



HAL
open science

Dynamique des communautés biologiques dans un contexte de restauration par injection sédimentaire et érosion maîtrisée : cas du Vieux Rhin, France

Cybill Staentzel

► **To cite this version:**

Cybill Staentzel. Dynamique des communautés biologiques dans un contexte de restauration par injection sédimentaire et érosion maîtrisée : cas du Vieux Rhin, France. Biodiversité et Ecologie. Université de Strasbourg, 2018. Français. NNT : 2018STRAH004 . tel-02140228

HAL Id: tel-02140228

<https://theses.hal.science/tel-02140228>

Submitted on 27 May 2019

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



ÉCOLE DOCTORALE 413
UMR 7362 LIVE – CNRS - ENGEES

THÈSE présentée par :
Cybill STAENTZEL

soutenue le : **25 avril 2018**

pour obtenir le grade de : **Docteur de l'université de Strasbourg**

Discipline/ Spécialité : **Ecologie / éthologie**

**Dynamique des communautés biologiques dans un
contexte de restauration par injection sédimentaire
et érosion maîtrisée : cas du Vieux Rhin, France.**

THÈSE dirigée par :

M. BEISEL Jean-Nicolas

Professeur, Ecole du Génie de l'Eau et de
l'Environnement de Strasbourg (ENGEES), Université
de Strasbourg

RAPPORTEURS :

Mme Gudrun Bornette

Directrice de recherche CNRS, Université de Franche-
Comté

M. Karl-Matthias Wantzen

Professeur, Université de Tours

AUTRES MEMBRES DU JURY :

Mme Elise Buisson

Maître de conférences HDR, Université d'Avignon

M. Emmanuel Castella

Maître de conférences, Université de Genève

Mme Isabelle Combroux

Maître de conférences, Université de Strasbourg

Aux générations futures,

A papa et maman,

Avant-propos

A partir d'une force constructrice, se dégage un point de commencement.

De là se croisent des flux dynamiques de réflexions, d'expérience et d'idées appelant à la création.

Qu'est-ce que cette recherche ? La preuve d'un aboutissement, celui d'une synergie où la mise en commun de savoirs et de préceptes crée la richesse et réclame le partage.

Cette aventure toute particulière n'aurait
pu aboutir sans vous tous !

Merci à ...

Jean-Nicolas Beisel, mon directeur de thèse. Les enseignements ont été grands. Les graines d'idées ont été nombreuses et l'encadrement que tu m'as donné a permis de les faire germer. Le développement de ces idées s'est fait dans un cadre novateur où nos aspirations communes ont contribué à l'aboutissement des recherches. Cet esprit « hors des sentiers battus » est en accord avec ma nature profonde et l'éducation qui m'a été donnée. Cela a construit en peu de temps une grande complicité, qui je l'espère mènera vers d'autres horizons de recherche.

Isabelle Combroux, ma co-encadrante. La confiance que tu m'as accordée dès le départ de ce projet a été le fruit de mon épanouissement au cours de toutes ces années. La rigueur dont tu as fait preuve m'a fait peser le poids des mots et a construit mon raisonnement scientifique. Notre duo féminin a élaboré ses réflexions, souvent les pieds dans l'eau, mais a aussi fait face à des galères de terrain mémorables : couvertes de boue après que notre voiture se soit embourbée, le secours à toutes sorte d'animaux blessés ou laissés à l'abandon, ou encore des performances physiques improvisées dignes de grands sportifs. *In fine*, je te remercie de m'avoir donné la chance de me prouver que j'étais capable de relever ce challenge.

Gudrun Bornette et Karl-Matthias Wantzen, mes rapporteurs ainsi que mes examinateurs, **Elise Buisson et Emmanuel Castella**. Recevez toute ma profonde gratitude pour votre accord et votre disponibilité quant à la lecture et l'évaluation de ce présent manuscrit.

Agnès Barillier, invitée et membre du comité de pilotage Electricité de France. Les réflexions d'équipe que tu mènes quant à des projets d'une telle envergure et à leur mise en œuvre, m'impressionnent fortement. Ton expertise a constitué les bases fondatrices de ces travaux de recherche.

Laurent Schmitt, chef du projet de redynamisation du Vieux Rhin. La neige tombante, un coup de fil, et cette phrase « la thèse démarre », tu as été aussi ravi que je l'aie été, cela restera un souvenir marquant. Ton engouement pour le travail rigoureux, ta connaissance bibliographique impressionnante et ta présence bienveillante ont été les moteurs de la co-construction proposée dans le cadre de ce programme interdisciplinaire.

Alain Garnier, créateur du projet de restauration dans le Vieux Rhin ainsi qu'aux autres membres du comité de pilotage, **Denis Aelbrecht, Valentin Chardon, Anne Clutier, Jean-René Malavoi, Hervé Piégay et Claire Truc**.

Vos sensibilités différentes m'ont permis de percevoir l'intérêt des travaux de recherche interdisciplinaire. Je tiens à remercier plus particulièrement **Hervé Piégay** pour sa collaboration sur l'un des articles présentés au cours de ce travail de thèse et **Valentin Chardon**, doctorant en géomorphologie, m'ayant éclairé sur les subtilités des processus en géomorphologie.

Au laboratoire Image, Ville, Environnement (LIVE CNRS UMR 7362) et son directeur **Dominique Badariotti**, pour m'avoir accueillie. Merci à **Estelle Baehrel** et **Anne Kehayoff** pour leur gentillesse et flexibilité quant à la gestion de mes ordres de missions souvent réalisés dernière minute, au gré des fluctuations du Rhin ! Merci aussi à **David Eschbach**, pour ses conseils avisés concernant le doctorat et sa vision interdisciplinaire de la recherche.

Olivier Schlumberger. Tel un mentor, tu m'as transmis une grande part de tes connaissances expertes sur les communautés piscicoles. Les découvertes instantanées ont été des moments d'interrogation passionnants, s'en suivant des recherches bibliographiques pour confirmer ou infirmer nos hypothèses. Un vrai plaisir de collaboration, merci pour tout.

Laurent Hardion (LIVE, Strasbourg). Nos longues discussions philosophiques m'ont fait part de ta grande humilité ; ton soutien et ta présence m'ont été fort agréables durant ces années.

Corinne Grac (LIVE/ENGEES, Strasbourg). Merci pour tes mots d'encouragement et l'effort que tu as investi à m'initier à la détermination des macroinvertébrés peu avant la thèse.

Le personnel du Laboratoire d'études des eaux (ENGEES, Strasbourg). **Marie-Pierre Ottermatte**, ton soutien et ta réactivité dans mes moments de solitude ont été de grands rayons de soleil. Heureusement que tu étais là ma petite Marie ! Merci à **Carole Lutz**, pour ton professionnalisme, et à **Maximilien Nuel**, docteur maintenant ! Merci à **Bernadette François**, ma djette du labo jaune pour ta persévérance ; de Nina Simons aux Disneys, Cat Stevens à Puggy. La vie est faite de belles rencontres et vous en faites partie.

Serge Dumont (LIVE, Strasbourg). Alors que je venais de démarrer mon stage, j'assistais à l'une des projections de ton film *Jungle d'eau douce* dans un grand cinéma. Cette vision innovante de la recherche m'avait déjà conquise. Merci à toi pour ta participation et disponibilité quant au projet de restitution des travaux de thèse par l'image.

Fanny Arnaud (EVS, Lyon), **Soraya Rouifed** (LEHNA, Lyon), mes partenaires de projet et d'écriture. Votre clairvoyance m'a aidé à cibler au mieux les objectifs attendus et éclairer mes réflexions. Un grand merci pour votre disponibilité. Merci aussi à **Sébastien Gallet** (UBO, Brest) pour son aide quant à la bonne compréhension des matrices de transition.

Michèle Trémolières (LIVE, Strasbourg) pour votre partage d'expérience et maîtrise des environnements naturels. **Gisèle Hann-Archipoff** (Herbier de Strasbourg) pour ta bienveillance et nos échanges de bons plans ! **Etienne Chanez**, pour nos échanges d'invertébristes !

François Bernier et toute l'équipe enseignante pour leur complaisance et flexibilité quant au planning serré de fin de thèse.

Mes collègues de bureau en botanique jusqu'à ma deuxième année. **Eugénie Schwoertzig** et **Sarah Koenig**, j'ai apprécié les moments que nous avons passé ensemble, nos discussions et fous rires. Il faut dire que toute seule dans le bureau, cela faisait très très vide ! Je vous souhaite le meilleur pour la suite, les filles ! Merci **Albin Meyer** pour ton accueil et tes conseils lors de mes débuts.

Aux stagiaires, qui m'ont aidé sur le terrain. **Gwendoline David, Antoine Perrier, Guillaume Jacek**, je suis ravie qu'après vos stages respectifs, vous ayez pris le chemin de la thèse et espère vous y voir épanouis. Petit clin d'œil à **Marta**, pour nos convictions et plans humanitaires !

Aux équipes des fédérations de pêche dont l'accueil a toujours été chaleureux. Merci notamment à la fédération de pêche 68, **Yann, Sophie, Victorien, Coralie et Camille** pour votre investissement et collaboration. **A l'équipe de la réserve naturelle nationale de la petite Camargue alsacienne, Philippe Knibiely et Léa Merckling** pour nous avoir accueillis et logés. **Au Samu de l'environnement (SDE)**, à ses présidents successifs, **Fariborz Livardjani et Charles Dreyfus** pour votre confiance, force d'âme et constance, ainsi qu'à tous les bénévoles et leurs actions qui permettent de faire battre les ailes du papillon.

Gérard, Françoise pour votre engagement, votre détermination et votre humanité... et surtout votre amitié de longue date qui m'est si précieuse.

Benjamin, Emilie, pour nos moments de folies partagés !

Renaud Schmitt, pour tes si belles musiques qui m'ont portée au cours de ces années.

Athéna, Roméo, Kalypso. Vous avez veillé avec moi bien des nuits, vos ronronnements m'ont bercée ; toujours partant pour participer... à la rédaction de ce présent manuscrit, à la détermination sous loupe binoculaire ou encore au rangement du bureau !

Papa, Maman, Jean-Yves, vous avez, tous les trois, participé activement à cette aventure. L'intérêt sans faille que vous avez porté à ce travail, votre participation à la réflexion et votre présence ont été indispensables à mon épanouissement au sein de ce travail.

Jean-Yves, le vrai amour nous rend meilleur sans pour autant changer qui l'on est vraiment. Merci à toi pour ta présence, ton soutien et ton optimisme.

Papa, Maman. Vous savez bien que depuis toute petite, je n'ai jamais trouvé de mots assez forts pour vous exprimer l'amour que j'ai à votre égard ; j'en écrivais des post-it partout dans la maison !

Merci à **mon papa**. En panne, à l'autre bout du Rhin, dans la nature profonde ... tu es là...Merci pour ta présence et pour ton accompagnement lors d'un parcours initiatique où nos échanges sur le fond et la forme de l'humanité m'ont donné les clefs pour m'y épanouir. « Le guerrier qui cultive son esprit polit ses armes » - S. de Boufflers

Merci à **ma maman**, pour ton « tout est possible » et ce regard indéfectible que tu portes et qui me guide chaque jour. Les œuvres que nous avons créées reflètent tant cette liberté d'être et de faire que nous prônons. Toutes ces expériences sont rendues possibles grâce à notre si si belle complicité...

C'est à mon tour de vous donner confiance ; *tout est possible et l'aventure continue... Prochain projet ?!*

Et sans oublier le Rhin... Un véritable attachement et un profond respect s'est développé pour cette force tranquille qui m'a accompagnée tout au long de ses années. Qu'ai-je appris à ces côtés ? ... La résilience.

Table des matières

Introduction.....	15
CHAPITRE 1 Concepts généraux et objectifs de la thèse.....	21
1.1 Complexité et pressions sur l'hydrosystème fluvial.....	23
1.1.1 Définitions et dimensions.....	23
1.1.2 Pressions sur l'hydrosystème fluvial.....	25
1.1.3 Le Rhin Supérieur, modèle d'étude de la thèse	27
1.1.3.1 Géographie.....	27
1.1.3.2 Chronologie des aménagements du Rhin et variations temporelles du potentiel écologique	28
(i) Du Rhin sauvage à la canalisation (avant 1842-1940).....	28
(ii) Etat le plus dégradé chimiquement et accident Sandoz de 1986 (1940-1988).....	33
(iii) Qualité d'eau et ouverture du canal Rhin-Main-Danube (1988-2010).....	35
1.2 Restauration écologique des grands milieux.....	37
1.2.1 Définitions/sémantique	37
1.2.2 Evaluer le succès de la restauration	39
1.2.3 Pratique de la restauration et filtres environnementaux hiérarchiques	41
1.2.4 La restauration hydromorphologique	43
1.2.5 Cas d'étude de la thèse : les restaurations hydromorphologiques du Vieux Rhin.....	45
1.2.5.1 Débit réservé et modulations saisonnières	46
1.2.5.2 Injections sédimentaires	49
(i) Injection sédimentaire sur le site K	49
(ii) Injections sédimentaires en I1 et en I2	50
1.2.5.3 Erosion maîtrisée et création d'épis (site d'Ottmarsheim – site O3)	50
1.3 Objectifs de la thèse et contenu du mémoire	53
CHAPITRE 2 Injections sédimentaires et érosion maîtrisée : état de l'art.....	59
2.1 Quels sont les retours d'expérience ?	61
2.2 Gravel augmentation and controlled bank erosion: a review of large-river restoration actions (manuscrit A) ..	61
2.2.1 Abstract.....	61
2.2.2 Introduction.....	61
2.2.3 Methods	64
2.2.4 Results.....	66
2.2.4.1 Global overview of the literature on large river restorations.....	66
2.2.4.2 Network diagrams of words.....	73
2.2.5 Discussion	74
2.2.6 References	78

CHAPITRE 3 Matériel et méthodes	86
3.1 Suivi environnemental.....	87
3.1.1 Plan de travail : caractérisation des communautés végétales et des peuplements de macroinvertébrés	89
3.1.1.1 Caractérisation de la végétation aquatique et riveraine (relevés et cartographie).....	91
3.1.1.2 Caractérisation des peuplements de macroinvertébrés	91
3.1.2 Détails spécifiques à l’injection sédimentaire du site K (manuscrit B)	94
3.1.3 Détails spécifiques à l’érosion maîtrisée du site O3.....	96
3.2 Interactions interspécifiques et études complémentaires	100
3.2.1 Tests de phytotoxicité	100
3.2.1.1 Contexte et objectifs.....	100
3.2.1.2 Plan de travail et dispositif expérimental.....	101
(i) Mise en place de l’expérimentation.....	101
(ii) Tests sandwich sur plantes terrestres (Fujii <i>et al.</i> , 2004).....	102
(iii) Tests des extraits aqueux sur une plante aquatique	103
3.2.2 Etude du réseau trophique	104
3.2.2.1 Contexte et objectifs.....	104
3.2.2.2 Dispositif de l’étude.....	104
(i) Zones d’étude et pêches électriques	104
(ii) Investigations en laboratoire.....	107
(ii.a) Dissections	107
(ii.b) Analyse des contenus stomacaux et ADN environnemental	108
(ii.c) Parasitologie	109
(ii.d) Prédation des gobies	110
3.3 Vue globale du plan de travail : suivi environnemental et études complémentaires.....	111

CHAPITRE 4 Réponses des communautés biologiques aux restaurations hydromorphologiques

113	
4.1 Evaluation interdisciplinaire de l’injection sédimentaire (site K)	115
4.1.1 How do instream flow increase and gravel augmentation impact biological communities in large rivers: A case study on the Upper Rhine River (manuscrit B)	115
4.1.1.1 Abstract	116
4.1.1.2 Introduction	116
4.1.1.3 Study area	118
4.1.1.4 Methods.....	120
(i) Monitoring framework	120
(ii) Sampling methods.....	122
(iii) Data analyses	123
(iv) Digitization and modelling	123
4.1.1.5 Results.....	123
(i) Hydro-morphological changes.....	123
(ii) Biological community dynamics.....	127
(ii.a) Plant community.....	127

(ii.b) Invertebrate communities.....	127
4.1.1.6 Discussion.....	131
(i) Biological response indicators	131
(i.a) Riparian plants and macrophytes	131
(i.b) Macroinvertebrates	131
(i.c) Focus on invasive species establishment.....	132
(ii) Feedback and perspectives	132
4.1.1.7 Conclusions	134
4.1.1.8 References	135
4.2 Evaluation des bénéfices écologiques de l'érosion maîtrisée (site O3)	139
4.2.1 Quantifier les changements de dynamique végétale	139
4.2.1.1 Contexte et objectifs.....	139
4.2.1.2 A multiscale assessment protocol to quantify effects of restoration works on alluvial vegetation communities (manuscrit C).....	140
(i) Abstract	140
(ii) Introduction	141
(iii) Material and methods.....	142
(iii.a) Methodological scheme of the multiscale assessment protocol	142
(iii.b) Application in the field	145
a. Study site and description	145
b. Implementation of the multiscale assessment protocol.....	147
c. Functional diversity endorsement.....	148
(iv) Results.....	148
(iv.a) Qualitative description of vegetation dynamics	148
(iv.b) Quantitative description of vegetation dynamics.....	151
(iv.c) Aquatic vegetation and functional diversity	153
(v) Discussion.....	154
(v.a) Effects of restoration works on vegetation dynamics.....	154
(v.b) Multiscale assessment protocol relevance and prospects	155
(v.c) Conclusions and prospects.....	156
(vi) References	157
4.2.2 Couplage de données physiques et biologiques	163
4.2.2.1 Contexte et objectifs.....	163
4.2.2.2 Effects of a river restoration project along the Old Rhine River (France-Germany): responses of macroinvertebrates communities (manuscrit D).....	165
(i) Abstract	165
(ii) Introduction	166
(iii) Material and methods.....	167
(iii.a) Study site.....	167
(iii.b) Study design and sampling methodology.....	170
(iii.c) Abiotic measures and quantification of heterogeneity	171
(iii.d) Diversity metrics	172

(iii.e) Multivariate analyses and traits database	172
(iv) Results	174
(iv.a) Relative importance of spatiotemporal sources of variability in macroinvertebrate composition	174
(iv.b) Habitat heterogeneity	174
(iv.c) Biological effects of the restoration action	176
a Diversity indices and macroinvertebrate communities	176
b Changes in functional diversity.....	179
(v) Discussion.....	181
(v.a) Impact of the restoration on the determinants of macroinvertebrates.....	181
(v.b) Community structure-function changes in restored rivers	182
(v.c) Conclusions and prospects.....	184
(vi) References.	186

CHAPITRE 5 Invasions biologiques sur les sites restaurés : modification des interactions interspécifiques.....191

5.1 Focus sur l'impact potentiel d'une espèce invasive	193
5.1.1 Impact environnemental des plantes invasives	193
5.1.2 Environmental impacts of exotic riparian plants in alluvial floodplain: a phytotoxicity test of <i>Reynoutria japonica</i> leaf litter (manuscrit E, en préparation).....	195
5.1.2.1 Abstract	195
5.1.2.2 Introduction	195
5.1.2.3 Material and Methods.....	197
(i) Experimental design.....	197
(ii) Sandwich tests	198
(iii) The RR index and statistical analysis.....	199
5.1.2.4 Results	199
(i) Phytotoxicity tests on <i>Lactuca sativa</i>	199
(ii) Phytotoxicity testing on <i>Nasturtium officinale</i>	201
5.1.2.5 Discussion.....	203
(i) Specific trend for native and exotic species in their root reduction ability on <i>L. sativa</i> and <i>N. officinale</i>	203
(ii) Replacement of native species by <i>Reynoutria japonica</i>	204
5.1.2.6 References	206
5.2 Etude du réseau trophique	211
5.2.1 Effet de prédation potentielle par les Gobiidae.....	211
5.2.2 Gobiidae predation effects on local communities : potential consequences on ecological benefits of a river restoration project (manuscrit F, en préparation).....	213
5.2.2.1 Abstract	213
5.2.2.2 Introduction	214
5.2.2.3 Methods.....	216
(i) Study sites and sampling design.....	216
(ii) Methods of Gobiidae sampling.....	217

(iii) Details on macroinvertebrate sampling	218
(iv) Dietary overlap and statistical analyses	218
(v) Add-on of the eDNA approach	219
5.2.2.4 Results	219
(i) Fish assemblages on the restored study site	219
(ii) Prey availability, fish prey and add-on of eDNA results	221
5.2.2.5 Discussion.....	225
(i) River restoration: hydromorphological changes and prey availability	225
(ii) Dietary overlap and potential predation effects.....	226
(iii) Limits and add-on of complementary studies	227
(iv) Shifts in food web structure : conclusions and prospects.....	227
5.2.2.6 References	229

CHAPITRE 6 Discussion et perspectives 233

6.1 Discussions	234
6.1.1 Effets écologiques des restaurations par injection sédimentaire et érosion maîtrisée	234
6.1.1.1 Retour de paysages alluviaux dynamiques	235
6.1.1.2 Création d’habitats potentiels pour l’établissement de la végétation aquatique	236
6.1.1.3 Nouvelles niches écologiques pour les peuplements de macroinvertébrés	236
6.1.1.4 Etendre les milieux favorables à la fraie des espèces piscicoles	237
6.1.1.5 Des réponses taxons-spécifique	238
6.1.2 Durabilité de ces effets ?	239
6.1.3 Les invasions biologiques, des pressions supplémentaires	240
6.1.4 Evaluation globale des actions de restauration par injection sédimentaire et érosion maîtrisée	240
6.1.4.1 Evaluation de l’efficacité.....	240
6.1.4.2 Limites dans l’évaluation des restaurations <i>et alternatives</i> proposées	244
6.2 Perspectives	247
6.2.1 Optimisation des stratégies et des évaluations de restauration.....	247
6.2.2 Création d’un référentiel « Grand Milieux » <i>via</i> des listes faunistiques potentielles	249
6.2.3 Transposabilité des résultats obtenus	251

Bibliographie 254

Annexes..... 269

INTRODUCTION

Au sein des hydrosystèmes fluviaux, la diversité biologique et la connectivité écologique (*i.e.* la connexion fonctionnelle d'éléments éco-paysagers à l'échelle de l'organisme ou des communautés biologiques), sont régies par l'hétérogénéité spatiale en habitats (Beisel *et al.*, 1998 ; Beisel *et al.*, 2000). Cette hétérogénéité est issue du fonctionnement de la mosaïque fluviale, qui résulte de deux processus naturels majeurs, la morphodynamique et l'hydrologie (Figure I.1). L'aménagement des systèmes fluviaux a progressivement engendré des dysfonctionnements de ces deux processus naturels. La lutte contre les inondations, l'intensification du transport fluvial ou l'utilisation des ressources naturelles en eau pour la production d'hydroélectricité ont entraîné une perte de connectivité hydrologique (Amoros et Bornette, 2002 ; Friberg *et al.*, 2017). Ce déficit a profondément bouleversé les quatre dimensions de l'hydrosystème fluvial (Ward, 1989), notamment dans ses dimensions, longitudinale (axe amont-aval) et latérale (échanges plaine inondable-rivière). Les impacts majeurs qui en découlent sont (i) l'altération du régime hydrologique naturel (Poff *et al.*, 1997 ; Bunn et Arthington, 2002), (ii) la perturbation de l'activité géodynamique par réduction du transport sédimentaire et de l'érosion latérale (Bravard *et al.*, 1986 ; Wohl *et al.*, 2015), (iii) la fragmentation et la destruction des habitats naturels (Dynesius et Nilsson, 1994 ; Nilsson *et al.*, 2005 ; Vörösmarty *et al.*, 2010), et (iv) une modification de la chimie de l'eau (Souchon et Malavoi, 2012).

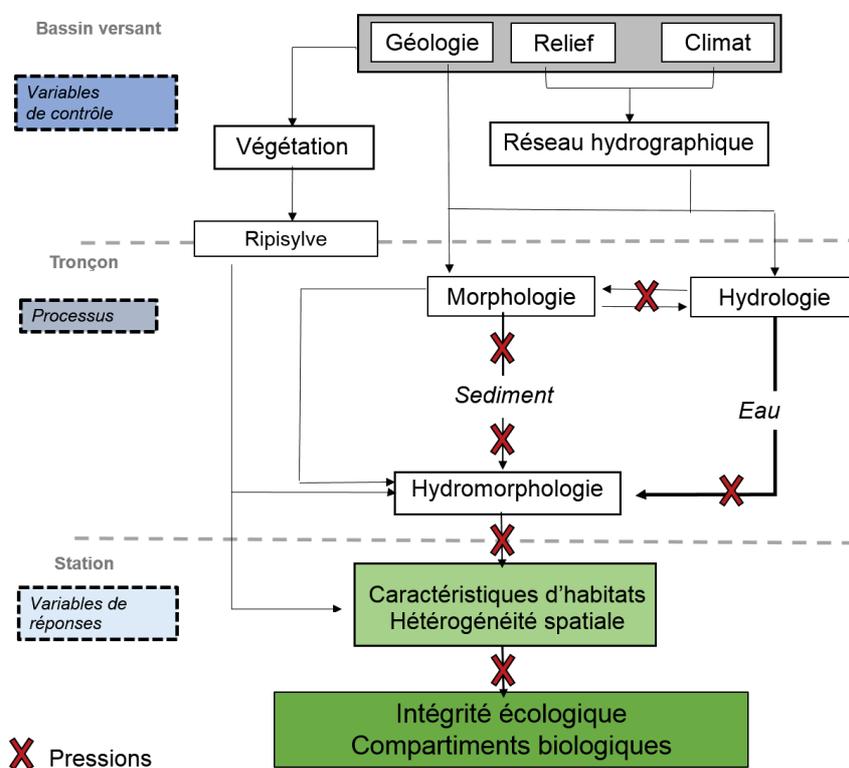


Figure I.1 : Impacts des pressions anthropiques liées à l'aménagement des systèmes fluviaux sur les variables de réponses (modifiée de Souchon, 2002)

Les répercussions sur la diversité biologique et la connectivité écologique en tant que variables de réponses (Figure I.1) se sont avérées importantes (Dudgeon *et al.*, 2006) : perte d'espèces patrimoniales faunistiques (poissons et invertébrés) et floristiques, modifications voire simplification des biocénoses (Oliveira *et al.*, 2018) ou facilitation d'espèces exotiques (Bradshaw et Chadwick, 1980 ; Petts et Gurnell, 2005 ; Beisel et Levêque, 2010 ; Clewell et Aronson, 2013 ; Friberg, 2014 ; Friberg *et al.*, 2016). Le Rhin Supérieur (tronçon du Rhin compris entre Bâle et Bingen am Rhein) a perdu une grande part de sa fonctionnalité hydro-morphologique suite à une succession d'aménagements au cours du XIX^{ème} siècle, de sorte qu'il présente aujourd'hui des déficits écologiques et fonctionnels. Les modifications anthropiques (rectification, régularisation, endiguement, dérivation, canalisation et implantation de barrages/usines hydroélectriques) ont engendré des altérations hydro-morphologiques sévères qui ont contribué à purger ce fleuve d'une partie de sa charge sédimentaire grossière et à grandement altérer la biodiversité de l'ensemble de la plaine alluviale rhénane (Maire, 1997 ; Carbiener et Trémolières, 2003 ; Uehlinger *et al.*, 2009).

Actuellement, à l'échelle mondiale, 80% des fleuves sont aménagés par des barrages et 3700 projets de barrages hydroélectriques avec une capacité d'au moins 1MW sont prévus ou en construction (Zarfl *et al.*, 2015). Dans ce contexte, des solutions palliatives ont été réfléchies telles que le contournement voire l'effacement d'ouvrages (O'Connor *et al.*, 2015) mais aussi le développement d'actions de restauration hydromorphologique visant le retour des processus morphologique et hydrologique naturels (Malavoi et Adam, 2007 ; Friberg *et al.*, 2017). La stratégie nationale sur la biodiversité (SNB, 2011-2020), une des réponses de la France à la Convention sur la diversité biologique (CBD, 1992), ainsi qu'à la Directive Cadre sur l'Eau (DCE, 2000/60/CE) encouragent les actions visant à préserver et à restaurer la biodiversité.

