le Goulven P.², Calvez R.³, Lamouroux N.⁴

Article accepté par *Journal of Hydraulic Engineering - ASCE*

ABSTRACT

We tested how European statistical hydraulic models developed in France and Germany predicted the frequency distributions of water depth and point-velocity measured in 14 reaches in Ecuador during 25 surveys. We first fitted the observed frequency distributions to parametric functions defined in Europe and predicted the parameters from the average characteristics of reaches (e.g. discharge rate, mean depth and width) using European regressions. When explaining the frequency of three classes of velocity and three classes of depth among reach surveys, the fitted and predicted distributions had a low absolute bias (< 3%). The residual variance of fits relative to the mean class variance was < 18%. The residual variance of predicted frequencies was 30-61% for velocity classes and 20-36% for depth classes. Overall, the European models appeared appropriate for Ecuadorian stream reaches but could be improved. Our study demonstrates the transferability of statistical hydraulic models between widely-separated geographic regions.

Keywords: Statistical hydraulic model; Frequency distributions; Tropical alpine region

¹ Ph.D. Student, *IRSTEA, UR MALY, 5 rue de la Doua, CS70077, F-69626 Villeurbanne, France*

² Research director, *IRD, UMR GEAU, Apartado 17 12 857, Quito, Ecuador.*

³ Research engineer, *IRD, UMR GEAU, Apartado 17 12 857, Quito, Ecuador.*

⁴ Research director, *IRSTEA, UR MALY, 5 rue de la Doua, CS70077, F-69626 Villeurbanne, France.*

Introduction

The knowledge of the distribution of point hydraulic variables (e.g. shear stress, velocity or water depth) in natural stream reaches is of interest for hydraulic engineers (Chiu and Tung 2002), fluvial geomorphologists (Rosenfeld et al. 2011) and stream ecologists (Mérigoux et al. 2009). Deterministic numeric models are frequently used to predict and map hydraulic patterns within reaches, but are still difficult to apply in complex flow conditions (Legleiter et al. 2011). Statistical hydraulic models that predict the frequency distribution of point hydraulic variables have been proposed as a simple alternative. They are based on the observation that point hydraulic variables have comparable frequency distributions in many natural reaches (Lamouroux et al. 1995; Stewardson and McMahon 2002). These frequency distributions can be fitted to parametric probability functions, and the parameters can be predicted from average reach characteristics (e.g. discharge, mean depth, mean width, mean particle size; Lamouroux et al. 1995; Schweizer et al. 2007; Saraeva and Hardy 2009). Consequently, knowledge of mean depth-discharge and width-discharge relationships in reaches (i.e. at-a-reach hydraulic geometry relationships, Lamouroux 2007) can be used to predict the distributions of point hydraulic variables at various discharge rates using statistical hydraulic models.

The univariate statistical models for at-a-point velocity (time-averaged but not depth-average along a vertical profile) and water depth initially developed by Lamouroux et al. (1995) and Lamouroux (1998) in small to large French and German reaches have been calibrated in rivers with slopes $< 4\%$ and relative roughness (i.e. average particle size relative to average reach depth) averaging 0.57 (Table 1). Saraeva and Hardy (2009) tested these models in small streams in the lowland part of a temperate watershed (British Columbia in North America) where mean annual flows are less than $3.5 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$. They concluded that the statistical approach was applicable to their rivers, but that the parametric models and their relationships with average reach characteristics had to be adapted. Stewardson and McMahon (2002) and Schweizer et al. (2007) proposed further developments of statistical models, including bivariate models that predict the joint distributions of depth and depth-averaged velocity.

In this study, we test the transferability of the velocity and depth distribution models of Lamouroux et al. (1995) and Lamouroux (1998) (hereafter European models) in 14 Ecuadorian reaches, and propose improved models for tropical Andean streams ($> 3500 \text{ m}$

a.s.l.). Ecuadorian tropical highlands streams have morphologic and climatic characteristics that often differ from the European ones (Boulton et al. 2008). They have variable morphologies due to recent volcanic and glacial activities (Jacobsen 2008). Glacial-streams, generally characterized by straight high-gradient channels and torrential flows, contrast with streams in moorland valleys with low gradients, deep and sinuous channels (Jacobsen 2008). Precipitation averages between 500 and 3000 mm.year⁻¹ (Buytaert et al. 2011). Stream hydrology is characterised by diel discharge variations, partly due to snowmelt, but a low seasonal variability due to porous soils (ash deposits) that smooth out base flows (Buytaert et al. 2011).

The existing European models

The univariate European models of Lamouroux et al. (1995) (Eq. (1)) and Lamouroux (1998) (Eq. (2)) concern respectively f_u (the distribution of the relative velocity u/U ; where u is the point velocity and U its reach average, see Notations) and f_h (the distribution of the relative depth h/H , where h is total depth and H its reach average).

$$f_u(x=u/U, s) = s \cdot \left\{ 3.33 \cdot \exp\left(-\frac{x}{0.193}\right) + 0.117 \cdot \exp\left[-\left(\frac{x-2.44}{1.73}\right)^2\right] \right\} + (1-s) \cdot \left\{ 0.653 \cdot \exp\left[-\left(\frac{x-1}{0.864}\right)^2\right] \right\} \quad (1)$$

$$f_h(x=h/H, t) = t \cdot \exp(-x) + (1-t) \cdot \left\{ 0.951 \cdot \exp\left[-\left(\frac{x-1}{0.593}\right)^2\right] \right\} \quad (2)$$

Each model is a mixture of two extreme distributions, one centred around the mean value and one decentred, corresponding to more heterogeneous distributions. The mixing parameters s (Eq. (1)) and t (Eq. (2)) vary between 0 and 1 and were the only parameters fitted to the observed distributions in a reach in the current study. We did not alter the other constants in Eq. (1) and (2), that originate from fits to the average observed distribution in Europe. Lamouroux et al. (1995) proposed three equations of increasing complexity to predict s as a function of average characteristics of reaches (Table 2). Lamouroux (1998) predicted changes in t across discharge rates, i.e. he predicted t at a mean depth H knowing t_0 at a mean depth H_0 . Both models reflected that the distributions tended to normalize with increasing discharge rates.

Data collection

We sampled 14 reaches (length ~ 20 wetted width) in seven rivers, at two surveys except for three reaches (one survey only). Reaches had catchment areas between 6 and 105 km² and altitudes between 3900 and 4500 m a.s.l. They were situated in three sub-regions: Papallacta's streams are only fed by subsurface runoff from rainwater, whereas Antizana (close to glacier) and Cotopaxi (far from glacier) receive additional glacial inputs. Width:depth ratio varied between 4 and 46 (mean ~ 14), sinuosity varied between 1 and 2.8 (mean ~ 1.7). Reaches were on average faster-flowing, shallower and narrower than European reaches (Table 1). Woody debris were absent but a few emergent boulders were observed.

On each survey, we measured discharge rate Q according to the velocity-area method. We sampled hydraulic variables on a grid composed of regularly-spaced cross sections along the reach, and regularly-spaced verticals along the cross-sections, whose number depended on the reach heterogeneity. Finally, we sampled an average of 90 verticals [minimum 42, maximum 135] situated along 25 cross-sections [12 - 40] per reach. For each cross-section, we measured the wetted width w . At each vertical along the cross section, we measured h , a number of point velocities (u) along the vertical, and bed particle size (d). We measured u with a propeller at two cm and at $0.4h$ above the bed along each vertical. Additional measurements at heights of $0.2h$ and $0.8h$ were made when $h > 30$ cm. Instantaneous velocities were averaged over a 30 s period, reduced to 15 s in 8 surveys where discharge rate was variable.

Data processing and analyses

We derived observed f_u and U after interpolating u measurements every cm along verticals. We assigned 0 for the velocity at the bottom, and the velocity measured at the higher point along the vertical for the velocity at the surface. Linear and spline interpolations were tested considering that velocity profiles can differ from the logarithmic theoretical shape in natural reaches (e.g. Wiberg and Smith 1991). Results were comparable and only those associated with linear interpolation are described here.

We compared the observed distributions of velocity and depth in Ecuador with fitted distributions (where s and t , noted s_{fit} and t_{fit} , are fitted using maximum likelihood criteria), predicted distributions (where s and t , noted s_{pred} and t_{pred} , are predicted from characteristics of reaches using the unmodified European regressions, Table 2) and improved predictions (where s and t , noted s_{impr} and t_{impr} , are obtained by new regressions fitted in Ecuador, Table 2). For improved predictions (models 4 and 6 in Table 2), the candidate explanatory variables were those already used for velocity in Europe (model 3), to which we added the reach bottom slope (i) and the Reynolds number (Re , see Notations) as suggested by Stewardson and McMahon (2002) and Schweizer et al. (2007). Note that our improved depth model did not use to knowledge of t_0 at one calibration discharge rate, thereby simplifying the European model.

We quantified how fits, predictions and improved predictions explained the observed frequencies of three classes of velocity and depth (low, $u/U < 1/2$, $h/H < 1/2$; intermediate, $1/2 < u/U < 2$, $1/2 < h/H < 2$; and high values, $u/U > 2$, $h/H > 2$).

Results

The unexplained variance associated with the fits (UV , calculated as the ratio between the residual variance and the variance of observed frequencies) was $< 18\%$ for all depth and velocity classes, and the average bias was $< 3\%$ in absolute value (see Fig. 2). Therefore, UV of fits were comparable with their equivalents in Europe ($< 19\%$ in the original publications), i.e. the parametric functions defined in Europe were suitable in Ecuador. Consequently, we did not try to adapt the European parametric functions and focused on the predictability of the mixing parameters.

The UV associated with the predicted frequencies of velocity classes was 30-61% across models 1-3 (see examples for model 2 in Fig. 2), and the bias was $< 3\%$. Therefore the three unmodified European model predicted some variation of observed frequencies in Ecuador, though UV in Ecuador was sometimes higher than UV obtained in Europe (30-43% in Lamouroux et al. 1995). Accordingly, s values in Ecuador were predicted by the three European models nearly as well (r^2 between 0.66 and 0.69, $P < 0.001$, Table 2) as in Europe (r^2 between 0.61 and 0.78 in Lamouroux et al. 1995). For depth distributions, the UV

associated with predictions was satisfactory (20-36%, Fig. 2), slightly higher than UV obtained in Europe (5-35% in Lamouroux 1998). Accordingly, t values in Ecuador were very well predicted by the European models ($r^2 = 0.85$, $P < 0.001$, Table 2).

The UV associated with our improved models of velocity distribution had lower values than those obtained with the European regressions (between 26 and 41%, see examples for model 2 in Fig. 2). The prediction of s was also improved ($r^2 = 0.79$, Table 2). Concerning depth, our improved model had comparable UV (19-31%) as the European predictions, and predicted t comparably ($r^2 = 0.82$, Table 2). However, our improved depth model demonstrated the possibility to predict depth distribution without calibration of t at one discharge rate.

Discussion

Two of our results further demonstrate the generality of statistical hydraulic models, in tropical Andean streams and likely in other geographic regions (e.g. Stewardson and MacMahon 2002). First, the European statistical models performed nearly as well in Ecuador as in Europe, with a low bias and slightly higher residual variance. Second, the European velocity model involving only Fr performed well in Europe and in Ecuador, supporting that this variable is an important predictor of hydraulic distributions within reaches. This result is consistent with previous studies made at scale of reaches (Schweizer et al. 2007) or geomorphic units (Rosenfeld et al. 2011). High Fr values generate more homogeneous velocity distributions, due to the homogenisation of riffle-pool patterns (Jowett 1993). The relative roughness, identified as a useful predictor in Europe, was not included in our improved models in Ecuador, likely due to the reduced range of particle size in Ecuador (Table 1). Indeed, the effect of relative particle size on hydraulic distributions has been observed in other studies (Schweizer et al. 2007) and D/H influences the shape of velocity profiles (e.g. Hoover and Ackerman 2004; Rhoads et al. 2003).

Our improved velocity model slightly increased the variance explained by the European model, and our improved depth model showed the possibility to predict depth distribution without calibration at one discharge rate. These results indicate the potential of refining the statistical approach in particular geographic contexts. Further improvement of the models could be obtained by including variables describing bank composition (Rhoads et al.

2003), bank stability (Millar and Quick 1993), the relative submergence of bedforms (Wilcox and Wohl 2007) or the variability of bed elevation (Aberle and Smart 2003). Investigating such effects would benefit from additional data collection in contrasting geomorphologic contexts (e.g. streams with very large relative roughness, steep slopes, tropical regimes).

Acknowledgment

This study was supported by Empresa Publica Metropolitana de Agua Potable y Saneamiento (EPMAPS) of Quito. We thank all the participants who contributed to collect data for the AQUANDES project. We thank Ton Snelder for linguistic advice.

Notation

The following symbols are used in the paper:

Functions and parameters

- f_u = distribution of relative velocity u/U
- f_h = distribution of relative depth h/H
- s = mixing parameter for velocity distributions
- t = mixing parameter for depth distributions

Reach characteristics

- Q = discharge rate ($\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$)
- U = reach averaged velocity ($\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$)
- H = reach averaged depth (m)
- D = reach averaged particle size (m)
- W = reach averaged wetted width (m)
- σ_w = standard deviation of wetted width among cross-section (m)
- Fr = Froude number defined as $U/\sqrt{g \cdot H}$
- Re = Reynolds number $(U \cdot H)/\nu$. Multiplied by 10^{-6} throughout this paper
- i = reach slope (%)

Local hydraulic variables

- u = point velocity (time-averaged but not depth-averaged) ($\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$)
- h = water depth (m)
- d = bed particle size (m)
- w = cross-section wetted width (m)

Constants

- g = gravitational acceleration ($\text{m} \cdot \text{s}^{-2}$)
- ν = water kinematic viscosity, considered as equal to 10^{-6} ($\text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$)

References

- Aberle, J., and Smart, G. M. (2003). "The influence of roughness structure on flow resistance on steep slopes." *J. Hydraul. Res.*, 41(3), 259-269.
- Boulton, A.J., Boyero, L., Covich, A.P., Dobson, M., Lake, S., and Pearson, R. (2008). "Are tropical streams ecologically different from temperate streams?" *Tropical Stream Ecology*, Academic press. Elsevier Inc., San Diego, pp. 257-284.
- Buytaert, W., Cuesta-Camacho, F., and Tobon, C. (2011). "Potential impacts of climate change on the environmental services of humid tropical alpine regions." *Global Ecol. Biogeogr.*, 20(1), 19-33.
- Chiu, C.L., and Tung, N.C. (2002). "Maximum velocity and regularities in open-channel flow." *J. Hydraul. Eng.*, 128(4), 390-398.
- Hoover, T.M., and Ackerman, J.D. (2004). "Near-bed hydrodynamic measurements above boulders in shallow torrential streams: Implications for stream biota." *J. Environ. Eng. Sci.*, 3(5), 365-378.
- Jacobsen, D. (2009). "Classical alpine stream types on the equator: are they different?" *Int. Assoc. Theor. Appl. Limnol. Proc.*, 30(8), 1245-1250.
- Jowett I., G. (1993). "A Method for Objectively Identifying Pool, Run, and Riffle Habitats from Physical Measurements." *N.Z. J. Mar. Freshwat. Res.*, 27(2), 241-248.
- Lamouroux, N. (1998). "Depth probability distributions in stream reaches." *J. Hydraul. Eng.*, 124(2), 224-227.
- Lamouroux, N. (2007). "Hydraulic geometry of stream reaches and ecological implications." *Gravel-bed rivers 6: From process understanding to river restoration*, Elsevier Inc., Amsterdam, pp. 661-675.
- Lamouroux, N., Souchon, Y., and Herouin, E. (1995). "Predicting velocity frequency-distributions in stream reaches." *Wat. Resour. Res.*, 31(9), 2367-2375.
- Legleiter, C.J., Kyriakidis, P.C., McDonald, R.R., and Nelson, J.M. (2011). "Effects of uncertain topographic input data on two-dimensional flow modelling in a gravel-bed river." *Wat. Resour. Res.*, 47(3), W03518. doi:10.1029/2010WR009618.
- Mérigoux, S., Lamouroux, N., Olivier, J.M., and Dolédec, S. (2009). "Invertebrate hydraulic preferences and predicted impacts of changes in discharge in a large river." *Freshw. Biol.*, 54(6), 1343-1356.
- Millar, R.G., and Quick, M.C. (1993). "Effect of bank stability on geometry of gravel rivers." *J. Hydraul. Eng.*, 119(12), 1343-1363.

- Rhoads, B.L., Schwartz, J.S., and Porter, S. (2003). "Stream geomorphology, bank vegetation, and three-dimensional habitat hydraulics for fish in Midwestern agricultural streams." *Wat. Resour. Res.*, 39(8), 2.1-13.
- Rosenfeld, J.S., Campbell, K., Leung, E.S., Bernhardt, J., and Post, J. (2011). "Habitat effects on depth and velocity frequency distributions: Implications for modeling hydraulic variation and fish habitat suitability in streams." *Geomorpholog.*, 130(3-4), 127-135.
- Saraeva, K., and Hardy, T.B. (2009). "Prediction of fisheries physical habitat values based on hydraulic geometry and frequency distributions of depth and velocity." *J. River Basin Manag.*, 7(1), 31-41.
- Schweizer, S., Borsuk, M.E., Jowett, I., and Reichert, P. (2007). "Predicting joint frequency distributions of depth and velocity for instream habitat assessment." *River Res. Appl.*, 23(3), 287-302.
- Stewardson, M.J., and McMahon, T.A. (2002). "A stochastic model of hydraulic variations within stream channels." *Wat. Resour. Res.*, 38(1), 8.1-14.
- Wiberg, P.L., and Smith, J.D. (1991). "Velocity distribution and bed roughness in high gradient streams." *Wat. Resour. Res.*, 27(5), 825-838.
- Wilcox, A.C., and Wohl, E.E. (2007). "Field measurements of three-dimensional hydraulics in a step-pool channel." *Geomorpholog.*, 83(3-4), 215-231.

Table 1. Minimum, mean and maximum values of reach-averaged characteristics for the Ecuador and European data sets considered. Data from Europe were extracted from Lamouroux et al. (1995, velocity model) and Lamouroux (1998, depth model). When the comparison was possible (*) indicates a different mean value in Europe (velocity data set) compared to Ecuador (Wilcoxon rank sum test, $P < 0.05$).

Reach characteristic	Ecuadorian data			European velocity model			European depth model	
	minimum	mean	maximum	minimum	mean	maximum	minimum	maximum
Catchment area (km ²)	6.5	35.4	104.3					
Sinuosity (-)	1.0	1.7	2.8					
Q (m ³ .s ⁻¹)	0.060	0.450 *	1.851	0.060	2.513	20.160	0.003	1110.000
W (m)	1.4	3.6 *	11.5	5.1	17.2	109.4	1.0	293.0
U (m.s ⁻¹)	0.14	0.41 *	0.78	0.03	0.29	0.62		
H (m)	0.17	0.27 *	0.36	0.19	0.37	0.94	0.11	3.80
D (m)	0.022	0.099 *	0.159	0.020	0.192	0.520		
i (%)	1.2	2.2	3.0			4.0		
Fr (-)	0.09	0.25 *	0.44	0.01	0.12	0.41		
D/H (-)	0.08	0.40	0.75	0.04	0.57	1.58		

Table 2. European predictions and improved models for velocity and depth distribution in stream reaches (mixing parameters s and t of Eqs. (1) and (2)). Models 1-3 are the European velocity models of Lamouroux et al. (1995). Model 4 allows additional explanatory variables, selected using a stepwise procedure based on Akaike Information Criterion, and shown in the order they entered the regression. Model 5 is the European depth model of Lamouroux (1998). Model 6 excludes t_0 and H_0 from explanatory variables but allows additional explanatory variables, shown in the order they entered the regression. See Notations for variable definitions. The coefficient of determination r^2 corresponds to the regression between best fits in Ecuador and predicted or improved values. $N = 25$ for all models except model 5 ($N = 11$), which predicts t at one discharge from the knowledge of t_0 at a lower discharge. All P-values associated with regressions were < 0.001 . Standard errors of coefficients are provided in parentheses.

Model	Equation	r^2
velocity		
1	$s_{pred} = -0.15 - 0.252(\pm 0.068) \cdot \ln(Fr)$	0.69
2	$s_{pred} = -0.275 - 0.237(\pm 0.057) \cdot \ln(Fr) + 0.274(\pm 0.131) \cdot (D/H)$	0.66
3	$s_{pred} = -0.346 - 0.224(\pm 0.055) \cdot \ln(Fr) + 0.273(\pm 0.124) \cdot (D/H) + 0.411(\pm 0.361) \cdot (\sigma_w/W)$	0.69
4	$s_{pred} = -0.426 - 0.253(\pm 0.044) \cdot \ln(Fr) - 0.072(\pm 0.029) \cdot i + 0.437(\pm 0.261) \cdot (\sigma_w/W)$	0.79
depth		
5	$t_{pred} = t_0 - 0.7 \cdot \ln(H/H_0)$	0.85
6	$t_{pred} = -0.233 - 0.593(\pm 0.366) \cdot Re - 0.184 \cdot (\pm 0.087) \cdot \ln Fr + 1.495(\pm 0.394) \cdot (\sigma_w/W)$	0.82

Figure 1. Examples of observed (grey bars), fitted (large solid line) and predicted (fine solid line, models 2 and 5 in Table 2) frequency distributions of u/U at two discharges in one reach (a and b) and h/H in another reach (c). Improved distributions were very close to predicted ones and are not shown for readability. All distributions are shown as frequency distributions of 20 regular classes of relative velocity and depth ranging between $u/U = h/H = 0$ and $u/U = h/H = 5$. Frequencies of velocities and depth falling outside this range were assigned to the relevant extreme class.

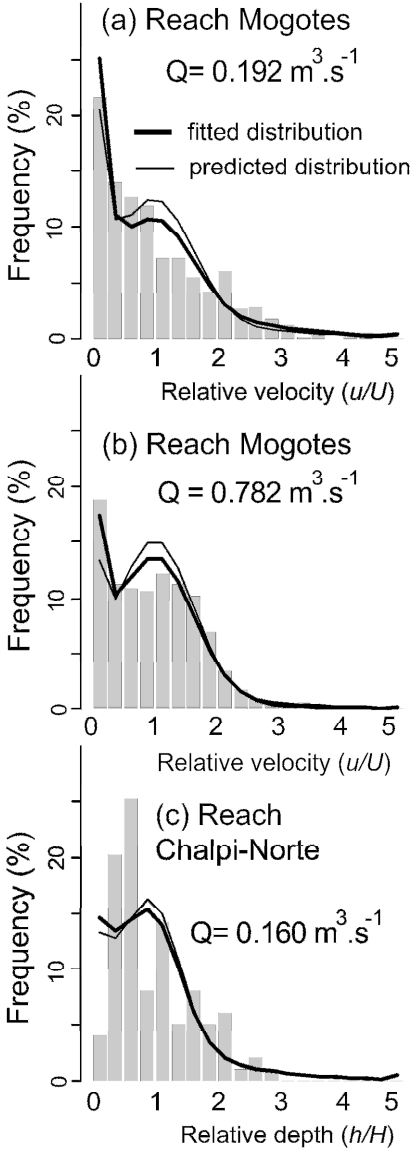
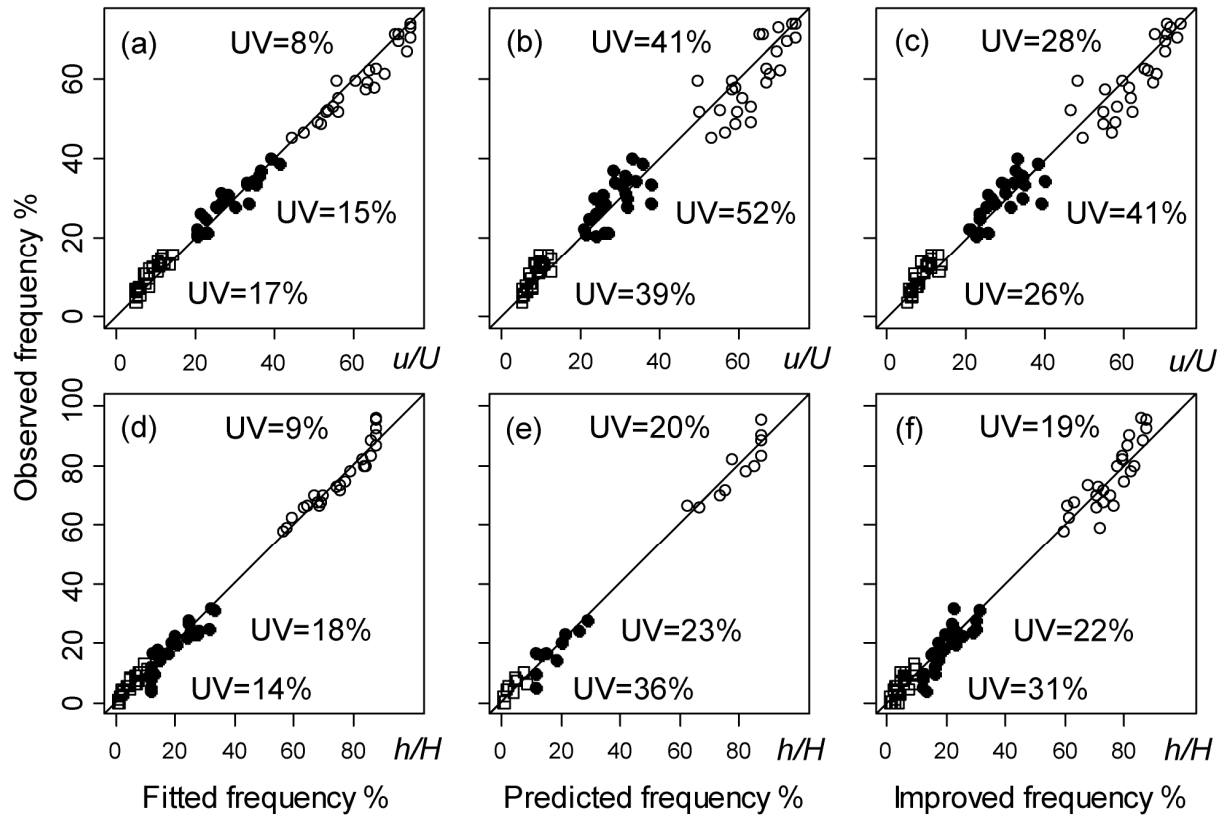


Figure 2. Observed frequencies of three velocity classes as a function of fitted frequencies (a), predicted ones (b, model 2 in Table 2), and improved predictions (c, model 4 in Table 2). Similar graphs for depth models (d: fitted frequencies; e: predicted ones, model 5; f: improved ones, model 6). The three classes of velocity and depth frequencies correspond to (●) low values, (○) intermediate values and (□) high values. UV is the unexplained variance.



A3. Statistical hydraulic models for steep tropical and alpine streams.

Girard V.^{1,2}, Lamouroux N.¹, Mons R¹.

Article soumis à *Water Resources Research*

ABSTRACT

[1] Statistical hydraulic models predict frequency distributions of point hydraulic variables in a stream reach based on its average characteristics (*e.g.* discharge, depth, width and average particle size). The models initially developed in Europe have not been tested for very steep rivers (> 4%) with coarse grain size. We recorded water velocities and depths in 44 reaches of steep rivers in tropical islands and the Alps during 69 suveys. We fitted the observed distributions of velocities and depths using a mixture of two distributions, one with low variance and the other with a high variance. Secondly, we predicted the mixing parameter on the basis of the reach-averaged characteristics. We compared the observed and predicted distributions for five classes of velocities, including a class of negative velocities, and four classes of water depths. The estimations and predictions of class frequencies have a bias of < 5%. Our statistical model of velocity distribution predicts the frequencies of velocity class quite well: the explained variance is between 33-72% for four classes of velocity and is null for a class of intermediate velocity. On the contrary, the statistical model of depth distributions was less efficient: the explained variance is between 25-38% for three classes of depth and null for large depths. The average Froude number, the total height of drops relative to the reach length and the average slope are the main explanatory variables of velocity and depth distributions.

Key words: velocity distribution; depth distribution; tropical insular streams; mountain streams

¹IRSTEA Lyon, UR MALY, 5 rue de la Doua CS70077 69626 VILLEURBANNE Cedex, France

²ASCONIT Consultants, Espace Scientifique Tony Garnier, 6-8 Espace Henry Vallée, 69 366 LYON Cedex 07

1. Introduction

[2] The variability of point hydraulic parameters (e.g., velocity, depth, shear stress) in a stream reach influences chemical, biological and physical processes [e.g., *Nikora, 2009; Smith et al., 2011*]. Modelling the variability of hydraulic parameters is therefore essential for predicting the characteristics of flows [*Chiu and Tung, 2002*] and their ecological consequences [*Poff and Allan, 1995*]. Different methods are available for describing and predicting the frequency distributions of point hydraulic variables at the reach scale and how they vary as a function of discharge. Deterministic numerical models are the tools most frequently used to predict and map local hydraulic patterns within reaches. They solve the equations of conservation of mass and momentum and are calibrated using topographic and hydraulic field surveys. Although constantly improved, numerical models are still difficult to use under complex flow conditions (e.g., torrential flows, high relative roughness; *Rickenmann and Recking [2011]*) where much of the energy is lost in falls and hydraulic jumps [*Wilcox et al., 2011*]. They are also sensitive to the quality of topographic and hydraulic input data [*Legleiter et al., 2011*]. The sophistication of these models, from one- to two- or three-dimensional models, has increased their potential for describing complex small-scale patterns but has also increased their complexity and the field investment required [*Cooper and Trait, 2010*].

[3] Statistical hydraulic models have been proposed as an alternative to deterministic approaches. Statistical modelling is based on the observation of frequency distributions of point hydraulic variables such as velocity (e.g., time-averaged but not depth-averaged along a vertical profile), water depth and bed shear stress [*Lamouroux et al., 1992; Lamouroux et al., 1995; Lamouroux, 1998*]. Frequency distributions of hydraulic variables within cross sections or within reaches have comparable shapes in many natural rivers and vary with increasing discharge rate in a predictable manner [*Stewardson and McMahon, 2002*]. Therefore these frequency distributions can be modelled by parametric probability functions [*Dingman, 1989; Lamouroux et al., 1995*].

[4] Several papers (Table 1) have demonstrated that the parameters describing the frequency distribution of hydraulic variables in reaches across a wide range of rivers in the world can sometimes be predicted on the basis of reach-averaged characteristics (e.g., discharge, mean depth, mean width, mean particle size) [*Dingman, 1989, Lamouroux et al., 1995; Lamouroux,*

1998; *Schweizer et al.*, 2007; *Saraeva and Hardy*, 2009; *Rosenfeld et al.*, 2011]. Consequently, knowledge of mean depth-discharge and width-discharge relationships in reaches (i.e. at-a-reach hydraulic geometry relationships; [*Stewardson*, 2005; *Lamouroux*, 2007]) can be used to predict the distributions of point hydraulic variables at various discharge rates using statistical hydraulic models. Compared to deterministic models, statistical hydraulic models are not spatially explicit and rely on a number of assumptions, such as the absence of morphological impacts on the river channel. However, statistical models enable simple predictions of point hydraulic variables and their changes with discharge, as their input data (e.g., at-a-reach hydraulic geometry relationships) can be estimated easily from measurements made at a few discharge rates in the reach [*Stewardson*, 2005]. Applying the models does not require the complete topography of the reach or detailed velocity measurements. Therefore statistical models are attractive for cost-effective large scale hydraulic descriptions [*Petts*, 2009; *Conallin et al.*, 2010].

[5] The generality of statistical hydraulic models has been tested in different hydrogeomorphological contexts. For example, *Rosenfeld et al.* [2011] showed that the bivariate velocity and depth distribution models of *Schweizer et al.* [2007] calibrated in rivers in New Zealand, provided a sufficiently good approximation for rivers in Canada. Likewise, the univariate models of *Lamouroux et al.* [1995] and *Lamouroux* [1998], developed in Europe, have been tested in the rivers of the Nooksack basin in the State of Washington [*Saraeva and Hardy*, 2009] and in the Andean rivers in Ecuador [*Girard et al.*, *in press*], demonstrating relatively good fitting to the observed distributions. Nonetheless, the latter two works showed that regional improvement of models is possible. More generally, the comparison of all statistical models is complicated by the fact that bivariate models consider the statistical distribution of depth-averaged velocities while others consider the distributions of point velocities (Table 1). Overall, the transferability of statistical hydraulic models across different river types requires better understanding.

[6] Statistical hydraulic models have been developed in rivers with a slope $< 4\%$ and with a substrate particle size generally < 64 cm (Table 1). Developing a similar approach is needed for steep streams with coarse grain size where deterministic approaches cannot be applied. Resistance to flow takes specific forms in steep rivers [*Wohl and Meritt*, 2008] and likely affects the distribution of point hydraulic variables. According to the *flow resistance partitioning* concept, resistance to flow can be split into three main sources: grain resistance,

form resistance and spill resistance [e.g., *Wilcox et al.*, 2006; *David et al.*, 2011]. Grain resistance is linked to viscous forces and the drag around the particles. Form resistance is due to the irregularities of the bed while spill resistance is linked to the accelerations and decelerations of the flow in particular in the presence of small steps [e.g., *Wilcox et al.*, 2011]. In rivers with moderate slopes and small grain size, grain resistance dominates and can be simply represented by the average diameter of the particles relative to water depth [e.g., *Lamouroux et al.*, 1995; *Schweizer et al.*, 2007]. However, in rivers with steep slopes and large grain sizes, the large particles act as forms or shapes, and the resistance of forms and spills dominates [Lee and Ferguson, 2002; Wohl and Meritt, 2008; Zimmermann, 2010]. Although relative grain size has already been taken into account in certain statistical hydraulic models (Table 1), it is possible that the descriptors of other types of resistance are pertinent variables for predicting hydraulic parameters in rivers and coarse grain size.

[7] In this study, we developed the first statistical models of velocity (u) and water depth (h) distributions in rivers with steep slopes with coarse grain size, using measurements of velocities and water depths performed during 69 measurement surveys (reach×date combination) in 44 stream reaches in tropical islands and the French Alps. As in *Lamouroux et al.* [1995] and *Lamouroux* [1998], only univariate distributions were considered and we modelled the velocity distributions (f_u) and water depths distributions (f_h) as a combination of two extreme distributions, one with low variance and the other with high variance. We then predicted the mixing parameter of these distributions as a function of the reach-averaged characteristics, including descriptors of form and spill resistance descriptors.

2. Methods

2.1. Study area

[8] The rivers sampled were located in the French Alps and in four tropical islands: Guadeloupe and Martinique (in the French Caribbean), and Reunion and Mayotte (in the west Indian Ocean). Due to the climatic, geological and pedological conditions in these regions, the rivers generally present steep slopes and large substratum particle sizes. The rainfall regimes of the islands are characterised by substantial temporal variations due to cyclonic and tropical disturbances. Annual rainfall varies between 1.5 and 12 m/yr on average [*Chaperon et al.*, 1983; *Robert*, 2001]. However, the hydrology of alpine rivers is determined by lower rainfalls (between 1.2 and 1.5 m/yr on average, data from Météo-France, 2012,

<http://pluiesextremes.meteo.fr/>) and snow melt from April to September. Nonetheless, violent storms in spring and summer can cause considerable peak discharges.

2.2. Reach characteristics

[9] We sampled 44 reaches from 1 to 4 times each (20 reaches with 2 discharges, 1 reach with 3 discharges and 1 reach with 4 discharges), i.e. a total of 69 surveys (Table 2). The reach length varied from 14 to 69 times the wetted width to include the available diversity of geomorphic sequences (Table 3). The reaches sampled were mainly located at the head of the catchments at an average altitude of 500 m and an average distance from the source of 5.1 km. The surface area of the catchments upstream from the reach varied from 0.1 to 42 km² and the average slope of the catchments varied from 6 and 71%. The mean interannual discharges ranged from 0.047 to 2.770 m³/s (these estimations exclude data from Reunion). The reach water slopes (i) varied from 1 to 24%. Bed substrates were typically composed of large boulders and bedrock, with many boulders protruding above the water. The characteristic diameter of the particles for which 84% of particles had a smaller diameter (D_{84}) varied between 0.276 and 2.560 m. The types of reaches were typically those encountered in mountains: step-pool, step-step and cascades [Montgomery and Buffington, 1997] (Figure 1). The reach morphology was natural or little modified. Large ligneous debris were present occasionally (1 to 4 occurrences in 23% of the surveys). Reaches had low sinuosity and were generally composed of a single channel, though small islands were sometimes observed.

2.3. Sampling methods

[10] In each survey, we measured the discharge rate (q) according to the velocity-area method. The hydraulic variables were sampled on a grid composed of cross sections regularly-spaced along the reach and verticals regularly-spaced along the cross-sections. The fixed spacing between cross-sections and the fixed spacing between the verticals along the cross-sections were defined so that at least 15 cross-sections and an average of seven verticals along these cross-sections were sampled. Once these fixed spacing had been defined, the verticals were sampled along a cross-section until the opposite bank was reached. At the last vertical along a cross-section, the additional width that would have been needed to position an additional vertical was used as the first spacing on the next cross-section. This procedure helped to avoid choosing specific verticals along the sections. Finally, we sampled an average of 148 verticals per survey [minimum 77, maximum 265] situated along 21 cross-sections [15-33] (Table 3).

[11] For each cross-section, we measured the wetted width (w) and, at each sampling vertical with water along the cross section, the total water depth (h), one to three point velocities (u), and the point bed particle size (d). u was measured perpendicular to the cross-section with a microcurrent propeller (FLO MATE 2000) at various depths ($0.2h$, $0.4h$ and $0.8h$ above the bed). When h was < 20 cm, u was measured at $0.4h$ only. Instantaneous velocities were averaged over a 10 s period. We measured negative velocities when they occurred. d was estimated as the size of the bed particle situated exactly at the sampling vertical. The size was estimated as an ordinal value for $d < 25$ cm according to the Wentworth classification modified by [Malavoi and Souchon, 2002], but for larger boulders it was estimated as $2\sqrt{A \times B / \pi}$ (where A is the lateral axis perpendicular to the flow and B the vertical axis of the particle considered). Verticals located along the wetted width but out of the water (e.g., on an emergent block or island) were subjected to particle size measurement only.

[12] Between each transect (T_n and T_{n+1}), in order to describe the types of resistance typical of these steep streams, the total drop height (i.e. total height of torrential passages of over 20 cm in height located along the thalweg) was measured and denoted T_{n+1} . At each T_{n+1} , we measured the slope of the two banks with a clinometer. The width corresponding to the bank considered was chosen as equal to the wetted width to ensure repeatability. Lastly, between each T_{n+1} , we measured the water slope.

2.4. Data processing

[13] For each survey, we calculated the distribution of the relative velocity $f_u(u/U)$, where U is the reach-averaged velocity, deduced from verticals. To do this, we interpolated a vertical velocity profile (estimation of u every cm) at each sampling vertical from one or three available measurements, using linear interpolation. Before the interpolation, we assigned a value of 0 to the velocity at the bottom and the velocity measured at the highest depth for the velocity at the surface. Linear interpolation was used as vertical velocity profiles can differ from the theoretical logarithmic shape in reaches with highly heterogeneous hydraulics [Wiberg and Smith, 1991]. All the point velocity values (i.e. velocities interpolated every cm along all sampling verticals) were averaged to estimate U . In parallel, we calculated the distribution of the relative depth $f_h(h/H)$, where H is the reach-averaged depth.

[14] As was done for the European models, for illustrative purposes and to facilitate the numerical convergence of model fits, all the velocity and depth distributions were discretized and expressed as frequency distributions of 20 regular classes of relative velocity and relative depth ranging from $u/U = h/H = 0$ to $u/U = h/H = 5$. One additional class of velocity was assigned to account for negative values. The frequencies of high velocities and depth values falling outside this range were assigned to the highest class.

2.5. Fitting models to the observed velocity and depth distributions

[15] Following the approach of *Lamouroux et al.* [1995] and *Lamouroux* [1998], we expressed f_u and f_h as a mixture of two extreme distributions, one with high variance and one with low variance. The mixing parameter, s_{mix} for velocity and t_{mix} for depth, quantifies the contribution of the two extreme distributions and varies between 0 and 1 (equations 1-2, Figure 2).

$$f_u(u/U) = s_{mix} \cdot f_u^1(u/U) + (1 - s_{mix}) \cdot f_u^2(u/U) \quad (1)$$

$$f_h(h/H) = t_{mix} \cdot f_h^1(h/H) + (1 - t_{mix}) \cdot f_h^2(h/H) \quad (2)$$

[16] The extreme distributions were obtained empirically from the mean of several distributions observed ($n = 4$ surveys) to obtain a smoothed form. f_u^1 and f_h^1 are the means of the four distributions with the largest variances of u/U or h/H . f_u^2 and f_h^2 are the mean of the four frequency distributions with the smallest variances. However, the surveys in which $U < 0.05$ m/s were excluded from the selection due to the uncertainties on measurements of very low velocities. Afterwards, for each of the surveys, s_{mix} and t_{mix} were estimated according to the maximum likelihood with the *nlnmb()* function of the free software R [*R Development Core Team R*, 2010] and denoted s_{fit} and t_{fit} .

2.6. Prediction of the mixing parameter as a function of the reach-averaged characteristics

[17] The second step consisted in using regressions to fit the mixing parameters (s_{fit} and t_{fit}) to a number of candidate reach-scale explanatory variables. The candidate explanatory variables included the dimensionless variables used in previous statistical hydraulic models (Table 1): the average water slope i , a term of relative roughness D_{84}/H , the reach Froude number $Fr = (U/\sqrt{g \cdot H})$ where g is the gravitational acceleration, the Reynolds number $Re = (U \cdot H)/\nu$ where ν is the kinematic viscosity of the water, considered throughout as equal to 10^{-6} (Re is multiplied by 10^6 throughout the paper and in the equations), and the coefficient of variation

of width σ_w/W among cross-sections. Fr and Re were In-transformed to approach normal distributions. Due to the specificity of our steep reaches, our candidate variables also included parameters describing reach heterogeneity and the different forms of resistance: a sediment sorting statistic ($\delta_D = \log(D_{84}/D_{50})$, *David et al.* [2010]) and the total drop height relative to the reach length (i_{step}). In particular, the latter parameter allows taking into account the irregularity of the bed linked to spill resistance. D_{84} and D_{50} are calculated on the basis of immersed and emerged particles to integrate the variability of the bed at low and high discharges.

[18] We used logistic regressions to fit s_{fit} and t_{fit} as a function of explanatory variables. The resulting predictions are denoted s_{pred} and t_{pred} . Selections of explanatory variables in our models were carried out according to a backward stepwise procedure using the Bayesian Information Criterion (BIC) available with the R software [*R Development Core Team R*, 2010].

2.7. Comparison of models

[19] To evaluate our models, we compared:

- (1) the observed distributions of f_u and f_h ;
- (2) the fitted distributions of f_u and f_h , which correspond to the best fit of equations 1 and 2 that provide s_{fit} and t_{fit} ;
- (3) the predicted distributions of f_u and f_h , which correspond to equations 1 and 2 with the values of the mixing parameters predicted by the reach-averaged characteristics s_{pred} and t_{pred} . Using linear regressions, we quantified how fits and predictions explained the observed frequencies of five velocity classes and four depth classes: negative velocities ($u/U < 0$), low velocities and depths ($0 \leq u/U < 1/2$, $0 \leq h/H < 1/2$), intermediate velocities and depths ($1/2 \leq u/U < 2$, $1/2 \leq h/H < 2$), high velocities and depths ($2 \leq u/U < 4.75$, $2 \leq h/H < 4.75$) and very high velocities and depths ($u/U \geq 4.75$, $h/H \geq 4.75$).

[20] Lastly, we compared our models to comparable models developed in Europe. To this end, we compared the frequencies observed to predicted frequencies using the model of *Lamouroux et al.* [1995] whose predictive variables are Fr and D_m/H (equation 3 p. 5, in *Lamouroux et al.* [1995], where D_m is the mean particle size). The classes of negative and low velocities, then the classes of high and very high velocities are grouped for this comparison as they were not described in the model of *Lamouroux et al.* [1995].

3. Results

3.1. Sampling characteristics

[21] A total of 15,434 point velocity measurements and 8,526 point water depth measurements were performed. The sampling discharges (q) ranged from 0.003 and 1.228 m³/s (from 4 to 252% of the mean inter-annual discharge) and their variation within reach is a factor from 1.1 to 16.7 (median, 1.7) in the reaches sampled at several discharges. The relative roughness is from 0.78 to 31.70, and corresponds to large relative roughness conditions ($D_{84}/H > 0.56$, [Bathurst, 2002]) and shallow flow ($D_{84}/H > 0.25$, [Ferguson, 2007]). Fr varied between 0.01 and 0.38, and Re varied between 0.003×10^6 and 0.165×10^6 . The coefficient of variation of the wetted width varied between 0.19 and 0.77. 24, and the sediment sorting of 11 and 9 reaches was good ($\delta_D < 0.61$), moderate and poor ($\delta_D > 0.86$) respectively (according to the modified classification of *Folk and Ward, in Blott and Pye* [2001]). The very high value 2.47 is due to the strong presence of slabs or flagstone.

[22] We occasionally observed inverse within-reach variations between H and Q for 5/44 reaches and between W and Q for 4/44 reaches, in cases where the discharges sampled were close (ratio between the two discharges ≤ 2). Nonetheless, a negative relation between H and Q was observed for a reach in Guadeloupe in spite of a ratio of 2.6 between the two discharges, as the bed had been heavily modified between our surveys.

3.2. Fitting the distribution models to the distributions observed

[23] The models observed fitted quite well with the observed distributions (Figures 3 and 4). Distributions f_u and f_h generally evolved from a form with considerable variance to one with low variance for an increase in discharge between and within reaches. (Figures 3 and 4).

[24] The frequencies of intermediate velocity classes varied from 21 to 44% (Figure 5a) and indicated more heterogeneous distributions than in Ecuador (from ~ 50 to 80%, *Girard et al., in press*). The frequency of high and very high velocities varied little between reaches. The fit between the frequency of low velocity classes and our model was poor, as the latter estimated a comparable frequency in all the streams (Figure 5a). The average bias associated with the fitted frequencies (the mean residual ε) is $\leq 5\%$ in absolute value (Table 4). The observed

variances explained (*EV*) by the fits varied between 20 and 83%, except for the low velocity class ($EV = 0$ for $0 \leq u < 0.5U$, Figures 5a and 5b, Table 4).

[25] The frequencies of deep and very deep water depths varied little between reaches (Figure 6a). The bias between fitted and observed frequencies was $\leq 5\%$ (Table 4). The *EV* associated with fits varied between 40 and 76%, except for the class of very deep depths ($EV = 0$ for $h > 5H$, Figures 6a and 6b, Table 4).

3.3. Predictions of mixing parameters

[26] The best model for s_{pred} includes as explanatory variable Fr and i_{step} (equation 3, Figure 7a). A simplified model for s_{pred} is also proposed as there is no simple way of predicting the evolution of i_{step} with a change of flow (equation 4). The best model t_{pred} includes Fr and i (equation 5, Figure 7b). The variables are listed in Equations by order of explanatory power and the explained deviance (Dev., equivalent to a pseudo- R^2), is provided.

$$\ln\left[\frac{s_{pred}}{1-s_{pred}}\right] = -4.530[\pm 0.588] - 1.580[\pm 0.186] \cdot \ln(Fr) + 0.159[\pm 0.036] \cdot i_{step} \quad \text{Dev.}=0.74$$

(3)

$$\ln\left[\frac{s_{pred}}{1-s_{pred}}\right] = -3.163[\pm 0.431] - 1.344[\pm 0.180] \cdot \ln(Fr)$$

(4) Dev.=0.63

$$\ln\left[\frac{t_{pred}}{1-t_{pred}}\right] = -2.775[\pm 0.617] - 0.838[\pm 0.185] \cdot \ln(Fr) + 0.087[\pm 0.030] \cdot i \quad \text{Dev.}=0.34$$

(5)

[27] The mixing parameters s_{pred} and t_{pred} from surveys in tropical islands cannot be distinguished (Figure 7a). On the contrary, the s_{pred} values of the Alps are relatively low (Figure 7a) and present the poorest correlation with s_{fit} ($r^2 = 0.48$). The variance of the hydraulic distributions observed in the Alps is therefore low. For the islands considered individually, the correlation between s_{pred} and s_{fit} varies between $r^2 = 0.58$ and $r^2 = 0.82$. Furthermore, s_{fit} and t_{fit} decrease as discharge increases, except for five reaches regarding velocity and eight reaches regarding water depth out of 44 reaches (cf. examples in Figure 7a).

3.4. Comparison of predicted and observed frequencies

[28] For both hydraulic variables and their classes, the average bias associated with the predicted frequencies remained $\leq 5\%$ in absolute value (Table 4). For the velocities, the *EV*

associated with predicted frequencies ranged from 33 and 72%, and was null for the class of low velocities ($0 \leq u < 0.5U$, Figure 5b, Table 4). The *EV* of our predictions are better (*EV* from 60 to 74%) than those of the model of European rivers [Lamouroux *et al.*, 1995] (*EV* from 0 to 21%) for the low and intermediate velocity classes. For the two models, however, the *EV* associated with the high velocity classes are null (Figure 5c et 5d, Table 4). For depth, the *EV* associated with predicted frequencies range between 25 and 38%, and are null for the very high velocity classes ($h > 4.75H$, Figure 6b).

4. Discussion and conclusion

[29] We developed statistical hydraulic models for steep rivers in tropical islands and the French Alps. A common model can predict the parameter of the form of velocity and depth distributions in each island and in the Alps, highlighting the statistical hydraulic properties shared by steep rivers with coarse grain size. The velocity distribution model permits predicting the frequency of negative velocities, which can $> 40\%$ in this type of rivers. Nonetheless, the fitting of our models does not succeed in reflecting every class of velocity and depth. In particular the relative frequencies and depths between 0 and 0.5 and the relative depths > 4.75 are poorly predicted. Improvements could be made by increasing the number of parameters of our models.

[30] The velocity frequencies observed are predicted much better by our models than those of European rivers which provide only a marginal explanation of the variations of frequency of the classes observed in our study. Our model is particularly efficient for predicting the negative and intermediate velocities, with *EV* ranging from 20 to 70%. The mixing parameter of the velocity distributions, s_{mix} , is well-predicted, with a pseudo- R^2 equal to 0.74. The explained deviance is comparable to the r^2 obtained for the univariate models of European rivers [Lamouroux *et al.*, 1995] and the bivariate models of New Zealand [Schweizer *et al.*, 2007] (Table 1). Moreover, poor predictions of the mixing parameters s_{pred} (which present large variances in relation to s_{fit} , Figure 7a) concern two large rivers (10 and 12 m wide) having a single large pool. In both these cases, in spite of the care taken to choose a relatively long reach ($> 14W$), our sample did not include two consecutive step-pool sequences as recommended in [Lamouroux *et al.*, 1995], due to the numerous lateral inputs that obliged us to limit the length of the reach.

[31] Contrary to the results obtained for velocity, the mixing parameter of depth distributions, t_{mix} , was poorly predicted with a pseudo- R^2 equal to 0.34. This can be explained by the strong heterogeneity of the bed caused by large boulders and the presence of steps. The difficulty of predicting the distribution of depths has already been observed for European rivers [Lamouroux, 1998] where a model of the variation of t_{pred} has been proposed instead of a model of t_{pred} directly. On the contrary, t_{mix} is predicted less well than for the Andean rivers of Ecuador [Girard *et al.*, *in press*] where the substrate is less heterogeneous. Nonetheless, the distributions of depths observed within-reach varied less between rivers, and the bias linked to their prediction is $\leq 5\%$.

[32] The main explanatory variables of the distribution of hydraulic variables are Fr , i and i_{step} . Fr is a major predictive variable for the determination of distributions of hydraulic variables. Indeed, Lamouroux *et al.* [1995] and Girard *et al.* [*in press*] mainly predict mixing parameters with Fr . Likewise, Stewardson and McMahon [2002], Schweizer *et al.* [2007] and Rosenfeld *et al.* [2011] showed that the mixing parameters of bivariate distributions are mainly determined by Fr (Table 1). Fr is associated with form resistance in less steep rivers, where it discriminates the different hydromorphological structures [Jowett, 1993]. Fr perhaps partially reflects spill resistance, since it is the variable that discriminates torrential and tranquil flows [Wilcox *et al.*, 2011].

[33] The inclusion of i_{step} in our models shows that spill resistance can affect the distributions of hydraulic variables and that it is necessary to adapt the models to our steep rivers. These limits of transferability of the models of Lamouroux *et al.* [1995] and Lamouroux [1998] have, moreover, already been identified to a lesser extent in other geographical contexts [Sareva and Hardy, 2009; Girard *et al.*, *in press*]. Contrary to what has been observed in Europe, neither relative roughness nor the coefficients of variation of the wetted width are determinants of the distributions of the hydraulic variables of our rivers. Spill resistance is therefore predominant in our rivers. This result agrees with that of Wilcox *et al.* [2011] in which the authors showed that 2/3 of the energy is dissipated in falls in a steep river in the Alps. Nonetheless, the different forms of flow resistance interact in mountain rivers [Zimmermann, 2010; David *et al.*, 2011]. Consequently, future research could focus on other parameters responsible for flow resistance in mountain rivers. For example, the amplitude of step-pool forms [Wohl and Meritt, 2008], the standard error of bed elevation in the longitudinal axis (σ_z), and the relative immersion of the bed H/σ_z have been identified as the

main determinants of flow resistance [Yochum *et al.*, 2012]. In a part of our rivers we performed tests to determine, unsuccessfully, if the description of the average slope of banks or other descriptors of particle size distributions improved our models.

[34] For practical purposes, we have proposed a simplified velocity distribution model depending only on Fr , whose performances are quite close to those of the best model obtained. Indeed, the explanatory variable i_{step} is difficult to measure and predict at different discharges. Although the measurements of the water depths of steps along the thalweg at breaks in the slopes appear sufficient to characterise their average profile [Zimmermann *et al.*, 2008], the thalweg is sometimes difficult to identify in large tropical rivers where the lateral variability of hydromorphological structures can be high [e.g., Pike *et al.*, 2010].

[35] Finally, generalising statistical hydraulic models is very interesting for the large scale management of rivers [Snelder *et al.*, 2011]. Furthermore, the development of geostatistical hydraulic models [Legleiter *et al.*, 2011; Trevisani *et al.*, 2010] would be very interesting in view to coupling them with biological models [Monti and Legendre, 2009]. Although the reaches sampled constitute a homogeneous group of rivers (steep slope, coarse grain size), the surveys performed in Alpine rivers (13/69 surveys relating to 5 reaches) were distinguished by velocity distributions centred on average values. A model specifically adapted to this region would be probably considered in the future.

Appendix 1: Parameters of velocity and depth distributions

Classe limits		Velocity		Depth	
minimum	maximum	f^1	f^2	f^1	f^2
-Inf	-0.001	0.11332566	0.36773704		
-0.001	0.250	0.16709451	0.17182537	0.10786195	0.22154501
0.250	0.500	0.10459187	0.07091254	0.1207441	0.19384668
0.500	0.750	0.09169959	0.04995643	0.14866942	0.11735506
0.750	1.000	0.07627255	0.04298237	0.13869359	0.1100294
1.000	1.250	0.07624728	0.03740937	0.16721162	0.07408346
1.250	1.500	0.07500965	0.03224695	0.11451288	0.07136987
1.500	1.750	0.06648267	0.02531511	0.08924672	0.05485453
1.750	2.000	0.05779262	0.01977801	0.05603628	0.02595264
2.000	2.250	0.05835805	0.01899053	0.0244285	0.02447984
2.250	2.500	0.0369476	0.01150668	0.0220988	0.02120012
2.500	2.750	0.02519225	0.01865512	0.01049615	0.0158407
2.750	3.000	0.02410775	0.01630023	0	0.01834924
3.000	3.250	0.01413729	0.01282244	0	0.01036952
3.250	3.500	0.00330087	0.01222262	0	0.006917
3.500	3.750	0.00685748	0.00673837	0	0.00555088
3.750	4.000	0.00258233	0.00771469	0	0.00343224
4.000	4.250	0	0.00334832	0	0.00136612
4.250	4.500	0	0.00608256	0	0.00336612
4.500	4.750	0	0.00174954	0	0.00611864
4.750	+Inf	0	0.0657057	0	0.01397293

References

- Bathurst, J. C. (2002), At-a-site variation and minimum flow resistance for mountain rivers, *J. Hydrol.*, 269(1-2), 11–26.
- Blott, S. J., and K. Pye (2001), GRADISTAT: A grain size distribution and statistics package for the analysis of unconsolidated sediments, *Earth Surf. Process. Landf.*, 26(11), 1237–1248.
- Chaperon, P., Y. L'Hote, and G. Vuillaume (1983), Les ressources en eau de surface de la Guadeloupe, *Cahiers de l'ORSTOM, Séries Hydrologies*, 20(3-4), 149–178.
- Chiu, C. L., and N. C. Tung (2002), Maximum velocity and regularities in open-channel flow, *J. Hydraul. Eng.*, 128(4), 390–398.
- Conallin, J., E. Boegh, and J. K. Jensen (2010), Instream physical habitat modelling types: An analysis as stream hydromorphological modelling tools for EU water resource managers, *International Journal of River Basin Management*, 8(1), 93–107.
- Cooper, J. R., and S. J. Tait (2010), Spatially representative velocity measurement over water-worked gravel beds, *Water Resour. Res.*, 46, W11559, doi:10.1029/2009WR008465.
- David, G. C. L., E. Wohl, S. E. Yochum, and B. P. Bledsoe (2010), Controls on at-a-station hydraulic geometry in steep headwater streams, Colorado, USA, *Earth Surf. Process. Landf.*, 35(15), 1820–1837.
- David, G. C. L., E. Wohl, S. E. Yochum, and B. P. Bledsoe (2011), Comparative analysis of bed resistance partitioning in high-gradient streams, *Water Resour. Res.*, 47, W07507, doi:10.1029/2010WR009540.
- Dingman, S. L. (1989), Probability distribution of velocity in natural channel cross sections, *Water Resour. Res.*, 25(3), 509–518.
- Ferguson, R. (2007), Flow resistance equations for gravel- and boulder-bed streams, *Water Resour. Res.*, 43(5), W05427, doi:10.1029/2006WR005422.
- Jowett, I. G. (1993), A Method for Objectively Identifying Pool, Run, and Riffle Habitats from Physical Measurements, *New Zea. J. Mar. Fresh.*, 27(2), 241–248.
- Lamouroux, N. (1998), Depth probability distributions in stream reaches, *J. Hydraul. Eng.*, 124(2), 224–227.
- Lamouroux, N. (2007), Hydraulic geometry of stream reaches and ecological implications, in *Developments in Earth Surface Processes Gravel Bed Rivers VI*, edited by H. Habersack, H. Piégay and M. Rinaldi, pp. 661–675, Elsevier.

- Lamouroux, N., Y. Souchon, and E. Herouin (1995), Predicting velocity frequency-distributions in stream reaches, *Water Resour. Res.*, 31(9), 2367–2375.
- Lamouroux, N., B. Statzner, U. Fuchs, F. Kohmann, and U. Schmedtje (1992), An unconventional approach to modeling spatial and temporal variability of local shear-stress in stream segments, *Water Resour. Res.*, 28(12), 3251–3258.
- Lee, A. J., and R. I. Ferguson (2002), Velocity and flow resistance in step-pool streams, *Geomorphology*, 46(1-2), 59–71.
- Legleiter, C. J., T. L. Phelps, and E. E. Wohl (2007), Geostatistical analysis of the effects of stage and roughness on reach-scale spatial patterns of velocity and turbulence intensity, *Geomorphology*, 83(3-4), 322–345.
- Legleiter, C. J., P. C. Kyriakidis, R. R. McDonald, and J. M. Nelson (2011), Effects of uncertain topographic input data on two-dimensional flow modelling in a gravel-bed river, *Water Resour. Res.*, 47, W03518, doi:10.1029/2010WR009618.
- Malavoi, J. R., and Y. Souchon (2002), Standardized description of streams and rivers channel geomorphic units: qualitative description key and physical measurements, *Knowl. Managt. Aquatic Ecosyst.*, 365/366, 357–372.
- Montgomery, D. R., and J. M. Buffington (1997), Channel-reach morphology in mountain drainage basins, *Bull. Geol. Soc. Am.*, 109(5), 596–611.
- Monti, D., and P. Legendre (2009), Shifts between biotic and physical driving forces of species organization under natural disturbance regimes, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 66, 1282-1293.
- Nikora, V. I. (2009), Hydrodynamics of aquatic ecosystems: an interface between ecology, biomechanics and environmental fluid mechanics, *River. Res. Appl.*, 26(4), 367–384.
- Petts, G. E. (2009), Instream flow science for sustainable river management, *J. Am. Water Resour. Assoc.*, 45(5), 1071–1086.
- Pike, A. S., F. N. Scatena, and E. E. Wohl (2010), Lithological and fluvial controls on the geomorphology of tropical montane stream channels in Puerto Rico, *Earth Surf. Process. Landf.*, 35(12), 1402–1417.
- Poff, N. L., and J. D. Allan (1995), Functional organization of stream fish assemblages in relation to hydrological variability, *Ecology*, 76(2), 606–627.
- R Development Core Team (2010), R: A language and environment for statistical computing, R Foundation for Statistical Computing: Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.

- Rickenmann, D., and A. Recking (2011), Evaluation of flow resistance in gravel-bed rivers through a large field data set, *Water Resour. Res.*, 47, W07538, doi:10.1029/2010WR009793.
- Robert, R. (2001), Pluviométrie à l'île de la Réunion: des travaux de J. de Defos (1960) à nos jours, *L'information géographique*, 65(1), 53–59.
- Rosenfeld, J. S., K. Campbell, E. S. Leung, J. Bernhardt, and J. Post (2011), Habitat effects on depth and velocity frequency distributions: Implications for modeling hydraulic variation and fish habitat suitability in streams, *Geomorphology*, 130(3-4), 127–135.
- Saraeva, K., and T. B. Hardy (2009), Prediction of fisheries physical habitat values based on hydraulic geometry and frequency distributions of depth and velocity, *Inter. J. River. Basin Manag.*, 7(1), 31–41.
- Schweizer, S., M. E. Borsuk, I. Jowett, and P. Reichert (2007), Predicting joint frequency distributions of depth and velocity for instream habitat assessment, *River. Res. Appl.*, 23(3), 287–302.
- Smith, M. W., N. J. Cox, and L. J. Bracken (2011), Modeling depth distributions of overland flows, *Geomorphology*, 125(3), 402–413.
- Snelder, T., D. Booker, and N. Lamouroux (2011), A method to assess and define environmental flow rules for large jurisdictional regions, *J. Am. Water Resour. Assoc.*, 47(4), 828-840.
- Stewardson, M. J. (2005), Hydraulic geometry of stream reaches, *J. Hydrol.*, 306(1-4), 97–111.
- Stewardson, M. J., and T. A. McMahon (2002), A stochastic model of hydraulic variations within stream channels, *Water Resour. Res.*, 38(1), 81–814.
- Trevisani, S., M. Cavalli, and L. Marchi (2010), Reading the bed morphology of a mountain stream: a geomorphometric study on high-resolution topographic data, *Hydrol. Earth Syst. Sci.*, 14(2), 393–405.
- Wiberg, P. L., and J. D. Smith (1991), Velocity distribution and bed roughness in high gradient streams, *Water Resour. Res.*, 27(5), 825–838.
- Wilcox, A. C., J. M. Nelson, and E. E. Wohl (2006), Flow resistance dynamics in step-pool channels: 2. Partitioning between grain, spill, and woody debris resistance, *Water Resour. Res.*, 42(5), W05419, doi:10.1029/2005WR004278.
- Wilcox, A. C., E. E. Wohl, F. Comiti, and L. Mao (2011), Hydraulics, morphology, and energy dissipation in an alpine step-pool channel, *Water Resour. Res.*, 47, W07514, doi:10.1029/2010WR010192.