Sur le Vieux Rhin, un programme de restauration hydromorphologique a été mis en œuvre depuis 2010 par « Electricité de France » (EDF), à l'amont d'un tronçon résiduel de 50 km du Rhin Supérieur, court-circuité au début du 20^{ème} siècle entre Bâle et Vogelgrun par le Grand Canal d'Alsace. Les actions de restauration entreprises ont pour objectif de lui redonner une part de son fonctionnement hydromorphologique naturel et d'augmenter l'hétérogénéité spatiale en habitats aquatiques et rivulaires. Il est attendu en réponse à ces changements structuraux potentiels une augmentation de la diversité biologique et une amélioration de la connectivité écologique. Les actions ont consisté (1) à augmenter le débit réservé de ce tronçon du fleuve, et (2) à rétablir partiellement des apports naturels de graviers dans ce même tronçon par des injections sédimentaires et des travaux d'érosion maîtrisée avec déroctage de berges et implantation d'épis transversaux artificiels (Garnier et Barillier, 2015).

L'objectif principal de cette thèse est de contribuer à la réflexion scientifique quant à l'évaluation de l'efficacité et de la durabilité écologique de ce type de restaurations hydromorphologiques au sein d'un écosystème hautement dynamique. L'approche s'inscrit dans les ambitions actuelles aspirant à une vision holistique et paysagère des systèmes restaurés (Ruiz-Jaen et Aide, 2005 ; Palmer *et al.*, 2005 ; Friberg *et al.*, 2016). Le travail de thèse consiste en une étude interdisciplinaire (travail conjoint avec les géomorphologues) et multi-échelles, intégrée à un suivi environnemental et à des études complémentaires multi-compartiments (végétation riveraine, macrophytes, macroinvertébrés et poissons). La synthèse de ces travaux de thèse s'articule autour de six articles avec différents statuts d'achèvement : publiés, acceptés, soumis ou en préparation (manuscrits A à F). Trois articles développés en marge de la thèse et déjà publiés ou acceptés figurent également en annexes (Annexe 1, Annexe 2 et Annexe 3).

Manuscrit A : Staentzel, C., Kondolf, M., Combroux, I., Barillier, A. & Beisel, J. N. Gravel augmentation and controlled bank erosion, a review of large-river restoration. - *en préparation*.

Manuscrit B : Staentzel, C., Arnaud, F., Combroux, I., Schmitt, L., Trémolières, M., Grac, C., Piégay, H., Barillier, A., Chardon, V. & Beisel, J. N. (2018). How do instream flow increase and gravel augmentation impact biological communities in large rivers: A case study on the Upper Rhine River. *River Research and Applications*, 34(2) 153-164.

Manuscrit C : Staentzel, C., Beisel, J. N., Gallet, S., Hardion, L. Barillier, A., & Combroux I. (2018). A multiscale assessment protocol to quantify effects of restoration works on alluvial vegetation communities. *Ecological Indicators*, 90, 643-652.

Manuscrit D : Staentzel, C., Combroux, I., Barillier, A., Grac, C. & Beisel, J.N. Effects of a river restoration project along the Old Rhine River (France-Germany): responses of macroinvertebrate communities. Soumis au journal *Ecological Engineering*.

Manuscrit E : Staentzel, C., Rouifed S., Beisel, J.N. & Combroux, I. Environmental impacts of exotic riparian plants in alluvial floodplain: a phytotoxicity test of *Reynoutria japonica* leaf litter - *en préparation*.

Manuscrit F : Staentzel, C., Schlumberger, O., Barillier, A., Valentini, A. & Beisel, J.N. Gobiidae predation effects on local communities: potential consequences on ecological benefits of a river restoration project - *en préparation*.

Le cadre thématique ainsi que les objectifs de la thèse sont décrits dans le **premier chapitre**. Les travaux entrepris au sein de ce programme de restauration sont relativement inédits et peuvent par conséquent être considérés comme des études expérimentales. Le **deuxième chapitre (manuscrit**

A) replace ces travaux dans un cadre général en synthétisant le retour d'expériences de projets similaires internationaux et européens. Le **troisième chapitre** décrit le matériel et les méthodes spécifiques aux travaux de la thèse en laissant une large part aux méthodes d'analyse des données : (i) stratégies d'analyse (BACI, Smith *et al.*, 1993), (ii) développement d'indicateurs à partir de matrices de transition (Gallet et Sawtschuk, 2014), (iii) couplage entre indicateurs biologiques et physiques existants (Gostner *et al.*, 2013). Les innovations utilisées sont replacées dans le champ des approches existantes quant à l'évaluation du succès de restauration en grands milieux.

L'étude des règles d'assemblages (Keddy, 1992 ; Poff, 1997 ; Lortie *et al.*, 2004) et de la dynamique des communautés biologiques suite aux mesures de restauration a été réalisée en tenant compte d'un déterminant externe majeur qu'est l'arrivée ou la prolifération d'espèces exotiques pouvant influencer sur les bénéfices potentiels des actions de restauration. Les résultats sont présentés **dans les quatrième et cinquième chapitres**. L'intensification du transport fluvial et l'ouverture de canaux à partir des années 1990 ont permis aux navires de transport d'emprunter des routes inédites. Cela a entraîné de profondes modifications des communautés biologiques en place, du fait de l'introduction d'espèces faunistiques/floristiques exotiques dont certaines sont devenues rapidement proliférantes, *i.e.* invasives (Leuven *et al.*, 2009 ; Hobbs *et al.*, 2009; Beisel et Levêque, 2010 ; Friberg, 2014 ; Moyle, 2014). Les interactions interspécifiques (compétition, prédation, facilitation) et les réseaux trophiques ont été alors profondément modifiés (David *et al.*, 2017b). Il est dans ce contexte intéressant :

- de comprendre comment les communautés biologiques répondent aux actions de restauration à caractère expérimental qui ont été initiées, dans leur structuration et leur fonctionnalité au sein d'une biodiversité modifiée ou nouvellement créée. **Les manuscrits B, C et D décrivent ces résultats et sont regroupés pour former le quatrième chapitre.**
- de mesurer le poids des espèces invasives, en tant que pression supplémentaire, sur le devenir des communautés natives. Les invasions biologiques ont été appréhendées comme des déterminants externes à la restauration, pouvant influencer sur l'évaluation de ces effets et de sa durabilité. **Le cinquième chapitre présente les manuscrits E et F.** Les interactions interspécifiques entre plantes ont été développées *via* des tests de phytotoxicité **dans le manuscrit E**. La modification du réseau trophique par les envahisseurs piscicoles a été appréhendée **au sein du manuscrit F**.

Le sixième chapitre intègre l'ensemble de ces éléments de réflexions qui permettront de renforcer notre capacité à anticiper les changements à venir et à initier des politiques de restauration adaptatives voir évolutives (Figure I.2), dont les missions futures ne peuvent désormais plus être

conçues sans tenir compte du développement de l'Homme dans la Nature (Dudgeon *et al.*, 2006 ; Wantzen *et al.*, 2016).

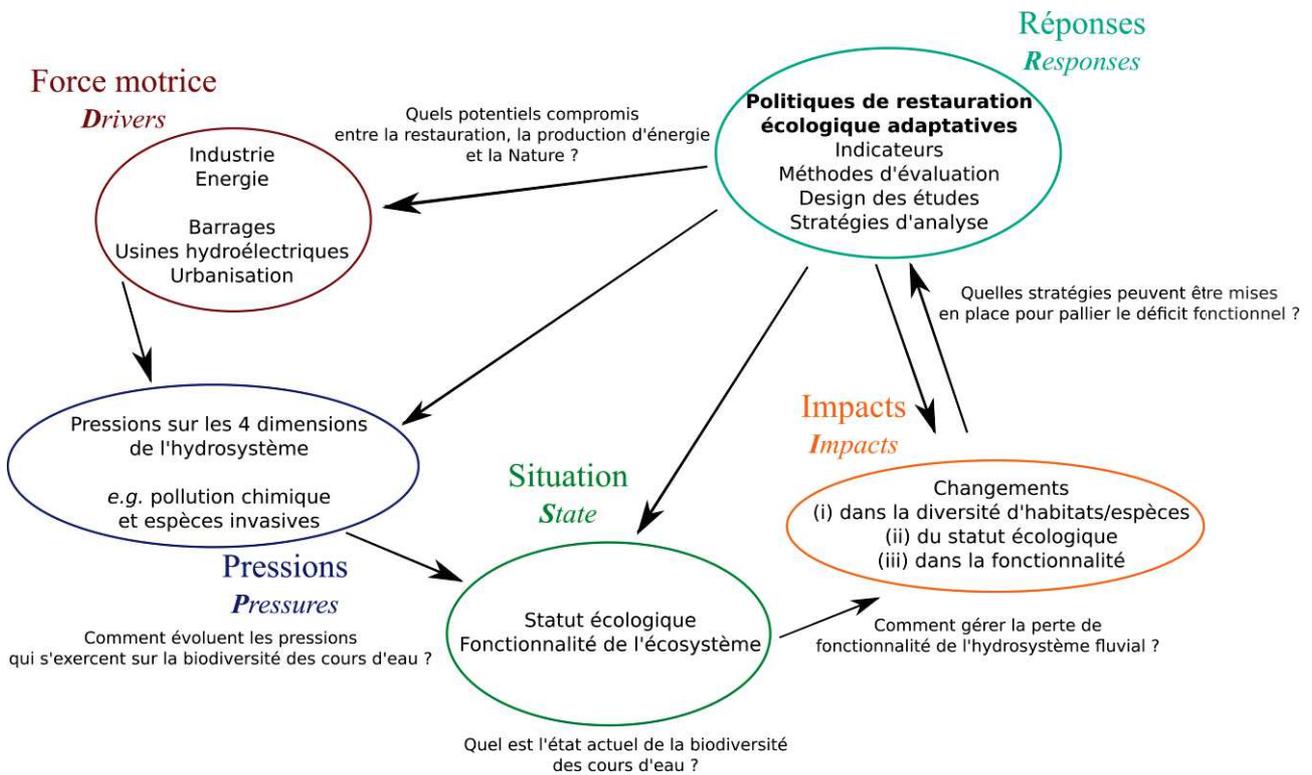


Figure 1.2: Adaptation du modèle DPSIR « Drivers-Pressures-Responses-State-Impacts » de Kristensen (2004) au contexte de la thèse. Les forces motrices (*Drivers*) conditionnent et expliquent les pressions négatives (*Pressures*) et les réponses (*Responses*) positives de la société sur la biodiversité. La dynamique interne, les pressions et les réponses influent sur l'état des différentes composantes de la biodiversité (*State*), qui réagissent aux pressions et aux réponses par des impacts (*Impacts*). Ces impacts peuvent être négatifs si la pression persiste ou positifs si la réponse est adaptée.

CHAPITRE 1

CONCEPTS GÉNÉRAUX ET OBJECTIFS DE LA THÈSE

RESUME DU CHAPITRE 1

L'écologie de la restauration est une discipline en expansion. Malgré le coût des opérations de restauration en grands milieux souvent très élevé, les projets actuels visent des restaurations de plus en plus ambitieuses, ne privilégiant pas le remaniement global mais un rétablissement grâce à des processus naturels par «auto-guérison» en supprimant ou en réduisant les interventions humaines. Les nouvelles initiatives pour la gestion et la restauration des systèmes fluviaux sont interdisciplinaires, intégratives et doivent être planifiées à différentes échelles spatio-temporelles dans le cadre d'une approche holistique de la gestion des hydrosystèmes fluviaux. Au regard de la complexité de ces systèmes, la restauration doit non seulement prendre en compte la flexibilité de l'évolution de chaque écosystème qui le compose à travers le temps mais aussi le fait qu'ils résultent de l'hétérogénéité de l'environnement physique, des variations aléatoires des processus écologiques et des différentes perturbations anthropiques/naturelles. Etudier les règles d'assemblage qui façonnent les communautés biologiques dans ce contexte multi-facteurs est un défi actuel majeur et la présente thèse s'inscrit dans ce challenge.

1.1 Complexité et pressions sur l'hydrosystème fluvial

1.1.1 Définitions et dimensions

L'hydrosystème fluvial est défini comme « un système écologique complexe, organisé hiérarchiquement et constitué de l'ensemble des biotopes et biocénoses d'eau courante, d'eau stagnante, semi-aquatiques et terrestres, aussi bien épigés que souterrains, établis dans la plaine alluviale, et dont le fonctionnement dépend directement et indirectement du cours actif du fleuve. Il s'agit d'un ensemble d'écosystèmes en interaction qui forment un écosystème » (Roux, 1982 ; Amoros et Petts, 1993 ; Petts et Amoros, 1996). Ce concept interdisciplinaire d'hydrosystème fluvial a été élaboré en France, en particulier à Lyon entre 1978 et 1993 dans le cadre du programme scientifique PIREN-Rhône (Bravard, 2012). La réflexion a été élargie *via* l'utilisation d'autres concepts tels que ceux de nature géomorphologique (Schumm, 1981).

La diversité biologique et le fonctionnement écologique d'un hydrosystème fluvial sont régis, à différentes échelles spatiales et temporelles, par deux déterminants majeurs : l'hydrologie et la morphodynamique fluviale (Amoros et Petts, 1993 ; Heiler *et al.*, 1995 ; Ward et Stanford, 1995 ; Bornette *et al.*, 1998). Ces milieux ont été caractérisés de *systèmes alluviaux* où les interactions entre les différents compartiments de l'hydrosystème sont structurantes dans le maintien des biocénoses alluviales (Bravard *et al.*, 1986 ; Amoros *et al.*, 1987 ; Ward et Stanford, 1995 ; Schnitzler-Lenoble et Carbiener, 2007). L'intérêt d'une vision intégrée de ces interactions s'est accru à partir des années 1970 : *flux spiralés* (Newbold *et al.*, 1981), *continuum fluvial* (Vannote *et al.*, 1980), *serial discontinuity* (Ward et Sanford, 1995) ou *flood pulse concept* (Junk *et al.*, 1989). Ce dernier fait référence au maintien suffisant d'une activité géodynamique et de variabilité spatio-temporelle des habitats *via* le système pulsé des rivières et la connectivité hydrologique (Amoros et Bornette, 2002). Le régime hydrologique constitue le moteur de la morphodynamique fluviale *via* l'intensité et la fréquence des submersions des écosystèmes péri-fluviaux, mais aussi des crues. Par exemple, les inondations occasionnées par les crues dans les systèmes cours d'eau-plaines inondables constituent le principal facteur qui détermine les interactions existantes entre les organismes biotiques et entre ceux-ci et leur environnement (Junk *et al.*, 1989).

Les plaines alluviales des grands cours d'eau naturels présentent une forte hétérogénéité d'habitats et de peuplements biologiques, comparé à d'autres milieux (Petts et Amoros, 1996 ; Carbiener et Trémolières, 2003 ; Tockner et Stanford, 2002 ; Piégay *et al.*, 2003 ; Schneider-Binder, 2009). Les paysages y sont caractéristiques, synonymes de dynamique naturelle et de complexité morphologique (Petts *et al.*, 1989) : (i) forêts riveraines, (ii) bras secondaires actifs ou isolés du cours principal, (iii) anciens méandres recoupés puis abandonnés par les eaux courantes du fleuve,

(iv) bancs d'alluvions, (v) îles plus ou moins végétalisées. Le Tagliamento, rivière italienne localisée dans le Nord-Est de l'Italie est l'un des derniers témoins actuels des rivières alpines sauvages, *i.e.* datant d'avant les aménagements du XX^{ème} siècle, et notamment avant la construction de barrages hydroélectriques (Tockner *et al.*, 2003). Ces paysages alluviaux naturels subsistent au sein de cette rivière grâce à la non-discontinuité des quatre dimensions de l'hydrosystème fluvial (Ward, 1989) : latérale, longitudinale, verticale et temporelle (Figure 1.1). La dimension longitudinale constitue l'axe amont-aval. Cet axe est subdivisible par des zonations structurales liées à l'occupation spécifique des espèces (Huet, 1949 ; Illies et Botosaneanu, 1963), et des zonations fonctionnelles, la plus connue étant celle du *River Continuum Concept* (Vannote *et al.*, 1980).

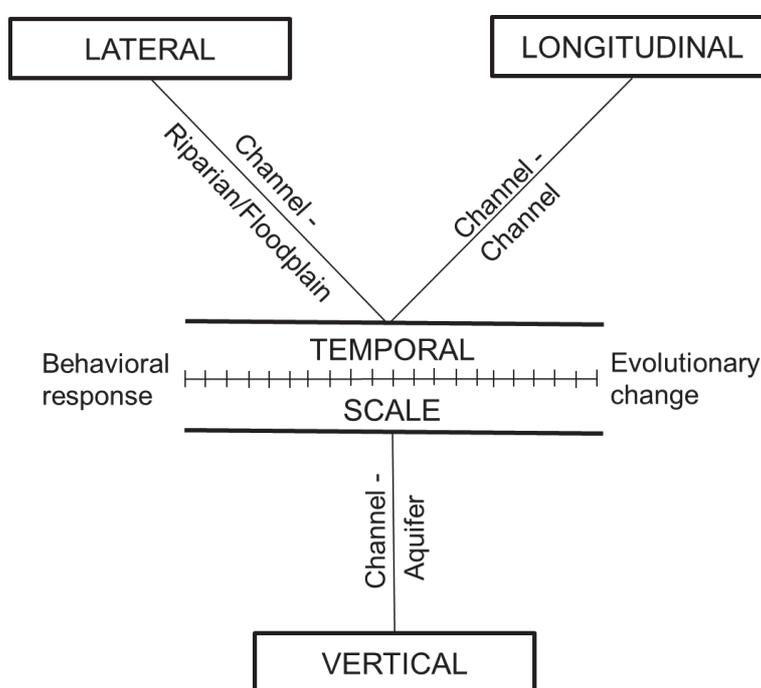


Figure 1.1 : Format conceptuel des quatre dimensions d'un hydrosystème fluvial (Ward, 1989)

La dimension verticale décrit majoritairement les échanges nappe-rivière. *In fine*, la dynamique naturelle à l'origine des conditions environnementales changeantes des bassins versants et des vallées, notamment dues aux crues, variations du débit réservé, constitue la dynamique temporelle (Dufour et Piégay, 2009). Certains auteurs parlent d'états stables dynamiques (White et Pickett, 1985 ; Baker et Walford, 1995), qui peuvent être à l'origine de toute la complexité de ces systèmes. Ces états multiples doivent être pris en compte dans l'étude de ces systèmes et notamment dans l'évaluation des programmes de restauration écologique les concernant.

1.1.2 Pressions sur l'hydrosystème fluvial

Dans les *systèmes alluviaux*, les pressions anthropiques, e.g. travaux de chenalisation, endiguement, implantation de barrages hydroélectriques, sont des puissants facteurs d'homogénéisation biotique des milieux (Olden *et al.*, 2016) : paysagère (Jongman, 2002), taxonomique (Rahel, 2007) et fonctionnelle (Mondy et Usseglio-Polatera, 2014). Ils affectent directement ou indirectement les interdépendances entre milieux (Figure 1.2) dans les quatre dimensions de l'hydrosystème fluvial (Kondolf *et al.*, 2006 ; Wantzen *et al.*, 2016).

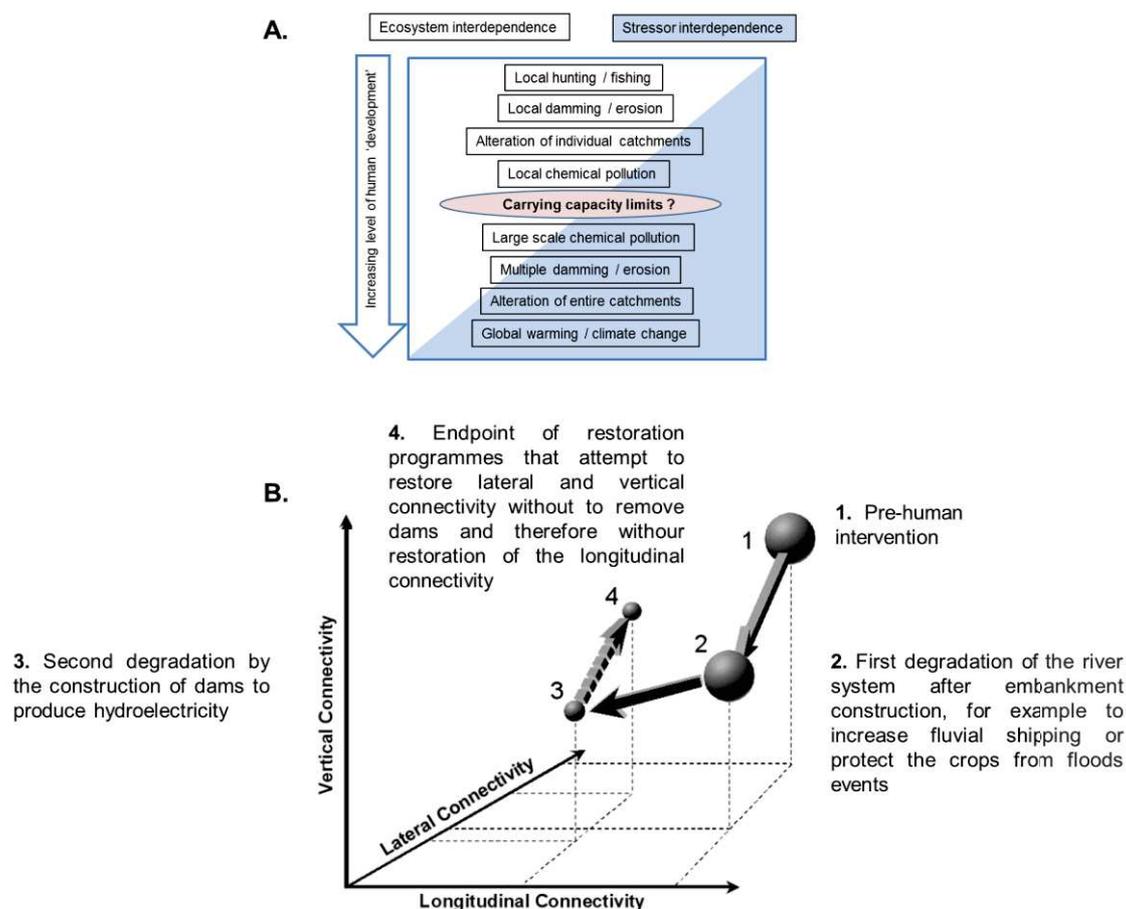


Figure 1.2 : **A.** Relation étroite entre l'augmentation des pressions et la perte des interdépendances au sein de l'écosystème (Wantzen *et al.*, 2016). L'augmentation du nombre, du type et de l'intensité des pressions augmente les effets synergiques et les interdépendances entre eux. Au même moment, les interdépendances au sein de l'écosystème (e.g. amont-aval, interaction fleuve-plaine inondable, chaîne alimentaire) diminuent. **B.** Représentation conceptuelle des trois dimensions latérale, longitudinale et verticale de l'hydrosystème fluvial (Kondolf *et al.*, 2006). Cet exemple a été appliqué à la rivière Pite, et au Rhône, France mais peut être généralisé. La flèche continue représente la dégradation alors que la flèche tirets représente la trajectoire potentielle que pourrait offrir la restauration du système alluvial ; 1 vers 2 montre l'effet de l'endiguement sur la connectivité ; 2 vers 3 montre l'effet des constructions de barrages hydroélectriques ; 3 vers 4 montre la restauration conjointe des dimensions verticale et latérale. La taille des cercles représente la dynamique interne du fleuve (débit) ; celle-ci diminuant après l'implantation de barrages.

L'ensemble des pressions anthropiques peut jouer sur la dimension temporelle, limitant la résilience de l'hydrosystème fluvial. Sur la dimension latérale, les échanges liquides et solides entre le chenal et le lit majeur adjacent sont réduits par les travaux de chenalisation, impactant le transfert de nutriments et de matière organique. L'importance de la connectivité latérale, gage d'hétérogénéité en habitats naturels (perte des bras annexes, des bancs nus) a été mise en évidence par de nombreux auteurs (Hynes, 1970 ; Muhar et Jungwirth, 1998 ; Amoros et Bornette, 2002). Au niveau de la dimension verticale, les échanges entre les eaux de surface et la nappe phréatique (dimension verticale ; Hynes, 1983) sont restreints par le pavage/incision. La répartition spatiale des anomalies thermiques dans un cours d'eau peut alors être perturbée (Eschbach, 2017). Selon la dimension longitudinale (de la tête de bassin à l'estuaire), les aménagements diminuent la continuité longitudinale du fleuve, à la fois sur un plan biologique (obstacle au déplacement des animaux), et sur un plan géomorphologique (en terme de transport sédimentaire) (Rollet *et al.*, 2014 ; Branquinho et Brito, 2016).

1.1.3 Le Rhin Supérieur, modèle d'étude de la thèse

1.1.3.1 Géographie

Le Rhin est le plus grand fleuve d'Europe occidentale avec une longueur de 1250 km, un bassin versant de 185 260 km² de superficie et un débit moyen de 2300 m³.s⁻¹ (Uehlinger *et al.*, 2009 ; Figure 1.3). Le Rhin traverse neuf pays (Allemagne, Autriche, Belgique, France, Italie (seulement 51 km²), Liechtenstein, Luxembourg, Pays-Bas et Suisse). Il se forme en Suisse par la réunion de deux rivières alpines : l'Hinterrhein et le Vorderrhein. Le débit à Strasbourg varie entre un minimum de 200 m³.s⁻¹ jusqu'à un maximum de 5700 m³.s⁻¹, avec un module annuel d'environ 1100 m³.s⁻¹. Le Rhin dans son cours supérieur est un fleuve à régime pluvio-nival, c'est-à-dire avec un débit maximal pouvant atteindre en instantané environ 3900 m³.s⁻¹, et donc des crues fréquentes en juin/juillet d'où lui vient son nom « flowing water », *Renos* en celte.

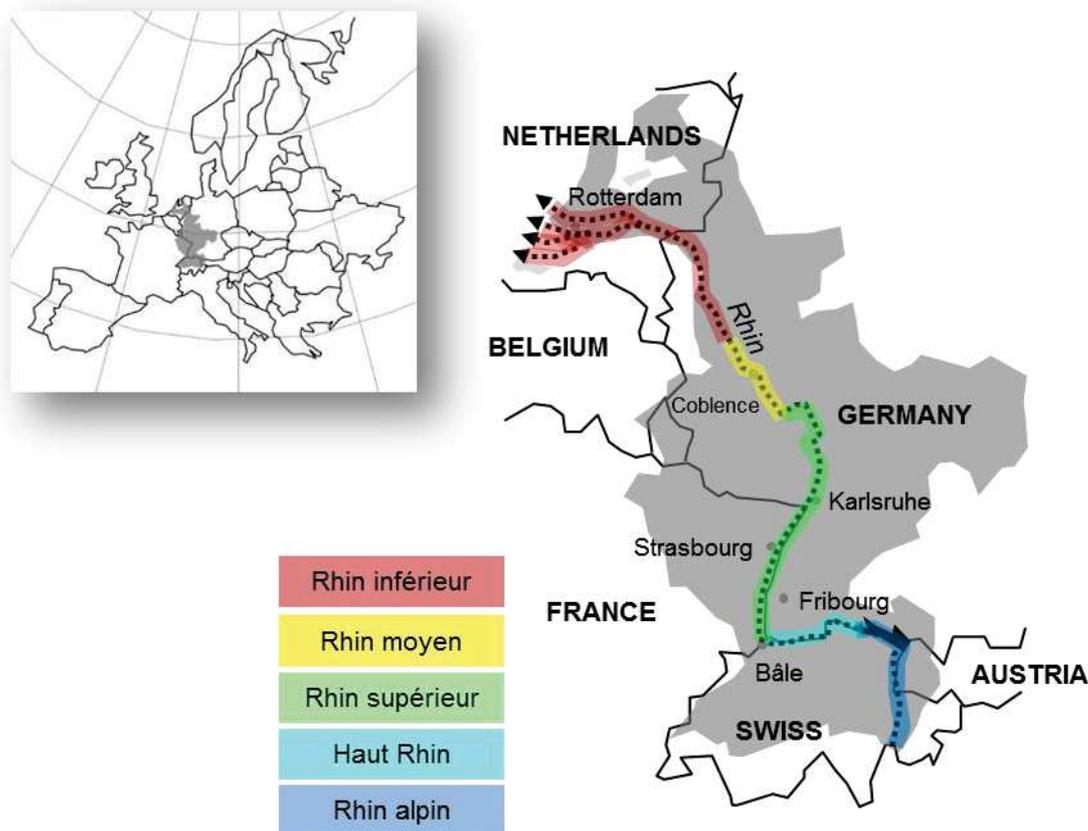


Figure 1.3 : Bassin rhénan et subdivisions du Rhin (C. Staentzel)

Le cours du Rhin est subdivisé en 5 tronçons/segments successifs : la partie amont du fleuve, de sa source (Lac Toma) jusqu'au lac de Constance (situé à la frontière de l'Allemagne, de l'Autriche et de la Suisse) est qualifiée de Rhin Alpin. En aval du lac, le fleuve longe la frontière sud de l'Allemagne et marque une limite naturelle entre la Suisse et l'Allemagne : ce segment est nommé

Haut Rhin (*Hochrhein*). Le Rhin vire ensuite vers le Nord au niveau de la ville de Bâle et emprunte le fossé rhénan dans lequel s'est formée la plaine alsaco-badoise. Il s'étend sur 350 kilomètres de longueur entre Bâle en Suisse et Bingen am Rhein en Allemagne, soit de sa sortie de Suisse jusqu'à la région de Mayence. Il prend alors le nom de Rhin Supérieur (*Oberrhein*).