- Wohl, E., and D. M. Merritt (2008), Reach-scale channel geometry of mountain streams, *Geomorphology*, 93(3-4), 168–185.
- Yochum, S. E., B. P. Bledsoe, G. C. L. David, and E. Wohl (2012), Velocity prediction in high-gradient channels, *J. Hydrol.*, 424, 84–98.
- Zimmermann, A. (2010), Flow resistance in steep streams: An experimental study, *Water Resour. Res.*, 46, W09536, doi:10.1029/2009WR007913.
- Zimmermann, A. E., M. Church, and M. A. Hassan (2008), Identification of steps and pools from stream longitudinal profile data, *Geomorphology*, 102(3-4), 395–406.

Table 1: Major characteristics of statistical hydraulic models found in the literature.

References	Hydraulic variable	Region	River characteristics			Sampling		Modelling	
			W (m)	i (%)	D (cm)	q (m ³ /s)	Number of reach	Predictors	r^2
<i>Lamouroux and Statzner</i> [1992]	shear stress	Germany	1-30	0.07 - 3.42	D_m : 2 - 6	0.003 - 11	21	Fr	0.77
<i>Lamouroux et al.</i> [1995]	u	France	5 - 110	< 4	D_m : 2 - 52	0.06 - 20.2	37	$Fr, D_{50}/H, \sigma_w/W$	0.61 - 0.78
<i>Lamouroux</i> [1998]	h	France Germany	1 - 290	< 4	D_m : ~ 10 D_m : 2 - 6	0.003 - 1110	30	ΔH	24%(MQR)
<i>Stewardson and McMahan</i> [2002]	(u_d, h)	New-Zealand Australia South Africa Europe	1 - 109	0.062 - 4	NA	0.01 - 100	149	(1) σFr (2) Re	
<i>Schweizer et al.</i> [2007]	(u_d, h)	New-Zealand	2 - 76	0.08 - 2	D_{50} : 1.3 - 63.9	0.1 - 95	92	$Fr, q/MQ, H/D_{50}$	0.54 - 0.62
<i>Sareva and Hardy</i> [2009]	u_d, h	North west USA	2 - 70	NA	NA	0.17 - 6.2	20	(2) H	
<i>Røsenfeld et al.</i> [2011]	(u_d, h)	Canada	< 3.4	~ 1	sand-gravel	0.02 - 0.6	36*	Fr	0.60 - 0.65
<i>Girard et al. in press</i>	u, h	Ecuador	1 - 11	1.2 - 3	D_m : 2 - 16	0.06 - 1.85	25	(1) $Fr, \sigma_w/W, i$ (2) $Fr, \sigma_w/W, Re$	0.66 - 0.79 0.82 - 0.85

Number of reaches sampled; (*) habitat units. All Notations are from Table 3 expect: u_d = depth averaged velocity; σFr = standard error of cross-sectional Fr ; ΔH = change of reach-averaged depth between two surveys; NA = not available. r^2 corresponds to the coefficient of determination of the distribution mixing parameter (cf. text for details). MQR: Mean quadratic residuals.

Table 2: Sampling characteristics for the six data sets considered.

Data set	Number of reaches	Number of surveys
Alps	5	13
Guadeloupe	15	25
Martinique	7	11
Mayotte	4	4
Reunion	13	16

Table 3: Notations and characteristics of reaches and surveys

	Notation	Minimum	Mean	Median	Maximum
Length	L	60	159	120	600
Upstream average catchment slope	I_b	6.2	30.6	29.2	71.4
Catchment area	S_b	0.12	10.37	7.30	42.00
Distance from source	$d_{upstream}$	0.4	5.1	4	17.3
Mean inter-annual discharge ¹⁵	MQ	0.047	0.653	0.421	2.770
Survey discharge	q	0.003	0.345	0.217	1.228
Reach water slope (%)	i	1	10	9.2	24
Number of cross-sections per reach	N_{cs}	15	21	21	33
Number of verticals per reach	N_{vert}	77	148	144	265
Number of point velocities measured per reach	N_{vtot}	115	224	220	353
Mean wetted width at survey discharge (m)	W	1.24	5.89	4.88	19.55
Coefficient of variation of wetted width	σ_w/W	0.19	0.35	0.34	0.77
Reach-averaged depth at survey discharge (m)	H	0.08	0.26	0.24	0.63
Reach-averaged particle size submerged (m)	D_m	0.001	0.146	0.192	0.399
84 th quantile of particle size distribution (submerged and emerged) (m)	D_{84}	0.276	0.957	0.757	2.560
Reach Froude number	Fr	0.01	0.13	0.10	0.38
Reach Reynolds number ($\times 10^6$)	Re	0.003	0.049	0.038	0.165
Relative roughness	D_{84}/H	0.78	4.17	3.13	31.70
Sediment sorting	δ_D	0.31	0.71	0.61	2.47
Cumulative step height over the reach, divided by reach length (%)	i_{step}	0.07	5.34	4.70	19.69

¹⁵ data missing for Reunion

Table 4 : Relationships between observed class frequencies and fits or predictions¹⁶. EV is the observed variance of velocity and depth classes explained. Class limits are the relative to the variable reach-average.

Variable	Models	Variable classes														
		<0			[0-0.5]]0.5-2]]2-4.75]			>4.75		
		ϵ	EV	r^2	ϵ	EV	r^2	ϵ	EV	r^2	ϵ	EV	r^2	ϵ	EV	r^2
velocity	equation 1	0.03	74	0.74	0.05	0	0.00	0.03	83	0.84	0.02	20	0.20	0.01	77	0.78
5 classes	equation 3	0.05	48	0.48	0.05	0	0.01	0.05	60	0.60	0.02	36	0.43	0.01	71	0.74
	equation 4	0.05	33	0.34	0.05	0	0.05	0.05	54	0.54	0.02	40	0.56	0.01	72	0.78
Velocity	equation 3				0.04	72	0.74	0.05	60	0.60	0.02	0	0.02			
	equation 2 from 3 classes Lamouroux et al. [1995]				0.06	21	0.50	0.09	0	0.42	0.04	0	0.01			
depth	equation 2				0.02	76	0.76	0.03	76	0.76	0.02	40	0.42	0.01	0	0.09
4 classes	equation 5				0.04	34	0.35	0.05	38	0.40	0.02	25	0.32	0.01	0	0.03

¹⁶ Average bias (ϵ), Explained variance (EV) and correlation (r^2)

Figure 1: Example of sampled reaches (a, b, c) in the tropical islands and (d) in the Alps.



Figure 2: Principle of the modelling of observed (a) velocity and (b) depth distribution as a mixture of two empirical distributions.

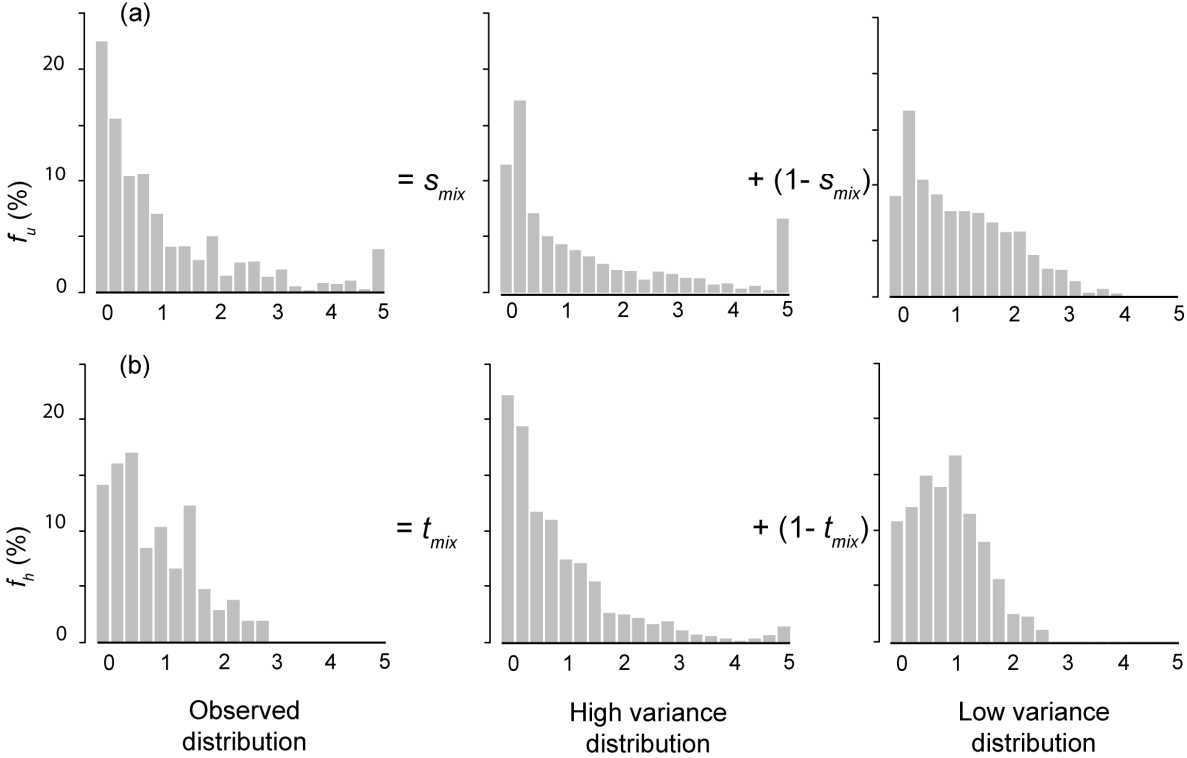


Figure 3: Examples of observed (bars), fitted (line, equation 1) and predicted (dashed line, equation 3) velocity distributions in (a) a reach with a high variance distribution, (b) a reach with a low-variance distribution and (c,d) a reach sampled at two discharge rates. The black bar corresponds to the frequency of negative velocities.

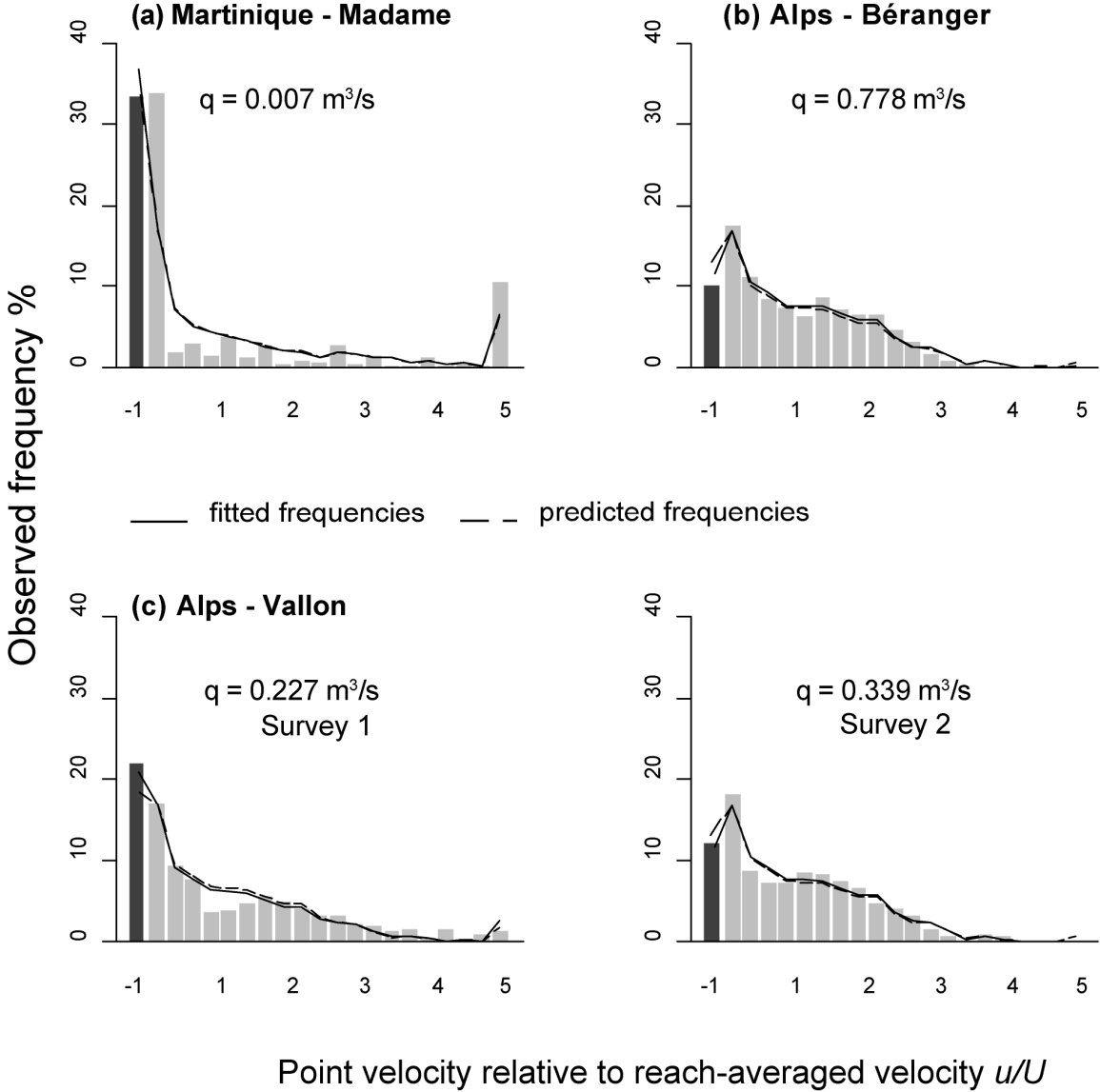


Figure 4: Examples of observed (bars), fitted (line, equation 2) and predicted (dashed line, equation 5) depth distributions in (a) a reach with a high variance distribution, (b) a reach with a low-variance distribution and (c,d) a reach sampled at two discharge rates.

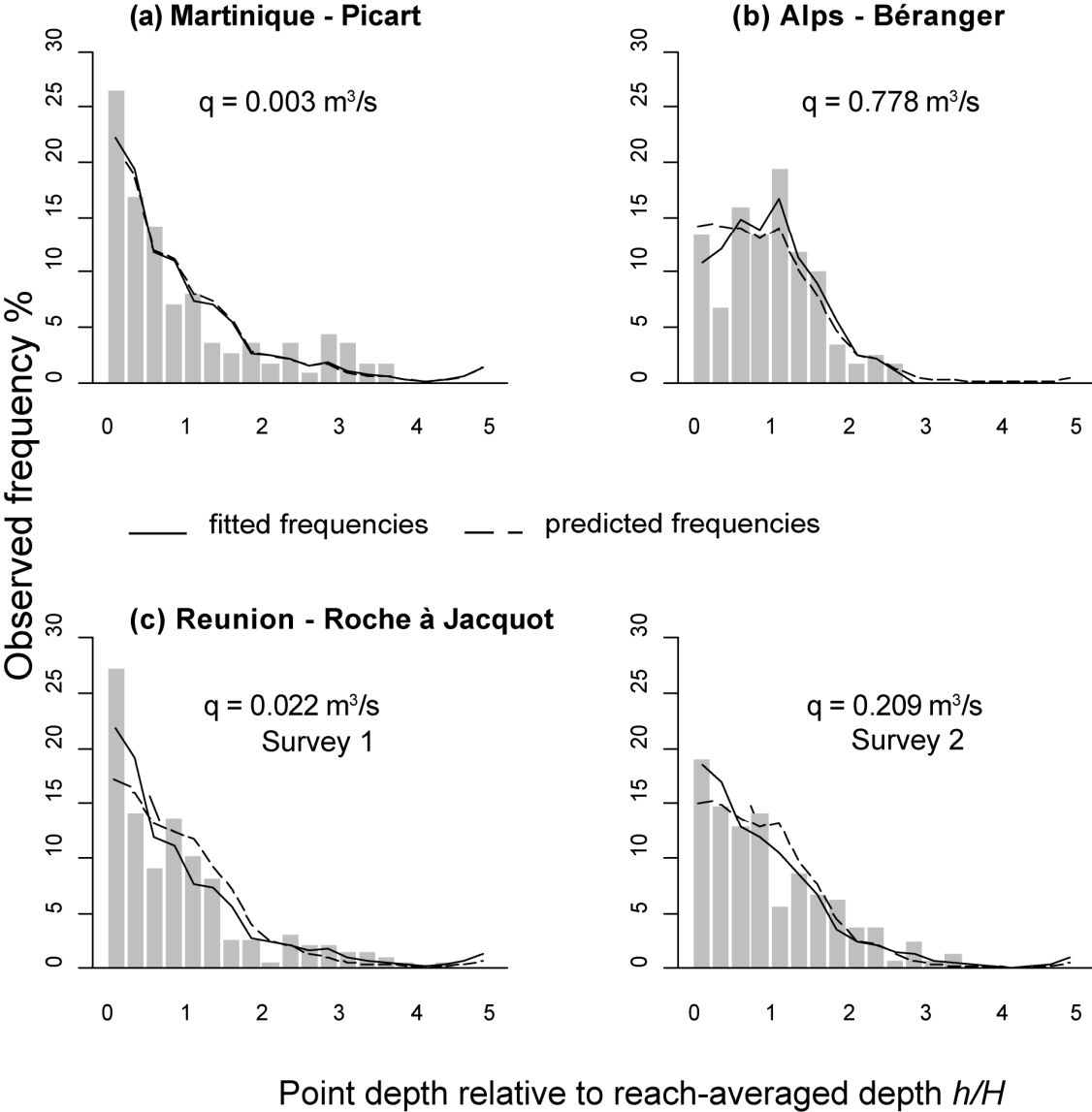


Figure 5: (a) Observed vs. fitted frequencies and (b) observed frequencies vs. frequencies predicted by our models (equation 3) for 5 velocity classes. (c) Observed frequencies vs. frequencies predicted by our models (equation 3) and (d) observed frequencies vs. frequencies predicted by a European model (equation 3, p. 5 in Lamouroux et al., [1995]) for 3 classes of velocities common to the two models. The velocity classes are: (1) negative, (2) low $[0;0.5[$, (3) intermediate $[0.5;2[$, (4) high $[2;4.75[$ and (5) very high (≥ 4.75) . The symbols "12" and "45" correspond to groupings of classes 1 and 2, and 4 and 5.

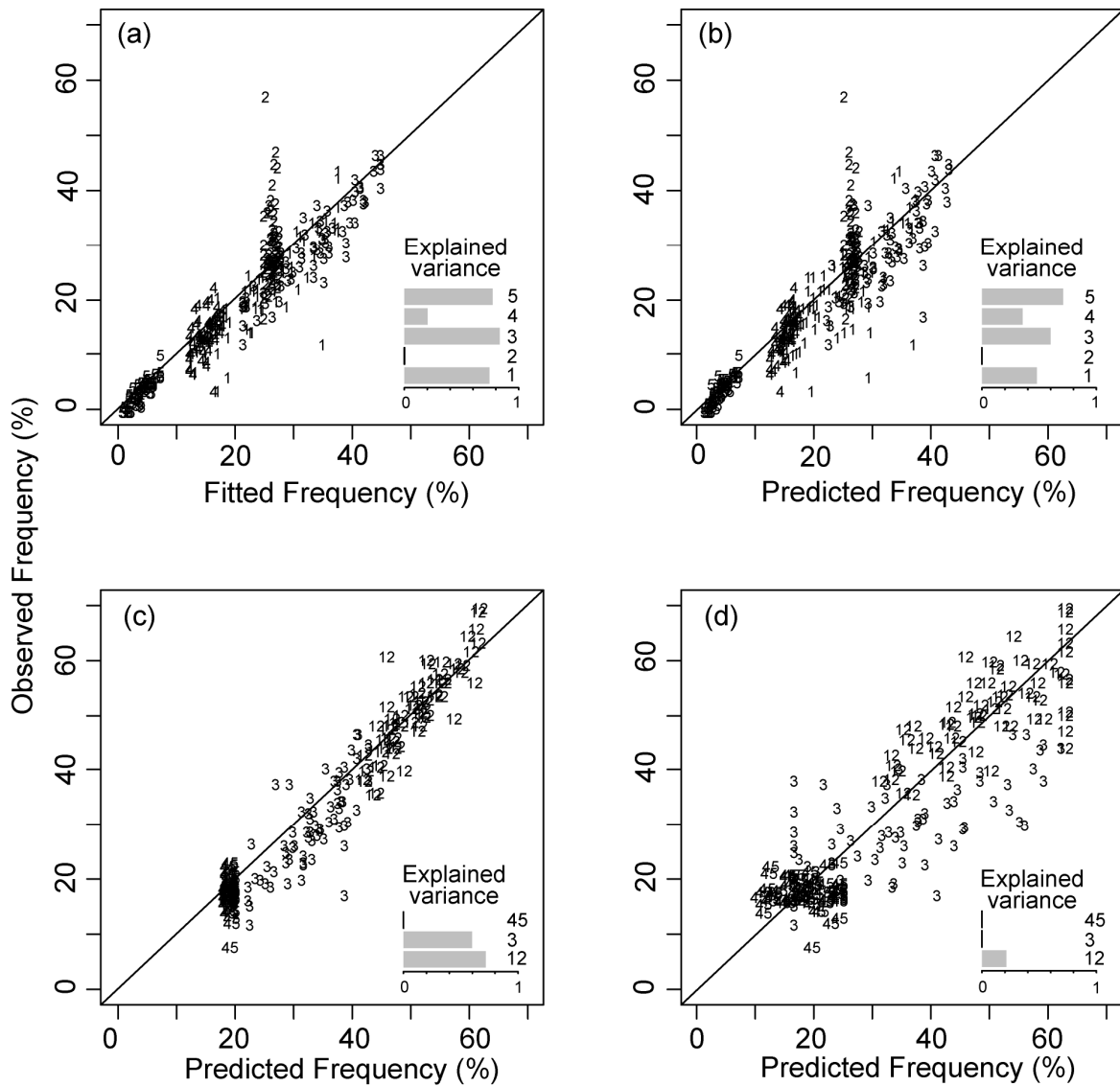


Figure 6: (a) Observed vs. fitted frequencies and (b) observed vs. frequencies predicted by our models (equation 4) for 4 depth classes. The depth classes are: (1) shallow [0;0.5[(1), (2) intermediate [0.5;2[, (3) deep [2;4.75[and (4) very deep (≥ 4.75).

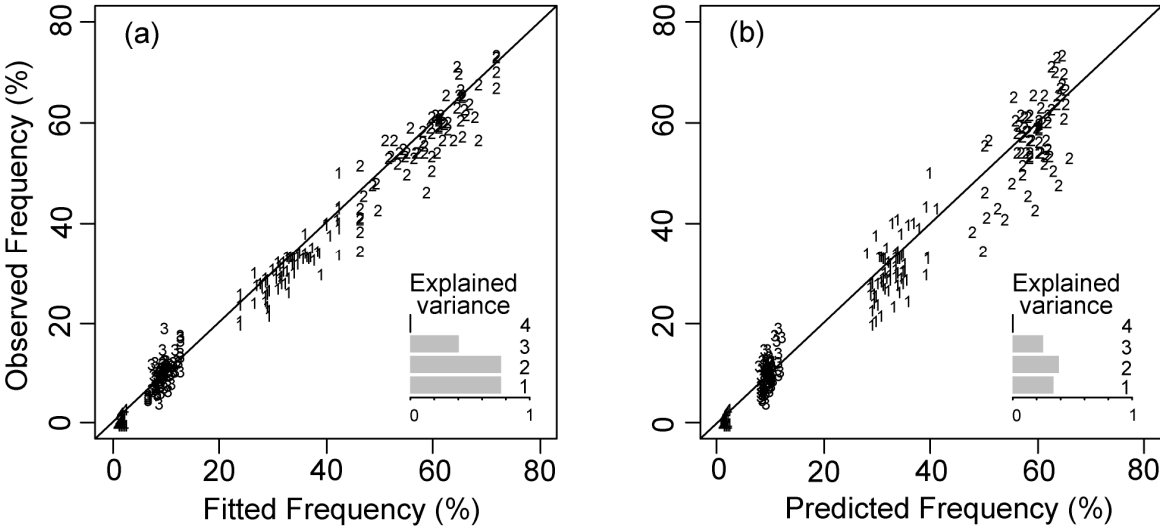
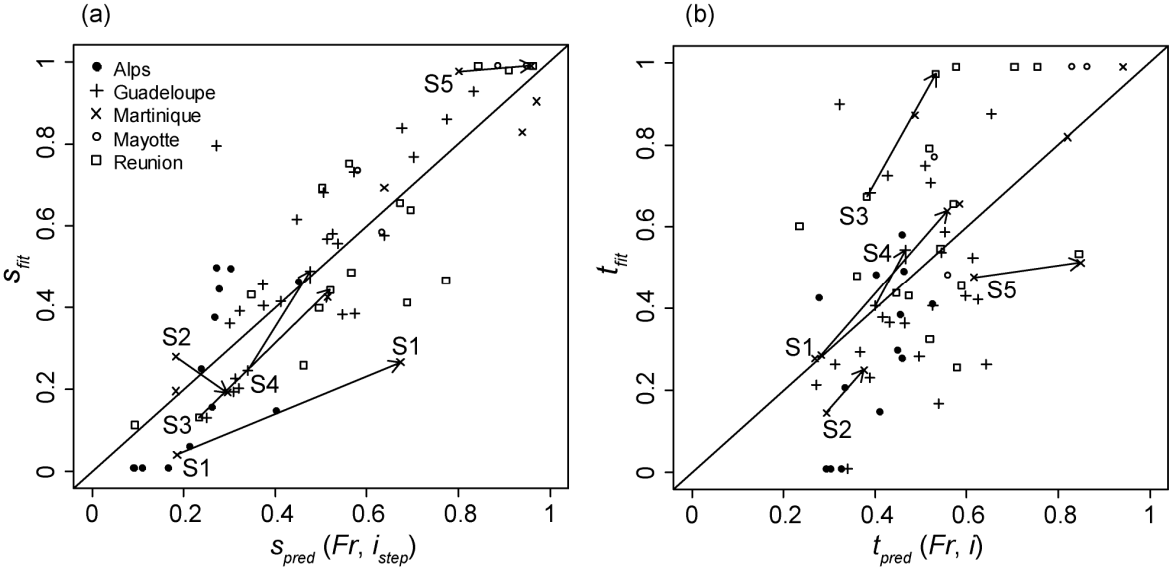


Figure 7: Comparison between (a) s_{fit} and s_{pred} (using equation 3) and (b) t_{fit} and t_{pred} (using equation 5) for 69 surveys from (●) the Alps, (+) Guadeloupe, (×) Martinique, (○) Mayotte and (□) Reunion. The arrows show variations for an decreasing discharge (ratio of discharges > 4) at 5 stations S1 to S5.



A4. Global statistical models of velocity and water depth distributions in stream reaches of several continents.

Short note In preparation with Lamouroux N.

EXTENDED ABSTRACT

We designed global statistical hydraulic models of point velocity (u) and point depth (h) distributions measured in 95 stream reaches situated in Ecuador, continental France and tropical islands (Lamouroux *et al.*, 1995; Girard *et al.*, *accepted*; Girard *et al.*, *submitted*). We evaluated the performance of global models compared with previously published partial models.

We fitted parametric functions to the observed frequency distributions of u/U and h/H (respectively f_u and f_h), where U and H are the reach average of u and h . Each parametric function f_u and f_h is a mixture of two extreme forms, themselves derived from the observed distributions with lowest and highest variance. In a second step, we predicted the distributions from available reach-averaged characteristics (Froude Number Fr , Reynolds Number Re , variation coefficient of wetted width σ_w/W , relative roughness D/H and water slope i ; Figure 1).

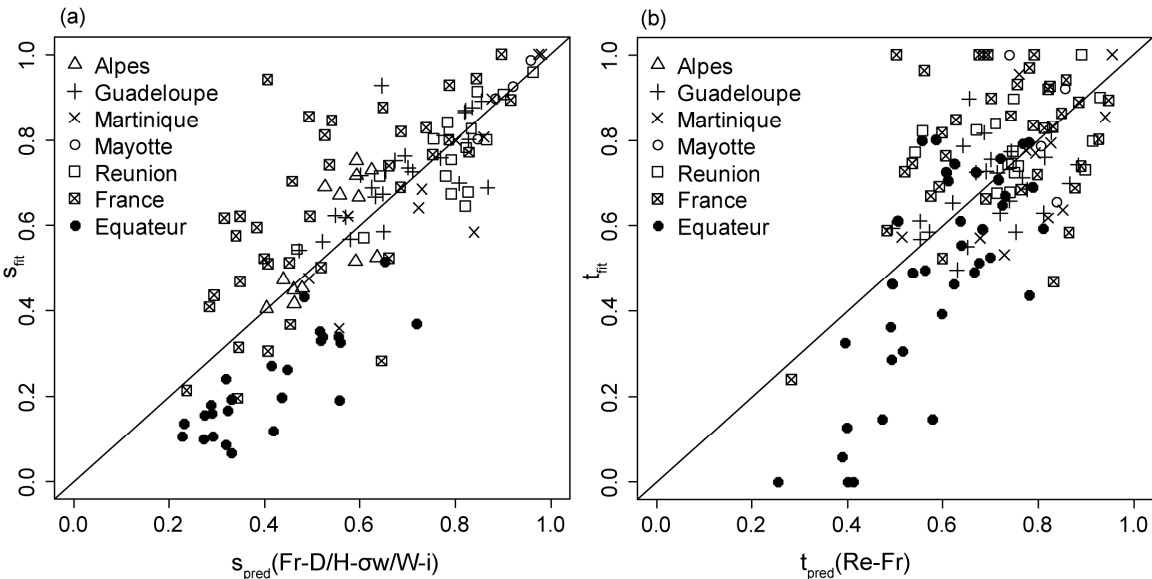


Figure 1: Fitted vs. predicted mixing parameters for (a) velocity distributions and (b) depth distributions

We analysed how the fits and predictions explained the observed frequency of three classes of u/U and h/H . The fits of the global model explained between 69 and 96% of the observed frequency variance, except for the lowest class of velocities (36%). However, global models were less efficient than partial models. Average bias associated with predicted frequencies varied between 4 and 12% for u/U and h/H classes. The predicted frequencies explained between 23 and 60% of the observed variance of velocity classes, and between 27 and 34% of depth classes. In addition, we observed weaker predictions of u and h frequencies in French streams, maybe due to a more subjective choice of measuring points in this data set.