Le Rhin Supérieur dans sa partie méridionale est connu pour ses débits élevés au début de l'été, imputables notamment à la fonte des neiges dans les Alpes. Le paysage du Rhin Supérieur a été fortement altéré par les mesures de rectification réalisées aux XIX^{ème} et XX^{ème} siècles. Sur sa rive droite, le Rhin reçoit plusieurs grands affluents issus de la Forêt Noire : l'Elz, la Kinzig et la Murg.

Le Rhin quitte le fossé rhénan à partir de la ville de Bingen et devient le Rhin Moyen (Middle Rhine – *Mittelrhein*). Il s'agit de l'endroit où le Rhin est très incisé entre les montagnes (arrivée de la Moselle à Coblenche – Rhin dit romantique) et le Rhin inférieur (Lower Rhine – *Niederrhein* – de Bonn à Lobith avec les bras Ruhr, Emscher et Lippe) avant de se jeter dans la Mer du Nord à travers trois bras appelés Nederrijn-Lek, Waal et IJssel.

1.1.3.2 Chronologie des aménagements du Rhin et variations temporelles du potentiel écologique

(i) Du Rhin sauvage à la canalisation (avant 1842-1940)

- Le Rhin sauvage (avant 1842)

Le Rhin sauvage avait un lit majeur d'une largeur de deux à six kilomètres auquel se greffait un important réseau de bras et d'îles (Siegendaler, 1997). Ce Rhin libre et changeant fut à l'origine de crues dévastatrices, d'un foyer d'extension des maladies *via* les marais de la plaine, d'une circulation fluviale difficile et d'une frontière franco-allemande fluctuante. Avant le XIX^{ème} siècle, la protection contre les inondations était habituellement locale. Avant la fin du XVIII^{ème} siècle, les Hommes ont été très efficaces dans la modification de la végétation, mais ne disposaient pas des ressources techniques et socio-économiques nécessaires à la réalisation de grands projets de formation de la rivière (Vischer, 2003). L'utilisation des terres dans les plaines inondables avait déjà abouti au Moyen-Age à la perte de forêts alluviales le long du Rhin Supérieur (Tittizer et Krebs, 2013).

Les premières discussions pour l'aménagement du Rhin commencent en 1804. Elles concernent les Etats riverains dans le cadre de la « Convention de l'octroi du Rhin » qui vise, entre autres, à lutter contre les inondations sur les deux rives. En 1808, Napoléon I créa le « Magistrat du Rhin » qui avait pour objectif la concertation, avec les dirigeants de la rive droite, des travaux sur les deux

rives (BS Encyclopédie, consulté en 2017). Les pourparlers reprennent en 1817 avec la « Commission de reconnaissance de la frontière », créée par le traité de Paris (1815) puis avec une « Commission mixte » entre la France et le Grand-Duché de Bade. Afin de réduire prioritairement les crues dévastatrices et d'assainir les marais, la réalisation du projet de correction du cours du Rhin d'un ingénieur-colonel badois, Johann Gottfried Tulla a été adoptée (Tricart et Bravart, 1991).

- Le projet de Tulla (1842-1876)

Le projet de Tulla a transformé le réseau de chenaux en un lit mineur rectiligne d'une largeur de 200 à 300 mètres, contraint par des digues submersibles (digués de basses eaux). Le lit majeur a été réduit à 2 km de large maximum par la mise en place de digues de hautes eaux. Cette régularisation a aussi provoqué la déconnection des bras latéraux et la recoupe des méandres. Le cours du fleuve fut raccourci d'environ 15% entre Bâle et Lauterbourg, soit un raccourcissement de 30 km (Marchal et Delmas, 1959). Ce raccourcissement ne fut pas sans conséquences. Une augmentation de la pente et donc du débit entraîna (i) une érosion importante du lit du fleuve et (ii) l'apparition de barres rocheuses et de bancs de graviers, pouvant parfois réduire voire bloquer l'accès à certains ports. A partir de 1850, les premiers impacts sur les communautés invertébrées sont observés (Tittizer *et al.*, 1994).

- La régularisation (1876-1925)

Les problèmes apparus après la correction du lit du Rhin se devaient d'être corrigés pour permettre le transport de marchandises sur le Rhin. C'est dans ce but que des travaux de régularisation du chenal central ont été effectués durant le 20^{ème} siècle. Ces travaux ont consisté en la création d'épis transversaux et de seuils de fond afin de contraindre le fleuve à se stabiliser en incisant les haut-fond et en entretenant un chenal régulier et sinusoïdal d'une largeur de 75 à 90 m et d'une profondeur minimale d'1m70.

- Début des pollutions et construction du Grand Canal d'Alsace, GCA (1925-1940)

Le Traité de Versailles a été signé en juin 1919 entre la France et l'Allemagne, et celui-ci a octroyé à la France le droit exclusif d'aménagement du Rhin supérieur. Ce traité a permis ainsi à la Commission Centrale pour la Navigation du Rhin d'engager la réalisation du Grand Canal d'Alsace entre Kembs et Vogelgrun, projet proposé par l'ingénieur René Koechlin.

Quatre usines hydroélectriques ont été construites sur ce canal (Figure 1.4), à Kembs (1932), Ottmarsheim (1952), Fessenheim (1957) et Vogelgrun (1959). En parallèle de ce GCA, un tronçon résiduel naturel de 50 km a été préservé et a été baptisé le Vieux Rhin (Figure 1.4). Le grand canal d'Alsace peut contenir un débit de $1400 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ maximum ; l'excédent étant dirigé dans le Vieux

Rhin. La réalisation du Grand Canal d'Alsace s'est aussi accompagnée du creusement d'un contre-canal en rive droite du GCA, canal dit de drainage, car son usage est de drainer les eaux diffusant à travers la digue et d'intercepter les petits affluents latéraux. Ce contre-canal, parfois discontinu, s'étend le long du Grand Canal d'Alsace et du Rhin entre Marckolsheim et Neuhaeusel, soit environ sur 80 km, et capte les eaux de nombreux affluents du Rhin. La construction du Grand Canal d'Alsace a été profitable au développement du transport fluvial dans le fossé rhénan malgré un accès industriel au Rhin limité pour les Allemands. Le développement économique a entraîné un débit très faible dans le Vieux Rhin qui s'écoule parallèlement au Rhin canalisé, avec également une alimentation potentielle moindre de la nappe phréatique.

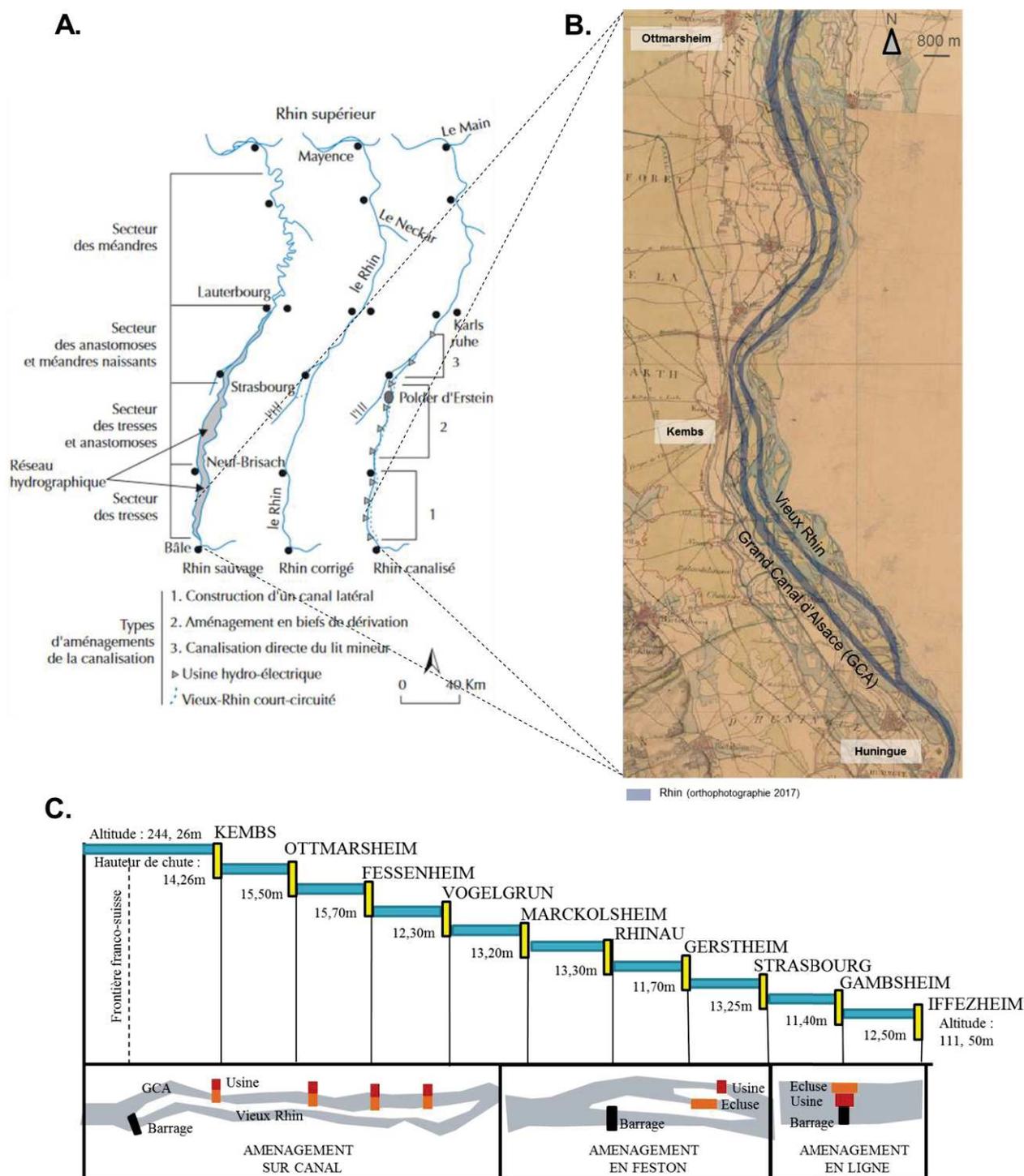


Figure 1.4 : **A.** Evolution du cours du Rhin au fil des aménagements (Schmitt et al., 2009), **B.** Carte de l'état-major de 1820 superposée au linéaire du cours du Rhin actuel entre Huningue et Ottmarsheim (Géoportail, consulté en 2018) et **C.** Les trois types successifs d'aménagements hydroélectriques sur le Rhin Supérieur (BS Encyclopédie, consulté en 2017).

Pour éviter ces problèmes lors de l'aménagement du tronçon aval au secteur du GCA entre Vogelgrun et Strasbourg, la France et l'Allemagne ont signé la convention de Luxembourg en 1956. Cette convention a été à la base de l'aménagement en feston des chutes de Marckolsheim (1961), Rhinau (1963), Gerstheim (1967) et Strasbourg (1970). Le tronçon en aval de Strasbourg a pour sa part bénéficié d'aménagements en ligne (Figure 1.4). Une convention franco-allemande, appelée convention de Paris, a été signée en 1969 pour la réalisation des aménagements en ligne de Gamsheim (1974) et Iffezheim (1977).

L'ensemble de ces aménagements ont engendré des déficits fonctionnels et écologiques importants (Friedrich et Muller, 1984) dont voici quelques exemples :

- **Forêts riveraines et chenaux annexes :** La déconnexion de la plaine alluviale du cours principal a supprimé la dynamique fluviale et empêche les anciens bras d'échanger eau, sédiments, flore et faune avec le cours principal. Ces bras annexes se sont appauvris soit par oligotrophisation soit par hyper eutrophisation, voire comblement. Les forêts alluviales rhénanes, autrefois caractérisées par la présence de différents stades (pionnier à bois tendre, intermédiaires à bois tendre-bois dur et final à bois dur), s'assèchent et ne sont plus inondées régulièrement ; elles perdent leur statut alluvial (Carbiener et Trémolières, 2003) et des espèces xérophiles et zonales, tels que les érables (*Acer pseudoplatanus*, *Acer campestre*), le charme (*Carpinus betulus*) et le frêne (*Fraxinus excelsior*) remplacent progressivement des espèces tolérantes aux inondations, telles que les saules (*Salix alba*, *Salix fragilis*) et les peupliers (*Populus nigra*, *Populus alba*). Plus de 80% des milieux alluviaux caractéristiques du Rhin ont disparu (Carbiener et Trémolières, 2003) avec une persistance uniquement résiduelle de forêt alluviale (Uehlinger *et al.*, 2009).
- **Végétation aquatique :** une pauvreté macrophytique a été observée dans le Rhin (Tittizer *et al.*, 1994). Le secteur près de Bâle a été évalué en 2013 par la Commission Internationale pour la Protection du Rhin, CIPR comme présentant des « déficits macrophytiques marqués » (CIPR, 2015), ce qui entraîne l'absence d'un type d'habitat naturel particulièrement biogène.
- **Poissons :** L'axe migratoire piscicole a été profondément perturbé par l'implantation de barrages hydroélectriques. Les retenues et usines hydroélectriques sont des obstacles importants à la remontée et à la dévalaison des poissons migrateurs. La mortalité engendrée par les turbines des usines hydroélectriques est très importante, notamment pour les salmonidés ou les anguilles (CIPR, 2004). Les populations de saumon ont disparu en 1957.

Depuis 1992, l'association Saumon Rhin relâche chaque année dans les affluents plus de 300 000 alevins de saumons. En 2015, Saumon Rhin a décompté seulement 152 saumons adultes, revenus jusqu'à la passe à poisson de Gamsheim (CIPR, 2015a). Hormis les aménagements hydroélectriques, d'autres facteurs entravent leurs cycles de vie (Schneider, 2009) : surpêche en milieu halieutique, pêche tout au long du Rhin, prédation par le grand cormoran et le héron cendré (400 grammes de poisson par jour), pathologies, micropolluants ou pollutions de l'eau. Par exemple, le saumon vivant dans des cours d'eau pollués aux nonylphénols à 1 µg/L ne supporte pas son arrivée dans le milieu marin et meurt (Fairchild *et al.*, 1999).

- **Invertébrés** : L'augmentation de la production primaire (algues) par l'accumulation de nutriments chargés de phosphore et d'azote (engrais, détergents, égouts, etc.) a entraîné l'augmentation de macroinvertébrés filtreurs et brouteurs, *e.g.* *Ancylus fluviatilis*, *Bythinia tentaculata*, *Dreissena polymorpha*, *Hirudinea*, Spongillidae et *Hydrozoa* sp. Les espèces rhéophiles (éphémères, plécoptères et trichoptères, dits EPT) ont diminué alors que les espèces limnophiles (mollusques, éponges) ont quant à elles augmenté (Tittizer *et al.*, 1994, Figure 1.5)

(ii) Etat le plus dégradé chimiquement et accident Sandoz de 1986 (1940-1988)

En 1940, les activités commerciales et industrielles ont augmenté considérablement (Tittizer *et al.*, 1994). En conséquence, le Rhin est devenu de plus en plus pollué notamment avec le *Wirtschaftswunder*, « le miracle économique » (1950-1973) : entre 1900 et 1977, la concentration de métaux lourds dans les sédiments du Rhin fut multipliée par cinq pour le plomb et par sept pour le cuivre, et le cadmium (McNeill, 2014). En 1980, le bassin du Rhin recevait quelque 20 % de la pollution chimique mondiale (McNeill, 2014). Il est devenu de plus en plus difficile d'obtenir de l'eau potable du Rhin en raison de la forte salinité (teneur en sel multipliée par sept entre 1880 et 1960) résultant surtout des mines de potasse d'Alsace qui rejettent leurs déchets dans la rivière (Aprona, 2007 ; Kloppman *et al.*, 2010). Ces pollutions ont entraîné des conséquences sur les communautés aquatiques. Par exemple, un appauvrissement en macroinvertébrés a été observé dans les années 1950-1960 et au début des années 1970 (Tittizer *et al.*, 1994, Uehlinger *et al.*, 2009). La qualité de l'eau s'est détériorée jusqu'au milieu des années 1970. Cependant, la construction de stations d'épuration et l'amélioration consécutive des conditions d'oxygénation ont favorisé la réapparition de nombreuses espèces fluviales caractéristiques dans le Rhin à partir de la seconde moitié des années 70.

Le 1er Novembre 1986, un incendie s'est déclaré dans un entrepôt de la compagnie Sandoz à Schweizerhalle (localité rattachée à Muttenz), au sud de Bâle (Suisse). Environ 1 200 tonnes de pesticides, 2 tonnes de mercure, 15 tonnes de bleu de Berlin et de Rhodamine B ont été déversés dans le Rhin et sur une distance de 400 km (Veyret et Laganier, 2013). L'alerte pour la consommation d'eau potable a été donnée de la frontière suisse aux Pays-Bas (« accident Tchernobâle », Kiss, 1987). Par ailleurs, une deuxième vague de pollution est intervenue une semaine plus tard, le 7 novembre 1986, par suite d'un incident sur une canalisation d'eau ayant servi à éteindre l'incendie et chargée des mêmes produits que lors de la première vague. Les substances polluantes ont été en partie emportées par le courant du fleuve : elles ont atteint Cologne (trajet d'environ 490 km) une semaine plus tard et sont arrivées dans la mer du Nord (trajet d'environ 600 km) au bout de quinze jours. Une autre partie de ces substances, et notamment des eaux polluées aux métaux lourds, est restée à proximité des lieux du déversement et/ou n'a été transportée que très lentement en ayant le temps de s'infiltrer dans la vase du lit du Rhin (ARIA, 2006).

Les communautés biologiques et notamment piscicoles ont été très fortement atteintes (Figure 1.5). Dans les heures qui ont suivi l'accident, quelques 190 tonnes d'anguilles ont été ramassées mais les invertébrés étaient également sévèrement touchés (Figure 1.5). Des mortalités d'oiseaux piscivores ont également été signalées. L'activité de pêche a été suspendue dans le Rhin pendant plusieurs mois.

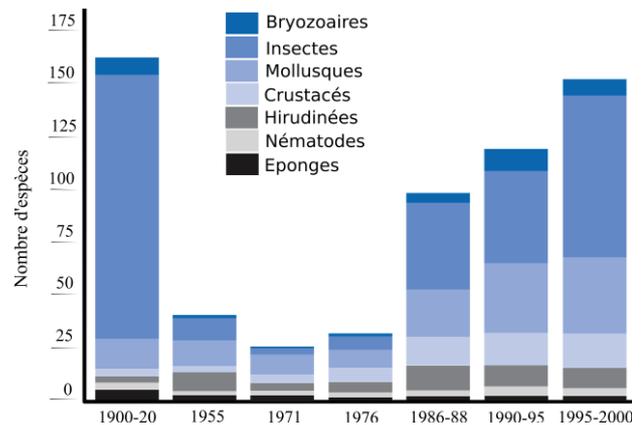


Figure 1.5 : **A.** Ramassage des cadavres d'anguilles dans le Rhin pollué après la catastrophe chimique de Sandoz en 1986 (ARIA, 2006) **B.** Richesse en macroinvertébrés benthiques entre Bâle (pK 152 km) et la frontière Pays-Bas/Allemagne (pK 870 km) au cours du 20^{ème} siècle. Modifié de Tittizer et al. (1994) et CIPR (2002).

(iii) Qualité d'eau et ouverture du canal Rhin-Main-Danube (1988-2010)

En juillet 1950, la Commission internationale pour la protection du Rhin (CIPR) est fondée par les Etats riverains (la Suisse, l'Allemagne, la France, le Luxembourg, l'Italie et les Pays-Bas) pour examiner et répondre aux questions de pollutions et d'assainissement du Rhin. La Convention sur la protection du Rhin contre la pollution (Berne, 1999), remplaçant les conventions de 1963 et de 1976 (Convention sur la protection du Rhin contre la pollution chimique) élargit les missions de la CIPR en abordant des questions écologiques. Un comité d'experts s'est constitué pour mettre en place des programmes d'action afin d'assurer le développement durable du Rhin, dont un des objectifs est de favoriser la régénération de l'écosystème Rhin et de réintroduire des espèces comme le saumon. Les programmes majeurs ont été les suivants : le Programme d'Action Rhin (1987), le Plan d'action contre les inondations (1998) et le Plan Rhin 2020 adopté en janvier 2001. A partir des années 90, une augmentation de richesse en macroinvertébrés a été observée (Figure 1.5). Des éphéméroptères telles que l'espèce *Ephoron virgo* qui n'avait pas été vue depuis 30 ans dans le Rhin, est réapparue à partir de 1990 (Tittizer *et al.*, 1994).

L'extension des routes de navigation a conduit très tôt à la construction de canaux de navigation qui reliaient le Rhin avec le cours de l'Escaut (1832), du Rhône (1833), de la Seine (1853), de l'Elbe (1938) et du Danube (1843 et 1992). Sur ce dernier, en 1843, la Bavière a complété un canal reliant la rivière Main (affluent du Rhin) avec le Danube Supérieur, mais la pénurie d'eau et de nombreux obstacles y ont entravé la navigation. De 1960 à 1992, le raccordement du Main et du Danube a été mis en place pour le transport à grand gabarit. Le canal Main- Danube avec 55 m de large et 4 m de profondeur est adapté pour la navigation avec des remorqueurs pousseurs. Ces canaux de navigation ont ouvert des itinéraires de migration pour les organismes aquatiques provenant de différentes provinces zoogéographique (Bij de Vaate *et al.*, 2002; Leuven *et al.*, 2009 ; Beisel et Levêque, 2010 ; Beisel *et al.*, 2017). Les espèces envahissantes les plus représentées appartiennent aux groupes systématiques suivants (Kinzelbach, 1982 ; CIPR, 2009) : les crustacés (*e.g.* *Dikerogammarus villosus*, *Echinogammarus ischnus*, *Corophium robustum*), les mollusques (*e.g.* *Potamopyrgus antipodarum*, *Physella acuta*), bivalves (*e.g.* *Corbicula fluminea*, *Dreissena polymorpha*) et les poissons (famille des Gobiidae, première observation en 2011 ; Roche *et al.*, 2013 ; Figure 1.6).

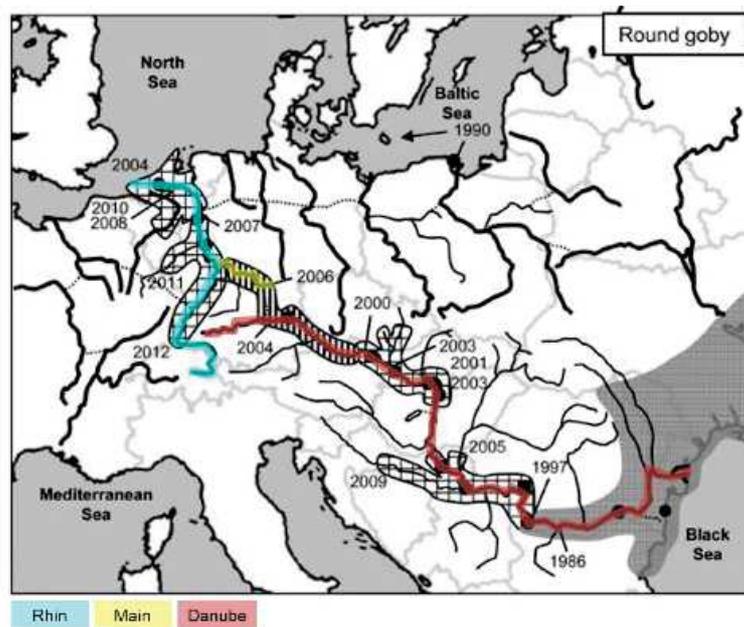


Figure 1.6 : Connexion Rhin-Main-Danube via la distribution du gobie à taches noires, *Neogobius melanostomus*. Les dates représentent les premières observations de ce gobie à l'endroit donné (Roche *et al.*, 2013).

Le gobie à taches noires, *Neogobius melanostomus*, est un poisson invasif d'origine pontocaspienne, *i.e.* qu'il est originaire d'un bassin comprenant les mers Noire, Caspienne et d'Azov ainsi que les secteurs avals des grands hydrosystèmes adjacents (Figure 1.6). Il a colonisé de nombreux écosystèmes d'eaux douces, des deux côtés de l'océan atlantique (Roche *et al.*, 2013) et continue sa prolifération (Kornis *et al.*, 2012; Kalchhauser *et al.* 2013 ; Masson *et al.*, 2018). Cette invasion a probablement bénéficié de déplacements anthropiques qui se sont additionnés à ses capacités naturelles de dispersion. Leur présence modifie la dynamique des écosystèmes envahis et entraîne de forts changements biologiques dans les eaux douces de la région. La première découverte du gobie dans le Delta de la Meuse et du Rhin date de 2004 (Roche *et al.*, 2013). La première observation dans le Rhin Inférieur a été réalisée en 2008 (Borcherding *et al.*, 2011).

1.2 Restauration écologique des grands milieux

Une réflexion a grandi au cours du XX^{ème} siècle concernant la relation des communautés biologiques avec la qualité des écosystèmes aboutissant rapidement à l'idée que l'unique conservation de ces écosystèmes ne suffit plus au maintien de la biodiversité (Cristofoli et Mahy, 2010 ; Naiman, 2013). Le plan stratégique pour la diversité biologique 2011-2020 intègre au sein de ses vingt objectifs dits d'Aichi la volonté de « restaurer au moins 15% des zones dégradées ». Le concept de restauration a été développé à partir des années 1970, présumant une potentielle réversibilité partielle ou totale de la dégradation de ces milieux (Millennium Ecosystem Assessment, 2005; Pajuluoma, 2010). En parallèle des actions menées pour les autres écosystèmes, ces actions se sont également développées au sein des hydrosystèmes fluviaux.

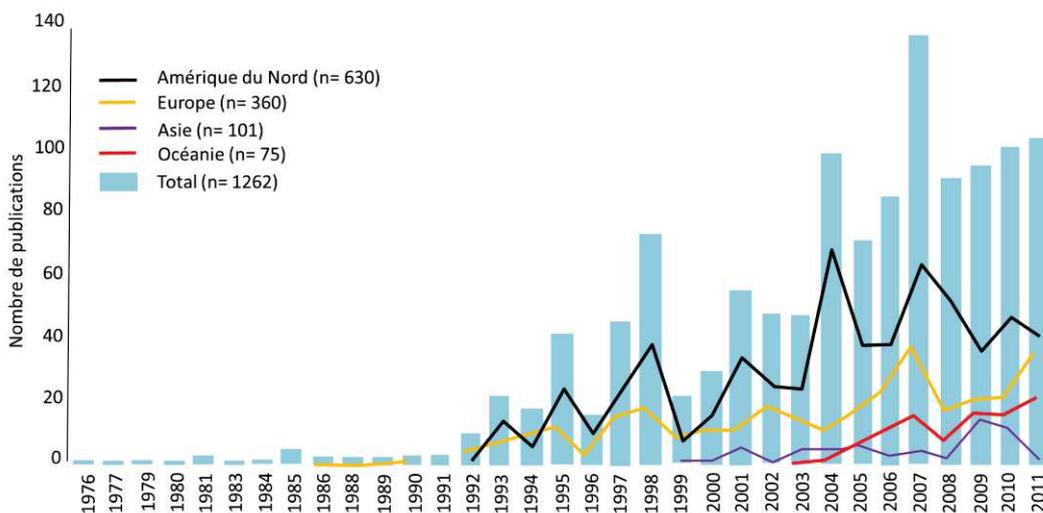


Figure 1.7 : Nombre de publications scientifiques internationales dans le domaine de la restauration de rivières de 1976 à 2011 (modifié de Morandi et Piégay, 2017 ; Requête 2011, Web of Science et Scopus avec titre : resto* / rehabilitat* / revival* / renat* and reach / channel / stream / river / watershed / catchment).

Les projets de restauration des grands fleuves se sont accrus, multipliant les retours d'expérience dans la littérature à partir des années 1990 notamment en Amérique du Nord et en Europe (Figure 1.7).

1.2.1 Définitions/sémantique

L'écologie de la restauration consiste à assister, par des études fondamentales, les projets de restauration écologique. La restauration écologique est définie strictement comme « une action intentionnelle qui initie ou accélère la réparation d'un écosystème endommagé ou détruit, en respectant sa santé, son intégrité et sa gestion durable » (SER, 2004). Il existe une forte hétérogénéité dans les sémantiques employées pour définir les actions de restauration. La

restauration est définie comme une action visant à obtenir des conditions homologues à une situation de l'écosystème rivière dans son état initial voire antérieur à la perturbation (van Andel et Aronson, 2012). La réhabilitation peut être considérée comme une démarche plus partielle qu'une restauration, ayant un niveau d'ambition en terme d'intervention plus atteignable ou plus réaliste (Morandi et Piégay, 2017). Ce processus vise à améliorer l'état d'un écosystème dans ses fonctions primaires (productivité et services) mais pas nécessairement dans la direction de l'état pré-existant (Bradshaw, 1997 ; SER, 2004 ; Clewell et Aronson, 2013). L'idée phare de l'écologie de la restauration concerne la prise en compte de la trajectoire des systèmes et des dimensions spatio-temporelles (Barnaud et Chapuis, 2004). La notion de trajectoire évolutive est étroitement liée à celle de succession, illustrant le fait qu'un écosystème puisse se diriger vers de multiples voies (Hobbs et Norton, 1996). Elle est définie comme des changements séquentiels dans l'expression biotique d'un écosystème en réponse à ses dynamiques (Clewell et Aronson, 2013).

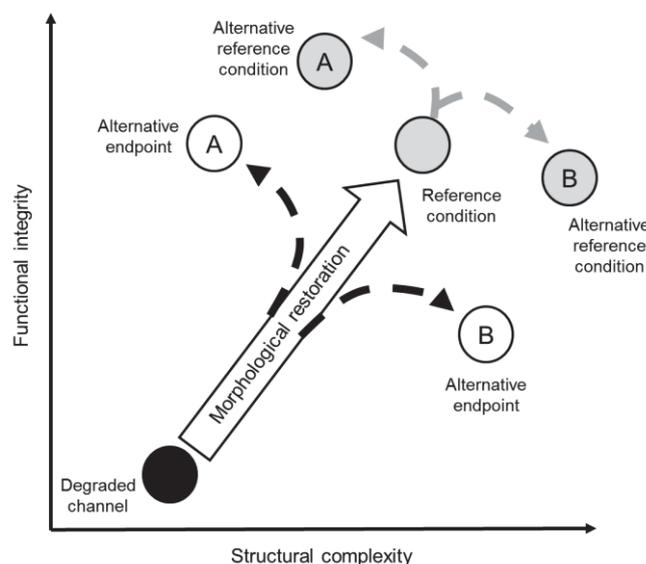


Figure 1.8 : Modèle général de la restauration écologique, incluant des conditions de référence changeantes (adapté de Newson et Large, 2006 à partir de Bradshaw, 1988)

Les trajectoires potentielles peuvent être mises en évidence *via* la prise en compte de deux variables (Figure 1.8) : (i) la structure ou l'organisation de l'écosystème (*e.g.* espèces-complexité ou hétérogénéité des habitats) et (ii) le fonctionnement (*e.g.* biomasse-nutriments) de l'écosystème. La résilience de l'écosystème c.-à-d. la faculté de se rétablir après un dommage dû à une perturbation vers un état de référence ou vers un état antérieur, est généralement l'objectif des actions de restauration. Quand la trajectoire désirée est suivie par l'écosystème, l'écosystème manipulé ne requiert plus d'assistance extérieure pour assurer son intégrité future (Urbanska *et al.*, 1997; SER 2004 ; Cristofoli et Mahy, 2010). Une question réside quant à la définition du succès de la restauration (Ruiz-Jaen et Michtell Aide, 2005 ; Jähnig *et al.*, 2011).

1.2.2 Evaluer le succès de la restauration

A partir des années 2000, l'évaluation du succès ou de l'échec d'une restauration a occupé une place centrale sous la pression d'une obligation de résultats au-delà d'une volonté d'intervention (Roni *et al.*, 2002 ; Palmer *et al.*, 2005 ; Ruiz-Jaen et Aide, 2005 ; Pander et Geist, 2013 ; Morandi *et al.*, 2014). Jähnig *et al.*, (2011) explique que le succès de la restauration en grands milieux peut être défini par des paramètres mesurables (*e.g.* liés au milieu physique : hydromorphologie, hydrologie, liés à l'écologie : biodiversité, traits fonctionnels, ou lié à des aspects socioéconomiques) mais aussi par des paramètres plus subjectifs (perception du projet, objectifs initiaux). Le succès d'un programme de restauration intègre (i) la notion d'efficacité, *e.g.* atteindre l'objectif initial (subjectif), comme accroître l'activité géodynamique (mesurable) ou diversifier les habitats (mesurable), mais aussi (ii) la notion de durabilité (Palmer *et al.*, 2005 ; Pajuluoma, 2010), *e.g.* assurer l'apport d'une charge sédimentaire au cours actif sur une longue période de temps.

Il n'existe actuellement pas de normes nationales ou internationales pour mesurer le succès dans la restauration d'un milieu et aucun système standardisé pour évaluer l'efficacité des projets (Pajuluoma, 2010). Bien que des cadres conceptuels aient été définis (Palmer *et al.*, 2005; Gilvear *et al.*, 2013), un grand nombre de projets échouent dans l'évaluation du « succès » d'une restauration (Bash et Ryan 2002; Kondolf *et al.*, 2006 ; Miller et Hobbs, 2007; McDonald et Williams, 2009; Pajuluoma, 2010 ; Suding, 2011). Les retours d'expérience quant aux méthodes de suivi mises en œuvre ont révélé des facteurs déficients récurrents dans l'évaluation de l'efficacité et de la durabilité d'un programme de restauration (Roni *et al.*, 2002; Palmer *et al.*, 2005; Wohl *et al.*, 2005; Bernhardt *et al.*, 2005, Beechie *et al.*, 2008 ; REFORM D4.3, 2014 ; Morandi *et al.*, 2014) :

- **Un manque de références spatio-temporelles** : l'état de référence est généralement considéré comme une base de comparaison et d'évaluation (White et Walker, 1997 ; Hughes *et al.*, 2005). Il est décrit comme l'« écosystème historique indigène » (SER, 2004) ou comme une approximation de l'état souhaitable, une norme choisie parmi plusieurs états alternatifs possibles et accessibles par une succession d'étapes appelée trajectoire (Le Floch et Aronson, 1995). Au sein d'un hydrosystème fluvial, les raisons d'échec les plus répandues sont (i) la mise en œuvre d'un projet sans connaissance des conditions spatiales amont (Palmer *et al.*, 2006), (ii) des conditions temporelles disponibles généralement moins d'un an avant la restauration ou (iii) l'absence de multiples références (Ruiz-Jaen et Aide, 2005).
- **Peu de suivis ou des temps de suivi trop court, notamment pour évaluer l'efficacité des programmes de restauration mobilisant des processus écologiques et leurs réponses**

biologiques (Bernhardt *et al.* 2005 ; Palmer *et al.*, 2007 ; Jahnig *et al.*, 2011, Nilsson *et al.*, 2016).

- **Une faible prise en compte des échelles emboîtées** (Figure 1.9): la compréhension des facteurs de contrôle écologique à chaque échelle est importante pour conclure quant à l'efficacité d'un projet de restauration. Une étude à l'échelle du tronçon du fleuve peut être appropriée pour appréhender le transport des sédiments au sein de l'hydrosystème, alors qu'une étude à l'échelle locale (mésos-, micro- habitat) est plus pertinente pour déterminer par exemple le lien entre le couplage entre la vitesse des écoulements et la communauté de macroinvertébrés benthiques (Poff *et al.*, 1997). Beisel *et al.*, (1998) ont ainsi démontré l'importance d'une échelle fine d'observation des macroinvertébrés (au niveau du microhabitat), correspondant au paysage idéal de perception de ces organismes biologiques.

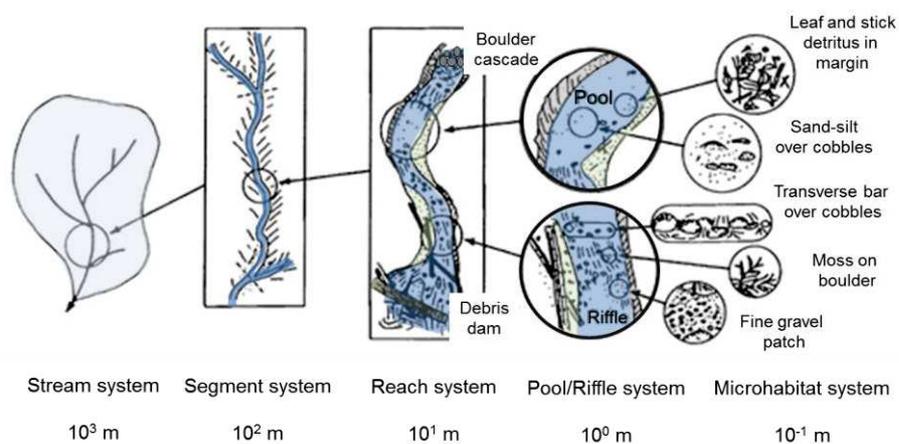


Figure 1.9 : L'organisation hiérarchique par échelles emboîtées d'un hydrosystème fluvial (Allan et Castillo, 2007)

Wortley *et al.*, (2013) ont présenté une analyse bibliographique encourageante montrant que le temps de suivi de la majorité des projets de restauration augmente (supérieur à cinq ans) et que les suivis écologiques sont de plus en plus relayés dans la littérature. Le développement d'indicateurs de succès à fort potentiel de transposition au sein de divers types d'écosystèmes s'est accru récemment (*e.g.* Jaunatre *et al.*, 2013 ; Pander et Geist, 2013). Le choix de ces indicateurs ainsi que celui de la stratégie d'étude sont primordiaux comme l'atteste Mahlum *et al.*, (2017). Par exemple, le modèle d'étude BACI - « Before After Control Impact » présente, un potentiel fort dans l'évaluation de milieux aux dynamiques temporelles et spatiales très importantes (Smith *et al.*, 1993). Les effets écologiques relayés dans la littérature sont souvent mitigés, et bien différents de l'objectif attendu (*e.g.* augmentation de la biodiversité), même lorsque les conditions d'habitats ont été améliorées c'est-à-dire que la restauration hydromorphologique a été efficace (Roni *et al.*, 2008; Palmer *et al.*, 2010). Ces incohérences ont soulevé des questionnements (Alexander *et al.*, 2007 ;

Whiteway *et al.*, 2010 ; Nilsson *et al.*, 2015) quant aux facteurs susceptibles d'améliorer ou limiter le succès de la restauration (Jude et DeBoe, 1996 ; Bond et Lake, 2003 ; Naiman, 2013). L'analyse combinée des théories d'écologie des communautés et de la pratique de la restauration a été définie comme une approche efficace quant à l'évaluation du succès de la restauration (Temperton, 2004 ; Palmer *et al.*, 2014 ; Wainwright *et al.*, 2017).

1.2.3 Pratique de la restauration et filtres environnementaux hiérarchiques

La restauration écologique est mise en œuvre notamment grâce à des activités d'études et de suivi, ayant pour objectif la résilience des écosystèmes en s'appuyant sur les principes de l'ingénierie écologique. Ces travaux consistent à agir par et/ou pour le vivant *via* des projets techniques d'ingénierie (Rey *et al.*, 2014). *Sensu stricto*, l'ingénierie écologique est la manipulation *in situ* de systèmes écologiques dans un contexte défini (Dutoit et Rey, 2009). Dutoit (2013) explique que « l'ingénierie écologique offre un cadre contextuel significatif mais encore en devenir pour les applications, elle nécessite cependant encore de forts investissements dans le domaine fondamental. Si l'écosystème a été identifié comme le niveau d'organisation du vivant le plus pertinent et fonctionnel pour des applications vers l'ingénierie écologique, de nombreuses recherches sont cependant encore nécessaires dans les domaines de leur auto-organisation, des forçages externes auxquels ils sont soumis, ainsi que de leur résistance et de leur résilience, qui toutes deux définissent leur stabilité. Ces recherches ne peuvent s'affranchir des cadres spatiaux et temporels (rétroactions) ou encore d'éventuels effets secondaires du pilotage programmé des écosystèmes (invasions biologiques, etc.) » Ainsi, les clés de la réussite d'une opération de restauration résident dans l'identification et la manipulation des règles d'assemblage basées sur la notion de filtres environnementaux hiérarchiques au sein de la structuration des communautés biologiques (Cristofoli et Mahy, 2010).

Ces règles d'assemblage ont été décrites dans les années 70-90 (Smith et Powell, 1971 ; Jackson et Harvey, 1989 ; Tonn *et al.*, 1990 ; Keddy, 1992 ; Poff, 1997), puis unifiées pour l'ensemble des communautés biologiques (Lortie *et al.*, 2004 ; Friberg *et al.*, 2016). Trois types de filtres environnementaux contribuent à la sélection à partir du pool d'espèces global jusqu'à la construction d'une communauté locale (Figure 1.10) ; les principaux filtres étant le filtre régional, le filtre abiotique et le filtre biotique. Selon leurs traits d'histoire de vie propres, les espèces constituant le pool régional d'espèces, seront capables ou non de passer à travers les mailles des différents filtres et ainsi de se retrouver (ou être absentes) dans l'assemblage local d'espèces d'une communauté, comme par exemple la communauté colonisant un site restauré.

- **Le filtre régional.** Le filtre régional agit sur les moyens de dispersion potentiels (zoochorie, hydrochorie, anémochorie) qui permet aux espèces du pool d'espèces global de s'installer sur un site. Les espèces seront alors favorisées ou défavorisées lors de leur dispersion.
- **Le filtre abiotique.** Le filtre abiotique représente les variables physiques (hauteur d'eau, substrat, vitesse) et chimiques définissant les types d'habitats et les niches écologiques potentielles. Les espèces seront alors favorisées ou défavorisées lors de leur installation.
- **Le filtre biotique.** Lorsque les espèces ont réussi à accéder au site et à s'installer, elles seront favorisées ou défavorisées en fonction des interactions positives ou négatives interspécifiques *e.g.* compétition, facilitation.

Brudvig (2011) a décrit la biodiversité post-restauration comme le résultat de facteurs site-spécifiques intégrant ces filtres environnementaux hiérarchiques ou les contingences historiques (*e.g.* ordre d'arrivée des espèces). Fattorini et Halle (2004) avaient d'ores et déjà expliqué que la diminution des pressions anthropiques notamment *via* la restauration pourrait être perçue comme un élargissement des mailles du filtre abiotique permettant ainsi l'établissement d'un plus grand nombre d'espèces cibles. La notion de « perméabilité » à un vaste panel d'espèces natives et exotiques du potentiel régional peut être utilisée (Staentzel *et al.*, accepté - Annexe 2). Toutefois, avec ce nombre croissant d'espèces, la compétition pour les ressources augmente théoriquement, entraînant un rétrécissement des mailles du filtre biotique (Cristofoli et Mahy, 2010). De façon similaire, l'arrivée d'une espèce sur le site restauré peut en modifier les conditions – et donc le filtre – abiotique (Cristofoli et Mahy, 2010).

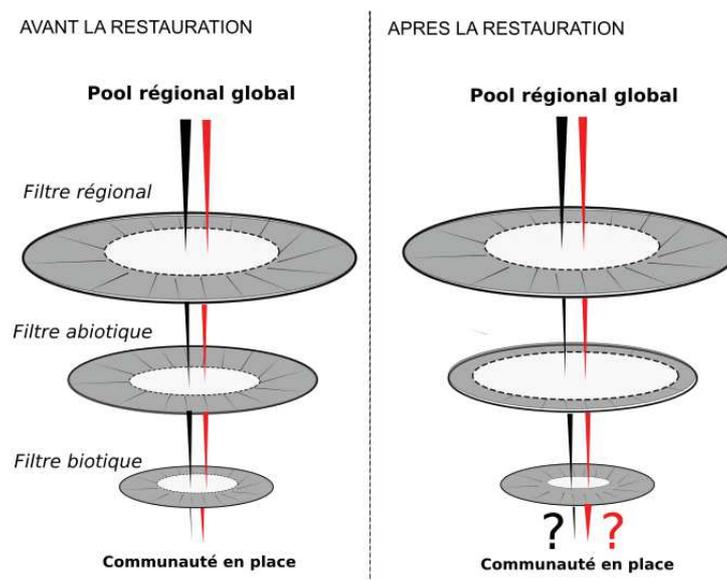


Figure 1.10 : Filtres environnementaux et influence de la restauration écologique (figure modifiée du manuscrit D)

Pour projeter la communauté qui va se mettre en place suite à une restauration, il est recommandé de posséder des connaissances préliminaires concernant le potentiel régional du site restauré (Combroux *et al.*, 2002), *e.g.* richesse du pool d'espèces global, spécificités des espèces, espèces exotiques. Au fil du temps, de nouveaux profils d'espèces peuvent apparaître (exotiques/natives), les relations prédateur-proie se modifient (David *et al.*, 2017b) et la nature des interactions interspécifiques passées change (compétition, facilitation) ; ceci jouant un rôle prépondérant dans l'organisation des communautés biologiques. D'après Cristofoli et Mahy (2010), il peut être efficace de se focaliser sur des espèces présentant de fortes interactions biotiques par nature, *e.g.* des espèces dominantes ou des espèces ingénieuses. Par exemple, lorsque des taxons exotiques sont prédominants dans les assemblages, ils peuvent jouer un rôle très structurant au sein des communautés (Jones *et al.*, 1997). Examiner le rôle des espèces exotiques est un enjeu de taille afin d'analyser si leur présence est structurante (espèce clé, ressource importante pour d'autres espèces, rôle de facilitation dans l'installation d'autres espèces, autochtones ou non), stable (variation du régime alimentaire selon les conditions abiotiques), et potentiellement redondante avec des espèces autochtones. Ces facteurs pourraient réduire ou augmenter le bénéfice des actions de restauration engagées.

1.2.4 La restauration hydromorphologique

En grands milieux, l'action la plus répandue est celle qui vise la manipulation du filtre abiotique (Figure 1.11) et donc des processus naturels hydrologiques et morphologiques, nous pouvons parler alors de restauration hydromorphologique (Malavoi et Adam, 2007).

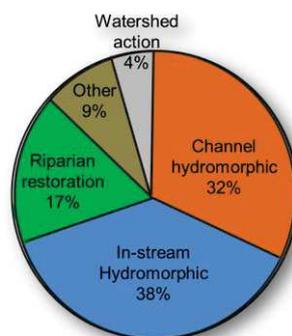


Figure 1.11 : Méthodes de restauration les plus utilisées sur 644 projets de restauration en écosystèmes d'eau douce (Palmer *et al.*, 2014)

La restauration hydromorphologique consiste à déterminer l'intensité de l'activité géodynamique potentielle d'un cours d'eau suite à (i) sa puissance spécifique, (ii) l'érodabilité de ses berges, (iii) les apports solides (Adam *et al.*, 2007) afin de modifier les formes fluviales et diversifier les habitats. Boon *et al.*, (1992) décrivent qu'une restauration hydromorphologique peut être menée de manière passive ou active. Lorsque les forces de dégradations (protections de berges comme des

enrochements, barrages) sont réduites, les processus naturels dirigent la restauration. Il est alors attendu que les cours d'eau à haute énergie hydraulique se réajustent rapidement, tant du point de vue physique qu'écologique et que la biodiversité y évolue conjointement si la qualité de l'eau est correcte (Malavoi et Adam, 2007). La restauration est dite active, lorsque non seulement les forces de dégradations sont réduites ou arrêtées, mais que le cours de la restauration est dirigé par des interventions humaines (Lake, 2001 ; Malavoi et Adam, 2007). Cela concerne majoritairement les cours d'eau peu actifs, à faibles apports solides.

La majeure partie des programmes de restauration hydromorphologique en grands milieux est focalisée sur trois objectifs principaux en relation étroite avec le fonctionnement et l'équilibre nécessaire à l'hydrosystème fluvial (manuscrit A): (i) rétablir les processus naturels hydrologiques (Poff *et al.*, 1997 ; Poff et Zimmerman, 2010 ; Postel et Richter, 2012) *via* l'augmentation du débit réservé, (ii) améliorer *via* des reconnections latérales la connectivité écologique, fonctionnelle et effective nécessaire au fonctionnement des états stables dynamiques et à la résilience des écosystèmes sur le long terme, (*e.g.* Meyer *et al.*, 2013 ; Castella *et al.*, 2015) (iii) redonner sous l'impulsion de la réactivation du transport sédimentaire *via* des injections sédimentaires) ou de l'érosion maîtrisée une dynamique naturelle aux habitats qui constituent la mosaïque fluviale (Ganier et Barillier, 2015 ; Battisacco *et al.*, 2015). La restauration hydromorphologique intègre aussi la mise en place d'embâcles ainsi que des opérations de revégétalisation (manuscrit A).

1.2.5 Cas d'étude de la thèse : les restaurations hydromorphologiques du Vieux Rhin

Les acquisitions de données pour ce doctorat ont été principalement financées par Electricité de France (EDF) dans le cadre de la convention de collaboration EDF-CNRS « Suivi de la recharge sédimentaire du Vieux Rhin par érosion maîtrisée » (Piégay *et al.*, 2010 ; Garnier et Barillier, 2015) et pour une moindre part par le Fonds Européen de Développement Régional dans le cadre du projet INTERREG IVA « Redynamisation du Vieux Rhin ». Ce travail de thèse est le fruit d'une réflexion et d'un suivi scientifique de mesures environnementales d'envergure discutées dès le début des années 2000 (Barillier et Garnier, 2017).

La procédure de renouvellement du titre de concession de l'aménagement hydroélectrique de Kembs (Titre à 80% France et 20% Suisse) a débuté au début des années 2000, avec le lancement de l'étude d'impact, en 2001. Dès le départ, cette étude a été menée en concertation avec les parties prenantes : collectivités locales, administrations (suisse et française), ONG (suisse, française *et* allemande), qui ont été associées à la définition du contenu de cette étude d'impact, et à différentes réunions de restitution et de travail. Jusque dans les années 2005/2006, les discussions ont beaucoup porté sur le débit réservé. Le dossier de demande de nouvelle concession a été déposé en 2006, proposant une augmentation (mai-juin) et baisse (aout/septembre) progressive du débit des valeurs minimale et maximale fixes de débit. Pendant l'instruction administrative du dossier de demande de nouvelle concession, de l'enquête publique et de l'instruction suisse, Electricité de France a continué les études techniques afin de constituer des dossiers techniques concernant (i) la centrale de turbinage du débit réservé, (ii) les passes à poissons et (ii) la mise en œuvre de restauration hydromorphologique par apports de graviers dans le Vieux Rhin. En 2006, des pré-études de faisabilité avaient d'ores et déjà été réalisées quant aux solutions d'érosion maîtrisée avec déroctage de berge et implantation d'épis transversaux artificiels, et d'injection sédimentaire (Peiry, 2003). En parallèle, des études environnementales ont démarré en vue d'un suivi écologique à long-terme afin de mesurer l'efficacité de toutes ces mesures environnementales (Etat Zéro : 2008 + 2009).

Les nouvelles concessions française et suisse de l'aménagement hydroélectrique de Kembs sur le Rhin (département 68) sont entrées en vigueur le 15 décembre 2010, entraînant **l'augmentation du débit réservé** et le début des mesures environnementales inscrites au cahier des charges des concessions (Barillier, 2013). Le lancement du programme INTERREG (2009-2012) a permis la mise en œuvre de la **première injection sédimentaire sur le site K** en octobre 2010 (Figure 1.12), et par ce biais d'enclencher des réflexions quant aux opportunités/risques et faisabilité de ce type de restauration d'un point de vue majoritairement géomorphologique (Arnaud, 2012, Arnaud *et al.*, 2014, Arnaud *et al.*, 2017). En 2011/2012, Electricité de France a demandé l'autorisation de

restaurer par **érosion maîtrisée avec déroctage de berge et implantation d'épis transversaux artificiels un tronçon du Vieux Rhin, le site O3**. L'autorisation a été obtenue fin 2012/début 2013 et les travaux ont démarré en avril 2013 (Figure 1.12). A partir de 2015, de nouvelles injections sédimentaires en aval direct du barrage de Kembs ont été réalisées (site I1, février-mars 2015 ; site I2, mars-avril 2016).

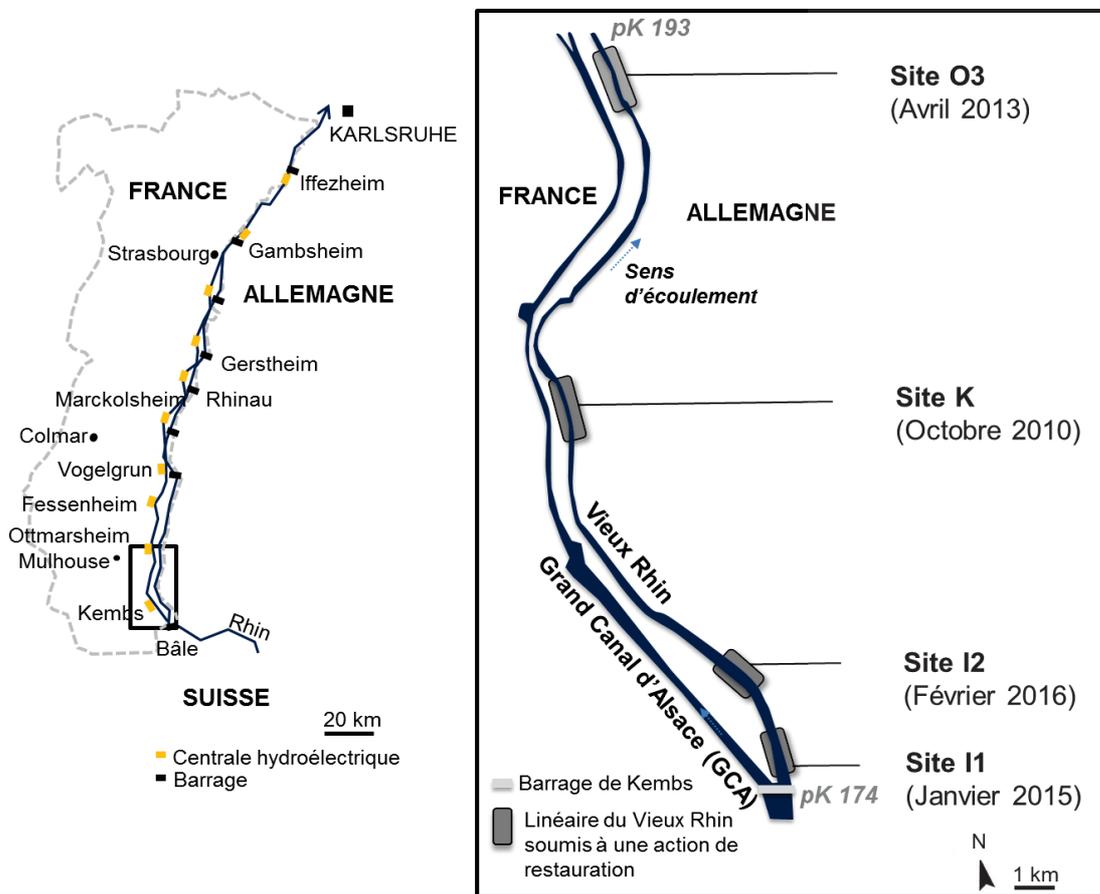


Figure 1.12 : Vue globale du trajet du Rhin Supérieur amont et localisation des sites ayant fait l'objet d'actions de restauration (sites O3, K, I1 et I2)

1.2.5.1 Débit réservé et modulations saisonnières

Au droit du barrage de dérivation de Kembs, la majorité du débit est dirigé vers le Grand Canal d'Alsace (GCA), dont la capacité maximale est de $1400 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ (Figure 1.12). Au-delà, le surplus est déversé dans le Vieux Rhin (cas de crues). En-deçà de ce seuil, le Vieux Rhin était alimenté jusqu'en décembre 2010 par un débit réservé de 20 à $30 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$. Jugé insatisfaisant par les chercheurs et gestionnaires, ce débit a été augmenté pour atteindre un débit minimum nécessaire à l'objectif primordial de recréer des frayères piscicoles (Poff *et al.*, 1997). Un modèle hydraulique a été élaboré pour l'ensemble du Vieux Rhin afin de comprendre comment les paramètres physiques (vitesse d'écoulement, profondeur de l'eau et substrat) peuvent varier avec le débit. Puis, le modèle

d'habitat du poisson CASiMiR (Schneider *et al.*, 2001) a été utilisé pour déterminer le débit nécessaire pour offrir la plus grande disponibilité en habitats d'espèces piscicoles (Garnier et Barillier, 2015). Les modélisations ont montré que le débit minimum devait être modulé de manière saisonnière selon les préférences écologiques des espèces piscicoles. Le gain en habitats aquatiques entraîne une perte en habitats terrestres ; le débit minimum a été défini pour cela selon un compromis entre les besoins biologiques multi-compartiments, les objectifs environnementaux et le risque d'inondation (Figure 1.13).