Fr is the main variable determining the distribution of u/U , as observed previously with similar models (e.g. Schweizer *et al.*, 2007). Our predictive models also included σ_w/W and i as predictors, suggesting that channel lateral and longitudinal form influence hydraulic distributions (Stewardson and McMahon, 2002). However, the relative roughness appeared as more important than σ_w/W and i in our model, showing the importance of grain resistance for hydraulic distributions.

Finally, our results point out the limits of global models and quantify the bias and uncertainty associated with their predictions. The global model appears more satisfactory for predicting velocity distributions than depth distributions, and may be used to describe hydraulic habitats of aquatic species over large regions (e.g. Snelder *et al.*, 2011).

Key words: velocity distribution, depth distribution; reach scale; steep streams; mountains streams; tropical region; temperate region.

A4. Modèles statistiques généraux des distributions de vitesses et de hauteur d'eau dans des tronçons de cours d'eau de plusieurs continents

Note préparée en collaboration avec Lamouroux N.

RESUME

Les modèles hydrauliques statistiques permettent de prédire la distribution des vitesses (u) et des hauteurs ponctuelles (h) (mesurées à l'échelle du micro-habitat) dans un tronçon de cours d'eau, à partir des caractéristiques moyennes de ce tronçon. Nous établissons des modèles généraux basés sur un rassemblement de mesures hydrauliques existantes réalisées dans 103 tronçons de rivières de plaine et de montagne des régions tempérées et tropicales (Equateur, France, îles tropicales). Nous comparons les modèles généraux aux modèles partiels établis auparavant. Utilisés pour prédire la fréquence de 3 classes de vitesses et de hauteurs dans les tronçons, les modèles généraux présentent un biais moyen compris entre 4 et 12. Le modèle général de distribution de u explique entre 23 et 60 % des fréquences observées. Le modèle général de distribution de h explique entre 27 et 34 % des fréquences observées. Les modèles général sont moins performants que les modèles partiels, néanmoins ils présentent un grand intérêt dans une perspective d'application à large échelle.

Mots clefs: distribution de vitesses, distribution de hauteur; échelle du tronçon; rivières pentues; rivières de montagnes; région tropicale; région tempérée.

INTRODUCTION

Les modèles hydrauliques statistiques permettent de prédire l'évolution de la distribution des vitesses (u) et des hauteurs ponctuelles (h) (mesurées à l'échelle du micro-habitat) à partir de caractéristiques moyennes à l'échelle du tronçon.

Le test de la pertinence des modèles hydrauliques statistiques existants dans d'autres contextes hydro-morphologiques que ceux où ils ont été développés ont mis en évidence des similitudes des distributions de vitesses et de hauteurs des tronçons de cours d'eau ou de leurs unités morphologiques (Sareava et Hardy, 2009; Rosenfeld *et al.*, 2011; Girard *et al.*, *accepté*). Les distributions univariées de u/U et de h/H , où U et H sont les moyennes de u et h dans le tronçon, évoluent d'une distribution à forte variance vers une distribution à faible variance pour une augmentation de débit (e.g. Lamouroux *et al.*, 1995, 1998; Girard *et al.*, *soumis*). Par ailleurs, les distributions bivariées (vitesse moyenne sur la verticale et hauteur d'eau) évoluent d'une forme caractéristique d'un chenal idéal dont le profil varie longitudinalement (corrélation négative) et d'une forme caractéristique d'un chenal idéal dont le profil varie transversalement (corrélation positive) (Stewardson et McMahon, 2002; Schweizer *et al.*, 2007; Rosenfeld *et al.*, 2011).

Les modèles hydrauliques statistiques ont montré également qu'il est possible de prédire les distributions selon des caractéristiques moyennes à l'échelle du tronçon. Ces variables prédictives sont soit des facteurs de contrôle de la structure des rivières (e.g. pente, débit) soit des réponses à ces facteurs de contrôles (e.g. nombre de Froude, granulométrie, largeur mouillée, hauteur, etc.). A l'exception du nombre de Froude, les variables prédictives sont spécifiques au contexte hydro-climatique (Girard *et al.*, *soumis*). Toutefois, les tests de transférabilité des modèles à d'autres contextes hydro-climatiques ont montré qu'un réajustement des paramètres des modèles présentaient des résultats relativement satisfaisants (Saraeva *et al.*, 2009; Rosenfeld *et al.*, 2011; Girard *et al.*, *accepté*). Par conséquent, l'établissement de modèles généraux devrait permettre une application à large échelle particulièrement intéressante dans la gestion quantitative des rivières (Snelder *et al.*, 2011).

Dans cette étude, nous proposons d'établir des modèles généraux à partir de données de vitesses et de hauteurs échantillonnées dans une large gamme de rivières des régions

tempérées et tropicales pour évaluer leurs performances et les comparer aux modèles existants dans un contexte données, appelés ici modèles partiels.

METHODES

Zone d'étude et données échantillonnées

Les distributions de vitesses (u) et les hauteurs d'eau (h) ont été échantillonnées dans 14 rivières andines d'Equateur (Girard *et al.*, *accepté*), 37 rivières françaises à faible pente (FR - Lamouroux *et al.*, 1995), 5 rivières des Alpes et 39 îles tropicales (Guadeloupe, Martinique, Mayotte et Réunion) à fortes pentes (Girard *et al.*, *soumis*), à l'occasion de 131 campagnes au total (station×date) (Appendix 1). Les mesures de u et h ont été recueillies soit sur une grille régulière (Girard *et al.*, *accepté*; Girard *et al.*, *soumis*) soit dans le but de caler un modèle hydraulique numérique, auquel cas les mesures sont faites sur des transects contrôlant la ligne d'eau (Lamouroux *et al.*, 1995). Les protocoles d'échantillonnage sont décrits en détails dans les publications correspondantes. Dans le cas d'un échantillonnage non-aléatoire, les mesures hydrauliques sont représentatives d'une surface ou un volume dont la taille est variable au sein du tronçon. Par conséquent, les variables ont été pondérées par la surface ou le volume qu'elles représentent pour obtenir un poids équivalent dans la modélisation.

Modélisation

Nous avons modélisé u/U et h/H , discrétisées en 20 classes régulières allant de 0 et 5. Les valeurs dépassant ces limites ont été attribuées aux classes extrêmes correspondantes. Le modèle ajusté à chacune des distributions observées est un mélange de deux formes extrêmes (f^1 et f^2), dont la contribution respective est donné par un paramètre de mélange (s pour la distribution de u et t pour la distribution de h).

La modélisation des deux formes extrêmes résulte d'un ajustement de lois paramétriques aux distributions observées de 4 campagnes pour lesquelles les variances sont les plus fortes (f^1) et les plus faibles (f^2). En revanche, le paramètre de mélange est ajusté pour chacune des campagnes. L'ajustement a été réalisé par maximum de vraisemblance.

Nous avons ensuite réalisé une régression logistique entre le paramètre de mélange et des caractéristiques moyennes adimensionnelles à l'échelle du tronçon (Appendix 1). Il s'agit du

nombre de Froude ($Fr=U/\sqrt{gH}$), où g est la constante de pesanteur), du nombre de Reynolds ($Re=U*H/\nu$, où ν est la viscosité cinématique de l'eau), de la rugosité relative à la hauteur d'eau (D/H , où D est la taille moyenne des particules du lit), de la pente moyenne de la ligne d'eau (i), du coefficient de variation de la largeur mouillée entre les transects échantillonnés (σ_w/W). Pour déterminer les modèles, nous avons utilisé une régression pas à pas basée sur le Bayesian Information Criterion (BIC), réalisée avec le logiciel R (R Development Core Team R, 2010).

Analyse des résultats de la modélisation

Nous avons comparé les fréquences ajustées et prédites aux fréquences observées en calculant le biais moyen (ϵ), le coefficient de détermination (r^2) et la variance expliquée (EV) de 3 classes de vitesses (faible $[0;0.5U[$, intermédiaire $[0.5U; 2U[$ et forte $>2U$) et 3 classes de hauteurs ($[0;0.5H[$, $[0.5H; 2H[$ et $>2H$). Pour juger des performances des modèles généraux, nous avons comparé ces statistiques à celles associées aux modèles partiels.

RESULTATS

Caractéristiques des échantillons

Les données des rivières FR diffèrent significativement des autres campagnes par une rugosité relative en moyenne plus forte (test de rang de Wilcoxon, $p < 0.001$).

Formes des distributions

Le modèle de distribution des vitesses (f_u) est un mélange d'une loi log normale (LN) de paramètres (μ_{LN}, σ_{LN}) pour (f^1) et d'une forme paramétrique qui associe une loi exponentielle et normale (EN) de paramètres ($\lambda_{EN}, \mu_{EN}, \sigma_{EN}, p_{EN}$)^u pour (f^2) (Eq. 1, Table 1, Figure 1a).

Le modèle de distribution des hauteurs (f_h) est un mélange d'une forme paramétrique qui associe une loi exponentielle et normale (EN) de paramètres ($\lambda_{EN}, \mu_{EN}, \sigma_{EN}, p_{EN}$)^h pour (f^1) et d'une loi normale (N) de paramètres (μ_N, σ_N) pour (f^2) (Eq. 2, Table 1, Figure 1b).

La moyenne des distributions f_u et f_h est fixée à 1, qui par définition est la valeur moyenne de u/U et h/H .

$$f_u = s \cdot [LN(\mu_{LN}, \sigma_{LN})] + (1-s) \cdot [EN(\lambda_{EN}^u, \mu_{EN}^u, \sigma_{EN}^u, p_{EN}^u)] \quad (1)$$

$$f_h = t \cdot \left[EN(\lambda_{EN}^h, \mu_{EN}^h, \sigma_{EN}^h, p_{EN}^h) \right] + (1-t) \cdot \left[N(\mu_N, \sigma_N) \right] \quad (2)$$

Paramètre de mélange

Les variables déterminantes pour s sont Fr , D/H , σ_w/W et i , avec une déviance expliquée équivalente à un pseudo- r^2 égale à 0.64 (Eq. 3, Figure 2a). Un modèle simplifié qui ne tient compte que de Fr a un pseudo- r^2 égal à 0.43 (Eq. 4). Les valeurs faibles de s (distributions avec une faible variance) sont relatives aux campagnes d'Equateur et les valeurs fortes de s (distributions avec une forte variance) sont relatives aux campagnes des îles et des Alpes. D'autre part, on observe une meilleure corrélation entre les s ajustés (s_{fit}) et s prédits (s_{pred}) pour les campagnes des îles et des Alpes ($r^2=0.69$ vs. 0.66 pour les campagnes d'Equateur et 0.47 pour les campagnes de France).

Les variables déterminantes pour t sont Re et Fr (pseudo- $r^2=0.34$; Eq. 5, Figure 2b). La corrélation entre t ajusté (t_{fit}) et t prédit (t_{pred}) est meilleure pour les campagnes de d'Equateur ($r^2=0.76$ vs. 0.23 pour les campagnes des îles et des Alpes et 0.12 pour les campagnes de France).

$$s = -2.51 - 0.76 \cdot \ln(Fr) + 0.47 \cdot (D/H) + 3.30 \cdot (\sigma_w/W) + 0.04 \cdot i \quad r^2=0.64 \quad (3)$$

$$s = -1.46 - 1.00 \cdot \ln(Fr) \quad r^2=0.43 \quad (4)$$

$$t = -1.52 - 1.03 \cdot \ln(Re) + 0.37 \cdot \ln(Fr) \quad r^2=0.34 \quad (5)$$

Analyses des fréquences ajustées et prédites

Les fréquences observées des classes de vitesses faibles et intermédiaires sont relativement bien estimées par les fréquences ajustées (EV varie entre 94 et 96%, Table 2, Figure 3a), contrairement à la classe des vitesses fortes ($EV=36\%$). On observe également un bon ajustement de notre modèle aux fréquences observées pour les 3 classes de hauteurs (EV varie entre 69 et 90%, Table 2, Figure 3c). En revanche, les fréquences des vitesses et des hauteurs sont faiblement prédites. Le biais moyen associé varie entre 4 et 9% pour la hauteur et varie entre 7 et 23% pour la vitesse. La EV entre les fréquences observées et prédites varie entre 23 et 60% pour les vitesses, et entre 27 et 34% pour les hauteurs (Table 2, Figure 3b et 3d).

Comparaison des modèles généraux aux modèles partiels

Les modèles généraux présentent des *EV* entre les fréquences observées et prédites comparables aux *EV* du modèle des vitesses des îles et des Alpes (Eq. 3, Girard *et al.*, *soumis*) et aux *EV* du modèle des hauteurs d'Equateur (Eq. 5, Table 2, Girard *et al.*, *accepté*). A noter que le modèle général pour les hauteurs n'est pas comparable au modèle des hauteurs d'Europe.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Les modèles généraux présentent des résultats relativement satisfaisants pour représenter les distributions des vitesses et des hauteurs. Toutefois, les modèles généraux sont en général moins performants que les modèles jeu-spécifiques pour prédire les distributions de u et h . Ceci est d'autant plus vrai pour les distributions de hauteurs pour lesquelles il est difficile de prédire directement le paramètre de mélange (Girard *et al.*, *accepté*). En effet, le modèle des distributions de h serait plutôt site-spécifique comme le montre Lamouroux (1998) en proposant un modèle site-spécifique avec des prédictions relativement bonnes (une variance expliquée de 76%). Par ailleurs, les performances du modèle général des vitesses sont limitées par les variables caractéristiques à l'échelle du tronçon disponibles, sachant que les variables clefs pour décrire les distributions des variables hydrauliques sont spécifiques au contexte hydro-morphologique (Girard *et al.*, *soumis*).

Toutefois, nos résultats confirment que Froude est une variable majeure dans la détermination de la distribution des vitesses et "universelle". L'inclusion du coefficient de variation de la largeur et de la pente montrent également que la forme du lit selon un axe latéral et un axe longitudinal sont des variables importantes. Ces résultats sont cohérents avec le modèle théorique des distributions bivariées proposé par Stewardson et McMahon (2002). Toutefois, l'inclusion du terme de la rugosité relative en priorité suggère que la résistance à l'écoulement créée par les particules du substrat est plus importante que la forme du lit. Le test de transférabilité des modèles à des rivières en tresses ou dans les rivières en gorges (e.g. zone karstique où le fond est lisse, les parois verticales) permettrait sans doute de mieux identifier les forces de résistance qui prédominent suivant le contexte hydro-morphologique.

Enfin, les meilleures prédictions obtenues sont relatives aux distributions des vitesses des rivières des pentues (îles et Alpes) et d'Equateur. Pour les rivières de France, la plus faible

variance expliquée obtenue peut être due à un échantillonnage non aléatoire. En effet, les données hydrauliques ont été échantillonnées en des points clefs de l'écoulement (destiné initialement à l'emploi d'un modèle hydraulique numérique). Ce type d'échantillonnage a probablement été en faveur d'une plus forte granulométrie et d'un plus fort coefficient de variation de la largeur mouillée. A cela s'ajoute également les compétences de l'expérimentateur en hydraulique. Les meilleures prédictions obtenues pour les distributions de hauteurs en Equateur est probablement la conséquence d'une plus forte chenalisation.

Ainsi, ces résultats mettent en évidence les limites des modèles généraux et permettent de quantifier le biais associé aux fréquences prédites. En particulier, le modèle général apparaît relativement satisfaisant pour prédire les vitesses et présente un grand intérêt dans des perspectives de gestion à large échelle (e.g. Snelder *et al.*, 2011).

REFERENCES

- Lamouroux, N. (1998), Depth probability distributions in stream reaches, *J. Hydraul. Eng.*, 124(2), 224–227.
- Lamouroux, N., Y. Souchon, and E. Herouin (1995), Predicting velocity frequency-distributions in stream reaches, *Water Resour. Res.*, 31(9), 2367–2375.
- Legleiter, C. J., T. L. Phelps, and E. E. Wohl (2007), Geostatistical analysis of the effects of stage and roughness on reach-scale spatial patterns of velocity and turbulence intensity, *Geomorphology*, 83(3-4), 322–345.
- R Development Core Team (2010), R: A language and environment for statistical computing, R Foundation for Statistical Computing: Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Rosenfeld, J. S., K. Campbell, E. S. Leung, J. Bernhardt, and J. Post (2011), Habitat effects on depth and velocity frequency distributions: Implications for modeling hydraulic variation and fish habitat suitability in streams, *Geomorphology*, 130(3-4), 127–135.
- Saraeva, K., and T. B. Hardy (2009), Prediction of fisheries physical habitat values based on hydraulic geometry and frequency distributions of depth and velocity, *Inter. J. River. Basin Manag.*, 7(1), 31–41.
- Schweizer, S., M. E. Borsuk, I. Jowett, and P. Reichert (2007), Predicting joint frequency distributions of depth and velocity for instream habitat assessment, *River. Res. Appl.*, 23(3), 287–302.
- Snelder, T., D. Booker, and N. Lamouroux (2011), A method to assess and define environmental flow rules for large jurisdictional regions, *J. Am. Water Resour. Assoc.*, 47(4), 828-840.
- Stewardson, M. J., and T. A. McMahon (2002), A stochastic model of hydraulic variations within stream channels, *Water Resour. Res.*, 38(1), 81–814.

Table 1: Paramètres des modèles de distributions de f_u et f_h

Modèle	Formes extrêmes	Loi	Paramètres des fonctions des formes extrêmes			
			p	μ	σ	λ
f_u	f^1	LN		-1.871	1.935	
	f^2	EN	0.291	1.170	0.479	1.710
f_h	f^1	EN	0.927	5.804	3.961	1.602
	f^2	N		1	0.302	

Table 2: Statistiques sur les fréquences observées, ajustées et prédites selon 3 classes.

Modèle	Faible			Intermédiaire			Forte			
	ε	EV	r^2	ε	EV	r^2	ε	EV	r^2	
f_u	s_{fit}	0.05	94	0.94	0.04	96	0.96	0.08	32	0.43
	s_{pred} (Eq. 3)	0.08	56	0.56	0.08	60	0.60	0.08	23	0.33
	s_{pred} (Eq. 4)	0.08	38	0.39	0.12	38	0.38	0.09	12	0.14
f_h	t_{fit}	0.07	81	0.82	0.04	90	0.90	0.03	69	0.82
	t_{pred} (Eq. 5)	0.09	27	0.29	0.09	34	0.34	0.04	30	0.36

Figure 1: Modèle des distributions (a) des vitesses (Eq. 1) et (b) des hauteurs (Eq. 2) et un exemple d'ajustement dans chacun des cas (line)

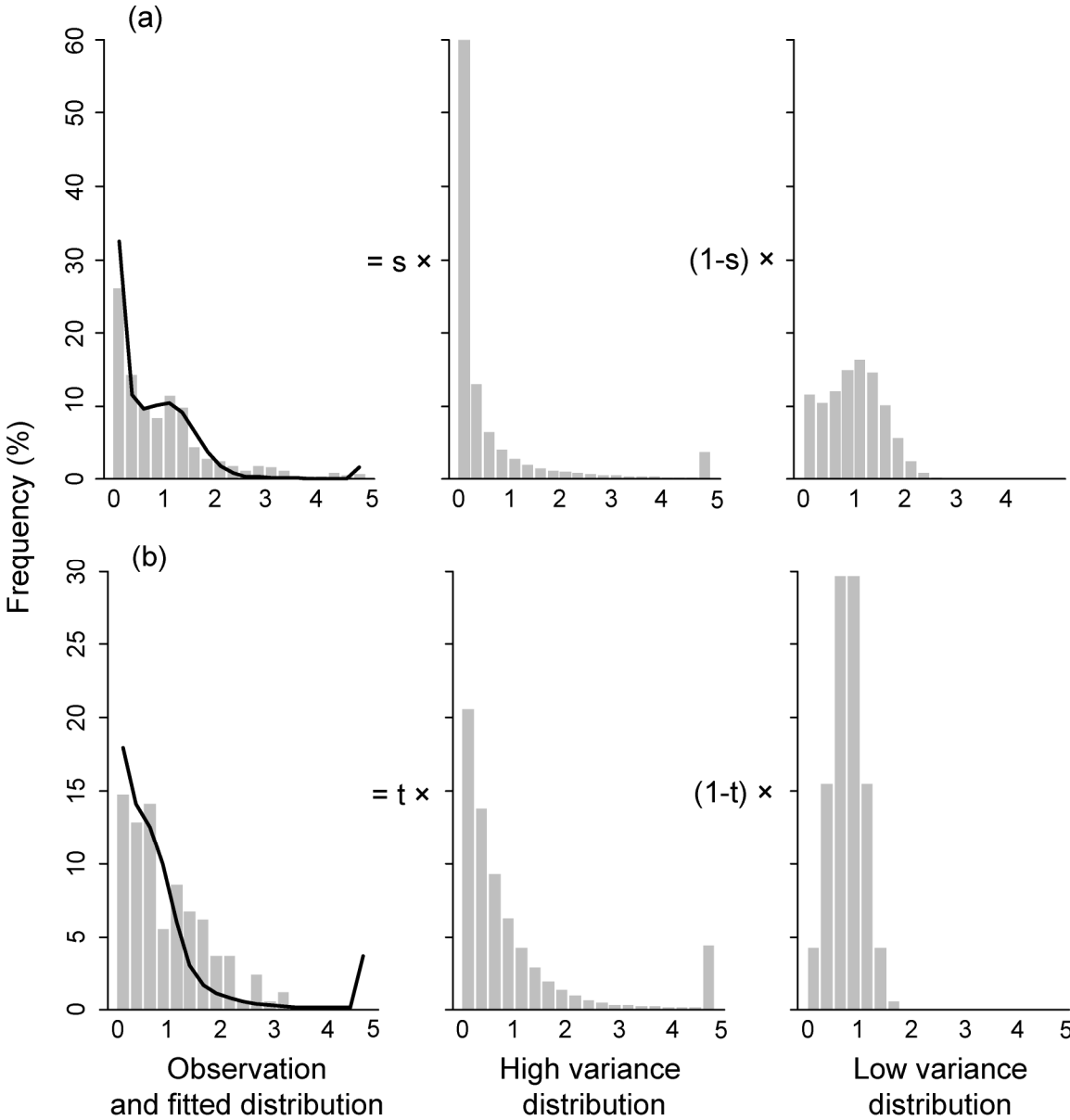


Figure 2: Paramètre de mélange des modèles de distributions (a) des vitesses (Eq. 3) et (b) des hauteurs (Eq. 5)

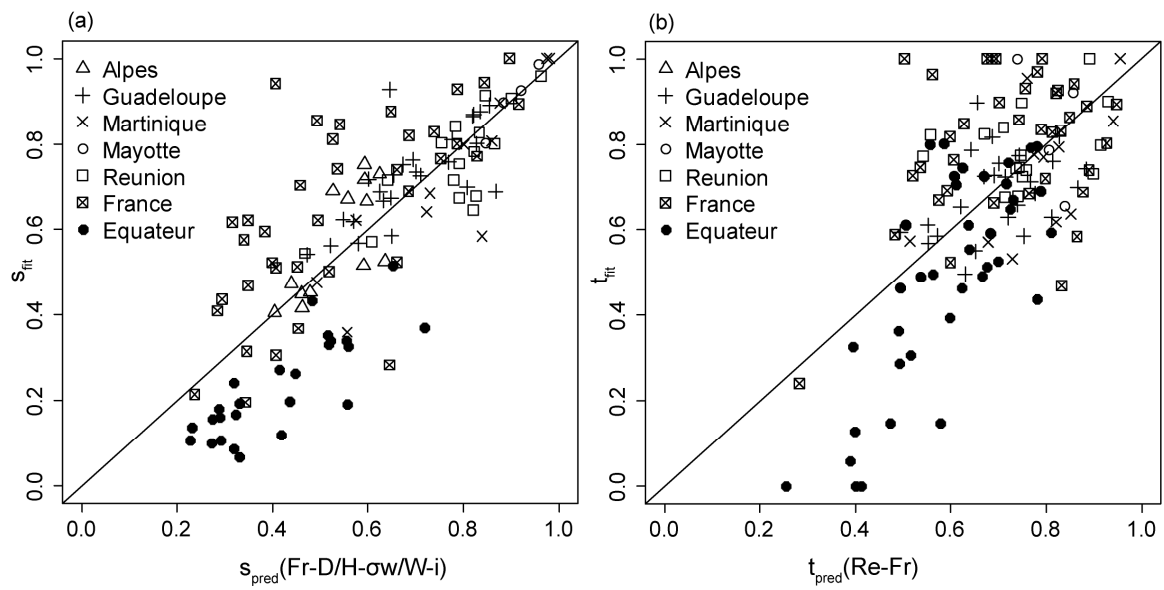
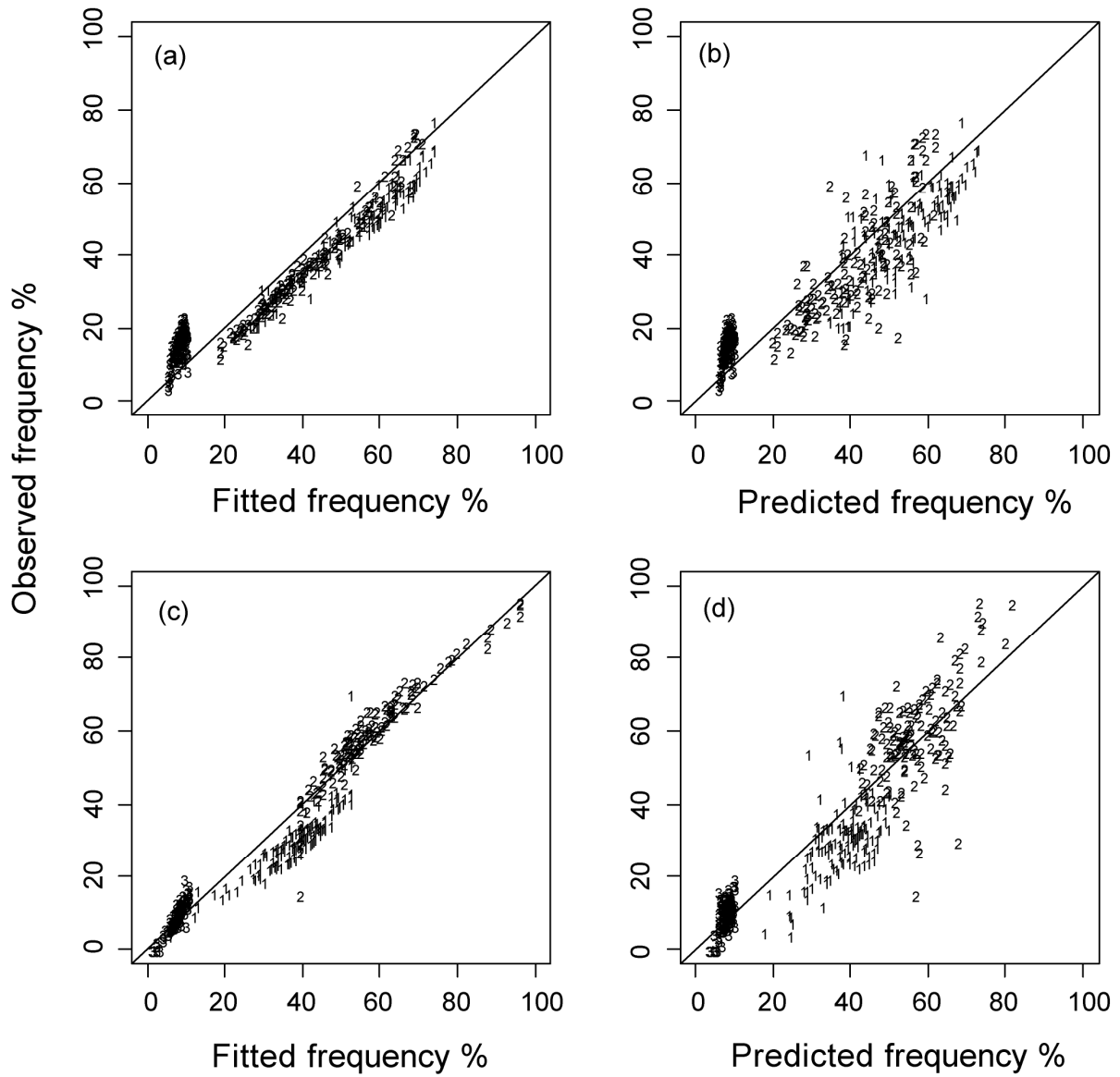


Figure 3: Fréquences observées vs. fréquences ajustées (a) pour la vitesse et (c) pour la hauteur. Fréquences observées vs. fréquences prédites (b) pour la vitesse (Eq. 3) et (d) pour la hauteur (Eq. 5). Les fréquences ont été considérées selon trois classes de vitesses et de hauteurs relatives: (1) faible $[0;0.5[$, (2) intermédiaire $[0.5; 2[$ et (3) forte ≥ 2 .



A5. An example of minimum flows estimation in a tropical insular stream

Article in preparation in collaboration with Mallet J.P., Lamouroux N.

EXTENDED ABSTRACT

Instream habitat models link biologic preference models for microhabitat hydraulics with hydraulic models of stream reaches. They are frequently used to quantify the potential ecological impacts of discharge management. We propose an original application of a statistical habitat model for guiding flow management below a water intake in a steep tropical stream in Guadeloupe, French Antilles. The statistical habitat model links recently developed statistical hydraulic models for steep rivers with biological preference models for fishes and shrimps of tropical insular streams. It predicts habitat values (between 0 and 1) or usable volumes (habitat values multiplied by the available water volume) that vary with discharge rate for the different taxa considered.

After describing the hydrological and biological characteristics of the stream, we estimate the impacts of various scenarios of minimum flow and abstraction discharge rate, following the requirements of the national legislation. For each scenario and for two years with contrasting hydrology (2007 and 2009), we estimate the number of days where the actual abstraction rate of $0.250 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ would be impossible, and the number of days where the hydraulic habitat would be strongly reduced (total number of days and maximum duration in a year; Capra *et al.*, 1995). Our scenarios include both fixed and varying values of minimum flow.

Discharge varies strongly among days and years in our study stream (Figure 1), where the average flow M is $3.210 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$, the 98% low flow quantile is $0.546 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$, and the minimum 3-days average flow over 4 years of observations (2007-2010) is $0.492 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$. This latter value will be our low flow reference. Results of the habitat model show that the hydraulic habitat values of rheophilic species vary comparably with discharge, with marked decrease when the flow gets below 20% of the average flow. Therefore, only one species of shrimp (*M. heterochirus*) will be used for summarizing the simulations.

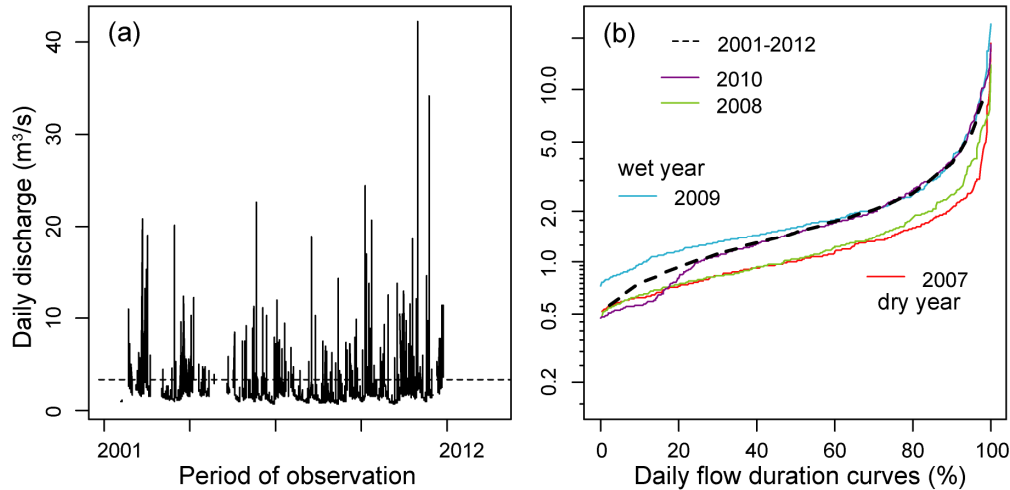


Figure 1: (a) observed daily discharge upstream from the intake, and (b) daily flow duration curves for different years. 2007 is a dry year and 2009 a wet year.

Our scenarios include an average minimum flow equal to 10% or 15% of the average flow M , and abstraction rates equal to 50%, 100% or 200% of the current level (Table 1).

Table 1: For eight scenarios, we indicate the average minimum flow (modulated over the year in scenario reg1 and reg2) and the abstraction discharge rate. We show, for 2007 and 2009, the number of days where the abstraction should be stopped, the maximum number of continuous days and the total number of days during which the hydraulic habitat would be reduced (i.e. usable volume reduced by > 20% compared to our low flow reference situation).

Scénario	Minimum flow (%M)	Abstraction (%actual)	2009			2007		
			No abstraction (nb days)	Maximum Duration (nb days)	Total Duration (nb days)	No abstraction (nb days)	Maximum Duration (nb days)	Total Duration (nb days)
1	10%	50%	0	0	0	0	2	3
2	10%	100%	0	0	0	13	2	14
3	10%	200%	11	1	3	100	2	6
4	15%	50%	0	0	0	26	0	0
5	15%	100%	1	0	0	72	0	0
6	15%	200%	41	0	0	161	0	0
7	reg1 (15%)	100%	1	0	0	55	14	18
8	reg2 (10%)	100%	0	0	0	36	14	22

Management problems essentially occur during dry years such as 2007. For 2007, the choice of a minimum flow of 10% of M with the actual abstraction implies that abstraction should be stopped for 13 days. However, this scenario would lead to usable volumes reduced by >20% (compared to our reference low flow situation) during a maximum continuous duration of two days and a total duration of 14 days. Simulations show that a reduced abstraction during the 13 days could be a solution. Simulations based on a minimum flow of 15% of M allowed no reduction of habitat values, but implied long

durations without abstraction. Finally, our scenarios with varying levels of minimum flow did not improve the situation, likely because the timing of low flows are not predictable in this stream.

Our exercise illustrates that instream habitat models can quantify the magnitude and duration of habitat losses and contribute to identify compromises between water uses and the hydraulic habitat in steep tropical streams. The knowledge of the characteristics of the water abstraction works and potential alternatives is needed to propose realistic scenarios. In addition, minimum flow regimes are difficult to propose in the context of tropical streams where the annual flow regime is largely unpredictable. Finally, the management of flows in these system should consider other aspects than low flow hydraulics, because tropical taxa have relatively weaker hydraulic preferences than temperate taxa and have many other environmental requirements related to their migrations and complex life cycles.

Key words: instream habitat models; diadromous species; environmental flows; water abstraction

A5. Une méthode pour évaluer les débits minimaux des rivières insulaires tropicales

Article préparé en collaboration avec Mallet J.P., Lamouroux N.

RESUME

Les rivières insulaires tropicales sont particulièrement vulnérables au changement climatique et à la pression anthropique. Pour estimer les impacts écologiques de la gestion des débits dans les rivières insulaires tropicales, nous proposons d'appliquer la méthode des micro-habitats selon une approche statistique. La méthode des micro-habitats consiste à associer des modèles de préférences biologiques pour les caractéristiques hydrauliques du micro-habitat (e.g. vitesse, hauteur d'eau...) à un modèle hydraulique pour fournir une valeur d'habitat potentielle à l'échelle du tronçon. Nous illustrons l'interprétation des résultats d'un modèle d'habitat statistique concernant l'étude de scénario de gestion d'une prise d'eau en rivière (en Guadeloupe) destinée à l'alimentation à l'eau potable. Pour différents scénarios de débit minimum et de débit de prélèvement de la prise d'eau, nous quantifions le nombre de jours d'arrêt des prélèvements au niveau de la prise et la perte d'habitat favorable pour les espèces en place, exprimée en nombre de jours d'habitat limitant par rapport à une situation naturelle de référence. En vue de concilier la préservation des écosystèmes et la satisfaction de la demande en eau, la modulation des débits minimum (régime réservé) est envisagée et comparée au maintien d'un débit minimum constant tout au long de l'année. Cette modulation n'apporte néanmoins pas de solution satisfaisante dans le contexte peu prévisible de l'hydrologie tropicale. Nous discutons l'interprétation possible de ces résultats tout en prenant en compte les spécificités écologiques des milieux insulaires (forte variabilité hydrologique, espèces endémiques et migratrices, enjeux).

Mots clefs: modèle d'habitat statistique; espèces diadromes; débit minimum biologique; prélèvement d'eau

INTRODUCTION

Les rivières insulaires tropicales sont soumises à des contraintes hydrologiques extrêmes (assecs et fortes crues) en raison d'une forte pluviométrie et des reliefs abruptes. Toutefois, des espèces ont su s'adapter en développant des stratégies de vie qui favorisent la dispersion et la recolonisation rapide des rivières (McDowall, 2008). En particulier, la plupart des espèces aquatiques sont amphidromes, i.e. elles réalisent des migrations entre la mer et la rivière au cours de leur cycle de vie.

Le cycle de vie des espèces amphidromes dépend fortement du régime hydrologique. En effet, les débits de crue permettent une rapide dévalaison "passive" des larves (e.g. Bell, 2009) et servent de débits d'attrait au niveau des embouchures des rivières pour la remontée des juvéniles (Fiévet, 1998; Ellien *et al.*, 2011). Les fortes crues permettent également de maintenir la structure des peuplements en limitant la prédation (Covich *et al.*, 1991; Monti et Legendre, 2009). En saison de basses eaux, la diminution des débits entraîne une fragmentation de l'habitat, la dégradation de l'habitat avec le développement d'algues (Lefrançois *et al.*, 2009), l'accumulation des polluants (Coat *et al.*, 2011), une augmentation de l'effet de la prédation (Covich *et al.*, 2009).

La modification des régimes hydrologiques amplifie ces phénomènes naturels avec comme principales conséquences: une diminution du succès de migration des larves vers aval (Bell *et al.*, 1995) et des juvéniles vers l'amont (e.g. Fiévet 1999; Benbow *et al.*, 2003; Gorbach *et al.*, 2012), et un impact sur le potentiel de reproduction (e.g. *X. elongata*; Covich *et al.*, 2003; *L. concolor*, Way *et al.*, 1998). D'autres paramètres affaiblissent également les peuplements tout au long du linéaire de la rivière tels que l'usage des sols (Fiévet *et al.*, 2001), l'effet cumulatif des aménagements (Crook *et al.*, 2009; Hein *et al.*, 2011) et la qualité des eaux aux embouchures, réceptacle finale des pollutions. Par conséquent, les espèces amphidromes des rivières insulaires tropicales sont particulièrement vulnérables à l'activité anthropique et à la modification des régimes hydrologiques. Par ailleurs, certaines espèces amphidromes représentent un fort intérêt patrimonial (haut degré d'endémisme, e.g. Lord *et al.*, 2012) et économique (pêche traditionnelle, e.g. Delacroix 1983).

La gestion de la ressource en eau, notamment celle d'origine superficielle, peut être relativement complexe car la ressource est très variable dans le temps et l'espace, étant

donné le caractère imprévisible du régime hydrologique et la configuration géomorphologique des îles (versant est arrosé par des pluies fréquentes, Chaperon *et al.*, 1983). En particulier, pendant la période de basses eaux, les gestionnaires sont confrontés à difficultés de gestions en lien avec la satisfaction de la demande en eau (eau potable, hydroélectricité, irrigation) et le respect des débits minimums biologiques imposés dans la loi afin de préserver les écosystèmes aquatiques (e.g. Article L214-18 de la loi sur l'eau en France relatif à la gestion des débits à l'aval des ouvrages). Ces enjeux manifestent un réel besoin d'outils d'aide à la gestion adaptés aux spécificités des rivières insulaires tropicales (Moulton et Wantzen, 2006).

Parmi les outils d'aide à la gestion des débits, la méthode des micro-habitats est une méthode largement répandue en France et dans le monde (Tharmes 2003; Conallin *et al.*, 2011). La méthode des micro-habitats consiste à associer des modèles de préférences biologiques pour les caractéristiques hydrauliques du micro-habitat (e.g. vitesse, hauteur d'eau...) à un modèle hydraulique pour fournir une valeur d'habitat potentielle à l'échelle du tronçon. Les modèles d'habitats classiques ne s'appliquent pas dans les rivières à fortes pentes et forte granulométrie relative en raison des limites d'application du modèle hydraulique en milieu torrentiel. Toutefois, il existe une alternative aux modèles hydrauliques classiquement utilisés qui sont des modèles hydrauliques statistiques. Les modèles hydrauliques statistiques s'appliquent à une large gamme de rivières dont celles ayant des écoulements torrentiels (Girard *et al.*, soumis) et peuvent être coupler aux modèles de préférences hydrauliques établis pour des crevettes et des poissons amphidromes de deux régions insulaires tropicales (Caraïbes et Océan Indien; Girard *et al.*, soumis).

Dans cette étude, nous proposons une méthodologie basée sur l'analyse des résultats des modèles d'habitats statistiques pour quantifier l'impact d'un changement de débit sur les peuplements des crevettes et des poissons amphidromes des rivières insulaires tropicales. Nous avons choisi d'illustrer la mise en œuvre de cette méthodologie avec un cas d'étude d'une prise d'eau en Guadeloupe, afin de proposer des scénarios de gestion qui répondent aux exigences légales de protection des milieux aquatiques et la satisfaction de la demande en eau.

MATERIELS ET METHODES

Distributions du couple de variables hydrauliques ponctuelles

Pour un débit donné, les modèles hydrauliques statistiques (Eqs. 1, 2, 4 et 5 dans Girard *et al.*, *soumis*) prédisent la distribution en fréquences des vitesses (u) et des hauteurs (h) relatives à leur valeur moyenne (respectivement U et H) à l'échelle du tronçon. Les distributions sont établies selon 20 classes de u/U et de h/H comprises entre 0 et 5. Chaque classe de u/U et de h/H est représentée par sa valeur centrale qui est ensuite transformée en valeur réelle. Pour obtenir la distribution bivariée en fréquences de (u, h) il est nécessaire d'homogénéiser les fréquences couplées. En effet, les fréquences de u sont représentatives d'un volume (dv) dont la somme sur l'ensemble des données est égale au volume du tronçon (V). De même, les fréquences de h sont représentatives d'une surface (ds) dont la somme totale est égale à la surface du tronçon (S). Les fréquences de chaque classe de h , f_j , sont pondérées par la valeur centrale de la classe correspondante h_j noté f_{pj} (Eq. 1) pour ne pas donner d'importance particulière aux fréquences associées aux fortes valeurs de h . Puis f_{pj} est normée pour donner les w_j (Eq. 2) et obtenir une somme des w_j égale à 1 (Eq. 3). Finalement, la fréquence associée aux classes des couples (u_i, h_j) est obtenue par multiplication des fréquences de chacune des classes des variables ($w_{ij}=w_i \times w_j$).

$$f_{pj} = \sum_j \frac{f_j(h_j)}{h_j} \quad (1) \quad w_j = \frac{f_{pj}}{\sum_{pj} f_{pj}} \quad (2) \quad \sum_j w_j = 1 \quad (3)$$

Courbes de préférences

Des modèles de préférences hydrauliques du micro-habitat sont disponibles pour les 15 taxa les plus abondants des rivières insulaires aux Antilles et à la Réunion (Girard *et al.*, *soumis*). Ils ont été établis à partir de données multi-sites qui couvrent une longue période (52 rivières, 12 années). Les modèles prédisent la variation du logarithme de la densité (exprimé en nombre d'individu par 10 m^2) au sein d'une station en fonction de h , u et d'un paramètre d'interaction $u:h$, pour des vitesses comprises entre 0 et 1 m/s et des hauteurs d'eau comprise entre 0 et 1 m. Un modèle multivarié intégrant la variable substrat n'a pas été considéré car les préférences du substrat sont peu significatives (Girard *et al.*, *soumis*). Les données log-densité ont été transformées pour obtenir le minimum du log-densité égal à 0 (faibles préférences) et le maximum égal à 1 (fortes préférences).

Couplage

Pour un débit donné, la fréquence w_{ij} associée au couple (u_i, h_j) disponible est multipliée par l'indice de préférence correspondant à (u_i, h_j) . La somme totale des indices relatifs à l'ensemble de ces couples de variables d'habitat fournit une valeur d'habitat potentiel (VH) à l'échelle du tronçon (Lamouroux *et al.*, 1999). La valeur d'habitat est un indice qualitatif de l'habitat potentiel auquel un indice quantitatif – le Volume Pondéré Utile (VPU) – est associé. Le VPU est obtenu en multipliant la VH par la largeur mouillée moyenne et la hauteur d'eau moyenne et est exprimé en m^3/m du linéaire. La courbe de VPU en fonction du débit est calculée en général pour une gamme de débit inférieur au module, et peut être transposée en chroniques de VPU si l'on dispose d'une chronique de débits.

Scénarios de gestion et critères d'interprétation

Les courbes de VPU sont interprétées selon des scénarios de gestion et le contexte hydro-biologique. Les objectifs des scénarios envisagés sont la définition des Débits Minimum Biologiques (DMB, valeurs qui doivent garantir en permanence la vie, la circulation et la reproduction des espèces vivant dans les eaux) compatibles avec les débits d'usages afin de satisfaire la demande en eau une grande partie de l'année dans le respect du cadre légal.

La méthodologie proposée ici (Figure 1) est un exemple d'interprétation des résultats des modèles d'habitat statistiques et se décompose en trois étapes: la reconstitution de l'hydrologie naturelle et influencée au droit de la station d'étude (étude des débits classés, E1), la modélisation de la courbe de VPU (E2) et l'analyse des pertes de VPU par rapport à une situation naturelle de référence (E3). En particulier, la discussion s'appuie sur 3 critères d'interprétations des courbes de VPU suivant: la durée de perte d'habitat (maximale et totale sur la période observée) et le nombre de jours où le prélèvement est arrêté pour respecter un DMB. Deux périodes clefs, la première pour la faune aquatique (période de reproduction optimale) et la seconde pour les usages (saison des basses eaux) sont également considérées pour envisager une modulation des débits autour d'une valeur moyenne annuelle supérieure ou égale à 10% du module comme le laisse envisager la loi.

En particulier, nous avons utilisé la méthode des Durées Continues d'Habitant Limitant (DCHL; Capra *et al.*, 1995) pour estimer la durée des pertes d'habitat. L'habitat limitant se réfère à un état naturel pris comme référence (en général les débits d'étiages) et la DCHL représente la durée pendant laquelle le VPU observé pour un débit donné est inférieur à la

situation de référence ($VPU_{\text{réf}}$). Le choix de l'état de référence est arbitraire, adapté à la fois aux caractéristiques environnementales du cours d'eau ainsi que celles du prélèvement, et vise en particulier à comparer des scénarios de gestion.

APPLICATION

Contexte

Pour illustrer l'emploi des modèles d'habitats statistiques établis précédemment, nous avons utilisé des données collectées sur un tronçon de la rivière Bras David en Guadeloupe, un affluent de la Grande Rivière à Goyave (Figure 2). La station est située à l'aval d'un ouvrage hydraulique destiné à l'alimentation en eau potable¹⁷. Il s'agit d'un captage gravitaire au fil de l'eau dont le débit maximum prélevable autorisé est de $0.250 \text{ m}^3/\text{s}$. La hauteur de chute de l'ouvrage est de 1.20 m. La prise d'eau s'effectue en rive droite sur la moitié de l'ouvrage; l'ouvrage est dépourvu de dispositif de franchissement pour la faune aquatique.

La station se situe à 110 m d'altitude, à une distance d'environ 11 km de la source et 28 km de l'embouchure. La taille du bassin versant au droit de la station est de 37 km^2 . La station a une longueur de 170 m, est dominé par le faciès plat lotique et inclus deux seuils artificiels successifs (à 150 m en aval du captage) qui perturbent l'hydromorphologie du cours d'eau. En tête du bassin versant, la rivière prend sa source dans le parc National de la Guadeloupe (40 % du linéaire est couvert par une végétation dominée par des forêts de feuillus). En aval de la station, 11 % du linéaire est urbanisé et 49 % du linéaire se trouve en zone agricole. Selon le recensement des ouvrages réalisé en 2010 (DAF, Guadeloupe), 4 prises d'eau sans aménagement se situent en aval de la station et 1 captage avec seuil se situe en amont de la station (station à la cote 130 m, débit prélevé de $0.200 \text{ m}^3/\text{s}$), pour des usages destinés à l'eau potable et l'irrigation.

Le peuplement aquatique en place a été estimé selon un échantillonnage aléatoire de 51 et 50 points de pêche d'une surface équivalente à 1 m^2 (Fiévet et al. 1996) respectivement à l'amont et à l'aval du barrage, étant donné le caractère migratoires des espèces. Le peuplement est typiquement celui rencontrés dans les rivières insulaires tropicales des

¹⁷ Prise d'eau "Duclos" appartenant au Syndicat Intercommunal des Eaux de Point-à-Pitre Abymes (SIEPA)

Caraïbes, constitué de crevettes des familles Atyidae, Macrobrachium et Xiphocariidae et de poissons de la famille des Gobiidae et des Mugilidae (Table 1). Néanmoins, les effectifs mettent en évidence une forte abondance des espèces *M. poeyi* et *M. faustinum*.

Hydrologie

Les débits naturels à la station d'étude sont les débits non influencés de la station hydrométrique située en amont (code I0150351, Figure 2 et Figure 3a), corrigé d'un facteur multiplicatif. Ce facteur est égal à la moyenne des ratios des débits observés pendant les deux campagnes de basses et hautes eaux entre la station hydrologique et notre station d'étude (ratio égal à 2.53). Ce ratio est préféré au ratio des surfaces des bassins versants qui est classiquement utilisé, en raison d'un facteur élevé (~3) entre les tailles des bassins versants. Les années pour lesquelles les données disponibles sont fiables selon le gestionnaire vont de 2001 à 2012.

Le régime hydrologique se caractérise par une grande variabilité des débits interannuels et journaliers (coefficient de variation des QJ~1) avec des débits de crue journaliers observés chaque mois de l'année (QJX) qui dépassent parfois jusqu'à sept fois le module (notamment en mai 2009 à l'occasion d'une tempête tropicale) (Figure 4b). Par ailleurs, la capacité de rétention du milieu est faible d'après le Base Flow Index (calculé selon l'algorithme de séparation d'hydrogrammes proposé par l'Institut d'Hydrologie de Wallingford (1980) et égal au ratio du débit de base moyen sur le module) qui est égal à 0.603.

Les débits caractéristiques sont un module (M) au droit de la station d'étude de 3.210 m³/s (données DIREN), un débit mensuel minimal de période de retour 5 ans (QMNA5) de 0.877 m³/s (Formule empirique) et un débit dépassé en moyenne 98% du temps (Q98) de 0.546 m³/s (Figure 3b). Pour la période de 2007 à 2010 où les enregistrements de débits journaliers sont supérieurs à 350 jours par an, le débit d'étiage minimal moyenné sur trois jours consécutifs (VCN3_{ref}) est égal à 0.492 m³/s (Table 2). Cette valeur constitue par la suite notre situation naturelle de référence.

D'après les courbes des débits classés (Figure 3b), sur la période de 2007 à 2010, l'année 2007 peut être considérée comme une année sèche et l'année 2009 comme une année humide (Figure 3). Dans les Caraïbes, la période de basses eaux s'observe en général de décembre à mai et la période des hautes eaux va de juin à novembre (Chaperon *et al.*,

1983). Toutefois, les périodes de basses et hautes eaux différent selon les années (e.g. 2007 et 2009, Figure 4). De plus, pour les débits inférieurs au Q95 le prélèvement actuel ne permet pas de respecter un DMB (ou débit réservé) égal à 10 % du module (Table 2).

Courbes de VPU en fonction du débit

Les variables d'entrée du modèle hydraulique statistique sont la moyenne des hauteurs H et la moyenne des largeurs mouillées W (Table 3). H et W ont été calculées à partir d'une centaine de hauteurs d'eau et une vingtaine de largeur mouillée. Ces données ont été échantillonnées sur une grille régulière à deux occasions (basses et hautes eaux, Table 3). A partir des valeurs moyennes prises à deux débits, il a été possible d'établir les relations de géométrie hydraulique à l'échelle du tronçon ($H = 0.56 \times Q^{0.07}$; $W = 16.54 \times Q^{0.14}$). Ces relations permettent de calculer pour un ensemble de débit les caractéristiques moyennes à l'échelle du tronçon.

Les courbes de VPU en fonction du débit ont été établies pour les espèces actuellement ou potentiellement présentes dans la rivière Bras David et dont les préférences hydrauliques sont significatives. Il s'agit de trois espèces rhéophiles (*Atya scabra*, *Macrobrachium heterochirus* et *Sicydium sp.*) et une espèce limnophile (*Xiphocaris elongata*) (Girard *et al.*, *soumis*).

La courbe de VH augmente rapidement dans la gamme des débits faibles (< 20 % du module soit $0.642 \text{ m}^3/\text{s}$) quelque soit l'espèce (rhéophile ou limnophile) (Figure 5). Au delà des 20 % du module, la variation de VH croît plus lentement pour les espèces rhéophiles et décroît pour l'espèce limnophile (*X. elongata*).

Les espèces les plus sensibles à une réduction de débit sont les espèces rhéophiles. Par conséquent, pour discuter des différents scénarios de gestion et simplifier l'interprétation, nous avons choisi de ne considérer qu'une espèce, *M. heterochirus* qui est une espèce rhéophile et qui présente une courbe de VPU intermédiaire comparé aux autres espèces rhéophiles (*A. scabra* et *Sicydium sp.*). De plus, le choix d'une seule espèce semble acceptable pour une situation naturelle de référence prise au VCN3_{ref} car la perte de VPU est similaire entre les espèces (Figure 6). Enfin, la courbe de VPU relative à une situation naturelle de référence, nous indique qu'un seuil de VPU égal à 80 % du VPU_{ref} suffirait à

observer l'impact d'un changement de débit. Par conséquent, nous avons choisi la valeur seuil de VPU égale à 80 % VPU_{ref} pour appliquer la méthode des DCHL.

Scénario de gestion

Les scénarios considérés ont un DMB qui varie entre 10 et 20 % du M (Table 4). Toutefois, les scénarios avec un DMB de 20 % semblent inadaptés en terme de gestion de la demande en eau (plus de 100 jours d'arrêt de prélèvements, en considérant que la prise d'eau fonctionne en "tout ou rien"), et ont été écartés des scénarios de gestion analysés.

Parmi les scénarios envisagés, seule l'année 2007 (année sèche) présente des difficultés de gestion (impact sur le milieu et/ou arrêt des prélèvements) comparé à l'année 2009 (année humide). Pour cette année sèche, le choix d'un DMB égal à 10 % du M et le maintien du prélèvement actuel entraîne une perte d'habitat de 14 jours au total et un arrêt des prélèvements sur 13 jours (Table 4). En revanche, pour cette même année, un DMB égal à 15 % du M n'entraîne pas de perte d'habitat mais augmente le nombre de jours d'arrêt des prélèvements (72 jours au total). Il est cependant intéressant de noter que la réduction de moitié du prélèvement ($0.125 \text{ m}^3/\text{s}$ au lieu de $0.250 \text{ m}^3/\text{s}$), réduirait à « 0 » le nombre de jours d'arrêts des prélèvements dans le cas d'un DMB fixé à 10% du M, et quasiment des 2/3 (26 jours) avec un DMB correspondant à 15% du M.

Dans le même ordre d'idée, pour diminuer le nombre de jour d'arrêt du prélèvement tout en gardant un faible impact sur le milieu, nous avons envisagé une modulation des débits sur trois périodes de l'année: (1) une période de basses eaux entre décembre et fin mars (où les usages sont supposés maximum), (2) une période de reproduction "optimale" entre avril et fin juillet (supposée la plus sensible pour la faune amphidrome) et (3) une période de hautes eaux de aout à fin novembre. Un régime réservé avec une moyenne annuelle de 15 % du M produirait une perte d'habitat pendant 18 jours et un arrêt des prélèvements pendant 55 jours (Table 4). Pour un régime réservé "plancher", où la moyenne des DMB sur l'année serait égale à 10 % du M, l'arrêt des prélèvements serait réduit à 36 jours et la perte d'habitat serait de 22 jours. Finalement, les régimes réservés considérés ne présentent pas d'avantages par rapport à un scénario où le DMB serait constant et égal à 10 % du M, scénari pour lequel l'effet sur les peuplements semble relativement acceptable (2 jours d'habitat limitant en continue au maximum). Enfin, pour l'année sèche de 2007, le scénario

d'un régime réservé "plancher" met en évidence que le débit plancher est atteint en période supposée de hautes eaux (Figure 7b).

DISCUSSION ET CONCLUSION

L'application des modèles d'habitats statistiques développés pour les rivières insulaires tropicales vise à élaborer des scénarios de gestion des débits sur une année hydrologique. Les résultats obtenus dans notre étude de cas montrent que la méthode des micro-habitats associée à l'analyse des DCHL présente un fort intérêt dans la discussion de la gestion des débits, car elles renseignent sur la quantité et la durée de l'impact à la différence d'une analyse hydrologique simple. Toutefois, il est nécessaire de prendre en compte les enjeux de la gestion (e.g. moyens techniques, existence d'une ressource alternative) pour établir des scénarios plausibles/réalistes. L'analyse des valeurs d'habitats montre également que la modulation des débits minimum sur une année est sensible à la variabilité hydrologique, qu'il est difficile d'anticiper et en particulier dans le contexte climatique des milieux insulaires tropicaux. La modulation des débits minimum autour d'une valeur de DMB peut donc être envisagée pour définir des objectifs de qualité sur des sites identifiés sensibles (e.g. Snelder *et al.*, 2011).

Les modèles utilisés présentent également des limites, en lien avec le domaine de validité des modèles biologiques et hydrauliques, qu'il est important de garder à l'esprit lors de la mise en œuvre de la méthode des micro-habitats. Nous avons pu voir que l'indice de valeur d'habitat favorable à une espèce (exprimée en VH ou VPU) répond à un changement de débit et est cohérent avec la guildes d'habitat de ces espèces (rhéophile ou limnophile). Néanmoins, les courbes de préférences ont été calibrées à partir de données de pêches réalisées à bas débits et au-delà du module les courbes de préférences sont peu significatives. Les relations de géométrie hydraulique établies à partir des données (H,Q) et (W,Q) à deux campagnes sont sensibles à la qualité de la mesure et à l'écart entre les débits associés (Stewardson 2005). Ceci est d'autant plus vrai que l'hydro-géomorphologie des rivières insulaires tropicales sont très hétérogènes. Enfin, l'application de la méthode des micro-habitat implique des choix. Le choix d'une seule espèce représentative dans la négociation est acceptable dans notre cas car nous avons montré que le VPU varie peu entre les espèces, contrairement aux courbes de VPU de certaines espèces des rivières tempérées

(e.g. la loche franche *Barbatula barbatula*, Lamouroux *et al.*, 1999; les larves de *Hydropsyche contubernalis*, Méricoux *et al.*, 2009). Toutefois, et même si certaines généralités (concernant la démarche notamment) peuvent être tirées, il est important de préciser que chaque étude de cas possède ses spécificités propres qui doivent être correctement appréhendées. De même, le choix d'une valeur seuil de référence égale à 80 % du VPU d'une situation naturelle de référence ne repose sur aucun fondement et répond au besoin d'établir et de comparer des scénarios de gestion. Par conséquent, les résultats des modèles d'habitats doivent être relativisés dans un contexte plus global lors de la recommandation de débits minimum.

La préconisation de DMB ou régime réservés doit tenir compte des spécificités de la station étudiée et de la rivière (étiages, crues, aménagements, rejets). En effet, les débits de crue sont essentiels au maintien de la dynamique géomorphologique de la rivière qui offrent des zones de refuge hydraulique et/ou des zones d'accumulation des nutriments et des sédiments. Les crues structurent également les relations biotiques en limitant la prédation ou l'invasion d'espèces exotiques (e.g. Covich *et al.*, 2009; Monti et Legendre, 2009; Lee et Suen, 2012). Par ailleurs, pour les espèces amphidromes qui constituent la majeure partie du peuplement, il est nécessaire d'assurer la libre circulation des larves à l'export, le maintien des corridors favorables à la migration et la santé des estuaires (e.g. Fiévet *et al.*, 2001). Pour cette raison, les relations de géométrie hydraulique vers l'aval associées à des vitesses de migrations (e.g. temps de dévalaison maximal toléré par les larves se situe entre 3 et 7 jours) seraient souhaitables pour compléter et ajuster les DMB à l'échelle de la rivière (e.g. Rosenfeld *et al.*, 2007). La continuité hydraulique le long de la rivière peut être également assurée en veillant à laisser des obstacles franchissables pour la migration amont (e.g. Benstead *et al.*, 1999). Enfin, la limitation de la surpêche des larves aux embouchures et des prélèvements d'eau au crépuscule où les dévalaisons des larves peuvent être massives (March *et al.*, 1998) sont également des éléments importants de la gestion.

Enfin, les mécanismes déterminants à l'échelle du tronçon dans l'organisation des communautés ainsi que l'effet d'une réduction de débit sur les espèces sont encore mal identifiés. Des suivis de restauration de débits permettraient d'approfondir les connaissances actuelles sur la réponse des espèces à un changement de débit (Souchon *et al.*, 2008). De même, l'acquisition de connaissances sur la biologie des espèces (e.g. traits de vie, taux de mortalité, etc.) pour comprendre voire établir des modèles de dynamique des

populations (e.g. Bell *et al.*, 1995; Valade *et al.*, 2009) viendraient compléter les outils d'aide à la gestion des débits fournis ici. Finalement, une planification à long terme devrait également tenir compte des processus et des paramètres environnementaux clefs à l'échelle d'une population et d'une rivière, puis de la région en raison du fort potentiel de dispersion des espèces (Keith *et al.*, 2005; Cook *et al.*, 2009).