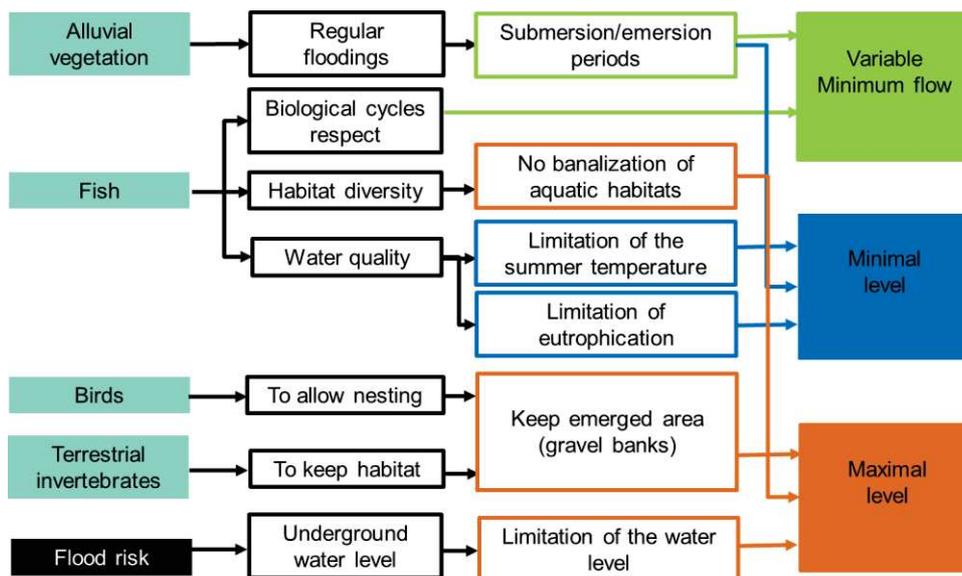


Figure 1.13 : Contraintes environnementales pour définir le débit minimum dans le Vieux Rhin (Garnier et Barillier, 2015 ; EDF, 2006)

La modulation saisonnière par paliers dépend des débits naturels entrants dans la retenue. Elle assure une transition douce du débit réservé printanier à estival, et inversement depuis Décembre 2010 (débit stable en hiver). Le débit d'écoulement minimal du Vieux Rhin est passé de 20-30 $\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ à 52-115 $\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ (Tableau 1.1). La quasi-totalité de ce débit réservé est turbiné par une centrale hydro-électrique construite spécifiquement pour cela et qui a été appelée successivement centrale B et maintenant centrale K. Or en novembre 2016, la mise en service de la centrale K (EDF, 2016) a entraîné une modification des paliers de transition et du débit maximal pouvant être dirigé dans le Vieux Rhin (150 $\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ au lieu de 115 $\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$; Tableau 1.1).

Tableau I.1 : **A.** Modulation du débit réservé entrant dans le Vieux Rhin avant la mise en service de la centrale K (2010-septembre 2016 ; EDF, 2016). **B.** Modulation du débit réservé après la mise en service de la centrale B (EDF, 2016).

A.

Période printanière	Période automnale	Débit réservé (m ³ /s)
1 ^{er} avril – 17 mai	15 septembre – 31 octobre	60
18 mai – 24 mai	8 septembre – 14 septembre	70
25 mai – 31 mai	1 ^{er} septembre – 7 septembre	80
1 ^{er} juin – 7 juin	25 août – 31 août	90
8 juin – 14 juin	18 août – 24 août	100
15 juin – 17 août		115

B.

Période printanière	Débit minimal (m ³ /s)	Débit maximal (m ³ .s ⁻¹)
TRANSITION PRINTANIERE		
1 ^{er} avril – 14 mai	54	80
15 mai – 21 mai	60	90
22 mai – 28 mai	70	100
29 mai – 4 juin	80	120
5 juin – 11 juin	90	130
12 juin – 13 août	95	150
TRANSITION AUTOMNALE		
14 août – 21 août	90	140
22 août – 28 août	85	120
29 août – 4 septembre	75	110
5 septembre – 11 septembre	65	100
12 septembre – 31 octobre	54	80

1.2.5.2 Injections sédimentaires

(i) Injection sédimentaire sur le site K

Dans le cadre du projet INTERREG IVA « Redynamisation du Vieux Rhin », une recharge sédimentaire expérimentale a été réalisée en octobre 2010 (Figure 1.14) dans le chenal du Vieux Rhin entre les pKs 182,4 et 183,1 dans le but d'évaluer les possibilités de restaurer la dynamique sédimentaire et d'améliorer ainsi les processus écologiques associés à cette dynamique. Ce sont 23 000 m³ de sédiments qui ont été injectés sous la forme d'un dépôt de 620 m de long et de 12 m de large, déconnecté de la berge en rive allemande. Le travail doctoral de Fanny Arnaud (2012) a été dédié au suivi géomorphologique, combinant des relevés topo-bathymétriques, de l'imagerie aérienne multi-dates, du traçage sédimentaire et des mesures granulométriques. Le diamètre médian (D50) des tailles de particules collectées sur la surface du dépôt en 2010 variait de 13 à 19 mm (Arnaud, 2012)

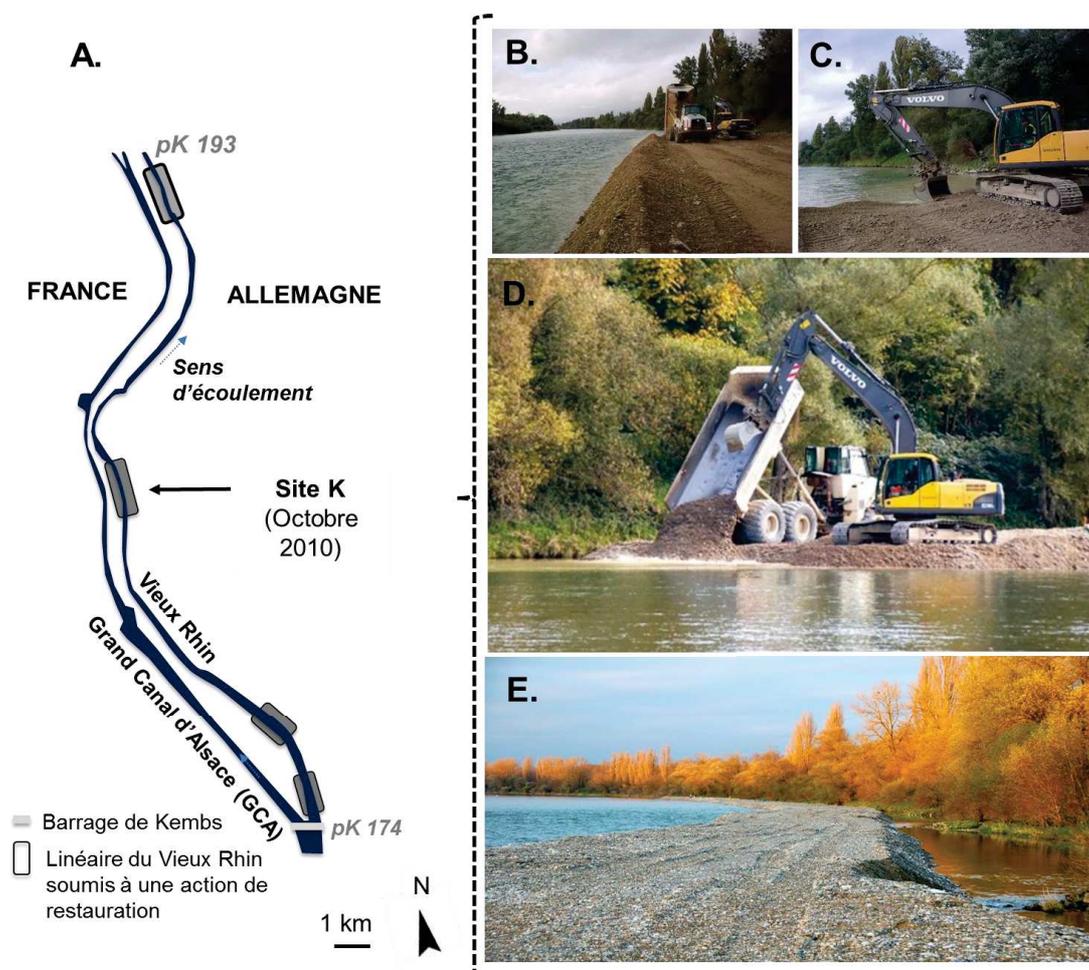


Figure 1.14 : A. Localisation de l'injection sédimentaire sur le site K (projet INTERREG IVA « Redynamisation du Vieux Rhin »), B à D. Engins mécaniques à l'œuvre en octobre 2010 lors des travaux d'injection sédimentaire sur le site de Kembs, et E. Vue finale de l'injection sédimentaire sur le site K. (crédits photos: Trémolières, M., Arnaud, F., EDF).

(ii) Injections sédimentaires en I1 et en I2

En février-mars 2015, une injection sédimentaire (site I1) a été réalisée au sein du chenal central à 250 mètres à l'aval du barrage de Kembs, en rive droite d'un îlot végétalisé (18 340 m³, largeur moyenne de base du cordon : 20 mètres, large moyenne du haut du cordon : 15 mètres, Chardon *et al.*, 2016). En mars-avril 2016, une seconde injection sédimentaire (site I2) a été réalisée au sein du chenal central (volumes estimés provisoirement 30 000 m³, largeur moyenne de base du cordon : 17 mètres, large moyenne du haut du cordon : 15 mètres, Chardon *et al.*, 2016). Le suivi environnemental des effets des injections aux sites I1 et I2 n'est pas abordé dans le cadre de cette thèse mais les suivis réalisés sont du même type que ceux exploités dans ce manuscrit. Le recul temporel sur les effets écologiques des opérations menées sur I1 et I2 est en effet, au moment de l'écriture de la thèse, insuffisant pour fournir une interprétation robuste quant aux réponses des communautés biologiques.

1.2.5.3 Erosion maîtrisée et création d'épis (site d'Ottmarsheim – site O3)

En avril-mai 2013, une restauration par érosion maîtrisée a été réalisée pour redonner à un secteur de 2 km, le site pilote d'Ottmarsheim (site O3), une part de son fonctionnement hydro-morphologique naturel. Le linéaire concerné s'étend des pKs 191.3 à 191.6. L'objectif était de favoriser l'érosion de la berge pendant les crues, d'alimenter le chenal en sédiments grossiers, d'élargir à terme le chenal sous l'effet des crues morphogènes et de diversifier les habitats aquatiques, notamment par des affinements granulométriques locaux. En plus du défrichage et du déroctage de la berge, l'aménagement du site O3 a consisté à construire deux épis transversaux à proximité de la berge (Figure 1.15).

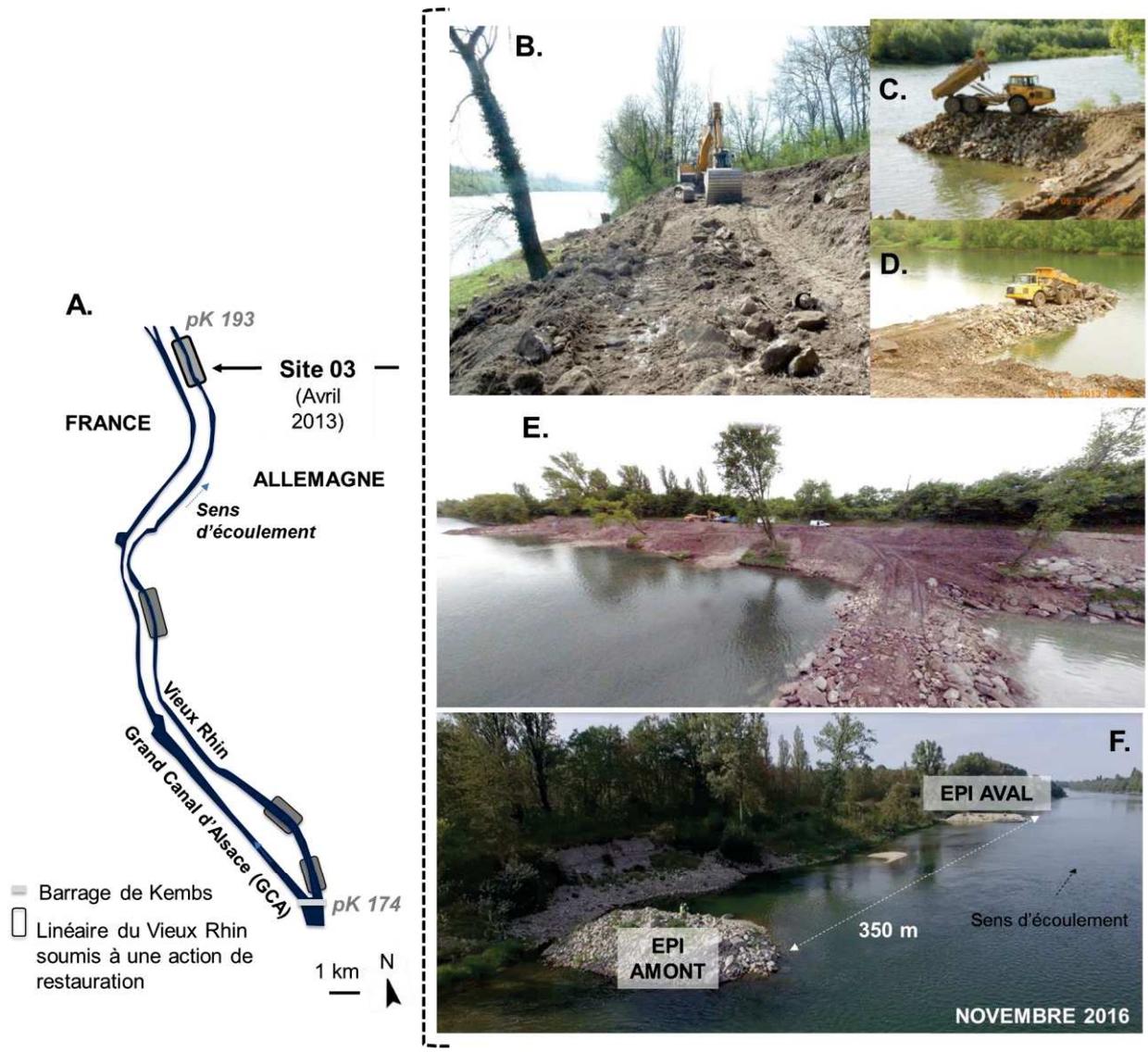


Figure 1.15 : *A. Localisation du site pilote d'érosion maîtrisée (site O3), B. Déroctage de la berge en rive gauche par des engins mécaniques, C et D. Création des épis transversaux artificiels avec le matériel dérocté en rive gauche. E. Vue en rive droite du déroctage et de la construction de l'épi aval et, F. Vue de drone de la zone de restauration du site O3 (crédits photos: Staentzel, C., Combroux, I., EDF, vue de drone par Dumont, S.).*

Cet aménagement a fait l'objet de modélisations physique et numérique de façon à optimiser les bénéfices attendus tout en maîtrisant les risques (Figure 1.16 ; Die Moran, 2012 ; Die Moran *et al.*, 2013 ; Clutier *et al.*, 2012 ; Pinte *et al.*, 2015). L'attendu écologique est que les habitats aquatiques et riverains ainsi que les biocénoses associées évoluent positivement en réponse à la suite de la dynamique morpho-sédimentaire induite par la restauration (Garnier et Barillier, 2015).

A. Déroctage de la berge



B. Raccourcissement d'épi



C. Epi « T », Epi « Flèche »



D. Epi « îlot »



Configuration retenue

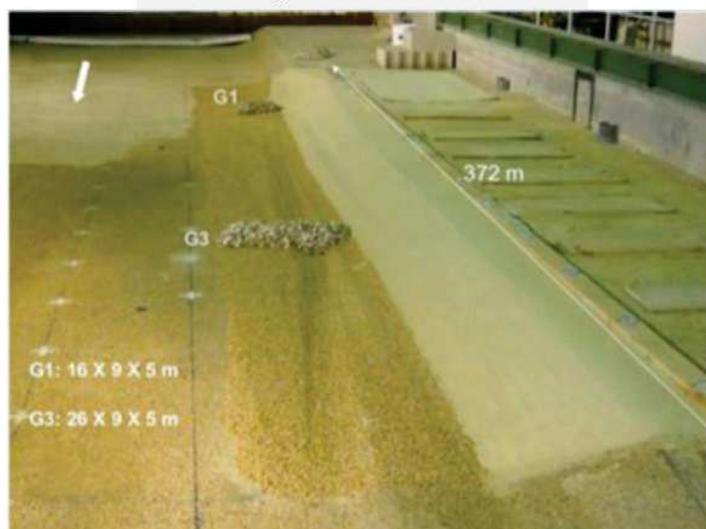


Figure 1.16 : Tests de configurations idéales (153 essais ont été effectués au cours de deux ans de recherche sur un modèle physique réduit au 1/40^e; Die Moran, 2012) pour la mise en œuvre de l'érosion maîtrisée et l'implantation d'épis transversaux artificiels (essai de plusieurs formes d'épis).

1.3 Objectifs de la thèse et contenu du mémoire

L'objectif principal de la thèse est d'évaluer la dynamique des communautés biologiques dans un contexte de restauration hydromorphologique par injections sédimentaires et érosion maîtrisée avec implantation d'épis transversaux artificiels. L'enjeu est de prendre en compte des pressions anthropiques multiples ainsi que l'arrivée et la prolifération d'espèces exotiques en privilégiant **une approche interdisciplinaire (travail conjoint avec la géomorphologie), multi-échelles et multi-compartiments (végétation riveraine, macrophytes, macroinvertébrés et poissons)**. Ce mémoire de thèse s'articule autour de six articles (manuscrits A à F) qui reflètent le cœur de la thèse. Les articles figurant en Annexe 1, Annexe 2, Annexe 3 sont des articles collaboratifs développés en marge du travail de thèse et qui sont utiles pour développer des perspectives de recherche. Le mémoire est organisé en 6 chapitres dont le premier est une introduction générale qui se clôt par cette présentation. Les chapitres 2 à 6 présentent les contenus décrits ci-après.

Chapitre 2 - Injections sédimentaires et érosion maîtrisée : état de l'art

Cette partie présente les retours d'expérience des restaurations hydromorphologiques par injection sédimentaire et érosion maîtrisée, menées dans différents grands hydrosystèmes à travers le monde. Cet état de l'art fait l'objet d'une synthèse en préparation (manuscrit A).

Chapitre 3 - Matériel et méthodes

Le matériel et méthode décrit les stratégies de suivis biologiques appliquées au cas d'étude de la thèse. Des méthodes analytiques originales ont permis de répondre au défi d'évaluation du succès de la restauration, en tenant compte de la grande dynamique interne des hydrosystèmes fluviaux et par cela des référentiels spatio-temporels parfois manquants ou inadaptés. Les effets des restaurations ont surtout été quantifiés en termes de structure et de fonctionnalité *via* (i) des indices de structure, (ii) l'utilisation de matrices de transition et le développement d'indices de dynamique végétale pour quantifier la dynamique des habitats naturels, (iii) un couplage entre indicateurs physiques et biologiques. Les manuscrits B, C et D intègrent et présentent les résultats issus de ces méthodes spécifiquement développées. Les protocoles des études menées dans les manuscrits E et F sont également décrits à la fin du chapitre 3.

Chapitre 4 – Réponses des communautés biologiques aux restaurations hydromorphologiques

L'objectif principal de ce chapitre est de rendre compte de la dynamique des communautés biologiques suite à l'élargissement du filtre abiotique *via* les actions de restauration hydromorphologique menées dans le Vieux Rhin (Figure 1.17). La modification du milieu physique devrait successivement engendrer une diversification structurelle (recréation de milieux annexes,

complexification de la mosaïque du lit fluvial) et fonctionnelle (dynamique fluviale) qui est susceptible de rétablir une biodiversité caractéristique des milieux alluviaux.

Le manuscrit B présente une étude interdisciplinaire ciblée sur les effets combinés sur **le site K de l'injection sédimentaire réalisée en octobre 2010 et de l'augmentation à partir de décembre 2010 du débit réservé** d'un point de vue géomorphologique et écologique. Il s'agit d'identifier les réponses biologiques suite ces modifications du milieu, et de porter un regard objectif sur la stratégie d'analyse appliquée pour évaluer les réponses biologiques.

Les manuscrits C et D sont focalisés sur la restauration **par érosion maîtrisée du site O3** :

- Le manuscrit C présente **l'étude spatio-temporelle de la dynamique végétale** du site restauré *via* l'application de matrices de transition (Gallet et Sawtschuk, 2014) et d'indicateurs de dynamique végétale développés au cours de la thèse. La réflexion est dirigée vers la quantification des changements de dynamique végétale suite à une modification du milieu. Les questions majeures sont les suivantes : Dans quelle mesure les changements à l'échelle locale peuvent faire évoluer le paysage vers une nouvelle trajectoire, et ce dans un cas de restauration ? Quels sont les effets de la restauration par érosion maîtrisée et implantation d'épis transversaux artificiels sur la dynamique de la végétation rivulaire et aquatique ? Est-ce que ce type d'action de restauration améliore la diversité/richeesse fonctionnelle du site ?
- Le manuscrit D rend compte de **l'évaluation des gains biologiques obtenus suite à l'érosion maîtrisée et la mise en place des épis transversaux artificiels** *via* des approches structurelle et fonctionnelle basées sur le couplage de données biologiques avec un indicateur d'hétérogénéité physique produit dans le cadre de la thèse à partir de travaux antérieurs (Gostner *et al.*, 2013). Les résultats permettent de définir (i) si l'érosion maîtrisée et l'implantation d'épis transversaux artificiels diversifient les habitats aquatiques (niches écologiques potentielles pour les macroinvertébrés), (ii) si cette diversification des habitats permet d'augmenter la diversité des peuplements de macroinvertébrés (espèces natives et invasives), et (iii) *in fine*, si les approches structurelle et fonctionnelle mettent toutes deux en évidence des bénéfices écologiques.

Chapitre 5 – Invasions biologiques sur les sites restaurés : modification des interactions interspécifiques

Ce chapitre est dédié aux interactions interspécifiques (facilitation, antagonisme, compétition, prédation) sous l'effet du poids croissant des invasions biologiques *via* deux manuscrits (E et F).

- Le manuscrit E développe, dans le cadre théorique du *flood pulse concept* et de situations post-restauration, **les impacts environnementaux du devenir des métabolites chimiques de la litière de feuilles d'une espèce terrestre invasive, *Reynoutria japonica***, le long d'un gradient de décomposition. Une question réside quant aux déséquilibres des systèmes alluviaux que ces impacts pourraient provoquer.
- Le manuscrit F rend compte des **variations des communautés piscicoles sur le site O3 en pré- et post-restauration et sur l'impact d'espèces récemment arrivées, e.g. *Ponticola kessleri*, *Neogobius melanostomus* sur les communautés faunistiques locales (poissons et invertébrés)**. Il a été possible de dresser une image concrète du réseau trophique (1) par un examen macroscopique du bol alimentaire des espèces exotiques majeurs du site (*Dikerogammarus villosus*, Gobiidae) et (2) par des analyses génétiques complémentaires de contenus stomacaux à partir d'ADN environnemental. Les résultats permettent d'établir si les effets et gains biologiques sont sous l'influence d'un potentiel effet de prédation.

Chapitre 6 – Discussion et perspectives

Il s'agit dans ce chapitre (i) de discuter et comparer les effets écologiques des deux types de restauration hydromorphologique par injection sédimentaire et érosion maîtrisée, (ii) d'intégrer ces études dans les visions actuelles et futures de la restauration, (iii) de proposer des perspectives d'évaluation du succès *via* la création de listes faunistiques potentielles et (iv) de mesurer la transposabilité des résultats obtenus.

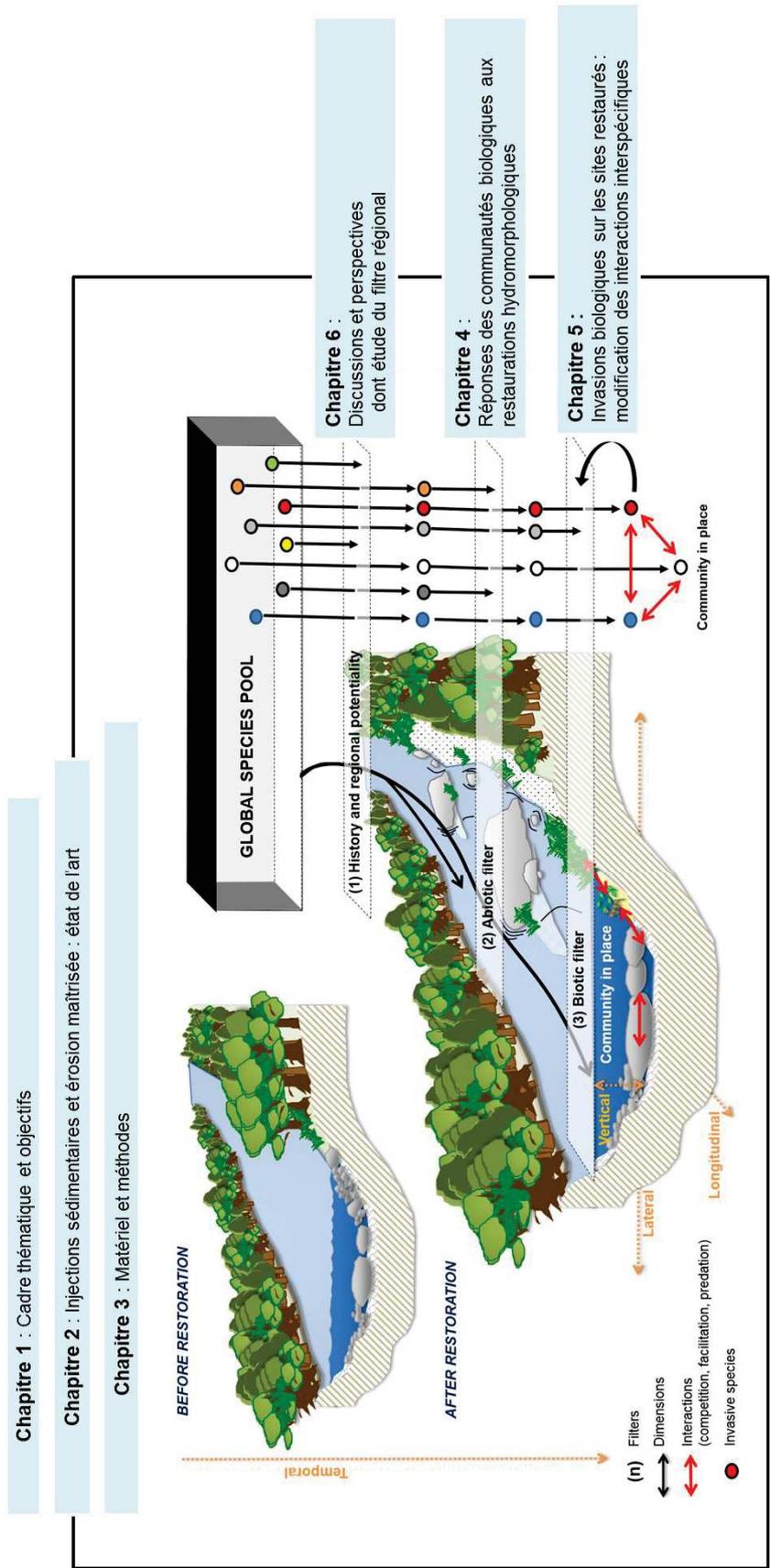


Figure 1.17 : Cadre conceptuel de la thèse et structuration du manuscrit.

CHAPITRE 2 INJECTIONS SEDIMENTAIRES ET ÉROSION MAÎTRISÉE : ÉTAT DE L'ART

RESUME DU CHAPITRE 2

Ce deuxième chapitre présente un état de l'art des restaurations hydromorphologiques ayant eu lieu au niveau européen voire international *via* un premier manuscrit (manuscrit A). Seuls 0,5 % des articles scientifiques traitent de restaurations hydromorphologiques homologues à celles testées sur le Vieux Rhin, *i.e.* injections sédimentaires et érosion maîtrisée avec implantation d'épis transversaux. Les retours d'expérience sont finalement assez rares et les évaluations n'intègrent pas obligatoirement un suivi écologique global. Une analyse de co-occurrence de mots a permis de résumer les défis actuels au sein de chaque type de restauration, mettant en évidence que les attentes écologiques peuvent être très différentes. *In fine*, ce travail a permis de faire ressortir le cadre unique et expérimental de nos études.

Etat de l'art des restaurations par injection sédimentaire et érosion maîtrisée (manuscrit A)

Staentzel, C., Kondolf, M., Combroux, I., Barillier, A. & Beisel, J.N. Gravel augmentation and controlled bank erosion, a review of large-river restoration. *En préparation*.

2.1 Quels sont les retours d'expérience ?

Une synthèse bibliographique a été réalisée afin d'identifier et de comprendre les enjeux des deux types de restauration étudiés dans cette thèse. Le manuscrit A présente les résultats issus de ce travail bibliographique qui a été combiné à de l'analyse textuelle.

2.2 Gravel augmentation and controlled bank erosion: a review of large-river restoration actions (manuscrit A)

Staentzel, C. ^a, Kondolf, M. ^{b,c}, Combroux, I. ^a, Barillier, A. ^d & Beisel, J. N. ^{a,e}

^a *Université de Strasbourg, CNRS, LIVE UMR 7362, F-67000 Strasbourg, France ;*

^b *Department of Landscape Architecture & Environmental Planning, University of California Berkeley, Berkeley, CA 94720, USA ;*

^c *Collegium-Lyon Institute for Advanced Study, University of Lyon, 24 rue Jean Baldassini, Allée A 2nd Floor, 69007 Lyon, France ;*

^d *Centre d'ingénierie hydraulique (CIH), Electricité de France (EDF), F-73374 Le Bourget du Lac, France ;*

^e *Ecole Nationale du Génie de l'Eau et de l'Environnement (ENGEES), F-67070 Strasbourg, France.*

Cet article est en préparation.

2.2.1 Abstract

Latest advances in river restoration concerned the rise in far-reaching hydromorphological restoration plans that have been implemented in recent decades. These restoration projects, acting on water and solid flows (hydrology and sediments), were applied to reverse well-known negative impacts of anthropic physical pressures on large hydrosystems. We explored the Web of Science database for empirical papers that specifically addressed paper-based restoration actions including sediment supply and controlled bank erosion viewed as restoration processes. A low number of projects was recorded for these types of restoration action but a high valorization of the research made is available for each of these few major projects, excepted for the Japanese ones. Co-occurrence networks of words permitted to identify that (i) interdisciplinary studies were scarce, and (ii) habitat diversification is always promoted but with a large variety of ecological attempts. Controlled bank erosion projects focused on riparian systems whereas spawning for fish is still the main objective for sediment supply.

Keywords: text content analysis, ecological attempts, fluvial hydrosystem, ecological restoration

2.2.2 Introduction

World's large rivers are entering a contrasting era where hydraulic structures removal is widely discussed in developed countries (Poff & Hart, 2002; Oliver & Grant, 2017) whereas 3,700 dam projects with at least 1 MW capacity, are planned or under construction especially in countries with emerging economies (Zarfl *et al.*, 2015; Poff & Hart, 2002). Nowadays, eighty percent of rivers are

affected by dams, resulting in (i) the disruption of natural hydrological processes, (ii) the loss of ecological connectivity, (iii) the decrease of sediment transport capacity of rivers and (iv) the habitat alteration (Dudgeon *et al.*, 2006; Rinaldi *et al.*, 2013; Friberg, 2014; Battisacco *et al.*, 2015; Anderson *et al.*, 2018). The four dimensions of the fluvial hydrosystem (Ward, 1989) are strongly affected by multiple human pressures (Petts, 1984, Ligon *et al.* 1995; Wohl, 2012). European and international large-scale river restoration projects have increased over time, promoting natural resilience (Hobbs & Harris, 2001; Pajuluoma, 2010; Wilson, 2012), and playing with fluvial dynamics, closely related to variations in hydrology and sediment (Heiler *et al.*, 1995; Wohl *et al.*, 2015, Friberg *et al.*, 2017).

The loss of fluctuations in natural flows disrupt lateral connectivity, what conduct to define environmental flow requirements (Poff *et al.*, 1997; Arthington & Pusey, 2003; Arthington *et al.*, 2006; Poff & Zimmerman, 2010). These requirements are needed for smooth running of geomorphological (Renschler *et al.*, 2007), and biological processes in both aquatic (Bunn & Arthington, 2002) and riparian compartments (Nilsson & Svedmark, 2002). Such requirements have a central place in the *flood pulse concept* (Junk *et al.*, 1989) and are widely recognized as essential to perpetuate alluvial landscapes. The instream flow management is usually combined with other restoration actions such as on the Rhone (Henry *et al.*, 2002), Rhine (Simons *et al.*, 2001; Meyer *et al.*, 2013) or Danube floodplain (Tockner *et al.* 1998) aiming to the recovery of lateral connection, *e.g.* reconnection of isolated habitats or side-channels, creation of secondary channels, rehabilitation of floodplains. Ecke *et al.* (2016) and Roni *et al.*, (2008) showed that lateral reconnections favored broader ecological niches for macrophytes and fish.

The hydrological regime in ecological restoration programs has been widely highlighted to the detriment of sedimentary transport (Wohl *et al.*, 2015; Alber & Piégay, 2017). The sediment deficit led to the alteration and loss of diversified habitats in large rivers. The consequences on biotas are considered as one of the most ecological stressor (Stendera *et al.*, 2012; Morandi *et al.*, 2017). A famous example of natural morphological complexity remained in the Tagliamento River (Tockner *et al.*, 2003). Its dynamic nature maintained functional river components such as vegetated islands or natural large woody debris. The implementation of artificial in-channel structures has recently intensified in many rivers to “work with nature” (Harvey *et al.*, 2017), *e.g.* large woody debris, logjams, root wads, lunkers, groynes field, stream barbs or riffles creation. Schmutz *et al.* (2016) showed positive local effects of such hydromorphological river restorations on fish but reduced ones on other biotas. According to these authors, future restoration actions should therefore focus on more dynamic, self-sustaining habitat improvements extending over several kilometers.

The number of far-reaching hydromorphological river restoration plans has gradually increased (Wohl *et al.*, 2015). The role of channel adjustments (including migrating bar, bedforms and bank erosion) in allowing pioneer species to colonize new substrates (Bravard *et al.*, 1986) needs to be conveyed as a potential large river restoration, as well as the disruption of armor layers to scour fines from spawning beds. In the 1960s, gravel augmentation was often implemented downstream dams for the reactivation of the sedimentary transport by addition of sediment or gravel. These operations aimed at improving the physical parameters of the environment, *e.g.* water level, flow velocity, substrate diversity, which can influence the hyporheic environment, salmon spawning and the development of their embryos (Merz & Setka, 2004; Merz *et al.*, 2004; Zeug *et al.*, 2014). They allowed the creation of gravel banks, known to offer thermal heterogeneity and greater trophic potential (Ock *et al.*, 2015). It is also essential to consider the indirect effects of these actions, such as raising the water surface after the addition of gravel or sediment, resulting in higher flooding of the alluvial zone (Elkins *et al.*, 2007) or channel narrowing, leading to increased velocities (Staentzel *et al.*, 2018). Projects of controlled bank erosion, erodible corridor or hotspots of erosion are closely linked to channel widening, aiming to give lateral mobility and to promote natural erosion by floods (Garnier & Barillier, 2015). Such river restoration actions are finally implemented for replacing lost, damaged, or compromised elements of the natural system (Wohl *et al.*, 2005). They support the change of two main control variables *i.e.* hydrologic and geomorphic processes, and thus improve ecological processes considered as response variables (Souchon *et al.*, 2002; Figure 2.1).

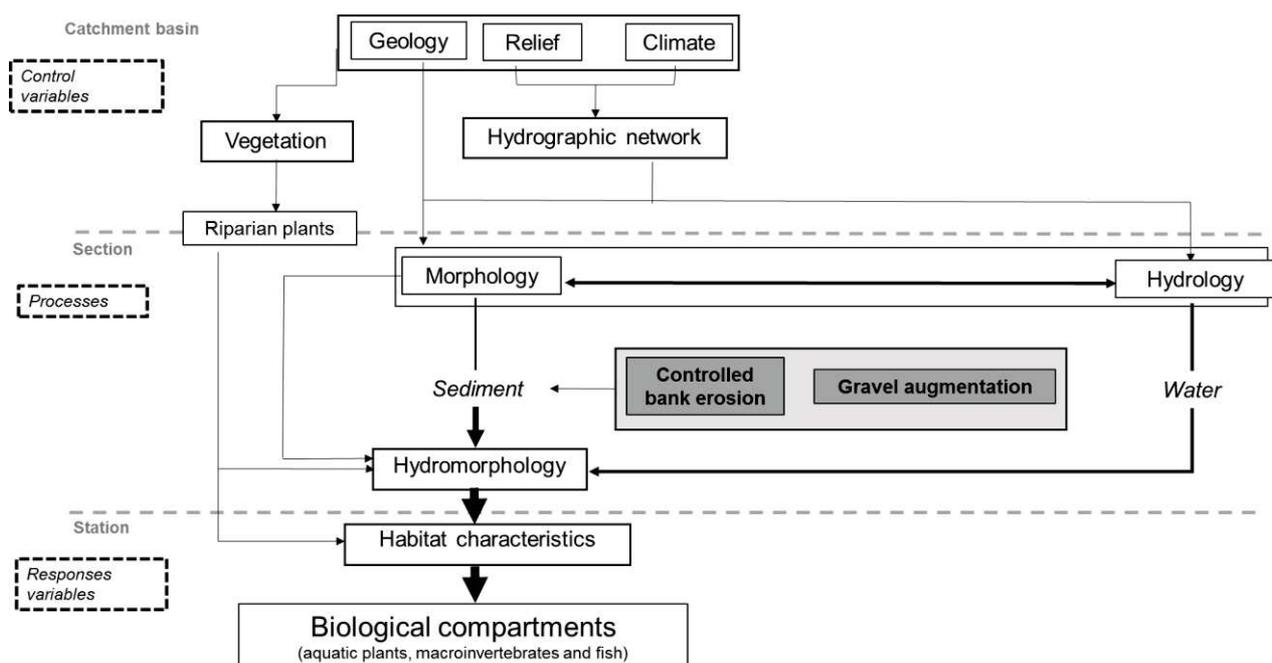


Figure 2.1: Conceptual scheme of gravel augmentation and controlled bank erosion influences on determinants of physical habitat and thus, on biological compartments.

In this review, we examined 15,083 papers devoted to restoration action in rivers to extract large river restoration characteristics using a bibliographic review and text content analyses. We classified the actions according to the type of restoration and the date of publication to analyze the changes over time of restoration programs. Then, we focused on restoration actions in large rivers that specifically concern controlled bank erosion and sediment supply. The 71 papers devoted to these two actions were dissected to describe (i) in what context these restorations were performed, (ii) to what extent biological compartments were monitored, and (iii) what were the main results on biodiversity. An approach with a text content analysis allowed us to objectively organize and interpret *altogether* the main items of these papers.

2.2.3 Methods

A quantitative review was conducted on the literature of the Web of Science database, published up from January 1976 to December 2017. The search was done on abstract, title and keywords, from research articles, review papers, communication acts, and conferences. The product was realized between the term [restor*], AND the terms [river* OR channel* OR river basin* OR floodplain* OR hydrosystem*]. We limited the search to “restor*” rather than including renaturation or rehabilitation because the wider use in target papers of this term by a large number of countries (Morandi & Piégay, 2017). The result provided 21, 092 findings. We removed all papers containing specific terms relative to biochemistry or medicine science, [e.g. cell*, protein*, patient*, collapse*] giving 15,083 papers. Seven-time periods of six years between 1976 and 2017 were defined: [1976 – 1981], [1982 – 1987], [1988-1993], [1994-1999], [2000-2005], [2006-2011], [2012-2017]. We retained on the 15,083 papers, only those considering in their title, abstract or keywords the specific terms of each main group of large-scale river restorations identified following an iterative process (Table 2.1).

Table 2.1: Specific terms designing the main large-scale river restorations

Restoration type	Ecological objectives	Terms used for search
Recovery of lateral connection (LC)	Maintaining ecological connectivity Favoring aquatic and riparian vegetation	“lateral connect*”; “lateral reconnect*”; “second channel*”; “secondary arm*”; “side channel*”; “vegetated annex*”; “meander creat*”; “waterbod*”
Hydraulic structures removal or fish pass (HDR FP)	Re-establishing the migratory axis, the hydrological connectivity and the sediment transport process	“hydraulic structure remov*”; “retaining structure remov*”; “fish pass*”; “dam removal*”; “by-pass*”
In-channel structures management (IN-C)	Leading to an habitat diversification using natural or artificial tools Implementing new ecological niches	“logjam*”; “large woody debri*”; “pool-riffle*”; “stream barb*”; “groyne field*”; “deflector*”; “large wood*”; “half log*”; “root wad*”; “boulder* add*”; “riprap*”; “riffle* creat*”; “half log*”; “lunker*”; “sand trap*”

Instream flow management (IFM)	Respecting the natural flow regime and natural variations, necessary to biological communities and floodplain persistence	“instream flow*”; “minimal requir*”; “instream flow increase*”; “minimum flow*”; “natural flood regime*”; “natural flow regime*”; “naturalization of the flood*”; “hydropeak*”; “flash flood*”; water level fluctu*”
Revegetation (REVEG)	Perpetuating alluvial landscape Clearing invasive species	clear* invasive speci*"; "reveget*";" riparian wetland restor*"; "forest restor*"
Bank erosion Groynes (BANKERO)	Increasing habitat heterogeneity by sediment inputs Regaining lateral mobility by channel widening	“bank erosion*”; “controlled bank erosion*”; “groyne*”; “groine*”; “widen*”; “erodible corridor*”
Sediment supply (SEDSUP)	Reactivating sedimentary transport to diversify fluvial landforms	“gravel injection*” OR “gravel feeding*” OR “gravel augmentation*” OR “gravel replenishment*” OR “gravel input*” OR “gravel supply*” OR “gravel enhancement*” OR “gravel seeding*” OR “gravel reinstatement*” OR “gravel addit*” OR “sediment injection*” OR “sediment feeding*” OR “sediment augmentation*” OR “sediment replenishment*” OR “sediment input*” OR “sediment supply*” OR “sediment enhancement*” OR “sediment seeding*” OR “sediment reinstatement*” OR “sediment addit*” OR “gravel reintroduction*” OR “sediment reintroduction*”

This process permitted to include in the analyses the most commonly used terms of the scientific literature. Most of the large-scale restoration plans focus on three main objectives in close relation with the functioning and equilibrium of the fluvial hydrosystem: (i) restoring natural hydrological processes, (ii) improving the ecological, functional and effective connectivity necessary for the long-term functioning, stability and resilience of ecosystems, and (iii) complicating aquatic ecosystems. Seven main groups of restoration types were identified: lateral connection, hydraulic structures removal and fish by-pass, in-channel management, instream flow management, revegetation, bank erosion and sediment supply (Table 2.1). This classification allowed us to examine the share represented by bank erosion and sediment supply only.

The network diagrams consisted of text content analyses on selected papers that deal with sediment supply and controlled bank erosion as a restoration process. The KH Coder software 2.0.0.0 permitted the calculation of words distances by Jaccard coefficient and the strength of attachment (Higuchi, 2015). Network diagrams were limited for a better understanding to the minimum spanning trees, considering only stronger lines. The word extraction was realized with the stemming with “Snowball”, a process that cuts ends of words and removes all plural, conjugated or granted forms. For example, the word restor* could be associated with the following terms: restoration, restore, restored. Stop words, *i.e.* words exclude from analyses were defined including all usual

pronouns, articles, linking words, adverbs, some adjectives, and verbs (as “be” or “have”). Numbers, special symbols, and punctuation were also removed.

2.2.4 Results

2.2.4.1 Global overview of the literature on large river restorations

A low number of river/freshwater restoration papers were found for the two first time periods: [1976-1981] (n=13) and [1982-1987] (n=19). From [1988-1993], the number of papers gradually increased; the highest value was obtained for the most recent period [2012-2017] (n=6,812; Figure 2.2).

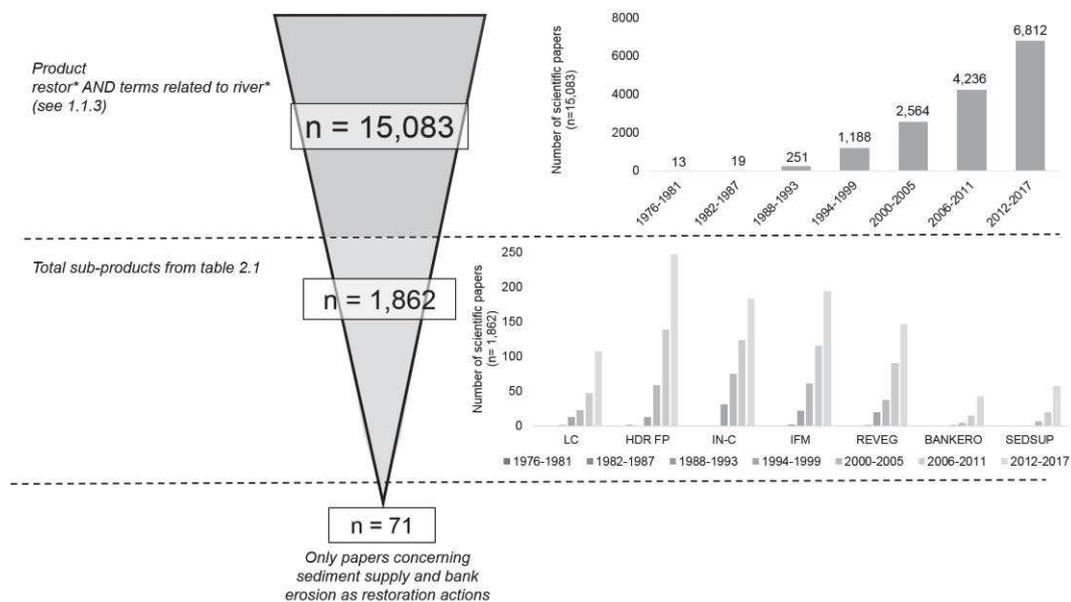


Figure 2.2: Paper selection process to examine the share of controlled bank erosion (BANKERO) and sediment supply (SEDSUP) in the whole of identified large river restoration actions (see Table 2.1).

A total of 1,862 papers, issued from the global product, presented ad minima one term of the main large river restoration actions (Figure 2.2). In the first period, large river restoration actions were turning towards cost-effective and flexible restoration techniques as in-channel structure management (IN-C), revegetation (REVEG), and recovery of lateral connection (LC). Hydraulic structure removal and fish by-pass (HDR FP) covered the highest number of papers, especially from 2012 (Randle *et al.*, 2015; Warrick *et al.*, 2015; Cubley & Brown, 2016). Nature and objectives of some large-scale restoration actions have changed over time. For example, the input of novel hydrology by hydropeaking increases aiming to improve riparian vegetation (Bejarano *et al.*, 2017). Another example with revegetation nowadays focused rather on the clearing of invasive species (Modiba *et al.*, 2017) or the input of ecosystem engineers (Byers *et al.*, 2006) than on the reintroduction of native alluvial plant species.

Papers obtained with bank erosion selected-terms reached a high number (n=292) but with diverging issues. In most of them, the need to slow down bank erosion (*e.g.* urban areas, proximity of housing, flood risk, reduce fine sediment transport) or develop methods to predict it are widely discussed. A total of 63 papers addresses bank erosion as an essential process for the river, and only 36 papers include specific reference to restoration actions by controlled bank erosion. These papers were used for text content analyses and are presented in Table 2.2. A high variety of terminologies were used to describe the restoration process such as (i) “creating hotspots of erosion” (Choné & Biron 2016; Beagle *et al.* 2016), (ii) “applying a protected erodible corridor for mobility” (Hajdukiewicz *et al.*, 2017) or (ii) “induce controlled bank erosion” (Garnier & Barillier, 2015). In the words selection for bank erosion, we added the terms groyne* and groine*. The objective was to examine proximity between controlled bank erosion and groynes in the scientific literature. Only one project has combined controlled bank erosion and artificial transverse groynes implementation on the Rhine River (Garnier & Barillier, 2015; Staentzel *et al.*, in press). In other studies, groynes implementation is considered as the main restoration action. Its ecological effects are devoted to both in-channel and riparian compartments, *e.g.* greater habitat heterogeneity and Odonata species (Buczyński *et al.*, 2017), or fish (Eick & Thiel, 2013).

Papers dealing with sediment supply were also sorted (n=229). Opinions were case-specific, differing between the lack/benefit of sediment supply, *e.g.* Rollet *et al.* (2014), (n=87 papers), and the need to reduce sediment. In most of cases, sediment supply was not well received causing a loss/degradation of biodiversity. It is also interesting to see that oldest papers were specifically focused on estuaries and the lack of sediment at the end of the river course. In recent years, river research was more concentrated on upstream sections, taking into account all constraints observed along the river path, even going up to the alpine environment. Only papers referring to sediment supply as restoration actions in rivers were retained for the text content analyses (n=35). Such inputs were scarcer in European countries (25% of papers) than for the rest of the world (Table 2.3). This type of restoration has for example been carried out in North American rivers in the Sacramento – San Joaquin area (Table 2.3) (Kondolf & Mathews, 1993). Positive effects were observed on salmon juvenile fish densities (*Oncorhynchus tshawytscha* and *Oncorhynchus mykiss*) following gravel augmentations downstream the Nimbus Dam in the Lower American River, North California (Sellheim *et al.*, 2016). The Avon River, UK, has also been subjected to gravel augmentations located downstream directly from a 33-meter dam that is causing a substantial disturbance to fish populations (Downs *et al.*, 2016). The Segre River (Spain) has also benefited from gravel augmentations to recreate habitats and favor the heterogeneity of morphological units (Tuset *et al.*, 2015).

Table 2.2: Description of main large river restoration actions by controlled bank erosion from 1976 to 2017 (indices, e.g. *, ° for specific results related to *, ° concerned papers). Modelling experiments were not presented but were integrated in text content analyses.

Controlled erosion	bank	Location	Restoration methods	Type of assessment	Results
Martínez-Fernández <i>et al.</i> , 2017		Orbigo River, NW Spain (42°49', -5°87')	Longitudinal structures manipulation by dismantlement of artificial levees and channel revetments	Morphological and vegetation responses by aerial photointerpretation and vegetation surveys (4-years after restoration)	<ul style="list-style-type: none"> • Increase of active channel area and of sinuosity and braiding annexes • Rejuvenation of landforms • High stability of floodplain areas limits the short-term effectiveness of the restoration
González <i>et al.</i> , 2017		Middle Ebro River, NE Spain (41°85', -1°66')	Manipulation of flood defenses by channel widening, floodplain excavation, gravel extraction, assisted vegetation	Vegetation establishment	<ul style="list-style-type: none"> • New recruits of keystone tree species • Recovery of a mosaic of habitats typical of natural floodplains.
Hajdukiewicz <i>et al.</i> , 2017 * Czech <i>et al.</i> , 2016 Wyżga <i>et al.</i> , 2014°		Biala River, Polish Carpathians (49°95', 19°02')	Erodible corridor	Geomorphological (morphology) and ecology ° (fish and benthic invertebrates) + 80-year flood effects *	<ul style="list-style-type: none"> • Cross sections with freely developed morphology characterized by lower water depth, larger width (lower bed-shear stress) • High species richness of benthic invertebrates in unmanaged cross-sections with erodible corridor • Greater variation in depth-averaged, near-bed velocity and bed material size ; better habitat for fish but no effects on diversity ° • Homogenization of habitat conditions with the 80-year flood *
Beagle <i>et al.</i> , 2016		Carneros Creek, California (38°22', -122°31')	Active erosion in hotspots	Geomorphic feature mapping Riparian vegetation	<ul style="list-style-type: none"> • Proposal of this type of restoration • Predictive science
Arnaud <i>et al.</i> , 2014 Aelbrecht <i>et al.</i> , 2014* Die Moran <i>et al.</i> , 2013* El Kadi Abderrezzak <i>et al.</i> , 2012*		Rhine River, France (47°45', 7°32')	Controlled bank erosion (2013-2017) combined with artificial transverse groynes implementation	Geomorphological* and ecological assessment (fish, benthic invertebrates, macrophytes and floodplain vegetation)	<ul style="list-style-type: none"> • Models – Predictive science and application on the field* • Increase in habitat heterogeneity (Staentzel <i>et al.</i>, in press), favoring fine sediment and specific species (Odonata and macrophytes species) • Alluvial landscape recovery (Staentzel <i>et al.</i>, in press.)
Jähnig <i>et al.</i> , 2013		Medium-sized Germany mountain rivers ok (51°02', 8°70')	Removal of bank fixation, widening and large wood placement	Geomorphological (habitat composition and morphological changes) by mapping (2 ans après, chaque année)	<ul style="list-style-type: none"> • Habitat richness, diversity and dynamics was higher in the restored reaches
Rosenfeld <i>et al.</i> , 2011		Nothern Fennoscandia, Sweden and Finland	Channel widening and removal of bank-armouring boulders	Geomorphological (channel structure)	<ul style="list-style-type: none"> • Sediment inputs by allowing bank erosion, reduced velocities and increase in channel roughness and retention capacity • Local removal of bed armouring that allowed spawning in exhumed gravel
Habersack <i>et al.</i> , 2013 Klösch <i>et al.</i> , 2015*		Drau River, Austria (46°80', 13°35')	Riverbed widening + Mid-channel bars* to divert the flow towards the banks, especially during flow events	Geomorphological	<ul style="list-style-type: none"> • Morphodynamic processes recovery and mitigating bed incision • Forcing role of bar accretion in channel widening* • Importance of intra-event scale bed morphodynamics for bank erosion*

Muhar <i>et al.</i> , 2016 Poppe <i>et al.</i> , 2016 Göthe <i>et al.</i> , 2016 Januschke & Verdonschot, 2016 Kail <i>et al.</i> , 2015	Small to medium sized rivers in Northern, Eastern and Central Europe (REFORM project with 20 case studies)	River widening, re-meandering, in-channel measures (removal of bank fixation and addition of large wood and boulders)	Habitat composition (river and floodplain) + three aquatic (fish, benthic invertebrates, macrophytes) and two floodplain-related organism groups (ground beetles and floodplain vegetation)	<ul style="list-style-type: none"> • Larger effect of river widening compared to other restoration measures • Significant effects on specific species or traits • Increase in open habitat patch availability and physical disturbance
Ecke <i>et al.</i> , 2016	10 small-scale and 10 large-scale river restorations projects in 9 European countries	Large-scale: remove bed and bank fixation, flattening river banks, widening the cross-sections	Species richness, diversity of aquatic macrophyte (hydrophyte, instream aquatic plant) growth forms and strategies	<ul style="list-style-type: none"> • Low effects on total richness and diversity but significant on growth forms and plant strategies (more competitive plants in rivers with waterbodies)
Schmutz <i>et al.</i> , 2016	15 central and northern European rivers from REFORM project <i>Short term (<3 years)</i> <i>Long-term (>12 years)</i>	River widening, creation of instream structures, flow enhancement, re-meandering and side-channel reconnection	Fish richness, diversity, density and habitat traits	<ul style="list-style-type: none"> • No effects on species diversity and density but increase in rheophilic fish (eurytopic decrease)
Campana <i>et al.</i> , 2014	Ahr River, Italian Alps (46°54, 11°58)	River widening (2003-2011) <i>Restored versus unrestored</i>	Geomorphological by maps and aerials photos interpretation	<ul style="list-style-type: none"> • Increase in channel width, elevation and morphometrical diversity
Silva & Kerkhofs, 1994	River Meuse in the Netherlands (51°49, 5°37)	River widening and lowering of floodplains	Morphological, hydrological and ecological consequences	-
Weber <i>et al.</i> , 2009 Fournier <i>et al.</i> , 2013* Samaritani <i>et al.</i> , 2011°	Thur River, Switzerland (47°12, 9°17)	Riverbed widening (3-14 years ago) <i>Compared with historical pre-disturbance°</i>	Habitat diversity and fish assemblage structure Soil morphology* (soil diversity, dynamism, typicality) and indicators Physicochemical soil properties°	<ul style="list-style-type: none"> • Greater hydro-physical habitat diversity in longer widenings (>900 m). No significant effect on fish • Increase in soil diversity and dynamism but some typical soils of braided rivers were still missing ; correlated to vegetation changes* • Restored section exhibited both a larger range and a higher heterogeneity of organic C pools and fluxes as well as a higher plant biodiversity than the channelized section. This suggests that restoration has indeed led to an increase in functional diversity°
Rohde <i>et al.</i> , 2005 Rohde <i>et al.</i> , 2004	Emme River, Moesa River, Thur River and Rhone River, Switzerland	River widenings by removal of embankments, clearing forests	Establishment of riparian (semi-) terrestrial habitats and species	<ul style="list-style-type: none"> • Increase the in-stream heterogeneity of habitats and enhanced the establishment of pioneer habitats and riparian plants
Nakano <i>et al.</i> , 2006	Shibetsu River, Northern Japan (43°39, 145°06)	Channel widening and groynes	Macroinvertebrates	<ul style="list-style-type: none"> • Stable edge habitat, contributing to the recovery of macroinvertebrate communities in such channelized lowland rivers.