REFERENCES

- Bell, K. N. I. (2009), What Comes Down Must Go Up: The Migration Cycle of Juvenile-Return Anadromous Taxa, in *Challenges for Diadromous Fishes in a Dynamic Global Environment*, edited by A. Haro, K. L. Smith, R. A. Rulifson, C. M. Moffitt, R. J. Klauda, M. J. Dadswell, R. A. Cunjak, J. E. Cooper, K. L. Beal and T. S. Avery, pp. 321-341, American Fisheries Society, Bethesda.
- Bell, K. N. I., P. Pepin, and J. A. Brown (1995), Seasonal, inverse cycling of length-at-recruitment and age-at-recruitment in the diadromous gobies *sicydium-punctatum* and *sicydium-antillarum* in Dominica, west-indies, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52(7), 1535-1545.
- Benstead, J. P., J. G. March, C. M. Pringle, and F. N. Scatena (1999), Effects of a low-head dam and water abstraction on migratory tropical stream biota, *Ecological Applications*, 9(2), 656-668.
- Benbow, M. E., A. J. Burky, and C. M. Way (2003), Life cycle of a torrenticolous Hawaiian chironomid (*Telmatogeton torrenticola*): stream flow and microhabitat effects, *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, 39(2), 103-114.
- Capra, H., S. Valentin, and P. Beil (1995), Chroniques d'habitat et dynamique de populations de truite, *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, (337-338-339), 337-344.
- Chaperon, P., Y. L'Hôte, and G. Vuillaume (1983), Les ressources en eaux de surface de la Guadeloupe, *Cahier ORSTOM, Série Hydrologie*, 20(3-4).
- Coat, S., D. Monti, P. Legendre, C. Bouchon, F. Massat, and G. Lepoint (2011), Organochlorine pollution in tropical rivers (Guadeloupe): Role of ecological factors in food web bioaccumulation, *Environmental Pollution*, 159(6), 1692-1701.
- Conallin, J., E. Boegh, and J. K. Jensen (2010), Instream physical habitat modelling types: An analysis as stream hydromorphological modelling tools for EU water resource managers, *International Journal of River Basin Management*, 8(1), 93-107.
- Cook, B. D., S. Bernays, C. M. Pringle, and J. M. Hughes (2009), Marine dispersal determines the genetic population structure of migratory stream fauna of Puerto Rico: evidence for island-scale population recovery processes, *Journal of the North American Benthological Society*, 28(3), 709-718.

- Covich, A. P., T. A. Crowl, S. L. Johnson, D. Varza, and D. L. Certain (1991), Post-hurricane hugo increases in atyid shrimp abundances in a puerto-rican montane stream, *Biotropica*, 23(4), 448-454.
- Covich, A. P., T. A. Crowl, C. L. Hein, M. J. Townsend, and W. H. McDowell (2009), Predator-prey interactions in river networks: comparing shrimp spatial refugia in two drainage basins, *Freshwater Biology*, 54(3), 450-465.
- Covich, A. P., T. A. Crowl, and F. N. Scatena (2003), Effects of extreme low flows on freshwater shrimps in a perennial tropical stream, *Freshwater Biology*, 48(7), 1199-1206.
- Crook, K. E., C. M. Pringle, and M. C. Freeman (2009), A method to assess longitudinal riverine connectivity in tropical streams dominated by migratory biota, *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 19(6), 714-723.
- Delacroix, P. (1987), etudes des "Bichiques", juvéniles de *Sicyopterus Lagocephalus* (pallas), poisson Gobiidae migrateur des rivières de la Réunion: Exploitation, répartition, biologie de la reproduction et de la croissance, Thèse de doctorat, Université de Provence - Centre St-Charles, Marseille, 145 pp..
- Ellien, C., P. Valade, J. Bosmans, L. Taillebois, N. Teichert, and P. Keith (2011), Influence of salinity on larval development of *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas, 1770) (Gobioidei), *Cybium*, 35(4), 381-390.
- Fiévet, E. (1998), Distribution et capacités d'expansion des crevetes d'eau douce de la region caraïbe: Exemple des genres *Macrobrachium* et *Atya* (Crustacea: Caridea), *Biogeographica*, 74, 1-22.
- Fiévet, E. (1999), An experimental survey of freshwater shrimp upstream migration in an impounded stream of Guadeloupe Island, Lesser Antilles, *Archiv fur Hydrobiologie*, 144(3), 339-355.
- Fiévet, E., L. T. De Morais, and A. T. De Morais (1996), Quantitative sampling of freshwater shrimps: Comparison of two electrofishing procedures in a Caribbean stream, *Archiv fur Hydrobiologie*, 138(2), 273-287.
- Fiévet, E., R. Eppe, and S. Dolédéc (2001), Etude de la variabilité morphométrique et génétique des populations de *Cacadors* (*Atya innocous* et *Atya scabra*) de l'île de Basse-Terre, Rapport DIREN-Guadeloupe, 47 pp.
- Gorbach, K. R., M. E. Benbow, M. D. McIntosh, and A. J. Burky (2012), Dispersal and upstream migration of an amphidromous neritid snail: implications for restoring migratory pathways in tropical streams, *Freshwater Biology*, 57(8), 1643-1657.

- Hein, C. L., and T. A. Crowl (2010), Running the predator gauntlet: do freshwater shrimp (*Atya lanipes*) migrate above waterfalls to avoid fish predation?, *Journal of the North American Benthological Society*, 29(2), 431-443.
- Institute of Hydrology, 1980. Low Flow Studies report. Wallingford, UK
- Keith, P., T. Galewski, G. Cattaneo-Berrebi, T. Hoareau, and P. Berrebi (2005), Ubiquity of *Sicyopterus lagocephalus* (Teleostei : Gobioidae) and phylogeography of the genus *Sicyopterus* in the Indo-Pacific area inferred from mitochondrial cytochrome b gene, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 37(3), 721-732.
- Lamouroux, N., H. Capra, M. Pouilly, and Y. Souchon (1999), Fish habitat preferences in large streams of southern France, *Freshw. Biol.*, 42(4), 673-687.
- Lee, P. Y., and J. P. Suen (2012), Niche partitioning of fish assemblages in a mountain stream with frequent natural disturbances - an examination of microhabitat in riffle areas, *Ecology of Freshwater Fish*, 21(2), 255-265.
- Lefrancois, E., S. Coat, G. Lepoint, N. Vachiery, O. Gros, and D. Monti (2011), Epilithic biofilm as a key factor for small-scale river fisheries on Caribbean islands, *Fisheries Management and Ecology*, 18(3), 211-220.
- Lord, C., J. Lorion, A. Dettai, S. Watanabe, K. Tsukamoto, C. Cruaud, and P. Keith (2012), From endemism to widespread distribution: phylogeography of three amphidromous *Sicyopterus* species (Teleostei: Gobioidae: Sicydiinae), *Marine Ecology-Progress Series*, 455, 269-285.
- March, J. G., J. P. Benstead, C. M. Pringle, and F. N. Scatena (1998), Migratory drift of larval freshwater shrimps in two tropical streams, Puerto Rico, *Freshwater Biology*, 40(2), 261-273.
- McDowall, R. M. (2008), Diadromy, history and ecology: a question of scale, *Hydrobiologia*, 602, 5-14.
- Merigoux, S., N. Lamouroux, J. M. Olivier, and S. Doledec (2009), Invertebrate hydraulic preferences and predicted impacts of changes in discharge in a large river, *Freshwater Biology*, 54(6), 1343-1356.
- Monti, D., and P. Legendre (2009), Shifts between biotic and physical driving forces of species organization under natural disturbance regimes, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 66, 1282-1293.
- Moulton, T. P., and K. M. Wantzen (2006), Conservation of tropical streams - special questions or conventional paradigms?, *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems*, 16(7), 659-663.

- Rosenfeld, J. S., J. Post, G. Robins, and T. Hatfield (2007), Hydraulic geometry as a physical template for the River Continuum: Application to optimal flows and longitudinal trends in salmonid habitat, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 64(5), 755-767.
- Snelder, T., D. Booker, and N. Lamouroux (2011), A method to assess and define environmental flow rules for large jurisdictional regions, *J. Am. Water Resour. Assoc.*, 47(4), 828-840.
- Souchon, Y., C. Sabaton, R. Deibel, D. Reiser, J. Kershner, *et al.* (2008), Detecting biological responses to flow management: Missed opportunities; Future directions, *River Research and Applications*, 24(5), 506-518.
- Stewardson, M. J. (2005), Hydraulic geometry of stream reaches, *Journal of Hydrology*, 306(1-4), 97-111.
- Tharme, R. E. (2003), A global perspective on environmental flow assessment: emerging trends in the development and application of environmental flow methodologies for rivers, *River Research and Applications*, 19, 397-441.
- Valade, P., C. Lord, H. Grondin, P. Bosc, L. Taillebois, M. Iida, K. Tsukamoto, and P. Keith (2009), Early life history and description of larval stages of an amphidromous goby, *Sicyopterus lagocephalus* (Gobioidei: Sicydiinae), *Cybium*, 33(4), 309-319.
- Way, C. M., A. J. Burky, J. M. Harding, S. Hau, and W. Puleloa (1998), Reproductive biology of the endemic goby, *Lentipes concolor*, from Makamaka'ole Stream, Maui and Waikolu Stream, Moloka'i, *Environmental Biology of Fishes*, 51(1), 53-65.

Table 1: effectifs des espèces présentent lors d'une pêche réalisée à bas débit en mars 2009 (à l'aval et l'amont de l'ouvrage)

Groupes	Familles	Taxa	amont ouvrage	aval ouvrage
CRUSTACES				
	Atyidae	<i>Atya sp.</i>	38	31
		<i>Atya innocous</i>	4	
		<i>Atya scabra</i>	8	14
		<i>Micratya poeyi</i>	562	763
	Xiphocaridae	<i>Xiphocaris elongata</i>	18	25
	Palaemonidae	<i>Macrobrachium sp.</i>	25	20
		<i>Macrobrachium carcinus</i>		2
		<i>Macrobrachium crenulatum</i>		1
		<i>Macrobrachium heterochirus</i>		3
		<i>Macrobrachium faustinum</i>	46	105
POISSONS				
	Mugilidae	<i>Agonostomus monticola</i>	1	6
	Poeciliidae	<i>Poecilia sp.</i>		2
	Cichlidae	<i>Oreochromis mossambicus</i>		1
	Gobiidae	<i>Awaous banana</i>		1
		<i>Sicydium sp.</i>	3	16

Table 2: Débits caractéristiques du régime hydrologique naturel et influencé (avec prélèvement actuel). XM: Module: où X est une fraction du module, QX pour les débits dépassés X% du temps dans l'année; QMNA5: débit mensuel minimum sur l'année avec une période de retour de 5 ans; VCN3: débit moyenné sur 3 jours consécutifs et minimum entre 2007 et 2010

Débit	M	Q50	Q80	QMNA5	Q90	0.20M	Q95	Q98	Q99	VCN3	0.15M	0.1M	0.05M
naturel	3.210	1.488	0.931	0.877	0.754	0.642	0.625	0.546	0.519	0.492	0.482	0.321	0.161
influencé	2.960	1.238	0.681	0.627	0.504	0.392	0.375	0.296	0.269	0.242	0.232	0.071	-

Table 3: Variables d'entrées du modèle hydraulique statistique

date	Q (m ³ /s)	H (m)	W (m)
16-mars-09	0.763	0.55	15.92
7-oct-08	3.791	0.62	19.99

Table 4: Critères d'interprétation des valeurs d'habitats selon 17 scénarios dont deux régimes réservés avec une moyenne sur l'année indiquée (cf. texte pour détails)

Scénario	DMB (%M)	Facteur prélèvement	2009 (année humide)			2007 (année sèche)		
			Nb arrêt	DCHL max	DCHL cum	Nb arrêt	DCHL max	DCHL cum
1	5	0.5	0	0	0	0	2	3
2	5	1	0	0	0	0	8	27
3	5	2	0	5	14	52	14	54
4	10	0.5	0	0	0	0	2	3
5	10	1	0	0	0	13	2	14
6	10	2	11	1	3	100	2	6
7	15	0.5	0	0	0	26	0	0
8	15	1	1	0	0	72	0	0
9	15	2	41	0	0	161	0	0
10	20	0.5	3	0	0	86	0	0
11	20	1	25	0	0	125	0	0
12	20	2	70	0	0	215	0	0
16	res1 (15%)	1	1	0	0	55	14	18
17	res2 (10%)	1	0	0	0	36	14	22

Figure 1: Proposition de méthodologie visant à fournir des éléments d'aide à la décision dans la gestion des débits. La méthodologie se décline en cinq points et trois étapes de modélisation (cf. détails dans le texte). Le Volume Pondéré Utile (VPU) est un indice de qualité d'habitat. DMB: débit minimum biologique.

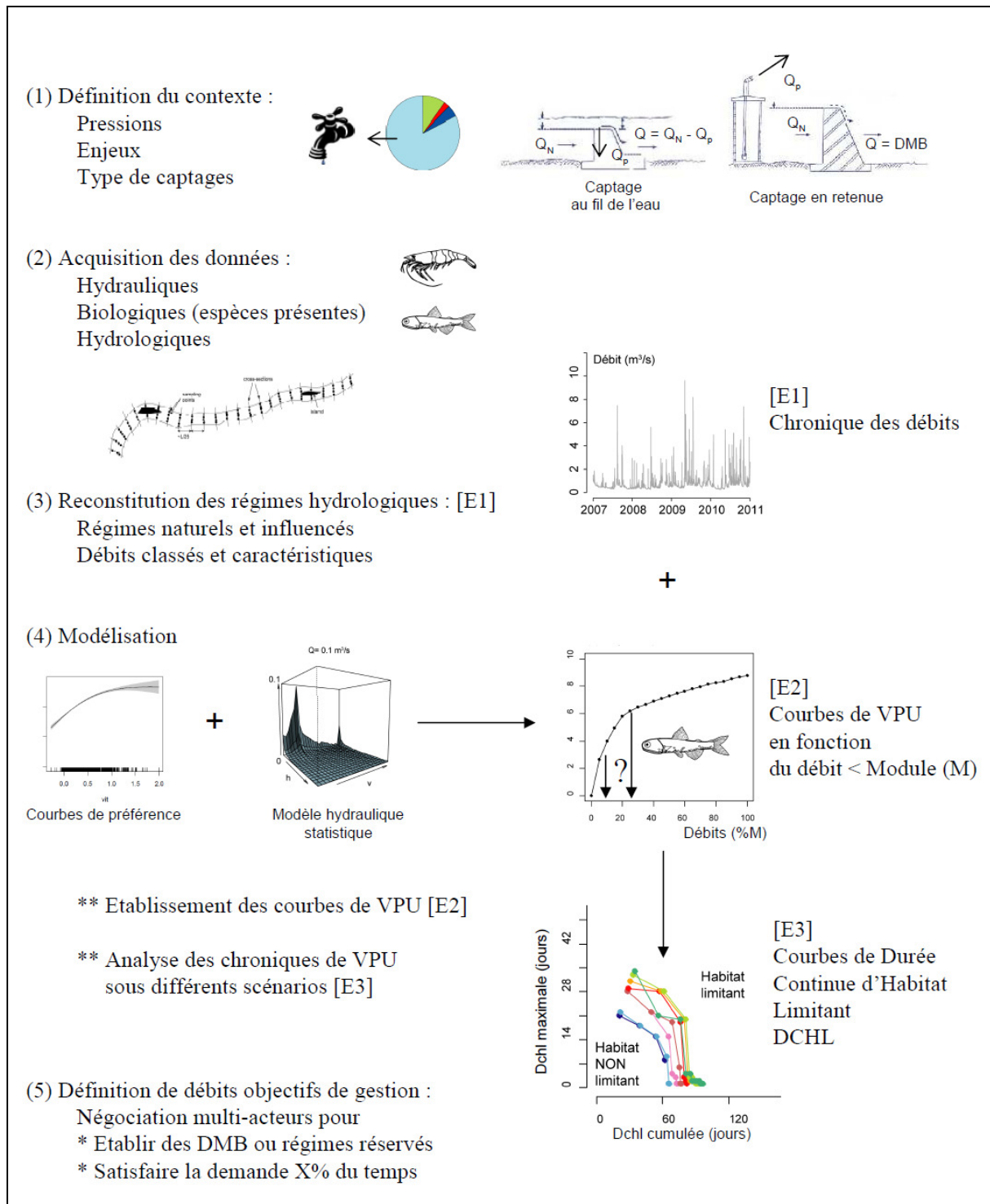


Figure 2: Localisation de la station d'étude en Guadeloupe sur l'île de la Basse-Terre

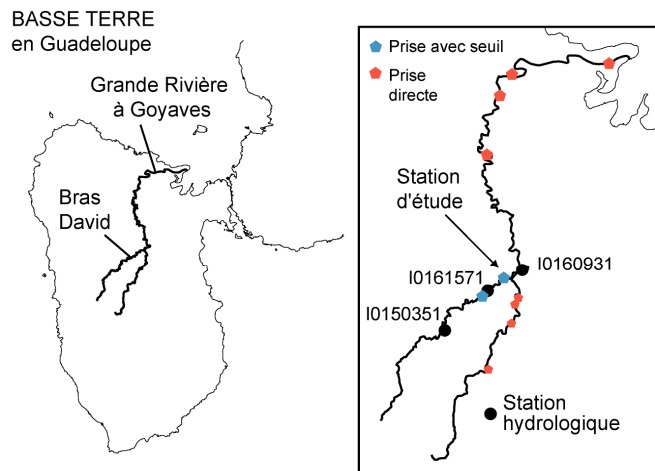


Figure 3: (a) Débits journaliers et Module interannuel (ligne en pointillé) et (b) courbes des débits classés annuels et interannuels en régime naturel.

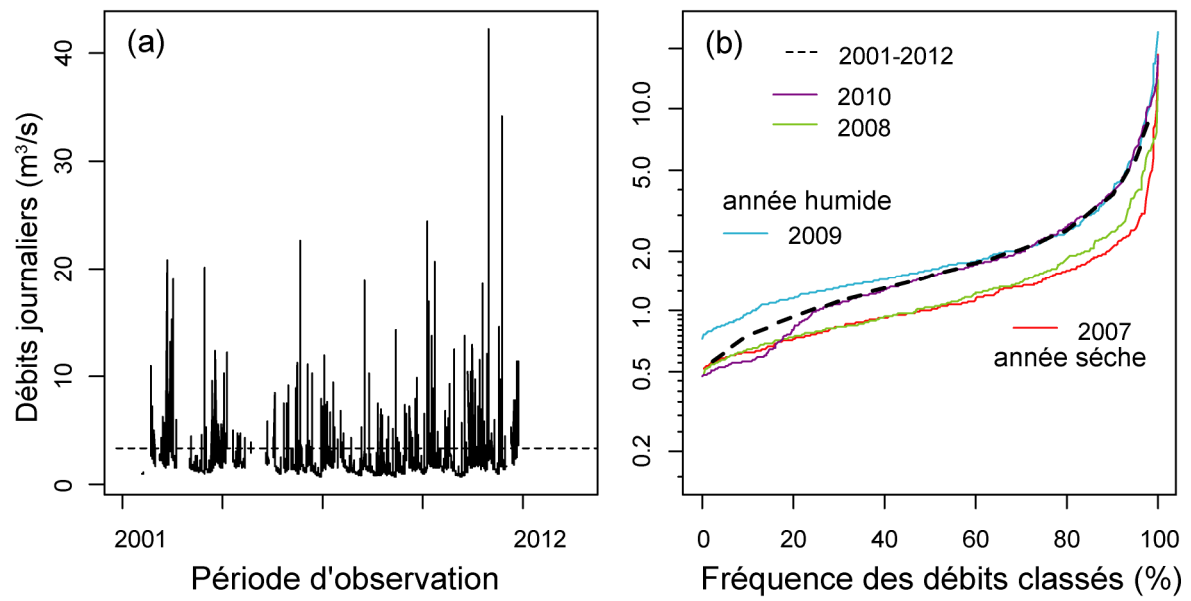


Figure 4: Hydrogramme pour (a) une année sèche (2007) et (b) une année humide (2009). Les débits mensuels moyens naturels (histogrammes), les débits d'étiage (VCN3) en régime naturel et influencé (les prélèvements actuels entre la station hydrométrique de Petit-Bourg et la station d'étude sont de $0.450 \text{ m}^3/\text{s}$) sont associés à l'axe des ordonnées de gauche. Les débits journaliers maximaux dans le mois (QJX) sont associés à l'axe des ordonnées de droite.

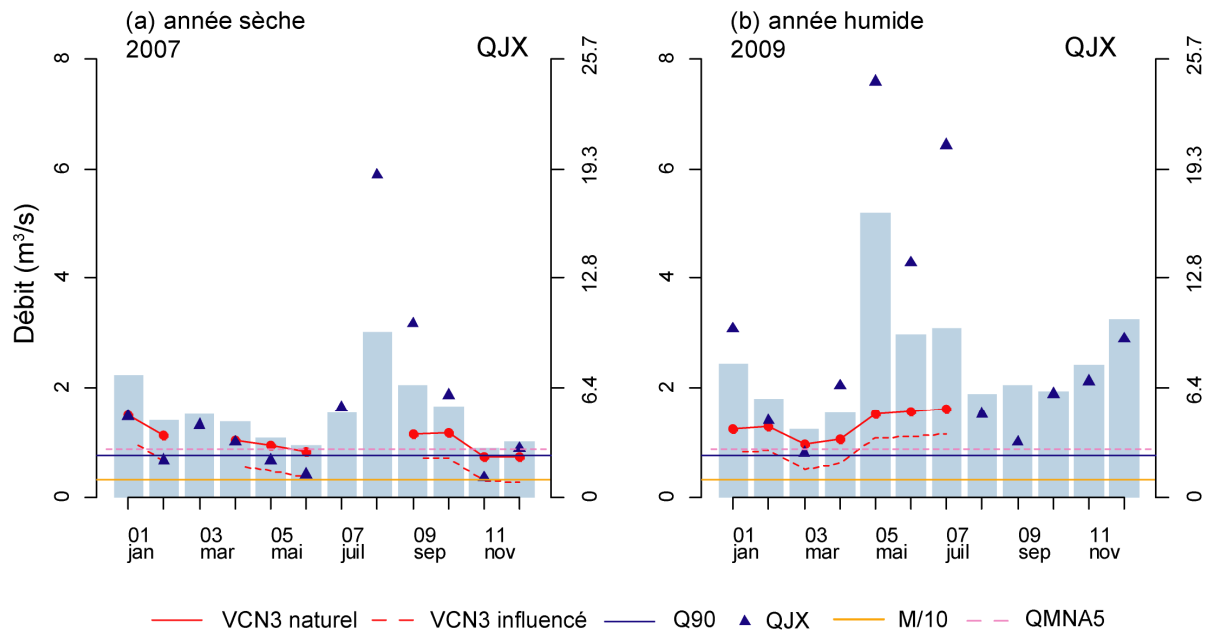


Figure 5 : (a) Valeur d'habitat et (b) Volume Pondéré Utile pour quatre espèces dont trois rhéophiles (*A. scabra*, *M. heterochirus* et *Sicydium sp.*) et une limnophile (*X. elongata*).

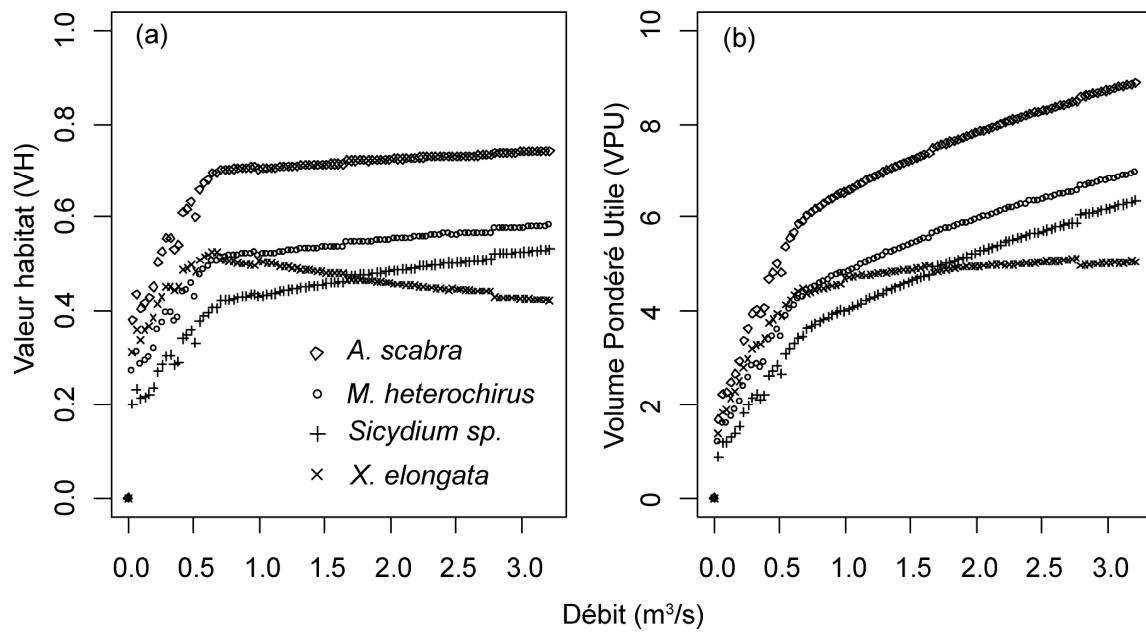


Figure 6 : Variation du VPU relatif à la situation naturelle de référence (VPU_{ref} pris au débit d'étiage minimum entre 2007 et 2010) en fonction du débit.

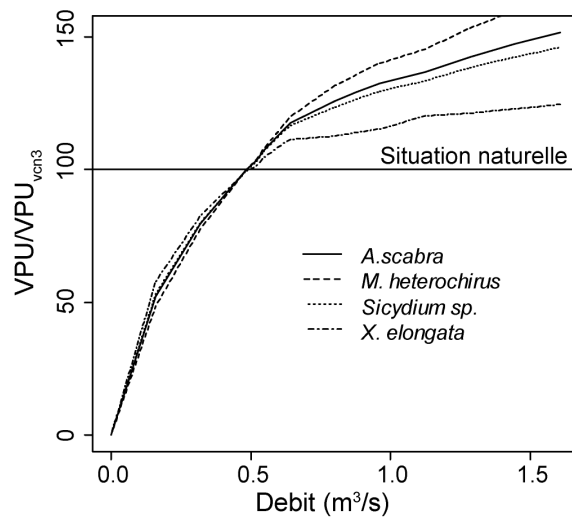
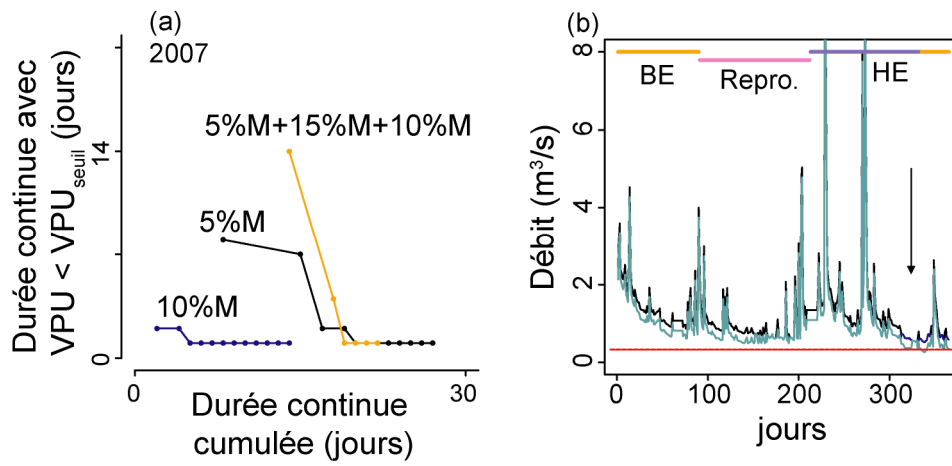


Figure 7: (a) Durée Continue d'Habitat Limitant pour 2007 (année sèche), selon trois scénarios de gestion des débits au droit de l'ouvrage où le prélèvement actuel est maintenu – deux DMB constants sur l'année à X % du M; et un régime de DMB sur trois périodes de l'année. (b) Régime naturel (en noir) et influencé selon le régime réservé "plancher" (en bleu). La flèche indique le dépassement de la valeur plancher légale (10 % du M, trait rouge).