Table 2.3: Description of main large river restoration actions by sediment supply from 1976 to 2017 (indices, e.g. *, °, _a, _b for specific results related to *, °, _a, _b concerned papers). Modelling experiments were not presented but were integrated in text content analyses.

Sediment supply	Location	Restoration methods	Type of assessment	Results
Gacuman <i>et al.</i> , 2017 Ock <i>et al.</i> , 2015 Viparelli <i>et al.</i> , 2011 (Scenarii)	Trinity River, California (40°66, -122°91)	Gravel augmentation (520 m ³)	Geomorphical (bedload transport measurements, array of seismometers, and repeated topographic surveys)	<ul style="list-style-type: none"> Morphological changes at locations that are separated from the augmentation point by arbitrarily long reaches Dependence of pulse propagation rates on the nature and distribution of the bed-material storage reservoirs in the channel system Increase in hyporheic exchange and S-POM retention
Gacuman, 2014	Trinity River, California	Gravel augmentation (1,570 m ³)	Geomorphological monitoring	<ul style="list-style-type: none"> Gravel injection had little effect on geomorphic adjustments downstream from its target area
Arnaud <i>et al.</i> , 2017 Arnaud <i>et al.</i> , 2014 Aelbrecht <i>et al.</i> , 2014	Rhine River, France (47°68, 7°52)	Gravel augmentation (23,000 m ³)	<ul style="list-style-type: none"> Topo-bathymetric surveys, radio-frequency particle tracking using passive integrated transponder (PIT) tags, bed grain size measurement, and airborne imagery Ecological monitoring 2009-2014 (Staentzel <i>et al.</i>, 2018) 	<ul style="list-style-type: none"> PIT tags were found up to 3200 m downstream of the gravel augmentation site after four years Difficulty to dissociate the effects of gravel augmentation from the effects of floods and internal remobilization
Sellheim <i>et al.</i> , 2016	Lower American River, California (38°62, -121°28)	Gravel augmentation (6,350 m ³ - 2008; 9535 m ³ -2009)	<ul style="list-style-type: none"> Quality and quantity of rearing habitat (current velocity and areal extent of inundated riparian vegetation) 5-years monitoring of juvenile Salmonid 	<ul style="list-style-type: none"> Increase in floodplain extent and the amount of vegetative cover Decrease in average flow velocity Increase in juvenile salmonid abundance
Zeug <i>et al.</i> , 2014	Lower American River, California	Gravel augmentation	Fish assemblages	<ul style="list-style-type: none"> Enhance spawning habitat for salmonids Species-specific and year-specific attributes and gravel size can influence the relative effectiveness of a project
Downs <i>et al.</i> , 2016	Avon River, UK (50°45, -3°86)	Gravel augmentation	Geomorphological monitoring (seismic impact plates and RFID-tagged particles)	<ul style="list-style-type: none"> Many augmented particles had been transported beyond the augmentation reach Particles settled in depositional locations Augmented particles are entrained easily from the augmentation mass Far more material is required to provide reach-scale impact
Strobl <i>et al.</i> , 2015	River Inn, Germany (48°13, 12°27)	Gravel augmentation	Vegetation change	<ul style="list-style-type: none"> Restored sites by gravel addition remained relatively open, while riparian pioneer species could colonize

Gessner <i>et al.</i> , 2014 (Scenarii)	Spree-Havel River, Germany (52°26, 13°36)	Gravel augmentation	Fish assemblages	<ul style="list-style-type: none"> Restoration of 30% of the potential habitats for fish
McManamay <i>et al.</i> , 2013* McManamay <i>et al.</i> , 2010°	Cheoah River, WN Carolina (35°41, -83°88)	Gravel augmentation	Benthic invertebrates* Fish assemblages °	<ul style="list-style-type: none"> Responses are specific to individual taxa or particular functional feeding groups No effects on family richness, diversity, density or evenness Although periodic, passive gravel additions may take years to provide suitable spawning habitat for some fish species, we found that river chub <i>Nocomis micropogon</i> utilized the newly added gravel for spawning°
Albertson <i>et al.</i> , 2013 Romanov <i>et al.</i> , 2012* Utz <i>et al.</i> , 2012a° Utz <i>et al.</i> , 2012b° Downs <i>et al.</i> , 2011 Albertson <i>et al.</i> , 2011_b	Merced River, California (37°57, -120° 76)	Gravel augmentation and large-scale channel re-configuration	Fish assemblages Food web structure ° Invertebrates_b	<ul style="list-style-type: none"> Salmon densities tend to be greatest in streams that have more undercut banks and woody debris and lower water temperatures. While the restoration effort may have created habitat conducive to enhanced per-capita growth rates, it also may have contributed to a decline in the population sizes of the Sacramento pikeminnow (cyprinidae)* Abundant interstitial refugia and specialized <i>Baetis</i> sp. predation improved rearing conditions in the restored section. ° Restoration actions could support juvenile Chinook salmon despite low invertebrate food resources° Restored salmonid habitat may represent significantly different environmental settings for non-target fish species, with consequences for population structure and diet° Invertebrates abundance and biomass were lower in the restored reach – shift for mayflies (<i>Baetis</i> sp.) +geomorphic changes typical of reconstructed rivers can alter food webs in ways that may have important implications for supporting the focal species of restoration efforts_b
Pulg <i>et al.</i> , 2013	Moosach River, Southern Germany (48°40, 11°76)	Gravel augmentation and cleaning of colmated gravel	Fish assemblages	<ul style="list-style-type: none"> Suitable for creating spawning grounds for brown trout. Successful reproduction. Increase in relative number of young-of-the-year brown trout. Conditions unsuitable for reproduction were expected to be reached 5 to 6 years after restoration
Pedersen <i>et al.</i> , 2009	Gels angstrom, Stensback and Ryds angstrom, Lowland Danish (55°5, 9°20)	Gravel reintroduction for salmonid spawning	Fish assemblages (spawning activity, nursery habitat development and densities of trout fry and YOY)	<ul style="list-style-type: none"> Reintroduction of spawning gravel to restore fish populations in river systems warrants consideration of the differences in habitat quality that may occur among the reaches within a river system. Highest density of young-of-the-year brown trout in gravel reintroduction sites
Rempel <i>et al.</i> , 2009	Fraser River, Canada (51°61, -120°84)	Gravel replenishment by gravel removal (scalping of dry bar)	Physical and ecological responses	<ul style="list-style-type: none"> Substrate grain size and some topographical complexity at the habitat scale Physical changes due to this mining operation fell within the range to which local aquatic populations are accustomed during flooding, because the ecological response was modest and short-lived
Kondolf <i>et al.</i> , 2008	Sacramento-San Joaquin River, California focus on Merced River and Tuolumne River (37°54, -121°25)	Use of gravel to fill and restore disused gravel pits along rivers	Modeling fish populations	<ul style="list-style-type: none"> Predation on migrating salmon by bass in the gravel pits is a significant source of mortality, whose reduction would substantially enhance the survival of the salmon. Proposal of models to predict fish predation decline regarding pit volume or area filled or isolated.

Barlaup <i>et al.</i> , 2008	River Nidelva, River Modalselva, River Matreelva, River Daleelva, Norway (63°40, 10°39)	Addition of spawning gravel	Fish assemblages	<ul style="list-style-type: none"> • Fish were found to spawn at all localities and years with the exception of two occasions when gravel was lost during floods • Gravel additions can be successful even if the only available areas are suboptimal with respect to water flow and water depth
Merz <i>et al.</i> , 2005 Merz & Setka, 2004*	Lower Mokelumne River, California (38°28, 121°61)	Gravel augmentation (380–1200 m ³)	Benthic invertebrates monitoring Fish assemblages*	<ul style="list-style-type: none"> • Cleaned gravels from adjacent floodplain materials, used to enhance salmonid spawning sites, are quickly incorporated into the stream ecosystem, benefiting benthic macroinvertebrate densities and dry biomass. • Although its usefulness in restoring salmon populations is poorly understood, gravel enhancement can be an effective means for improving salmon spawning habitat in rivers where upstream darns have effected low gravel recruitment*

from main in-field studies issues. Sophisticated hydraulic models or predictions were built to put gravel in a manner that maximizes areas with depths, velocities and the preferred substrate for spawning salmonids (Pasternack *et al.*, 2004; Singer & Dunne, 2006; Sklar *et al.*, 2009; Sawyer *et al.*, 2009; Venditti *et al.*, 2010; Miwa & Parker, 2012; Humphries *et al.*, 2012). However, no relationship emerge between ecological processes and such modelling.

The total number of papers considering bank erosion as a potential restoration action was low (n=36). The center core of this network of words was consistently dominated by river*, associated to channel* and restor* (Figure 2.3). The term channel* was associated to the term bank* highly linked to the term eros*. Controlled bank erosion as restoration action (restor*) was easily related to the channel widening, *e.g.* widen* or flood*. Controlled bank erosion could have certain similarities with channel widening carried out on the Upper Rhine in Germany and in the Netherlands (Silva & Kerkhofs, 1994; Cals *et al.*, 1998; Buijse *et al.*, 2002). From an ecological point of view, controlled bank erosion and channel widening aim to the rise in biodiversity or habitat heterogeneity (divers*). The term river* was also associated to ecological terms such as habitat*, riparian* or floodplain*. As a part of the words linked to river*, terms studi*, compar*, assess* or chang* highlight the willingness to provide feedbacks and an evaluation of the restoration success. Terms related to physical modelling were limited to the relationship between groyn* and physic*. Yet, modeling to identify specific erodible corridors across which rivers are free to migrate increase last years (Requena *et al.*, 2006; Clutier *et al.*, 2012; Pinte *et al.*, 2015; Battisaco *et al.*, 2015; Choné & Biron, 2016; Dépret *et al.*, 2017; Alber & Piegay, 2017) but this approach was not discuss thoroughly enough to emerge in network analyses.

2.2.5 Discussion

This review provided guidance on the increasing restoration projects devoted to large rivers. The classification of large river restoration actions in seven main groups (Table 2.1): lateral connection, hydraulic structures removal and fish pass, in-channel management, instream flow management, revegetation, bank erosion and sediment supply) showed that the most recent projects concerned more far-reaching hydromorphological restoration actions. The cost of these operations is often framed in major global projects that involve a large valorization of research (Kondolf & Matthews, 1993; Merz *et al.*, 2006; Elkins *et al.*, 2007). Many of those projects were thus concentrated on specific geographical zones, especially in the North hemisphere (Figure 2.4). In the Trinity and Sacramento-San Joaquin River systems of northern California, loss of suitable salmonid spawning gravels below dams has motivated augmentation of over 320,000 m³ of gravel in 73 separate projects on 19 rivers since 1978, mostly since 1990 (Kondolf and Minear, 2004; Kondolf *et al.*, 2008). Of the 67 projects for which adequate data were available, 48 involved adding less than

7,500 m³ each (Kondolf and Minear, 2004). In the U.S.A, controlled bank erosion by erosion hotspots or erodible corridors were scarce compared to Europe (Figure 2.4).

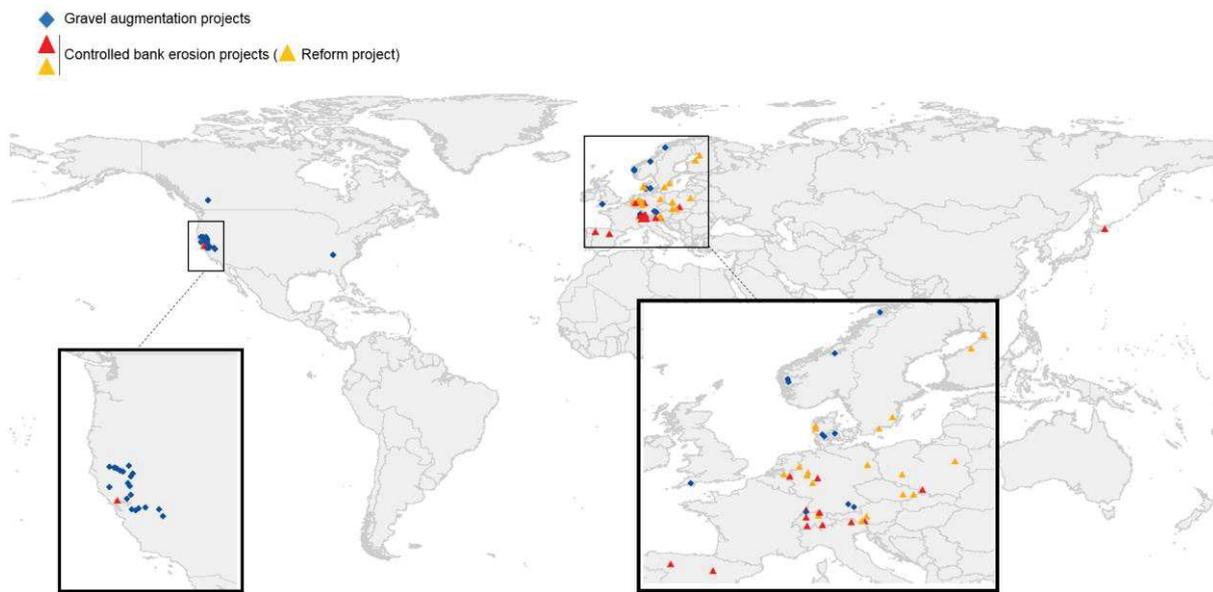


Figure 2.4: Global spatial distribution of main paper-based restoration actions i.e. gravel augmentations at blue dots, or controlled bank erosion (including river widenings, hotspots of erosion or erodible corridors) at pink triangles (dark for multi-restorations including controlled bank erosion issued from REFORM project).

In our study, the search done on abstract, title and keywords from research articles did not allow to detect a few of similar restoration actions due to selection word lacking. Some authors used terms of rehabilitation that were not included in our selection (for example in Escobar-Arias and Pasternack (2011) or Elkins *et al.*, (2007). Another study not revealed with our search in Web of science is the work of Miyagawa *et al.* (2017) on the effects of sediment replenishment on riverbed material size distribution and attached algal biomass in the downstream reaches of the Futase Dam, Japan. In general, sediment replenishment projects in Japan are widely underestimated (Okano *et al.*, 2004; Kantoush *et al.*, 2010). Furthermore, neither the term of restoration nor rehabilitation were addressed in few papers modelling gravel augmentations, such as in Batissaco *et al.* (2016) or Juez *et al.* (2016). Other papers were not found in the WOS research base such as (i) Ock *et al.* (2013) that provide a comparison of the sediment replenishment in the Nunome River, Japan, and Trinity River, US, (ii) Rollet *et al.*, (2008) that worked on the Ain River, France or (iii) Schälchli *et al.*, (2010) on the Aare River, Swiss. Sediment supply in the Missisipi River was also widely discussed in its coastal section and these papers were out of the scope of our review focusing on other environmental issues.

The text-content analyses showed a main issue of paper-based river restorations, with the most commonly used term of habitat. However, sediment supply and bank erosion as restoration process

showed divergent ecological attempts. A specific diversity has mainly been focused by hydromorphological river restorations targeting species of high economic value (Kondolf *et al.*, 2006). In particular, sediment supply has been broadly discussed and gradually ratified by stakeholders for its benefits on fish (Table 2.3). But the transitory aspect of such restoration action remained and may reduce the long-term potential positive effects (Staentzel *et al.*, 2018). On the Merced River for example, periodical gravel augmentations were realized to provide an ongoing sediment supply to the river (Downs *et al.*, 2011).

Although spawning for fish is already the main objective in sediment supply projects, floodplain systems were targeted in controlled bank erosion projects. A similarity in their effects between this type of restoration and channel widening has been highlighted in our review (Table 2.2). Groyne implementation/modification were not necessarily connected to a controlled bank erosion in major studies as in the Elbe River (Kleinwächter *et al.*, 2005) or in the Oder River (Buczyńska *et al.*, 2018) focusing more on their positive ecological effects, *e.g.* greater habitat heterogeneity that favored fish, Trichoptera and Odonata (Eick & Thiel, 2013; Buczyński *et al.*, 2017; Buczyńska *et al.*, 2018). Only one project combined controlled bank erosion and groyne implementation, aiming at increasing flood effects on banks in the Old Rhine River, France (Garnier & Barillier, 2015). This action belongs to a global project of Old Rhine River, initiated to promote a rise in biological and functional processes reduced by engineering works done along the XIX^e. If sediment eroded budget was not the one expected (Chardon *et al.*, 2016), morphological changes in habitat heterogeneity, vegetation dynamics and biological compartments were showed (Staentzel *et al.*, 2018, Staentzel *et al.*, in press). The text content analyze of bank erosion was only focused on papers that present explicit feedbacks from the field, *e.g.* hotspots of erosion, erodible corridor or controlled bank erosion. Other publications that promote controlled bank erosion in laboratory flume experiments (Ribeiro *et al.*, 2016; Sims & Rutherford, 2017) or identify erodible corridor by GIS analyses (Alber & Piégay, 2017; Dépret *et al.*, 2017) should not be neglected. Dépret *et al.* (2017) showed that meander morphodynamics have been highly constrained by engineering works in the Cher River; however meanders still have potential for bedload mobility and lateral erosion, and present such processes as self-restoration. Choné & Biron (2016) highlighted the importance of defining a protected mobility corridor along rivers where geomorphic processes such as bank erosion can freely occur, as it is an essential process that should be integrated in land use planning and river management.

In most cases, the few recorded paper-based restoration action projects showed a long time-monitoring (3-years *ad minima*) and the embedding of spatial and temporal references, as recommended by Morandi *et al.* (2014). Both paper-based large river restoration actions showed

clear ecological and geomorphological attempts on habitat diversification. Interdisciplinary papers were scarce although papers complement each other. Broadly, positive effects were found on riverbed morphology and hydrology, and thus on biological compartments such as fish or vegetation species, as expected (Figure 2.1). Now, focusing on future empirical research for quantifying ecosystem services and other socioeconomic outcomes is essential for understanding the full benefits and costs of such ecological restoration, and to support its use in natural resource management (Wortley *et al.*, 2013; Langhans *et al.*, 2014).

Acknowledgments

This research was funded in the context of a partnership agreement CNRS-EDF "The project monitoring 'Management of the Old Rhine River geomorphology' " (2014-2017) and managed by Laurent Schmitt (UMR 7362 CNRS Laboratoire Image, Ville, Environnement - LIVE). We would like to thank Beatrice Bader for her helpful comments on the Web of Science database use.

2.2.6 References

- Aelbrecht, D., Clutier, A., Barillier, A., Pinte, K., El-Kadi-abderrezzak, K., Die-Moran, A., Lebert, F., & Garnier, A. (2014). Morphodynamics restoration of the Old Rhine through controlled bank erosion: Concept, laboratory modeling, and field testing and first results on a pilot site. Proceedings of the International Conference on Fluvial Hydraulics, RIVER FLOW 2014. 2397-2403. 10.1201/b17133-319.
- Alber, A., & Piégay, H. (2017). Characterizing and modelling river channel migration rates at a regional scale: Case study of south-east France. *Journal of environmental management*, 202, 479-493.
- Albertson, L.K., Koenig, L.E., Lewis, B.L., Zeug, S. C., Harrison, L.R., & Cardinale, B.J. (2013). How does restored habitat for Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in the Merced River in California compare with other Chinook streams?. *River Research and Applications*, 29(4), 469-482.
- Albertson, L.K., Cardinale, B.J., Zeug, S.C., Harrison, L.R., Lenihan, H.S., & Wyzga, M.A. (2011). Impacts of channel reconstruction on invertebrate assemblages in a restored river. *Restoration Ecology*, 19(5), 627-638.
- Anderson, E.P., Jenkins, C.N., Heilpern, S., Maldonado-Ocampo, J.A., Carvajal-Vallejos, F.M., Encalada, A. C., & Salcedo, N. (2018). Fragmentation of Andes-to-Amazon connectivity by hydropower dams. *Science Advances*, 4(1), ea01642.
- Arnaud, F., Piégay, H., Béal, D., Collery, P., Vaudor, L., & Rollet, A.J. (2017). Monitoring gravel augmentation in a large regulated river and implications for process-based restoration. *Earth Surface Processes and Landforms*, 42(13), 2147-2166.
- Arnaud, F., Piégay, H., Schmitt, L., Rollet, A.J., & Beal, D. (2014). Using historical and experimental geomorphology for restoring rivers: the case of the Old Rhine downstream of the Kembs dam (France, Germany). *La Houille Blanche*, (4), 5-13.
- Arthington, A.H., Bunn, S.E., Poff, N.L., & Naiman, R.J. (2006). The challenge of providing environmental flow rules to sustain river ecosystems. *Ecological Applications*, 16(4), 1311-1318.
- Arthington, A.H., & Pusey, B.J. (2003). Flow restoration and protection in Australian rivers. *River research and applications*, 19(5-6), 377-395.
- Battisacco, E., Franca, M.J., & Schleiss, A.J. (2016). Sediment replenishment: Influence of the geometrical configuration on the morphological evolution of channel-bed. *Water Resources Research*, 52(11), 8879-8894.
- Battisacco, E., Franca, M.J., & Schleiss, A.J. (2015). Physical modeling of artificial river replenishment techniques to restore morphological conditions downstream of dams. In *EGU General Assembly Conference Abstracts* (Vol. 17).
- Barlaup, B.T., Gabrielsen, S.E., Skoglund, H., & Wiers, T. (2008). Addition of spawning gravel—a means to restore spawning habitat of atlantic salmon (*Salmo salar* L.), and Anadromous and resident brown trout (*Salmo trutta* L.) in regulated rivers. *River Research and Applications*, 24(5), 543-550.
- Beagle, J.R., Kondolf, G.M., Adams, R.M., & Marcus, L. (2016). Anticipatory management for instream habitat: Application to Carneros Creek, California. *River Research and Applications*, 32(3), 280-294.
- Bejarano, M.D., Jansson, R., & Nilsson, C. (2017). The effects of hydropowering on riverine plants: a review. *Biological Reviews*.
- Byers, J.E., Cuddington, K., Jones, C.G., Talley, T.S., Hastings, A., Lambrinos, J.G., ... & Wilson, W.G. (2006). Using ecosystem engineers to restore ecological systems. *Trends in ecology & evolution*, 21(9), 493-500.
- Bravard, J.P., Amoros, C., & Pautou, G. (1986). Impact of civil engineering works on the successions of communities in a fluvial system: a methodological and predictive approach applied to a section of the Upper Rhône River, France. *Oikos*, 92-111.
- Buczyńska, E., Szlauer-Łukaszewska, A., Czachorowski, S., & Buczyński, P. (2018). Human impact on large rivers: the influence of groynes of the River Oder on larval assemblages of caddisflies (Trichoptera). *Hydrobiologia*, 1-19.
- Buczyński, P., Szlauer-Łukaszewska, A., Tończyk, G., & Buczyńska, E. (2017). Groynes: a factor modifying the occurrence of dragonfly larvae (Odonata) on a large lowland river. *Marine and Freshwater Research*, 68(9), 1653-1663.
- Buijse, A.D., Coops, H., Staras, M., Jans, L.H., Van Geest, G.J., Grift, R.E., ... & Roozen, F.C. (2002). Restoration strategies for river floodplains along large lowland rivers in Europe. *Freshwater biology*, 47(4), 889-907.

- Bunn, S.E., & Arthington, A.H. (2002). Basic principles and ecological consequences of altered flow regimes for aquatic biodiversity. *Environmental management*, 30(4), 492-507.
- Cals, M.J.R., Postma, R., Buijse, A.D., & Marteiijn, E. C.L. (1998). Habitat restoration along the River Rhine in The Netherlands: putting ideas into practice. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 8(1), 61-70.
- Campana, D., Marchese, E., Theule, J.I., & Comiti, F. (2014). Channel degradation and restoration of an Alpine river and related morphological changes. *Geomorphology*, 221, 230-241.
- Chardon, V., Schmitt, L., Hubeny, A., Skupinski, G., Eschbach, D., Bruckmann, F., Staentzel, C., Houssier, J. (2016). *Suivi du projet Gestion de la géomorphologie du Vieux Rhin*. Rapport d'avancement. 2013-2016. 76 pp.
- Choné, G., & Biron, P.M. (2016). Assessing the relationship between river mobility and habitat. *River Research and Applications*, 32(4), 528-539.
- Clutier, A., Aelbrecht, D., El Kadi Abderrezzak, K., Die Moran, A., Pinte, K., & Barillier, A. (2012). Restauration du transport sédimentaire dans le Vieux Rhin par érosion maîtrisée des berges. In *International Conference on Integrative Sciences and Sustainable Development of Rivers*, pp. 26-28.
- Cubley, E.S., & Brown, R.L. (2016). Restoration of Hydrochory Following Dam Removal on the Elwha River, Washington. *River Research and Applications*, 32(7), 1566-1575.
- Czech, W., Radecki-Pawlik, A., Wyzga, B., & Hajdukiewicz, H. (2016). Modelling the flooding capacity of a Polish Carpathian river: a comparison of constrained and free channel conditions. *Geomorphology*, 272, 32-42.
- Dépret, T., Gautier, E., Hooke, J., Grancher, D., Virmoux, C., & Brunstein, D. (2017). Causes of planform stability of a low-energy meandering gravel-bed river (Cher River, France). *Geomorphology*, 285, 58-81.
- Die Moran, A.D., Abderrezzak, K.E.K., Mosselman, E., Habersack, H., Lebert, F., Aelbrecht, D., & Laperrousaz, E. (2013). Physical model experiments for sediment supply to the old Rhine through induced bank erosion. *International Journal of Sediment Research*, 28(4), 431-447.
- Downs, P.W., Bithell, C., Keele, V.E., & Gilvear, D.J. (2016). Dispersal of augmented gravel in a steep, boulder-bedded reach: Early implications for restoring salmonid habitat. In *11th International Symposium on Ecohydraulics (ISE 2016)* (p. 380). Engineers Australia.
- Downs, P.W., Singer, M.S., Orr, B.K., Diggory, Z.E., & Church, T.C. (2011). Restoring ecological integrity in highly regulated rivers: the role of baseline data and analytical references. *Environmental management*, 48(4), 847-864.
- Dudgeon, D., Arthington, A.H., Gessner, M.O., Kawabata, Z.I., Knowler, D.J., Lévêque, C., ... & Sullivan, C.A. (2006). Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological reviews*, 81(2), 163-182.
- Ecke, F., Hellsten, S., Köhler, J., Lorenz, A.W., Rääpysjärvi, J., Scheunig, S., ... & Baattrup-Pedersen, A. (2016). The response of hydrophyte growth forms and plant strategies to river restoration. *Hydrobiologia*, 769(1), 41-54.
- Eick, D., & Thiel, R. (2013). Key environmental variables affecting the ichthyofaunal composition of groyne fields in the middle Elbe River, Germany. *Limnologia-Ecology and Management of Inland Waters*, 43(4), 297-307.
- El Kadi Abderrezzak, K., Die Moran, A., Jodeau, M., & Lebert, F. (2012). Optical techniques for surface velocity and bed elevation measurements in a fluvial physical scale model. In *Proceedings of River Flow Conference* (pp. 1265-1272).
- Elkins, E.M., Pasternack, G.B., & Merz, J.E. (2007). Use of slope creation for rehabilitating incised, regulated, gravel bed rivers. *Water Resources Research*, 43(5).
- Escobar-Arias, M.I., & Pasternack, G.B. (2011). Differences in river ecological functions due to rapid channel alteration processes in two California rivers using the functional flows model, part 2—model applications. *River research and applications*, 27(1), 1-22.
- Fournier, B., Guenat, C., Bullinger-Weber, G., & Mitchell, E.A.D. (2013). Spatio-temporal heterogeneity of riparian soil morphology in a restored floodplain. *Hydrology and Earth System Sciences*, 17(10), 4031.
- Friberg, N., Harrison, L., O'hare, M., & Tullios, D. (2017). Restoring rivers and floodplains: Hydrology and sediments as drivers of change. *Ecohydrology*, 10(5).
- Friberg, N. (2014). Impacts and indicators of change in lotic ecosystems. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water*, 1(6), 513-531.
- Gaeuman, D., Stewart, R.L., Schmandt, B., & Pryor, C. (2017). Geomorphic response to gravel augmentation and high-flow dam release in the Trinity River, California. *Earth Surface Processes and Landforms*.
- Gaeuman, D. (2014). High-flow gravel injection for constructing designed in-channel features. *River research and applications*, 30(6), 685-706.