Annexe I. 1

1. Espèces communes de l'Océan Indien (Mayotte et Réunion)

Groupe	Famille	Espèce
Crustacé	Atyidae	<i>Atyoida serrata</i>
	Atyidae	<i>Caridina longirostris</i>
	Atyidae	<i>Caridina serratirostris</i>
	Atyidae	<i>Caridina typus</i>
	Grapsidae	<i>Varuna Litterata</i>
	Palaemonidae	<i>Macrobrachium australe</i>
	Palaemonidae	<i>Macrobrachium australis</i>
	Palaemonidae	<i>Macrobrachium lar</i>
Poisson	Palaemonidae	<i>Macrobrachium lepidactylus</i>
	Anguillidae	<i>Anguilla bengalensis labiata</i>
	Anguillidae	<i>Anguilla bicolor bicolor</i>
	Anguillidae	<i>Anguilla marmorata</i>
	Anguillidae	<i>Anguilla mossambica</i>
	Chandidae	<i>Ambasis natalensis</i>
	Cichlidae	<i>Amatitlania nigrofasciata</i>
	Cichlidae*	<i>Oreochromis</i> sp.
	Eleotridae	<i>Butis butis</i>
	Eleotridae	<i>Eleotris fusca</i>
	Eleotridae	<i>Eleotris mauritianus</i>
	Eleotridae	<i>Ophieleotris</i> sp.
	Gobiidae	<i>Awaous commersoni</i>
	Gobiidae	<i>Cotylopus acutipinnis</i>
	Gobiidae	<i>Cotylopus rubripinnis</i>
	Gobiidae	<i>Glossogobius giurus</i>
	Gobiidae	<i>Glossogonus callidus</i>
	Gobiidae	<i>Sicyopterus lagocephalus</i>
	Gobiidae	<i>Stenogobius polyzona</i>
	Kuhliidae	<i>Kuhlia rupestris</i>
	Mugilidae	<i>Agonostomus telfairii</i>
	Mugilidae	<i>Valamugil robustus</i>
	Poeciliidae	<i>Poecilia reticulata</i>
	Poeciliidae	<i>Xiphophorus hellerii</i>
	Salmonidae*	<i>Oncorhynchus mykiss</i>

*espèce introduite

2. Espèces communes des Antilles (Guadeloupe et Martinique)

Groupe	Famille	Genre
Crustacé	Atyidae	<i>Atya innocous</i>
	Atyidae	<i>Atya scabra</i>
	Atyidae	<i>Jonga serrei</i>
	Atyidae	<i>Micratya poeyi</i>
	Atyidae	<i>Potimirim glabra</i>
	Atyidae	<i>Potimirim Potimirim</i>
	Palaemonidae	<i>Macrbrachium crenulatum</i>
	Palaemonidae	<i>Macrobrachium acanthurus</i>
	Palaemonidae	<i>Macrobrachium australe</i>
	Palaemonidae	<i>Macrobrachium carcinus</i>
	Palaemonidae	<i>Macrobrachium faustinum</i>
	Palaemonidae	<i>Macrobrachium heterochirus</i>
	Palaemonidae*	<i>Macrobrachium rosenbergii</i>
	Palaemonidae	<i>Palaemon pandaliformis</i>
	Pseudotelsonidae	<i>Guinotia dentata</i>
	Xiphocarididae	<i>Xiphocaris elongata</i>
	Poisson	Anguillidae
Centropomidae		<i>Centropomus ensiferus</i>
Centropomidae		<i>Centropomus undecimalis</i>
Cichlidae*		<i>Oreochromis mossambicus</i>
Cyprinidae*		<i>Danio rerio</i>
Eleotridae		<i>Dormitador maculatus</i>
Eleotridae		<i>Eleotris perniger</i>
Eleotridae		<i>Gobiomorus dormitor</i>
Eleotridae		<i>Guavina guavina</i>
Gobiesocidae		<i>Gobiesox nudus</i>
Gobiidae		<i>Awaous banana</i>
Gobiidae		<i>Ctenogobius pseudofasciatus</i>
Gobiidae		<i>Sicydium plumieri</i>
Gobiidae		<i>Sicydium punctatum</i>
Mugilidae		<i>Agonostomus monticola</i>
Mugilidae		<i>Mugil curema</i>
Poeciliidae*		<i>Poecilia reticulata</i>
Poeciliidae*		<i>Poecilia vivipara</i>
Poeciliidae*		<i>Xiphophorus hellerii</i>
Rivulidae		<i>Rivulus cryptocallus</i>
Syngnathidae	<i>Microphis brachyurus</i>	

*espèce introduite

Annexe I. 2

MARTINIQUE

7. Madame



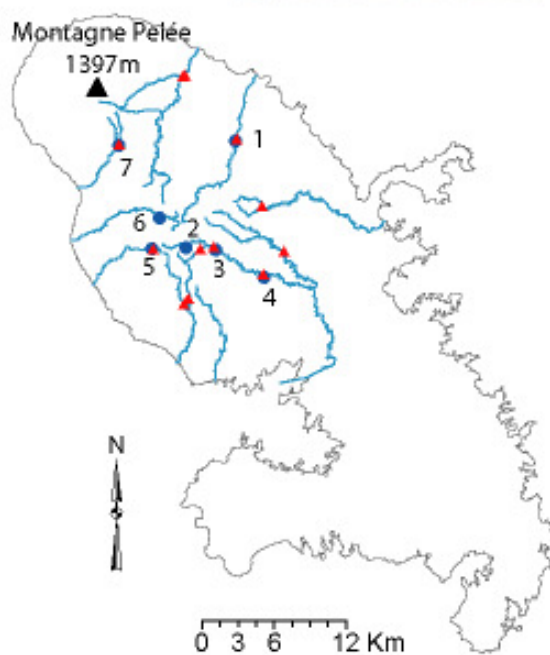
1. Lorrain



6. Carbet



5. Picart



2. Blanche (Alma)



3. Blanche (ODYSSI)



4. Blanche (SICSM)



GUADELOUPE - Basse Terre

15. Deshaies



14. Ferry



13. Ilet



12. Petite Plaine



11. Rouge



10. Vieux Habitants



1. Nogent



2. Bras David



3. Corrossol



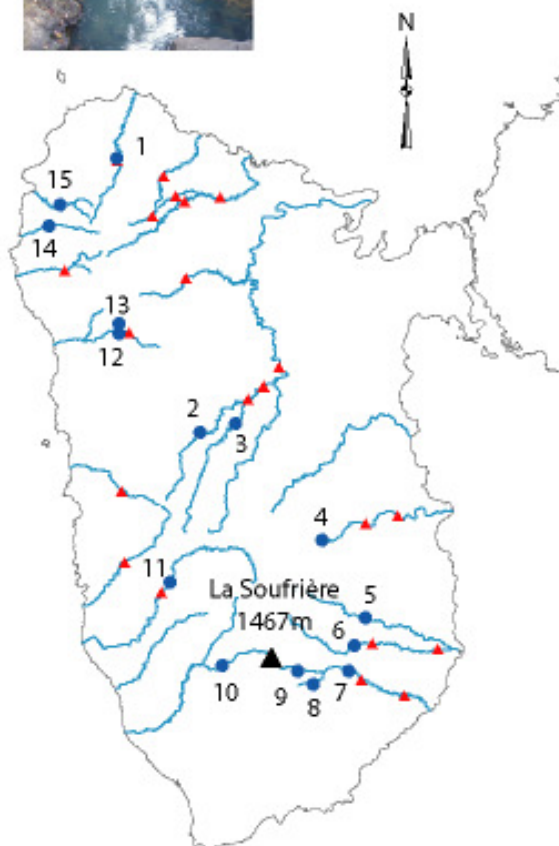
4. Moreau



5. Pérou



6. Capesterre



0 2 4 8 Km

▲ Stations biologiques
● Stations hydrauliques

9. Grand Carbet 1^{ère} chute



8. Grosses Cordes



7. Grand Carbet 2^{ème} chute



MAYOTTE

- ▲ Stations biologiques
- Stations hydrauliques

4. Mouloué



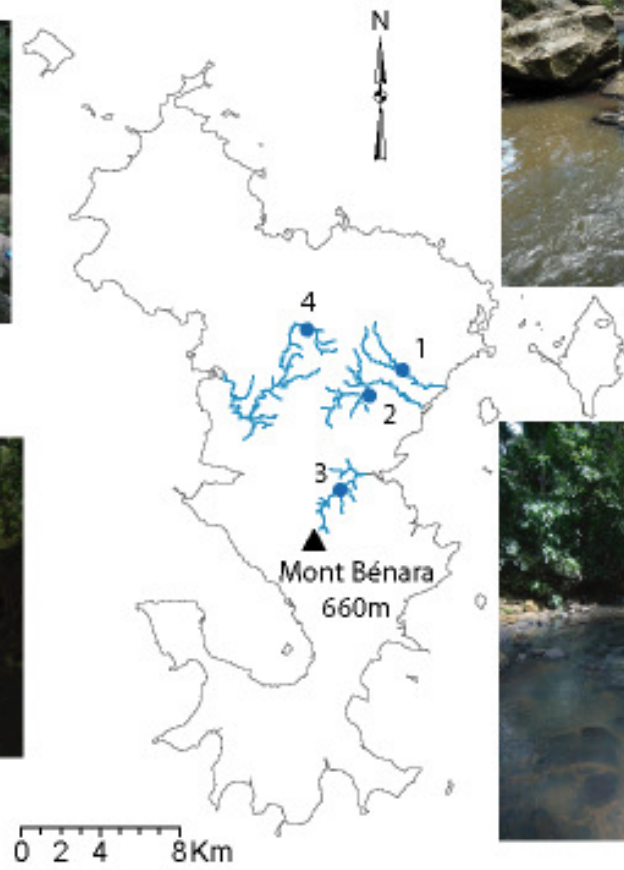
3. Dembéni



1. Gouloué



2. Kwalé



REUNION

1. Ravine Grand Roche à Jacquot



2. Rivières à Fleurs Jaunes



3. Rivière Sainte Suzanne



4. Bras des Lianes



14. Ilet à Vidot



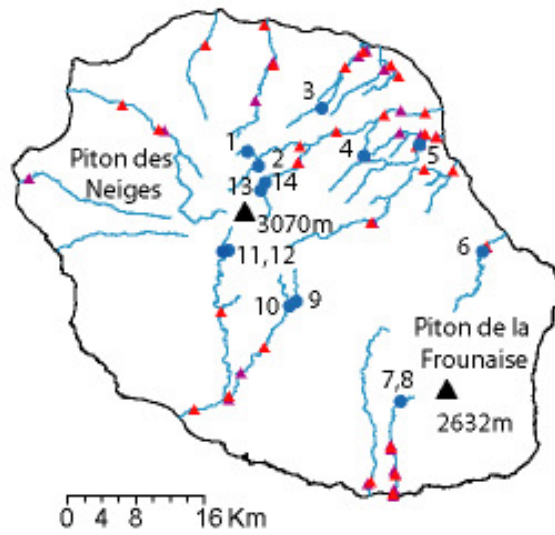
5. Roche



13. Trou Blanc



▲ Stations biologiques
● Stations hydrauliques



6. Est



12. Ferré



7. Langevin Cap Blanc



11. Bras Rouge



9. Bras Sainte-Suzanne



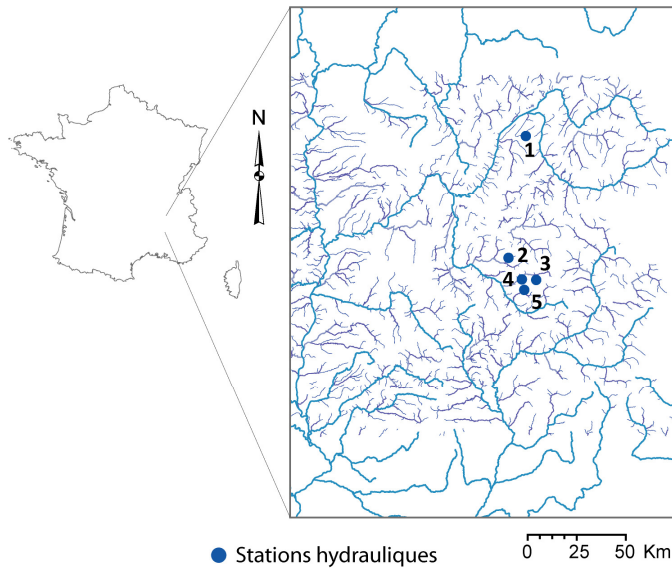
10. Bras des Roches Noires



8. Langevin Grand Galet



ALPES



1. Serraz



2. Béranger



3. Temple



5. Vallon



4. Prentic



LISTE DES TABLES

Table I.2. 1: Géographie et principales caractéristiques des écosystèmes des DOM [†]	23
Table I.2. 2: Principales études (auteurs, nombres de rivières étudiées et type de modèles proposés) sur les préférences d'habitat des espèces insulaires amphidromes (des DOM) dans la région caribéennes et de l'Océan Indien.....	39
Table I.3. 1: Caractéristiques des jeux de données	42
Table I.3. 2: Taxa sélectionnés et leurs principales caractéristiques écologiques.....	43
Table I.4. 1: Caractéristiques des jeux de données.	50
Table I.4. 2: Caractéristiques des modèles partiels et généraux.....	56
Table I.5. 1: Débits caractéristiques du régime hydrologique naturel et influencé (avec prélèvement actuel). XM: fraction du Module, QX pour les débits dépassés X % du temps dans l'année; QMNA5: débit mensuel minimum sur l'année avec une période de retour de 5 ans; VCN3: minimum des débits moyennés sur 3 jours consécutifs entre 2007 et 2010	67
Table I.5. 2: Critères d'interprétation des valeurs d'habitats selon 11 scénarios dont deux régimes réservés avec une moyenne sur l'année indiquée selon trois périodes (basses eaux, reproduction et hautes eaux); res1: régime réservés selon (5, 15 et 25 % du M); res2: régime réservé selon (5,15 et 10 % du M); DCHLmax et cum: Durée de perte d'habitat maximale et totale sur l'année.....	68

LISTE DES FIGURES

Figure I.1. 1: Exemple de préférences hydrauliques des (a) espèces et des (b) communautés à l'échelle (c) du micro-habitat et (d) du tronçon. L'axe des abscisses représente un gradient hydraulique. La pente des droites a été choisie arbitrairement pour illustrer, car elle dépend des espèces et des variables hydrauliques considérées. La région 3 représente les préférences des communautés à l'échelle du tronçon sur un autre continent par rapport aux régions 1 et 2.....	9
Figure I.1. 2: Principales méthodes pour définir les débits minimum. Méthode (a) hydrologique (b) hydraulique et (c) du micro-habitat (cartographie des valeurs d'habitat à un débit donné) (cf. texte pour les détails).....	12
Figure I.1. 3: Principe et type de modèles d'habitat associés aux logiciels développés en France.....	15
Figure I.1. 4: Localisation des DOM insulaires étudiés.....	16
Figure I.2. 1: Ecorégions (adaptées); zone de montagne aux abords des volcans (bleu), zone de plaine (jaune) et cirques (orange et vert foncé).....	27
Figure I.2. 2: Cycle de vie simplifié des espèces diadromes (amphidrome et catadrome): [1] une phase en mer et [2] une phase en rivière, où trois zones peuvent se distinguer selon les caractéristiques géomorphologiques des rivières (cf. §I.2.3).....	29
Figure I.2. 3: Les quatre principales phases du cycle de vie des espèces amphidrome relatif (a) aux crevettes Atyidae (ATY), Xiphocaridae (XEL), Macrobrachium (MCH) et (b) aux poissons Sicydiinae. [1] phase de reproduction (en gris): 3 types de stratégies de reproduction, saisonnière et/ou aléatoire en tête de bassin et dans les milieux très hétérogènes (R1 à R3, cf. texte pour les détails); [2] phase de migration aval: dévalaison passive, selon flottabilité, luminosité; [3] phase en mer: plusieurs stades de vie; [4] phase de montaison: migration amont massive ou diffuse aux embouchure et variable au long de la rivière, influencée par le débit, la pluie et la lune. (Figure adaptée de McDowall, 1998).	31
Figure I.3. 1: Schéma des méthodes d'échantillonnage: (a) par "points" (aléatoire), (b) par "quadrats" (contigüe) et (c) par "ambiance" (F pour faciès).....	43
Figure I.3. 2: Modèles de préférences (1 ^{ère} ligne) de vitesses et (2 ^{ème} ligne) de hauteur d'eau pour <i>A. scabra</i> (a,e), <i>M. heterochirus</i> (b,f), <i>Sicydium sp.</i> (c,d) et <i>X. elongata</i> (d,h)....	45
Figure I.3. 3: Courbes de préférences établies à partir des modèles de préférences des Sicydiinae des Caraïbes et de l'Océan Indien (espèces phylogénétiquement proches, Keith <i>et al.</i> , 2011) à partir des modèles régionaux (II. A1)	48
Figure I.4. 1: Principales caractéristiques hydro-morphologiques des campagnes par zones et chaque point représente une combinaison tronçon×débit.	51
Figure I.4. 2: Principe d'échantillonnage des variables hydrauliques selon (a) une grille régulière (cf. protocole du logiciel ESTIMHAB, Lamouroux, 2002) et (b) une grille adaptée à la morphologie du cours d'eau (cf. protocole du logiciel EVHA, Ginot, 1995). Les transects sur lesquels sont prises les mesures hydrauliques sont représentés par des lignes verticales en traits pleins. La limite de représentativité de la mesure correspond aux lignes en pointillés, et les lignes horizontales représentent les lignes de courant sur lesquelles se base le choix des points de mesures en (b).....	53
Figure I.4. 3: Principe de modélisation des (a) distributions des vitesses selon le modèle de Lamouroux <i>et al.</i> (1995) et (b) distributions des hauteurs selon le modèle de	

Lamouroux (1998). Les distributions observées sont relatives à un tronçon en Equateur.	55
Figure I.4. 4: (a) Fréquences observées vs. fréquences ajustées et (b) fréquences observées vs. fréquences prédites pour (c) cinq et (d) trois classes de vitesses. Les fréquences prédites dans (b) et (c) correspondent au nouveau modèle (Eq. 1 et 3 in II. A3) et celles dans (d) au modèle de Lamouroux <i>et al.</i> (Eq. 3, 1995).....	58
Figure I.4. 5: (a) Fréquences observées vs. fréquences ajustées et (b) fréquences observées vs. fréquences prédites pour quatre classes de hauteurs, selon le nouveau modèle (Eq. 5 in II. A3).....	59
Figure I.4. 6: Exemples de rivières à échantillonner pour tester la transférabilité des modèles	61
Figure I.5. 1: Proposition de méthodologie visant à fournir des éléments d'aide à la décision dans la gestion des débits. La méthodologie se décline en cinq points et 3 étapes de modélisation (cf. détails dans le texte). Le Volume Pondéré Utile (VPU) est un indice de qualité d'habitat. DMB: Débits Minimum Biologiques.....	64
Figure I.5. 2: Localisation de la station d'étude en Guadeloupe sur l'île de la Basse-Terre.....	65
Figure I.5. 3: Evolution des valeurs d'habitats (VH) et des volumes pondérés utiles (VPU) pour trois espèces rhéophiles (<i>A. scabra</i> , <i>M. heterochirus</i> et <i>Sicydium sp.</i>) et une espèce limnophile (<i>X. elongata</i>).....	68
Figure I.5. 4: (a) Durée Continue d'Habitat Limitant pour 2007 (année sèche), selon trois scénarios de gestion des débits au droit de l'ouvrage – deux DMB constant sur l'année de 5 et 10 % du M; et un régime de DMB sur trois périodes de l'année avec prélèvement actuel. (b) Régime naturel (en noir) et influencé selon le régime réservé "plancher" (en bleu). La flèche indique le dépassement de la valeur plancher légale (10 %M). BE: Basses eaux; Repro.: reproduction; HE: hautes eaux.....	69
Figure I.6. 1: Perspectives de recherches à l'échelle du micro-habitat et du tronçon pour [1] les espèces diadromes [2] mais également des espèces accompagnatrices (espèces rares, macro-invertébrés); [3] à l'échelle de la rivière, étude des valeurs d'habitats vers l'aval; et [4] à l'échelle régionale, études comparatives avec les autres milieux insulaires tropicaux.....	80

LISTE DES PHOTOS

Photo I.1. 1: Prises d'eau dans les départements d'outre-mer insulaires.	7
Photo I.2. 1: Paysages insulaires: (1 ^{ère} ligne) vue sur Grand Bassin et le volcan du Piton de la Fournaise à l'île de la Réunion; (2 ^{ème} ligne) la montagne Pelée à St-Pierre et la chute d'Absalon en Martinique.	21
Photo I.2. 2: Cascade du Grand Carbet en Guadeloupe et Voile de la Mariée à la Réunion ...	25
Photo I.2. 3: Rivières en crue; (à gauche) rivière Capesterre et (à droite) rivière Pérou localisées à proximité des embouchures, en Guadeloupe.	25
Photo I.2. 4: Espèces diadromes des Antilles (de gauche à droite, de haut en bas): <i>Macrobrachium faustinum</i> , <i>Macrobrachium heterochirus</i> , <i>Atya scabra</i> , <i>Sicydium sp.</i> , <i>Agonostomus monticola</i> , <i>Awaous banana</i> . © 2010 G. Guida	28
Photo I.2. 5: Ventouse pelvienne de <i>Sicydium sp.</i>	30
Photo I.3. 1: Méthode de pêche par point et matériel d'échantillonnage	41
Photo I.3. 2: Espèces ayant des préférences hydrauliques significatives et relativement fortes (de gauche à droite): <i>A. scabra</i> , <i>M. heterochirus</i> , <i>Sicydium sp.</i> and <i>X. elongata</i> (espèces des Antilles) - © G. Guira.....	45
Photo I.4. 1: Echantillonnage des mesures hydrauliques dans les DOM.....	49
Photo I.4. 2: Trois types de tronçons échantillonnés en Equateur: (a) chenalisé et étroit, (b) étroit avec forte granulométrie relative et (c) large.....	50
Photo I.4. 3: Exemples de rivières dans les DOM	52

REFERENCES

A

- Almeida, A. O., E. C. Mossolin, and J. R. Luz (2010), Reproductive Biology of the Freshwater Shrimp *Atya scabra* (Leach, 1815) (Crustacea: Atyidae) in Ilheus, Bahia, Brazil, *Zoological Studies*, 49(2), 243-252.
- Audru, J. C., A. Bitri, J.F. Desprats, P. Dominique, G. Eucher, *et al.* (2010), Major natural hazards in a tropical volcanic island: A review for Mayotte Island, Comoros archipelago, Indian Ocean, *Engineering Geology*, 114(3-4), 364-381.

B

- Baran, P. (2008), Le débit élément clé de la vie des cours d'eau: bilan des altérations et des possibilités de restauration, *La houille blanche*, 6, 26-33.
- Barcelo, A. (1996), Analyse des mécanismes hydrologiques en domaine volcanique insulaire tropical à relief jeune. Apports à la connaissance du bilan hydrique. Massif du Piton de la Fournaise (île de la Réunion), Thèse de Doctorat, Université de Montpellier 2, 267pp.
- Bell, K. N. I. (2009), What Comes Down Must Go Up: The Migration Cycle of Juvenile-Return Anadromous Taxa, in *Challenges for Diadromous Fishes in a Dynamic Global Environment*, edited by A. Haro, K. L. Smith, R. A. Rulifson, C. M. Moffitt, R. J. Klauda, M. J. Dadswell, R. A. Cunjak, J. E. Cooper, K. L. Beal and T. S. Avery, pp. 321-341, American Fisheries Society, Bethesda.
- Bell, K. N. I., P. Pepin, and J. A. Brown (1995), Seasonal, inverse cycling of length-at-recruitment and age-at-recruitment in the diadromous gobies *Sicydium punctatum* and *Sicydium antillarum* in Dominica, west-indies, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52(7), 1535-1545.
- Benbow, M. E., A. J. Burky, and C. M. Way (1997), Larval habitat preference of the endemic Hawaiian midge, *Telmatogeton torrenticola* Terry (Telmatogetoninae), *Hydrobiologia*, 346, 129-136.
- Benbow, M. E., A. J. Burky, and C. M. Way (2003), Life cycle of a torrenticolous Hawaiian chironomid (*Telmatogeton torrenticola*): stream flow and microhabitat effects, *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, 39(2), 103-114.
- Benstead, J. P., J. G. March, C. M. Pringle, and F. N. Scatena (1999), Effects of a low-head dam and water abstraction on migratory tropical stream biota, *Ecological Applications*, 9(2), 656-668.
- Benstead, J. P., J. G. March, and C. M. Pringle (2000), Estuarine Larval Development and Upstream Post-Larval Migration of Freshwater Shrimps in Two Tropical Rivers of Puerto Rico, *Biotropica*, 32(3), 545-548.
- Bielsa, S., P. Francisco, S. Mastrorillo, and J. P. Parent (2003), Seasonal changes of periphytic nutritive quality for *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas, 1770) (gobiidae) in three streams of Reunion Island, *Annales De Limnologie-International Journal of Limnology*, 39(2), 115-127.
- Biggs, B. J. F., M. J. Duncan, S. N. Francoeur, and W. D. Meyer (1997), Physical characterisation of microform bed cluster refugia in 12 headwater streams, New Zealand, *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 31(4), 413-422.
- Biggs, B. J. F., V. I. Nikora, and T. H. Snelder (2005), Linking scales of flow variability to lotic ecosystem structure and function, *River Research and Applications*, 21(2-3), 283-298.

- Blanck, A., and N. Lamouroux (2007), Large-scale intraspecific variation in life-history traits of European freshwater fish, *Journal of Biogeography*, 34(5), 862-875.
- Blanck, A., P. A. Tedesco, and N. Lamouroux (2007), Relationships between life-history strategies of European freshwater fish species and their habitat preferences, *Freshwater Biology*, 52, 843-859.
- Blanco, J. F., and F. N. Scatena (2005), Floods, Habitat Hydraulics and Upstream Migration of *Neritina virginea* (Gastropoda: Neritidae) in Northeastern Puerto Rico, *Caribbean Journal of Science*, 41(1), 55-74.
- Blanco, J. F., and F. N. Scatena (2006), Hierarchical contribution of river-ocean connectivity, water chemistry, hydraulics, and substrate to the distribution of diadromous snails in Puerto Rican streams, *Journal of the North American Benthologic Society*, 25(1), 82-98.
- Blanco, J. F., and F. N. Scatena (2007), The spatial arrangement of *Neritina virginea* (Gastropoda : Neritidae) during upstream migration in a split-channel reach, *River Research and Applications*, 23(3), 235-245.
- Blob, R. W., W. C. Bridges, M. B. Ptacek, T. Maie, R. A. Cediell, M. M. Bertolas, M. L. Julius, and H. L. Schoenfuss (2008), Morphological selection in an extreme flow environment: body shape and waterfall-climbing success in the Hawaiian stream fish *Sicyopterus stimpsoni*, *Integrative and Comparative Biology*, 48(6), 734-749.
- Blob, R. W., S. M. Kawano, K. N. Moody, W. C. Bridges, T. Maie, M. B. Ptacek, M. L. Julius, and H. L. Schoenfuss (2010), Morphological Selection and the Evaluation of Potential Tradeoffs Between Escape from Predators and the Climbing of Waterfalls in the Hawaiian Stream Goby *Sicyopterus stimpsoni*, *Integrative and Comparative Biology*, 50(6), 1185-1199.
- Bovee, K.D. (1982), A Guide to stream habitat analysis using the Instream Flow Incremental Methodology. Instream flow information. Western Energy and Land Use Team. U.S. Fish and wildlife Service, Fort Collins COLORADO. FWS/OBS 82/26, paper nQ12 : 248 p.
- Bradford, M. J., P. S. Higgins, J. Korman, and J. Sneep (2011), Test of an environmental flow release in a British Columbia river: does more water mean more fish?, *Freshwater Biology*, 56(10), 2119-2134.

C

- Cabidoche, Y. M., R. Achard, P. Cattan, C. Clermont-Dauphin, F. Massat, and J. Sansoulet (2009), Long-term pollution by chlordecone of tropical volcanic soils in the French West Indies: A simple leaching model accounts for current residue, *Environmental Pollution*, 157(5), 1697-1705.
- Caissie, D., N. El-Jabi, and G. Bourgeois (1998), Instream flow evaluation by hydrologically-based and habitat preference (hydrobiological) techniques, *Revue des Sciences de l'Eau*, 11(3), 347-363.
- Capra, H., S. Valentin, and P. Beil (1995), Chroniques d'habitat et dynamique de populations de truite, *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, (337-338-339), 337-344.
- Chandesris, A., J. G. Wasson, and H. Pella (2005), Hydro-ecoregions of Martinique. Proposals for regionalization of aquatic systems for the implementation of the European Water Framework Directive, Rapport Cemagref-Lyon, 10pp., 7 ann..
- Chaperon, P., Y. L'Hôte, and G. Vuillaume (1983), Les ressources en eaux de surface de la Guadeloupe, Cahier ORSTOM, Série Hydrologie, 20(3-4).
- Charlier, J. B., P. Lachassagne, B. Ladouche, P. Cattan, R. Moussa, and M. Voltz (2011), Structure and hydrogeological functioning of an insular tropical humid andesitic

- volcanic watershed: A multi-disciplinary experimental approach, *Journal of Hydrology*, 398(3-4), 155-170.
- Chatanantavet, P., E. Lajeunesse, G. Parker, L. Malverti, and P. Meunier (2010), Physically based model of downstream fining in bedrock streams with lateral input, *Water Resources Research*, 46.
- Coat, S., D. Monti, C. Bouchon, and G. Lepoint (2009), Trophic relationships in a tropical stream food web assessed by stable isotope analysis, *Freshwater Biology*, 54(5), 1028-1041.
- Coat, S., D. Monti, P. Legendre, C. Bouchon, F. Massat, and G. Lepoint (2011), Organochlorine pollution in tropical rivers (Guadeloupe): Role of ecological factors in food web bioaccumulation, *Environmental Pollution*, 159(6), 1692-1701.
- Comiti, F., and L. Mao (2012), Recent advances on the dynamics of steep channels, in *Gravel Bed Rivers: Processes, Tools, Environments*, edited by Michael Church, Pascale Biron and A. Roy, pp. 353-377, John Wiley and Sons, Tadooussac; Québec, Canada.
- Conallin, J., E. Boegh, and J. K. Jensen (2010), Instream physical habitat modelling types: An analysis as stream hydromorphological modelling tools for EU water resource managers, *International Journal of River Basin Management*, 8(1), 93-107.
- Cook, B. D., S. Bernays, C. M. Pringle, and J. M. Hughes (2009), Marine dispersal determines the genetic population structure of migratory stream fauna of Puerto Rico: evidence for island-scale population recovery processes, *Journal of the North American Benthological Society*, 28(3), 709-718.
- Covich, A. P. (1988), Geographical and Historical comparisons of Neotropical streams: biotic diversity and detrital processing in highly variable habitats, *Journal of the North American Benthological Society*, 7(4), 361-386.
- Covich, A. P. (2006), Dispersal - Limited biodiversity of tropical insular streams, *Polish Journal of Ecology*, 54(4), 523-547.
- Covich, A. P., T. A. Cowl, S. L. Johnson, D. Varza, and D. L. Certain (1991), Post-hurricane hugo increases in atyid shrimp abundances in a puerto-rican montane stream, *Biotropica*, 23(4), 448-454.
- Covich, A. P., T. A. Cowl, and F. N. Scatena (2003), Effects of extreme low flows on freshwater shrimps in a perennial tropical stream, *Freshwater Biology*, 48(7), 1199-1206.
- Covich, A. P., T. A. Cowl, and T. Heartsill-Scalley (2006), Effects of drought and hurricane disturbances on headwater distributions of palaemonid river shrimp (*Macrobrachium* spp.) in the Luquillo Mountains, Puerto Rico, *Journal of the North American Benthological Society*, 25(1), 99-107.
- Covich, A. P., T. A. Cowl, C. L. Hein, M. J. Townsend, and W. H. McDowell (2009), Predator-prey interactions in river networks: comparing shrimp spatial refugia in two drainage basins, *Freshwater Biology*, 54(3), 450-465.
- Crespo, P. J., J. Feyen, W. Buytaert, A. Bucker, L. Breuer, H. G. Frede, and M. Ramirez (2011), Identifying controls of the rainfall-runoff response of small catchments in the tropical Andes (Ecuador), *Journal of Hydrology*, 407(1-4), 164-174.
- Cowl, T. A., and A. P. Covich (1994), Responses of a freshwater shrimp to chemical and tactile stimuli from a large decapod predator, *Journal of the North American Benthological Society*, 13, 291-298.
- Cowl, T. A., W. H. McDowell, A. P. Covich, and S. L. Johnson (2001), Freshwater shrimp effects on detrital processing and nutrients in a tropical headwater stream, *Ecology*, 82(3), 775-783.
- Cowl, T. A., V. Welsh, T. Heartsill-Scalley, and A. P. Covich (2006), Effects of different types of conditioning on rates of leaf-litter shredding by *Xiphocaris elongata*, a

Neotropical freshwater shrimp, *Journal of the North American Benthological Society*, 25(1), 198-208.

D

- Darlington, P. J. (1957), Islands patterns, in *Zoogeography: the Geographical distribution of animals*, edited by J. Willey and Sons, pp. 510-517, New York.
- De Grave, S., Y. Cai, and A. Anker (2008), Global diversity of shrimps (Crustacea: Decapoda:Caridea) in freshwater, *Hydrobiologia*, 595, 287–293.
- Delacroix, P. (1987), études des "Bichiques", juvéniles de *Sicyopterus Lagocephalus* (pallas), poisson Gobiidae migrateur des rivières de la Réunion: Exploitation, répartition, biologie de la reproduction et de la croissance, Thèse de doctorat, Université de Provence - Centre St-Charles, Marseille, 145 pp..
- Delacroix, P., and A. Champeau (1992), Ponte en eau douce de *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas) poisson Gobiidae amphibionte des rivières de la Réunion, *Hydroécologie appliquée*, 4, 49-63.
- Dolédéc, S., N. Lamouroux, U. Fuchs, and S. Merigoux (2007), Modelling the hydraulic preferences of benthic macroinvertebrates in small European streams, *Freshwater Biology*, 52(1), 145-164.

E

- Enders, E. C., D. Boisclair, and A. G. Roy (2003), The effect of turbulence on the cost of swimming for juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*), *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 60(9), 1149-1160.

F

- Fiévet, E. (1999), An experimental survey of freshwater shrimp upstream migration in an impounded stream of Guadeloupe Island, Lesser Antilles, *Archiv für Hydrobiologie*, 144(3), 339-355.
- Fiévet, E., and B. Le Guennec (1998), Migration de masse de *Sicydium* spp. (Gobiidae) dans les rivières de Guadeloupe: Implications pour le schéma hydraulique des mini-centrales hydroélectriques 'au fil de l'EAU', *Cybium*, 22(3), 293-296.
- Fiévet, E., and R. Eppe (2002), Genetic differentiation among populations of the amphidromous shrimp *Atya innocous* (HERBST) and obstacles to their upstream migration, *Archive Für Hydrobiologie*, 153(2), 287-300.
- Fiévet, E., P. Bonnet-Arnaud, and J. P. Mallet (1999), Efficiency and sampling bias of electrofishing for freshwater shrimp and fish in two Caribbean streams, Guadeloupe Island, *Fisheries Research*, 44(2), 149-166.
- Fiévet, E., A. L. Roux, L. Redaud, and J. M. Serandour (2000), Conception of passage facilities for the amphidromous biota (freshwater shrimps and fishes) of the west indies : A review, *Bulletin Français de la Pêche et de la Protection des Milieux Aquatiques* (357-358), 241-256.
- Fiévet, E., R. Eppe, and S. Dolédéc (2001), Etude de la variabilité morphométrique et génétique des populations de *Cacadors* (*Atya innocous* et *Atya scabra*) de l'île de Basse-Terre, Rapport DIREN-Guadeloupe, 47 pp.
- Fitzsimons, J. M., J. E. Parham, and R. T. Nishimoto (2002), Similarities in Behavioral Ecology among Amphidromous and Catadromous Fishes on the Oceanic Islands of Hawaiï and Guam, *Environmental Biology of Fishes*, 65(2), 123-129.
- Fossati, O., M. Mosseron, and P. Keith (2002), Distribution and habitat utilization in two atyid shrimps (Crustacea : Decapoda) in rivers of Nuku-Hiva Island (French Polynesia), *Hydrobiologia*, 472(1-3), 197-206.

Frissell, C. A., W. J. Liss, C. E. Warren, and M. D. Hurley (1986), A Hierarchical Framework for Stream Habitat Classification - Viewing Streams in a Watershed Context, *Environmental Management*, 10(2), 199-214.

G

- Galea, G., and P. Javelle (2000), Modèles débit-durée-fréquence de crue en Guadeloupe, Rapport Cemagref-Lyon, 40 pp.
- Ginot, V. (1995), EVHA, a Windows software for fish habitat assessment in streams, *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, (337-9), 303-308.
- Gomez-Aguirre, A. N., Longo-Sánchez, and J. F. Blanco (2009), Macroinvertebrate assemblages in gorgona island streams: spatial patterns during two contrasting hydrologic periods, *Actualidades Biológicas*, 31(91), 161-178.
- Gorbach, K. R., M. E. Benbow, M. D. McIntosh, and A. J. Burky (2012), Dispersal and upstream migration of an amphidromous neritid snail: implications for restoring migratory pathways in tropical streams, *Freshwater Biology*, 57(8), 1643-1657.
- Graveline, N., J. D. Fusillier, and J.D. Rinaudo (2010), Prospective de la demande en eau et bilan de la ressource-demande à l'horizon 2030 à la Réunion, BRGM RP/57771-FR, 146 pp..
- Gray, B. R. (2005), Selecting a distributional assumption for modelling relative densities of benthic macroinvertebrates, *Ecological Modelling*, 185(1), 1-12.
- Greathouse, E. A., and C. M. Pringle (2006), Does the river continuum concept apply on a tropical island? Longitudinal variation in a Puerto Rican stream, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 63(1), 134-152.
- Greathouse, E. A., C. M. Pringle, R. M. McDowall, and J. G. Holmquist (2006), Indirect upstream effects of dams: consequences of migratory consumer extirpation in Puerto Rico, *Ecological Applications*, 16(1), 339-352.
- Grossman, G. D., R. E. Ratajczak, M. Crawford, and M. C. Freeman (1998), Assemblage organization in stream fishes: Effects of environmental variation and interspecific interactions, *Ecological Monograph*, 68(3), 395-420.

H

- Hein, C. L., and T. A. Crowl (2010), Running the predator gauntlet: do freshwater shrimp (*Atya lanipes*) migrate above waterfalls to avoid fish predation?, *Journal of the North American Benthological Society*, 29(2), 431-443.
- Hoareau, T. (2005), Dynamique structurale des populations de bichiques, *Sicyopterus lagocephalus*: Gobiidés amphidromes des rivières de la Réunion, Thèse de doctorat, Université de la Réunion, 528pp..

I

- Ibañez, C., J. Belliard, R. M. Hughes, P. Irz, A. Kamdem-Toham, N. Lamouroux, P. A. Tedesco, and T. Oberdorff (2009), Convergence of temperate and tropical stream fish assemblages, *Ecography*, 32(4), 658-670.
- INSEE, Institut National de la Statistique et des Études Économiques (2009). *Insee Mayotte Infos Population*, 39.
- Institute of Hydrology (1980), Low Flow Studies report. Wallingford, UK.

J

- Jackson, D. A., P. R. Peres-Neto, and J. D. Olden (2001), What controls who is where in freshwater fish communities - the roles of biotic, abiotic, and spatial factors, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(1), 157-170.
- Jacobsen, D. (2009), Classical alpine stream types on the equator: are they different?, *International Society of Limnology*, 30(8), 1245-1250.
- James, A. B. W., Z. S. Dewson, and R. G. Death (2008), The effect of experimental flow reductions on macroinvertebrate drift in natural and streamside channels, *River Research and Applications*, 24(1), 22-35.
- Jenkins, A. P., S. D. Jupiter, I. Qauqau, and J. Atherton (2009), The importance of ecosystem-based management for conserving aquatic migratory pathways on tropical high islands: a case study from Fiji, *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems*, 20(2), 224-238.
- Johnson, S. L., A. P. Covich, T. A. Cowl, A. Estrada-Pinto, J. Bithorn, and W. A. Wurtsbaugh (1998), Do seasonality and disturbance influence reproduction in freshwater atyid shrimp in headwater streams, Puerto Rico?, *Proceedings of the International Association of Theoretical and Applied Limnology*, 26, 2076-2081.
- Jorde, K., M. Schneider and F. Zöllner (2000). Analysis of instream habitat quality—preference functions and fuzzy models. In: Wang, Hu (Eds.), *Stochastic Hydraulics*. Balkema, Rotterdam, pp. 671–680.
- Jowett, I. G. (1993), A Method for Objectively Identifying Pool, Run, and Riffle Habitats from Physical Measurements, *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 27(2), 241-248.
- Jowett, I.G. (1996), RHYHABSIM, river hydraulics and habitat simulation, computer manual. National Institute of Water and Atmospheric Research (NIWA) Report, Hamilton, 50 pp.
- Jowett, I. G. (1997), Instream flow methods: A comparison of approaches, *Regulated Rivers: Research & Management*, 13(2), 115-127.
- Jowett, I. G. (1998), Hydraulic geometry of New Zealand rivers and its use as a preliminary method of habitat assessment, *Regulated Rivers: Research & Management*, 14(5), 451-466.
- Jowett, I. G., and J. Richardson (2003), Fish communities in New Zealand rivers and their relationship to environmental variables, *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 37(2), 347-366.
- Jowett, I., and B. J. F. Biggs (2006), Flow regime requirements and the biological effectiveness of habitat-based minimum flow assessments for six rivers, *Journal of River Basin Management*, 4(3), 179-189.
- Jowett, I. G., and B. J. F. Biggs (2009), Application of the 'Natural Flow Paradigm' in a New Zealand Context, *River Research and Applications*, 25(9), 1126-1135.
- Jowett, I. G., J. Richardson, B. J. F. Biggs, C. W. Hickey, and J. M. Quinn (1991), Microhabitat preferences of benthic invertebrates and the development of generalised Deleatidium spp. habitat suitability curves, applied to four New Zealand rivers, *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 25, 187-199.
- Jowett, I. G., S. M. Parkyn, and J. Richardson (2008), Habitat characteristics of crayfish (*Paraneohaps planifrons*) in New Zealand streams using generalised additive models (GAMs), *Hydrobiologia*, 596, 353-365.

K

- Keith, P. (2003), Biology and ecology of amphidromous Gobiidae of the Indo-Pacific and the Caribbean regions, *Journal of Fish Biology*, 63(4), 831-847.
- Keith, P., E. Vigneux, and P. Bosc (1999), Atlas des poissons et crustacés d'eau douce de la Réunion, Paris, 136 pp..
- Keith, P., T. Galewski, G. Cattaneo-Berrebi, T. Hoareau, and P. Berrebi (2005), Ubiquity of *Sicyopterus lagocephalus* (Teleostei : Gobioidae) and phylogeography of the genus *Sicyopterus* in the Indo-Pacific area inferred from mitochondrial cytochrome b gene, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 37(3), 721-732.
- Keith, P., C. Lord, J. Lorion, S. Watanabe, K. Tsukamoto, A. Couloux, and A. Dettai (2011), Phylogeny and biogeography of Sicydiinae (Teleostei: Gobiidae) inferred from mitochondrial and nuclear genes, *Marine Biology*, 158(2), 311-326.
- Kikkert, D. A., T. A. Crowl, and A. P. Covich (2009), Upstream migration of amphidromous shrimps in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico: temporal patterns and environmental cues, *Journal of the North American Benthological Society*, 28(1), 233-246.
- King, J. M., and M. D. Louw (1998), Instream flow assessments for regulated rivers in South Africa using the Building Block Methodology, *Aquatic Ecosystem Health and Management*, 1, 109-124.

L

- Lachassagne, P. and J.C. Marechal (2011), Les ressources en eau souterraine en contexte volcanique insulaire, *Géoscience*, 14.
- Lachassagne, P., J.C. Marechal, and B. Sanjuan (2009), Hydrogeological model of a high energy geothermal field (Bouillante area, Guadeloupe, French West Indies), *Hydrogeology Journal*, 17 (7), 1589-1606.
- Lagabrielle, E., M. Rouget, T. Le Bourgeois, K. Payet, L. Durieux, S. Baret, J. Dupont, and D. Strasberg (2011), Integrating conservation, restoration and land-use planning in islands-An illustrative case study in Reunion Island (Western Indian Ocean), *Landscape and Urban Planning*, 101(2), 120-130.
- Lamouroux, N. (1998), Depth probability distributions in stream reaches, *Journal of Hydraulic Engineering-Asce*, 124(2), 224-227.
- Lamouroux, N. (2002), Estimhab: estimating instream habitat quality changes associated with hydraulic river management. Shareware & User's guide. Cemagref Lyon - Onema, <http://www.irstea.fr/estimhab>.
- Lamouroux, N. (2007), Hydraulic geometry of stream reaches and ecological implications, in Developments. In: H. Habersack, H. Piégay and M. Rinaldi (Eds.), Elsevier, Earth Surface Processes Gravel Bed Rivers VI. pp. 661-675.
- Lamouroux, N., and H. Capra (2002), Simple predictions of instream habitat model outputs for target fish populations, *Freshwater Biology*, 47(8), 1543-1556.
- Lamouroux, N., and Y. Souchon (2002), Simple predictions of instream habitat model outputs for fish habitat guilds in large streams, *Freshwater Biology*, 47(8), 1531-1542.
- Lamouroux, N., and I. G. Jowett (2005), Generalized instream habitat models, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62(1), 7-14.
- Lamouroux, N., B. Statzner, U. Fuchs, F. Kohmann, and U. Schmedtje (1992), An unconventional approach to modeling spatial and temporal variability of local shear-stress in stream segments, *Water Resources Research*, 28(12), 3251-3258.
- Lamouroux, N., Y. Souchon, and E. Herouin (1995), Predicting velocity frequency-distributions in stream reaches, *Water Resources Research*, 31(9), 2367-2375.

- Lamouroux, N., H. Capra, M. Pouilly, and Y. Souchon (1999), Fish habitat preferences in large streams of southern France, *Freshwater Biology*, 42(4), 673-687.
- Lamouroux, N., L. N. Poff, and P. L. Angermeier (2002), Intercontinental convergence of stream fish community traits along geomorphic and hydraulic gradients, *Ecology*, 83(7), 1792-1807.
- Lamouroux, N., S. Dolédec, and S. Gayraud (2004), Biological traits of stream macroinvertebrate communities: Effects of microhabitat, reach, and basin filters, *Journal of the North American Benthological Society*, 23(3), 449-466.
- Lamouroux, N., J. M. Olivier, H. Capra, M. Zylberblat, A. Chandesris, and P. Roger (2006), Fish community changes after minimum flow increase: testing quantitative predictions in the Rhône River at Pierre-Bénite, France, *Freshwater Biology*, 51(9), 1730-1743.
- Lamouroux, N., S. Stroffek et H. Pella (2008), ESTIMKART: plate-forme de modèles sur SIG, Simulations et interprétation des premiers résultats sur le bassin Rhône-Méditerranée pour la gestion écologique des débits à large échelle, Rapport Cemagref, 19pp..
- Leathwick, J. R., J. Elith, W. L. Chadderton, D. Rowe, and T. Hastie (2008), Dispersal, disturbance and the contrasting biogeographies of New Zealand's diadromous and non-diadromous fish species, *Journal of Biogeography*, 35(8), 1481-1497.
- Leberer, T., and S. G. Nelson (2001), Factors affecting the distributions of atyid shrimp in two tropical insular rivers, *Pacific science*, 55, 389-399.
- Lee, P. Y., and J. P. Suen (2012), Niche partitioning of fish assemblages in a mountain stream with frequent natural disturbances - an examination of microhabitat in riffle areas, *Ecology of Freshwater Fish*, 21(2), 255-265.
- Lefrancois, E., S. Coat, G. Lepoint, N. Vachiery, O. Gros, and D. Monti (2011), Epilithic biofilm as a key factor for small-scale river fisheries on Caribbean islands, *Fisheries Management and Ecology*, 18(3), 211-220.
- Leftwich, K. N., P. L. Angermeier, and C. A. Dolloff (1997), Factors influencing behavior and transferability of habitat models for a benthic stream fish, *Transactions of the American Fisheries Society*, 126(5), 725-734.
- Legleiter, C. J., T. L. Phelps, and E. E. Wohl (2007), Geostatistical analysis of the effects of stage and roughness on reach-scale spatial patterns of velocity and turbulence intensity, *Geomorphology*, 83(3-4), 322-345.
- Lévêque, C. (1974), Crevettes d'eau douce de la Guadeloupe (Atyidae et Palaemonidae), Cahier ORSTOM, Série Hydrobiologie, 13, 41-49.
- Lim, P., M. Meunier, P. Keith, and P. Y. Noël (2002), Atlas des poissons et des crustacés d'eau douce de la Martinique, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 120pp..
- Lord, C., H. Tabouret, F. Claverie, C. Pecheyran, and P. Keith (2011), Femtosecond laser ablation ICP-MS measurement of otolith Sr:Ca and Ba:Ca composition reveal differential use of freshwater habitats for three amphidromous *Sicyopterus* (Teleostei: Gobioidi: Sicydiinae) species, *Journal of Fish Biology*, 79(5), 1304-1321.
- Lytle, D. A., and N. L. Poff (2004), Adaptation to natural flow regimes, *Trends in Ecology and Evolution*, 19(2), 94-100.
- Lytle, D. A., M. T. Bogan, and D. S. Finn (2008), Evolution of aquatic insect behaviours across a gradient of disturbance predictability, *Proceeding of the Royal Society B-Biology Sciences*, 275(1633), 453-462.

M

- Maie, T., H. L. Schoenfuss, and R. W. Blob (2007), Ontogenetic scaling of body proportions in waterfall-climbing gobiid fishes from Hawai'i and Dominica: Implications for locomotor function, *Copeia*, 3, 755-764.

- Malavoi, J. R. (1998), Typologie et sectorisation des cours d'eau de la Réunion, Rapport DIREN Réunion, 24 pp..
- Malavoi, J. R. (1999), Typologie et sectorisation des petits cours d'eau de la Réunion, Rapport DIREN Réunion, 42 pp..
- Mantel, S. M. K., M. Salas, and D. Dudgeon (2004), Foodweb structure in a tropical Asian forest stream, *Journal of the North American Benthological Society*, 23(4), 728-755.
- March, J. G., and C. M. Pringle (2003), Food web structure and basal resource utilization along a tropical island stream continuum, Puerto Rico, *Biotropica*, 35(1), 84-93.
- March, J. G., J. P. Benstead, C. M. Pringle, and F. N. Scatena (1998), Migratory drift of larval freshwater shrimps in two tropical streams, Puerto Rico, *Freshwater Biology*, 40(2), 261-273.
- March, J. G., C. M. Pringle, M. J. Townsend, and A. I. Wilson (2002), Effects of freshwater shrimp assemblages on benthic communities along an altitudinal gradient of a tropical island stream, *Freshwater Biology*, 47(3), 377-390.
- Marchildon, M. A., W. K. Annable, J. G. Imhof, and M. Power (2011), A high-resolution hydrodynamic investigation of brown trout (*salmo trutta*) and rainbow trout (*oncorhynchus mykiss*) redds, *River Research and Applications*, 27(3), 345-359.
- Marquis, G. A., and A. G. Roy (2011), Bridging the gap between turbulence and larger scales of flow motions in rivers, *Earth Surface Processes and Landforms*, 36(4), 563-568.
- McDowall, R. M. (1998), Fighting the flow: downstream–upstream linkages in the ecology of diadromous fish faunas in West Coast New Zealand rivers, *Freshwater Biology*, 40(1), 111-122.
- McDowall, R. M. (2008), Diadromy, history and ecology: a question of scale, *Hydrobiologia*, 602, 5-14.
- McDowall, R. M. (2010), Why be amphidromous: expatrial dispersal and the place of source and sink population dynamics?, *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 20(1), 87-100.
- McDowell, W. H., A. E. Lugo, and A. James (1995), Export of Nutrients and Major Ions from Caribbean Catchments, *Journal of the North American Benthological Society*, 14(1), 12-20.
- McIntosh, M. D., M. E. Benbow, and A. J. Burky (2002), Effects of stream diversion on riffle macroinvertebrate communities in a Maui, Hawaii, Stream, *River Research and Applications*, 18(6), 569-581.
- McIntosh, M. D., J. A. Schmitz, M. E. Benbow, and A. J. Burky (2008), Structural and functional changes of tropical riffle macroinvertebrate communities associated with stream flow withdrawal, *River Research and Applications*, 24(8), 1045-1055.
- Meile, T., J. L. Boillat, and A. J. Schleiss (2011), Flow Resistance Caused by Large-Scale Bank Roughness in a Channel, *Journal of Hydraulic Engineering-Asce*, 137(12), 1588-1597.
- Merigoux, S., N. Lamouroux, J. M. Olivier, and S. Doledec (2009), Invertebrate hydraulic preferences and predicted impacts of changes in discharge in a large river, *Freshwater Biology*, 54(6), 1343-1356.
- Meunier, M. (2001), Regional flow-duration-frequency model for the tropical island of Martinique, *Journal of Hydrology*, 247(1-2), 31-53.
- Monti, D., and P. Legendre (2009), Shifts between biotic and physical driving forces of species organization under natural disturbance regimes, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 66, 1282-1293.
- Monti, D., P. Keith, and E. Vigneux (2010), Atlas des poissons et des crustacés d'eau douce de la Guadeloupe, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 128 pp..

P

- Page, T. J., B. D. Cook, T. Rintelen, K. Rintelen, and J. M. Hughes (2008), Evolutionary relationships of atyid shrimps imply both ancient Caribbean radiations and common marine dispersals, *Journal of the North American Benthological Society*, 27(1), 68-83.
- Petts, G. E. (2009), Instream flow science for sustainable river management, *Journal of the American Water Resources Association*, 45(5), 1071-1086.
- Pike, A. S., F. N. Scatena, and E. E. Wohl (2010), Lithological and fluvial controls on the geomorphology of tropical montane stream channels in Puerto Rico, *Earth Surface Processes and Landforms*, 35(12), 1402-1417.
- Poff, N. L. (2009), Managing for Variability to Sustain Freshwater Ecosystems, *Journal of Water Resources Planning and Management - ASCE*, 135(1), 1-4.
- Poff, N. L., and J. V. Ward (1989), Implications of streamflow variability and predictability for lotic community structure - a regional-analysis of streamflow patterns, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46(10), 1805-1818.
- Poff, N. L., and J. V. Ward (1990), Physical habitat template of lotic systems: recovery in the context of historical pattern of spatiotemporal heterogeneity, *Environmental Management*, 14(5).
- Poff, N. L., and J. K. H. Zimmerman (2010), Ecological responses to altered flow regimes: a literature review to inform the science and management of environmental flows, *Freshwater Biology*, 55(1), 194-205.
- Poff, N. L., J. D. Allan, M. B. Bain, J. R. Karr, K. L. Prestegard, B. D. Richter, R. E. Sparks, and J. C. Stromberg (1997), The natural flow regime. A paradigm for river conservation and restoration, *Bioscience*, 47(11), 769-784.
- Poff, N. L., B. D. Richter, B. D., A. H. Arthington, S. E. Bunn, R. J. Naiman, *et al.* (2010), The ecological limits of hydrologic alteration (ELOHA): a new framework for developing regional environmental flow standards, *Freshwater Biology*, 55(1), 147-170.
- Pouilly, M. (1994), Relation entre l'habitat physique et les poissons des zones à cyprinidés rhéophiles dans trois cours d'eau du bassin rhodanien : vers une simulation de la capacité d'accueil des peuplements, Thèse de doctorat, Université Claude Bernard - Lyon 1, 256pp..
- Pringle, C. M., and A. Ramirez (1998), Use of both benthic and drift sampling techniques to assess tropical stream invertebrate communities along an altitudinal gradient, Costa Rica, *Freshwater Biology*, 39(2), 359-373.
- Pyron, M., A. Covich, and R. Black (1999), On the relative importance of pool morphology and woody debris to distributions of shrimp in a Puerto Rican headwater stream, *Hydrobiologia*, 405(0), 207-215.

R

- Ramirez, A., A. Engman, K. G. Rosas, O. Perez-Reyes, and D. M. Martino-Cardona (2012), Urban impacts on tropical island streams: Some key aspects influencing ecosystem response, *Urban Ecosystem*, 15(2), 315-325.
- Rhoads, B. L., J. S. Schwartz, and S. Porter (2003), Stream geomorphology, bank vegetation, and three-dimensional habitat hydraulics for fish in midwestern agricultural streams, *Water Resources Research*, 39(8).
- Ribeiro, T. C., and G. U. Villalobos (2010), Distribution of *Agonostomus monticola* and *Brycon behreae* in the Rio Grande de Terraba, Costa Rica and relations with water flow, *Neotropical Ichthyology*, 8(4), 841-849.

- Richter, B. D., J. V. Baumgartner, J. Powell, and D. P. Braun (1996), A method for assessing hydrologic alteration within ecosystems, *Conservation Biology*, 10(4), 1163-1174.
- Riis, T., and B. J. F. Biggs (2003), Hydrologic and hydraulic control of macrophyte establishment and performance in streams, *Limnology and Oceanography*, 48(4), 1488-1497.
- Robert, R. (2001), Pluviométrie à l'île de la Réunion: des travaux de J. Defos du Rau (1960) à nos jours, *L'information géographique*, 53-59.
- Rosenfeld, J. S., K. Campbell, E. S. Leung, J. Bernhardt, and J. Post (2011), Habitat effects on depth and velocity frequency distributions: Implications for modeling hydraulic variation and fish habitat suitability in streams, *Geomorphology*, 130(3-4), 127-135.
- Roy, M. L., A. G. Roy, and P. Legendre (2010), The relations between 'standard' fluvial habitat variables and turbulent flow at multiple scales in morphological units of a gravel-bed river, *River Research and Applications*, 26(4), 439-455.

S

- Sagnes, P., and B. Statzner (2009), Hydrodynamic abilities of riverine fish: a functional link between morphology and velocity use, *Aquatic Living Resources*, 22(1), 79-91.
- Saraeva, K., and T. B. Hardy (2009), Prediction of fisheries physical habitat values based on hydraulic geometry and frequency distributions of depth and velocity, *International Journal River Basin Management*, 7(1), 31-41.
- Sauquet, E. (2011), Guide méthodologique en vue de l'estimation du module d'un cours d'eau. Interpolation des modules : quelles évolutions depuis la note technique de 1987?, Annexe 3 de la circulaire relative à l'application de l'article L.214-18 du code de l'environnement sur les débits réservés à maintenir en cours d'eau, 27pp..
- Scatena, F. N. (2004), A survey of methods for setting minimum instream flow standards in the Caribbean Basin, *River Research and Applications*, 20(2), 127-135.
- Scatena, F. N., and S. L. Johnson (2001), Instream flow analysis of Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico: methods and analysis. General Technical Report IITF-GTR-11, U.S. Department of Agriculture, Forest, Service, International Institute of Tropical Forestry, Rio Piedras, PR, 35pp..
- Schneider, M. (2001). Habitat- und Abflussmodellierung für Fließgewässer mit unscharfen Berechnungsansätzen - Weiterentwicklung des Simulationsmodells CASIMIR, Thèse de doctorat, Mitteilungen des Instituts für Wasserbau, Heft 108, Universität Stuttgart, Stuttgart, 257 pp.. (in German)
- Schweizer, S., M. E. Borsuk, I. Jowett, and P. Reichert (2007), Predicting joint frequency distributions of depth and velocity for instream habitat assessment, *River Research and Applications*, 23(3), 287-302.
- Sheldon, A. L. (2011), Comparative habitat use by grazing fishes in a Bornean stream, *Environmental Biology of Fishes*, 92(3), 381-390.
- Smith, G. C., A. P. Covich, and A. M. D. Brasher (2003), An ecological perspective on the biodiversity of tropical island streams, *Bioscience*, 63(11), 1048-1051.
- Snelder, T., D. Booker, and N. Lamouroux (2011), A method to assess and define environmental flow rules for large jurisdictional regions, *Journal of the American Water Resources Association*, 47(4), 828-840.
- Soubeyran, Y. (2008), Espèces exotiques envahissantes dans les collectivités françaises d'outre-mer (Etat des lieux et recommandations). Collection Planete Nature. Comité français de l'UICN. Paris, 202 pp..
- Souchon, Y., S. Valentin, and H. Capra (1998), Peut-on rendre plus objective la détermination des débits réservés par une approche scientifique ?, *La houille blanche*, 53 (8), 41-45.

- Souchon, Y., C. Sabaton, R. Deibel, D. Reiser, J. Kershner, *et al.* (2008), Detecting biological responses to flow management: Missed opportunities; Future directions, *River Research and Applications*, 24(5), 506-518.
- Statzner, B., J. A. Gore, and V. H. Resh (1988), Hydraulic stream ecology: observed patterns and potential applications, *Journal of the North American Benthological Society*, 7, 307-360.
- Stewardson, M. J. (2005), Hydraulic geometry of stream reaches, *Journal of Hydrology*, 306(1-4), 97-111.
- Stewardson, M. J., and T. A. McMahon (2002), A stochastic model of hydraulic variations within stream channels, *Water Resources Research*, 38(1), 81-814.

T

- Teichert, N. (2012), Variabilité des traits d'histoire de vie chez les Gobiidae (Sicydiinae) amphidromes de l'île de la Réunion : *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas, 1770) et *Cotylopus acutipinnis* (Guichenot, 1863), Thèse de doctorat, Université de Pau et des pays de l'Adour, 342 pp..
- Teichert, N., M. Richarson, P. Valade, and P. Gaudin (2012), Reproduction and marine life history of an endemic amphidromous gobiid fish of Reunion Island, *Aquatic Biology*, 15(3), 225-236.
- Teichert, N., P. Vallade, P. Lim, F. Dauba, J. Labonne, M. Richarson, and P. Gaudin (*soumis*), Habitat selection in *Sicyopterus lagocephalus* and *Cotylopus acutipinnis*, amphidromous Gobiidae of Reunion Island, *Hydrobiologia*.
- Teichert, N., P. Vallade, P. Bosc, M. Richarson and P. Gaudin (*en preparation*), Spawning habitat selection of an Indo-Pacific amphidromous Gobiidae: *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas, 1770) on Reunion Island.
- Tew, K. S., C. C. Han, W. R. Chou, and L. S. Fang (2002), Habitat and fish fauna structure in a subtropical mountain stream in Taiwan before and after a catastrophic typhoon, *Environmental Biology of Fishes*, 65(4), 457-462.
- Tharme, R. E. (2003), A global perspective on environmental flow assessment: emerging trends in the development and application of environmental flow methodologies for rivers, *River Research and Applications*, 19, 397-441.
- Trevisani, S., M. Cavalli, and L. Marchi (2010), Reading the bed morphology of a mountain stream: a geomorphometric study on high-resolution topographic data, *Hydrology and Earth System Science*, 14(2), 393-405.

V

- Valade, P., C. Lord, H. Grondin, P. Bosc, L. Taillebois, M. Iida, K. Tsukamoto, and P. Keith (2009), Early life history and description of larval stages of an amphidromous goby, *Sicyopterus lagocephalus* (Gobioidei: Sicydiinae), *Cybium*, 33(4), 309-319.
- Vaudor, L., N. Lamouroux, and J. M. Olivier (2011), Comparing distribution models for small samples of overdispersed counts of freshwater fish, *Acta oecologica international journal of ecology*, 37(3), 170-178.
- Vilizzi, L., G. H. Copp, and J. M. Roussel (2004), Assessing variation in suitability curves and electivity profiles in temporal studies of fish habitat use, *River Research and Applications*, 20(5), 605-618.

W

- Wasson, J. G., A. Chandesris, and H. Pella (2004), Hydro-ecoregions of Guadeloupe. Proposals for regionalization of aquatic ecosystems with the view of the

- implementation of the European Water Framework Directive, Rapport Cemagref-Lyon, 11pp., 6 ann..
- Wasson, J. G., A. Chandesris, and H. Pella (2004), Hydro-ecoregions of Reunion Island. Proposals for regionalization of aquatic ecosystems for the implementation of the European Water Framework Directive, Rapport Cemagref-Lyon, 9pp., 7 ann..
- Way, C. M., A. J. Burky, J. M. Harding, S. Hau, and W. Puleloa (1998), Reproductive biology of the endemic goby, *Lentipes concolor*, from Makamaka'ole Stream, Maui and Waikolu Stream, Moloka'i, *Environmental Biology of Fishes*, 51(1), 53-65.
- Western, A. W., B. L. Finlayson, T. A. McMahon, and I. C. O'Neill (1997), A method for characterising longitudinal irregularity in river channels, *Geomorphology*, 21(1), 39-51.
- Wilcox, A. C., B. L. Peckarsky, B. W. Taylor, and A. C. Encalada (2008), Hydraulic and geomorphic effects on mayfly drift in high-gradient streams at moderate discharges, *Ecohydrology*, 1(2), 176-186.
- Wilcox, A. C., E. E. Wohl, F. Comiti, and L. Mao (2011), Hydraulics, morphology, and energy dissipation in an alpine step-pool channel, *Water Resources Research*, 47.
- Winemiller, K. O., A. S. Flecker, and D. J. Hoeinghaus (2010), Patch dynamics and environmental heterogeneity in lotic ecosystems, *Journal of the North American Benthological Society*, 29(1), 84-99.
- Wohl, E., (2010), Mountain Rivers Revisited, AGU, Washington, DC, 573 pp.
- Wohl, E., and D. M. Merritt (2008), Reach-scale channel geometry of mountain streams, *Geomorphology*, 93(3-4), 168-185.
- Wohl, E., and K. L. Jaeger (2009), Geomorphic implications of hydroclimatic differences among step-pool channels, *Journal of Hydrology*, 374(1-2), 148-161.

Y

- Yochum, S. E., B. P. Bledsoe, G. C. L. David, and E. Wohl (2012), Velocity prediction in high-gradient channels, *Journal of Hydrology*, 424, 84-98.

Z

- Zimmermann, A. (2010), Flow resistance in steep streams: An experimental study, *Water Resources Research*, 46.
- Zimmermann, G. (2009), Variabilité morphologique et génétique des Macrobrachium (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) de l'Indo-ouest Pacifique, Thèse de doctorat, Université Pierre et Marie Curie, 258pp..
- Zimmermann, G., P. Bosc, P. Valade, R. Cornette, N. Ameziane, and V. Debat (2012), Geometric morphometrics of carapace of Macrobrachium australe (Crustacea: Palaemonidae) from Reunion Island, *Acta Zoologica*, 93(4), 492-500.