- Garnier, A., & Barillier, A. (2015). The Kembs site project: Environmental integration of a large existing hydropower scheme. *La Houille Blanche*, 4, 21–28. <https://doi.org/10.1051/lhb/20150041>
- Gessner, J., Zahn, S., Jaric, I., & Wolter, C. (2014). Estimating the potential for habitat restoration and connectivity effects on European sturgeon (*Acipenser sturio* L. 1758) population rehabilitation in a lowland river—the Havel, Germany. *Journal of Applied Ichthyology*, 30(6), 1473-1482.
- González, E., Masip, A., Tabacchi, E., & Poulin, M. (2017). Strategies to restore floodplain vegetation after abandonment of human activities. *Restoration Ecology*, 25(1), 82-91.
- Göthe, E., Timmermann, A., Januschke, K., & Baattrup-Pedersen, A. (2016). Structural and functional responses of floodplain vegetation to stream ecosystem restoration. *Hydrobiologia*, 769(1), 79-92.
- Habersack, H., Kloesch, M., & Blamauer, B. (2013). River Restoration and Bed Stabilization at the Upper Drau River. *WasserWirtschaft*, 103(7-8), 61-68.
- Hajdukiewicz, H., Wyzga, B., Zawiejska, J., Amirowicz, A., Oglęcki, P., & Radecki-Pawlik, A. (2017). Assessment of river hydromorphological quality for restoration purposes: an example of the application of RHQ method to a Polish Carpathian river. *Acta Geophysica*, 1-18.
- Harvey, G.L., Henshaw, A.J., Parker, C., & Sayer, C. D. (2017). Re-introduction of structurally complex wood jams promotes channel and habitat recovery from overwidening: Implications for river conservation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*.
- Harvey, B., McBain, S., Reiser, D., Rempel, L., Sklar, L., & Lave, R. (2005). Key uncertainties in gravel augmentation: Geomorphological and biological research needs for effective river restoration. Sacramento: CALFED Science and Ecosystem Restoration Programs.
- Heiler, G., Hein, T., Schiemer, F., & Bornette, G. (1995). Hydrological connectivity and flood pulses as the central aspects for the integrity of a river-floodplain system. *River Research and Applications*, 11(3-4), 351-361.
- Henry, C.P., Amoros, C., & Roset, N. (2002). Restoration ecology of riverine wetlands: a 5-year post-operation survey on the Rhone River, France. *Ecological Engineering*, 18(5), 543-554.
- Higuchi, K. (2015). KH Coder 2.00f Reference manual.
- Hobbs, R.J., & Harris, J.A. (2001). Restoration ecology: repairing the earth's ecosystems in the new millennium. *Restoration ecology*, 9(2), 239-246.
- Humphries, R., Venditti, J.G., Sklar, L.S., & Wooster, J.K. (2012). Experimental evidence for the effect of hydrographs on sediment pulse dynamics in gravel-bedded rivers. *Water Resources Research*, 48(1).
- Jähnig, S.C., Lorenz, A.W., Lorenz, R.R., & Kail, J. (2013). A comparison of habitat diversity and interannual habitat dynamics in actively and passively restored mountain rivers of Germany. *Hydrobiologia*, 712(1), 89-104.
- Januschke, K., & Verdonschot, R.C. (2016). Effects of river restoration on riparian ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in Europe. *Hydrobiologia*, 769(1), 93-104.
- Juez, C., Battisacco, E., Schleiss, A.J., & Franca, M.J. (2016). Assessment of the performance of numerical modeling in reproducing a replenishment of sediments in a water-worked channel. *Advances in Water Resources*, 92, 10-22.
- Junk W.J., Bayley P.B. & Sparks R.E. (1989) The *flood pulse concept* in river–floodplain systems. In: Proceedings of the International River Symposium (Ed. D.P. Dodge). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 106, 110–127.
- Kail, J., Brabec, K., Poppe, M., & Januschke, K. (2015). The effect of river restoration on fish, macroinvertebrates and aquatic macrophytes: a meta-analysis. *Ecological Indicators*, 58, 311-321.
- Kantoush, S.A., Sumi, T., Kubota, A., & Suzuki, T. (2010). Impacts of sediment replenishment below dams on flow and bed morphology of river.
- Kleinwächter, M., Eggers, T.O., Henning, M., Anlauf, A., Hentschel, B., & Larink, O. (2005). Distribution patterns of terrestrial and aquatic invertebrates influenced by different groyne forms along the River Elbe (Germany). *Archiv für Hydrobiologie Supplement 155*(1-4), 319-338. Large Rivers Vol. 15, No. 1-4.
- Klösch, M., Blamauer, B., & Habersack, H. (2015). Intra-event scale bar–bank interactions and their role in channel widening. *Earth surface processes and landforms*, 40(11), 1506-1523.
- Kondolf, G.M., Angermeier, P.L., Cummins, K., Dunne, T., Healey, M., Kimmerer, W., ... & Reed, D.J. (2008). Projecting cumulative benefits of multiple river restoration projects: an example from the Sacramento-San Joaquin river system in California. *Environmental Management*, 42(6), 933-945.

- Kondolf, G.M., Anderson, S., Lave, R., Pagano, L., Merenlender, A., & Bernhardt, E.S. (2007). Two decades of river restoration in California: What can we learn?. *Restoration ecology*, 15(3), 516-523.
- Kondolf, G.M., Boulton, A., O'Daniel, S., Poole, G., Rahel, F., Stanley, E., ... & Huber, H. (2006). Process-based ecological river restoration: visualizing three-dimensional connectivity and dynamic vectors to recover lost linkages. *Ecology and society*, 11(2).
- Kondolf, G.M., & Minear, J.T. (2004). Gravel augmentation below dams: California experiences. In *AGU Fall Meeting Abstracts*.
- Kondolf, G.M., & Matthews, W.V.G., (1993). Management of Coarse Sediment in Regulated Rivers of California. University of California, Water Resources Center, Davis, CA.
- Langhans, S.D., Hermoso, V., Linke, S., Bunn, S.E., & Possingham, H.P. (2014). Cost-effective river rehabilitation planning: Optimizing for morphological benefits at large spatial scales. *Journal of environmental management*, 132, 296-303.
- Ligon, F.K., Dietrich, W.E., & Trush, W.J. (1995). Downstream ecological effects of dams. *BioScience*, 45(3), 183-192.
- Martínez-Fernández, V., González, E., López-Almansa, J.C., González, S.M., & De Jalón, D.G. (2017). Dismantling artificial levees and channel revetments promotes channel widening and regeneration of riparian vegetation over long river segments. *Ecological Engineering*, 108, 132-142.
- Merz, J.E., Pasternack, G.B., & Wheaton, J.M. (2006). Sediment budget for salmonid spawning habitat rehabilitation in a regulated river. *Geomorphology*, 76(1-2), 207-228.
- Merz, J.E., Chan, O., & Leigh, K. (2005). Effects of gravel augmentation on macroinvertebrate assemblages in a regulated California river. *River Research and Applications*, 21(1), 61-74.
- Merz, J.E., & Setka, J.D. (2004). Evaluation of a spawning habitat enhancement site for chinook salmon in a regulated California river. *North American Journal of Fisheries Management*, 24(2), 397-407.
- Merz, J.E., Setka, J.D., Pasternack, G.B., & Wheaton, J.M. (2004). Predicting benefits of spawning-habitat rehabilitation to salmonid (*Oncorhynchus* spp.) fry production in a regulated California river. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61(8), Management, 30(5), 1238-1257.
- Meyer, A., Combroux, I., Schmitt, L., & Trémolières, M. (2013). Vegetation dynamics in side-channels reconnected to the Rhine River: what are the main factors controlling communities trajectories after restoration?. *Hydrobiologia*, 714(1), 35-47, 1433-1446.
- McManamay, R.A., Orth, D.J., & Dolloff, C.A. (2013). Macroinvertebrate community responses to gravel addition in a southeastern regulated river. *Southeastern naturalist*, 12(3), 599-618.
- McManamay, R.A., Orth, D.J., Dolloff, C.A., & Cantrell, M.A. (2010). Gravel addition as a habitat restoration technique for tailwaters. *North American Journal of Fisheries*
- Miwa, H., & Parker, G. (2012). Numerical simulation of low-flow channel evolution due to sediment augmentation. *International Journal of Sediment Research*, 27(3), 351-361.
- Miyagawa, Y., Sumi, T., Takemon, Y., & Kobayashi, S. (2017). Effects of sediment replenishment on riverbed material size distribution and attached algal biomass in the downstream reaches of a dam. *Hydrological Research Letters*, 11(2), 114-120.
- Modiba, R.V., Joseph, G.S., Seymour, C.L., Fouché, P., & Foord, S.H. (2017). Restoration of riparian systems through clearing of invasive plant species improves functional diversity of Odonate assemblages. *Biological Conservation*, 214, 46-54.
- Morandi, B., & Piégay, H. (2017). Restauration de cours d'eau en France: comment les définitions et les pratiques ont-elles évolué dans le temps et dans l'espace, quelles pistes d'action pour le futur. *Collection Comprendre pour agir*.
- Morandi, B., Kail, J., Toedter, A., Wolter, C. & Piégay, H. (2017). Diverse Approaches to Implement and Monitor River Restoration: A Comparative Perspective in France and Germany. *Environmental Management*, 60: 931. doi: 10.1007/s00267-017-0923-3
- Morandi, B., Piégay, H., Lamouroux, N., & Vaudor, L. (2014). How is success or failure in river restoration projects evaluated? Feedback from French restoration projects. *Journal of Environmental Management*, 137, 178-188.
- Muhar, S., Januschke, K., Kail, J., Poppe, M., Schmutz, S., Hering, D., & Buijse, A.D. (2016). Evaluating good-practice cases for river restoration across Europe: context, methodological framework, selected results and recommendations. *Hydrobiologia*, 769(1), 3-19.
- Nakano, D., & Nakamura, F. (2006). Responses of macroinvertebrate communities to river restoration in a channelized segment of the Shibetsu River, Northern Japan. *River Research and Applications*, 22(6), 681-689.

- Nilsson, C., & Svedmark, M. (2002). Basic principles and ecological consequences of changing water regimes: riparian plant communities. *Environmental management*, 30(4), 468-480.
- Ock, G., Gaeuman, D., McSloy, J., & Kondolf, G.M. (2015). Ecological functions of restored gravel bars, the Trinity River, California. *Ecological Engineering*, 83, 49-60.
- Ock, G., Sumi, T., & Takemon, Y. (2013). Sediment replenishment to downstream reaches below dams: implementation perspectives. *Hydrological Research Letters*, 7(3), 54-59.
- Okano, M., Kikui, M., Ishida, H. & Sumi, T. (2004). Reservoir sedimentation management by coarse sediment replenishment below dams, Proceedings of the Ninth International Symposium on River Sedimentation, Yichang, China, Volume II, 1070-1078.
- Oliver, M., & Grant, G. (2017). Liberated rivers: lessons from 40 years of dam removal. Science Findings 193. Portland, OR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station. 5 p.
- Pajuluoma, S. (2010). Is the restoration of rivers and streams sustainable?. Sustainable Water Management vt 2010 Uppsala University, Sweden.
- Pasternack, G.B., Wang, C.L., & Merz, J.E. (2004). Application of a 2D hydrodynamic model to design of reach-scale spawning gravel replenishment on the Mokelumne River, California. *River Research and Applications*, 20(2), 205-225.
- Pedersen, M.L., Kristensen, E.A., Kronvang, B., & Thodsen, H. (2009). Ecological effects of re-introduction of salmonid spawning gravel in lowland Danish streams. *River research and applications*, 25(5), 626-638.
- Petts, G.E. (1984). *Impounded rivers: perspectives for ecological management*. John Wiley.
- Pinte, K., Clutier, A., Schmitt, L., Aelbrecht, D., Skunpinski, G., Eschbach, D., Hubeny, A. (2015). - 408 Restauration d'un fleuve court-circuité (Vieux Rhin, France) par érosion latérale maîtrisée : premiers 409 résultats concernant la bathymétrie, la topographie, le traçage de la charge de fond et la granulométrie. *IS 410 RIVERS 2015 Congress*.
- Poff, N.L., & Zimmerman, J.K. (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., & Hart, D.D. (2002). How dams vary and why it matters for the emerging science of dam removal. *BioScience*, 52(8), 659-668.
- Poff, N.L., Allan, J.D., Bain, M.B., Karr, J.R., Prestegard, K.L., Richter, B.D., ... & Stromberg, J. C. (1997). The natural flow regime. *BioScience*, 47(11), 769-784.
- Poppe, M., Kail, J., Aroviita, J., Stelmaszczyk, M., Gielczewski, M., & Muhar, S. (2016). Assessing restoration effects on hydromorphology in European mid-sized rivers by key hydromorphological parameters. *Hydrobiologia*, 769(1), 21-40.
- Randle, T.J., Bountry, J.A., Ritchie, A., & Wille, K. (2015). Large-scale dam removal on the Elwha River, Washington, USA: Erosion of reservoir sediment. *Geomorphology*, 246, 709-728.
- Rempel, L.L., & Church, M. (2009). Physical and ecological response to disturbance by gravel mining in a large alluvial river. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 66(1), 52-71.
- Renschler, C.S., Doyle, M.W., & Thoms, M. (2007). Geomorphology and ecosystems: challenges and keys for success in bridging disciplines. *Geomorphology*, 89(1), 1-8.
- Requena, P., Weichert, R.B., & Minor, H.E. (2006). Self widening by lateral erosion in gravel bed rivers. *River Flow 2006*, 1801-1809.
- Ribeiro, M., Blanckaert, K., & Schleiss, A.J. (2016). Local tributary widening for river rehabilitation. *Ecohydrology*, 9(2), 204-217.
- Rinaldi, M., Wyżga, B., Gurnell, A.M, Dufour, S, Bertoldi, W. (2013). River processes and implications for fluvial ecogeomorphology: a European perspective. In: Shroder J, Butler DR, Hupp CR (eds) *Treatise on geomorphology*. Academic Press, San Diego, CA, p 37–52
- Rohde, S., Schütz, M., Kienast, F., & Englmaier, P. (2005). River widening: an approach to restoring riparian habitats and plant species. *River Research and Applications*, 21(10), 1075-1094.
- Rohde, S., Kienast, F., & Bürgi, M. (2004). Assessing the restoration success of river widenings: a landscape approach. *Environmental management*, 34(4), 574-589.
- Rollet, A.J., Piégay, H., Dufour, S., Bornette, G., & Persat, H. (2014). Assessment of consequences of sediment deficit on a gravel river bed downstream of dams in restoration perspectives: application of a multicriteria, hierarchical and spatially explicit diagnosis. *River research and applications*, 30(8), 939-953.
- Rollet, A.J., Piégay, H., Bornette, G. & Persat, H. (2008). Sediment dynamics, channel morphology and ecological restoration downstream a dam: the case of the Ain river. In B. Gumiero *et al.* (eds), Proc. 4th ECRR Conference on River Restoration, Venice, 16–21 June 2008.

- Romanov, A.M., Hardy, J., Zeug, S.C., & Cardinale, B. J. (2012). Abundance, size structure, and growth rates of Sacramento Pikeminnow (*Ptychocheilus grandis*) following a large-scale stream channel restoration in California. *Journal of freshwater ecology*, 27(4), 495-505.
- Roni, P., Hanson, K., & Beechie, T. (2008). Global review of the physical and biological effectiveness of stream habitat rehabilitation techniques. *North American Journal of Fisheries Management*, 28(3), 856-890.
- Rosenfeld, J., Hogan, D., Palm, D., Lundquist, H., Nilsson, C., & Beechie, T.J. (2011). Contrasting landscape influences on sediment supply and stream restoration priorities in northern Fennoscandia (Sweden and Finland) and coastal British Columbia. *Environmental management*, 47(1), 28-39.
- Samaritani, E., Shrestha, J., Fournier, B., Frossard, E., Gillet, F., Guenat, C., ... & Luster, J. (2011). Heterogeneity of soil carbon pools and fluxes in a channelized and a restored floodplain section (Thur River, Switzerland). *Hydrology and Earth System Sciences Discussions*, 8(EPFL-ARTICLE-163933), 1059-1091.
- Sawyer, A.M., Pasternack, G.B., Merz, J.E., Escobar, M., & Senter, A.E. (2009). Construction constraints for geomorphic-unit rehabilitation on regulated gravel-bed rivers. *River Research and Applications*, 25(4), 416-437.
- Schälchli, U., Breitenstein, M., & Kirchhofer, A. (2010). Restoring sediment transport and fish spawning habitat of the Aare River. *Wasser Energie Luft*, 102(3), 209-213 (in German).
- Schmutz, S., Jurajda, P., Kaufmann, S., Lorenz, A.W., Muhar, S., Paillex, A., ... & Wolter, C. (2016). Response of fish assemblages to hydromorphological restoration in central and northern European rivers. *Hydrobiologia*, 769(1), 67-78.
- Sellheim, K.L., Watry, C.B., Rook, B., Zeug, S.C., Hannon, J., Zimmerman, J., ... & Merz, J.E. (2016). Juvenile salmonid utilization of floodplain rearing habitat after gravel augmentation in a regulated river. *River research and applications*, 32(4), 610-621.
- Silva, W., & Kerkhofs, M.J.J. (1994). Ecological recovery of the River Meuse in the Netherlands. *Water Science and Technology*, 29(3), 319-324.
- Simons, J.H.E., Bakker, C., Schropp, M.H.I., Jans, L.H., Kok, F.R. & Grift, R.E. (2001). Man-made secondary channels along the River Rhine (The Netherlands); results of post-project monitoring. *Regulated Rivers: Research and Management*, 17(4-5), 473-491.
- Sims, A.J., & Rutherford, I.D. (2017). Management responses to pulses of bedload sediment in rivers. *Geomorphology*, 294, 70-86.
- Singer, M.B., & Dunne, T. (2006). Modeling the influence of river rehabilitation scenarios on bed material sediment flux in a large river over decadal timescales. *Water Resources Research*, 42(12).
- Sklar, L.S., Fadde, J., Venditti, J.G., Nelson, P., Wydzga, M.A., Cui, Y., & Dietrich, W.E. (2009). Translation and dispersion of sediment pulses in flume experiments simulating gravel augmentation below dams. *Water resources research*, 45(8).
- Souchon, Y. (2002). *L'habitat des cours d'eau dans tous ses états* (HDR Doctoral dissertation).
- Staentzel, C., Arnaud, F., Combroux, I., Schmitt, L., Trémolières, M., Grac, C., ... & Beisel, J. N. (2018). How do instream flow increase and gravel augmentation impact biological communities in large rivers: A case study on the Upper Rhine River. *River Research and Applications*, 34(2), 153-164.
- Staentzel, C., Combroux, I., Barillier, A., Schmitt, L., Chardon, V., Garnier, A., Beisel, J.N. (2018). Réponses des communautés biologiques à des actions de restauration de grands fleuves (Vieux Rhin, France). *La Houille Blanche*, 2, p. 99-106.
- Stendera, S., Adrian, R., Bonada, N., Cañedo-Argüelles, M., Hugueny, B., Januschke, K., ... & Hering, D. (2012). Drivers and stressors of freshwater biodiversity patterns across different ecosystems and scales: a review. *Hydrobiologia*, 696(1), 1-28.
- Strobl, K., Wurfer, A.L., & Kollmann, J. (2015). Ecological assessment of different riverbank revitalisation measures to restore riparian vegetation in a highly modified river.
- Tockner, K., Ward, J.V., Arscott, D.B., Edwards, P.J., Kollmann, J., Gurnell, A.M., ... & Maiolini, B. (2003). The Tagliamento River: a model ecosystem of European importance. *Aquatic Sciences-Research Across Boundaries*, 65(3), 239-253.
- Tockner, K., Schiemer, F. & Ward, J.V. (1998). Conservation by restoration: the management concept for a riverfloodplain system on the Danube River in Austria. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 8, 71-86.
- Tuset, J., Vericat, D., & Batalla, R.J. (2015). Morpho-sedimentary evolution of the middle-course reaches of the Segre River. *Cuadernos de Investigación Geográfica*, 41(1), 23-62.

- Utz, R.M., Zeug, S.C., & Cardinale, B.J. (2012a). Juvenile Chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*, growth and diet in riverine habitat engineered to improve conditions for spawning. *Fisheries Management and Ecology*, 19(5), 375-388.
- Utz, R.M., Zeug, S.C., Cardinale, B.J., & Albertson, L. K. (2012b). Trophic ecology and population attributes of two resident non-game fishes in riverine habitat engineered to enhance salmon spawning success. *California Fish and Game*.
- Venditti, J.G., Dietrich, W.E., Nelson, P.A., Wyzga, M.A., Fadde, J., & Sklar, L. (2010). Effect of sediment pulse grain size on sediment transport rates and bed mobility in gravel bed rivers. *Journal of Geophysical Research: Earth Surface*, 115(F3).
- Viparelli, E., Gaeuman, D., Wilcock, P., & Parker, G. (2011). A model to predict the evolution of a gravel bed river under an imposed cyclic hydrograph and its application to the Trinity River. *Water Resources Research*, 47(2).
- Ward, J.V. (1989). The Four-Dimensional Nature of Lotic Ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*, 8, 2-8.
- Warrick, J.A., Bountry, J.A., East, A.E., Magirl, C.S., Randle, T.J., Gelfenbaum, G., ... & Duda, J.J. (2015). Large-scale dam removal on the Elwha River, Washington, USA: source-to-sink sediment budget and synthesis. *Geomorphology*, 246, 729-750.
- Weber, C., Schager, E., & Peter, A. (2009). Habitat diversity and fish assemblage structure in local river widenings: a case study on a Swiss river. *River Research and Applications*, 25(6), 687-701.
- Wilson, G. (2012). *Community resilience and environmental transitions*. Routledge.
- Wohl, E., Lane, S.N., & Wilcox, A.C. (2015). The science and practice of river restoration. *Water Resources Research*, 51(8), 5974-5997.
- Wohl, E. (2012). Identifying and mitigating dam-induced declines in river health: Three case studies from the western United States. *International Journal of Sediment Research*, 27(3), 271-287.
- Wortley, L., Hero, J.M., & Howes, M. (2013). Evaluating ecological restoration success: a review of the literature. *Restoration Ecology*, 21(5), 537-543.
- Wyźga, B., Amirowicz, A., Oglęcki, P., Hajdukiewicz, H., Radecki-Pawlik, A., Zawiejska, J., & Mikuś, P. (2014). Response of fish and benthic invertebrate communities to constrained channel conditions in a mountain river: Case study of the Biała, Polish Carpathians. *Limnologica-Ecology and Management of Inland Waters*, 46, 58-69.
- Zarfl, C., Lumsdon, A.E., Berlekamp, J., Tydecks, L., & Tockner, K. (2015). A global boom in hydropower dam construction. *Aquatic Sciences*, 77(1), 161-170.
- Zeug, S.C., Sellheim, K., Watry, C., Rook, B., Hannon, J., Zimmerman, J., ... & Merz, J. (2014). Gravel augmentation increases spawning utilization by anadromous salmonids: a case study from California, USA. *River research and applications*, 30(6), 707-718.

CHAPITRE 3

MATÉRIEL ET MÉTHODES

RESUME DU CHAPITRE 3

Le troisième chapitre porte sur la description du matériel et des méthodes utilisés dans les manuscrits des quatrième et cinquième chapitres. Dans un premier temps, nous développerons le suivi environnemental : (1) de l'injection sédimentaire réalisé en octobre 2010 sur le site K (suivi environnemental de 2009 à 2014), et (2) de l'érosion maîtrisée et implantation d'épis transversaux artificiels, travaux réalisés en avril 2013 sur le site O3 (suivi environnemental de 2014 à 2017). Ce chapitre présente les réflexions qui ont été menées quant aux stratégies d'étude à adopter au sein des hydrosystèmes fluviaux, systèmes hautement dynamiques. Le modèle du « *Before-After-Control-Impact* » a été privilégié dans nos études, notamment en faisant appel à des données historiques externes pour construire des références spatio-temporelles robustes.

Dans un second temps, seront détaillés les protocoles des études menées dans un contexte d'invasions biologiques ; ces dernières pouvant agir sur le filtre biotique et ainsi sur les effets des restaurations. Les tests de phytotoxicité entre plantes natives (*Lactuca sativa*, *Nasturtium officinale*) versus invasives/natives (*Reynoutria japonica*/*Rubus fruticosus*) ont été réalisés en décembre 2014 et à chaque mois, de mars à juin 2015. L'analyse du réseau trophique, modifié par la prolifération des gobies à taches noires *Neogobius melanostomus* et des gobies de Kessler, *Ponticola kessleri*, a consisté en des pêches électriques, dissections et analyses de contenus stomacaux de ces espèces, en septembre 2015 et en février, avril, mai, septembre 2016. Ces résultats ont été complétés par une analyse moléculaire par ADN environnemental de bols alimentaires.

3.1 Suivi environnemental

Le suivi environnemental de l'ensemble des sites restaurés (sites K, O3, I1 et I2, Figure 3.1) comprend (1) la caractérisation de la végétation aquatique et riveraine par transects et relevés de végétation ainsi que par cartographie, et (2) le prélèvement de macroinvertébrés à l'aide de l'échantillonneur de Hess (Hess, 1941). Le suivi spécifique aux sites d'injection sédimentaire I1 et I2 a été réalisé au cours de la thèse mais n'est pas présenté en raison du recul temporel insuffisant au moment de la production de ce mémoire. Les communautés piscicoles ont été suivies sur les sites I1, I2 et O3. Seules les données piscicoles du site O3 sont utilisées dans le présent manuscrit F, celles des autres sites étant encore trop récentes.

Le régime hydrologique du Rhin a fortement affecté les campagnes du suivi écologique, en particulier celles de printemps, ne laissant que de courtes fenêtres d'intervention. Les événements hydrologiques majeurs dont le débit maximum instantané dans le Rhin ($Q_{\text{imax_Basel}}$) a été renseigné, sont les suivants (Figure 3.1) :

- une crue annuelle a eu lieu en décembre 2010 ($Q_{\text{imax_Basel}} = 2755 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$), deux mois après la recharge sédimentaire réalisée au niveau du site K.
- deux crues avec une période de retour d'environ deux ans (juin : $Q_{\text{imax_Basel}} = 2746 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$; octobre : $Q_{\text{imax_Basel}} = 2903 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$) ont eu lieu en 2012.
- une crue avec une période de retour d'environ 15 ans est survenue le 1^{er} juin 2013 ($Q_{\text{imax_Basel}} = 3879 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$).
- deux crues avec une période de retour d'environ 2 ans ont eu lieu en juillet 2014 ($Q_{\text{imax_Basel}} = 3095 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$) et en mai 2015 ($Q_{\text{imax_Basel}} = 3031 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$).
- une crue particulièrement longue (trois mois) et intense ($Q_{\text{imax_Basel}} = 3245 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$) a eu lieu au cours de l'année 2016.

La modulation saisonnière du débit réservé a aussi contraint les fenêtres d'acquisition des données. En effet, l'échantillonnage des macroinvertébrés ne peut pas être réalisé au-delà de $70\text{-}80 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ de débit réservé en raison de la technique d'échantillonnage par cylindre de Hess qui ne peut être appliquée au-delà d'une certaine hauteur d'eau (valeur idéale à $60 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$). La fenêtre d'échantillonnage réside alors en un compromis entre l'augmentation progressive du débit, les crues et la phénologie des espèces biologiques (végétation et macroinvertébrés) ; les trois processus ayant lieu au début du printemps (avril-mai). Pour encadrer les épisodes hydrologiques extrêmes, les campagnes biologiques ont été réalisées deux fois par an, au printemps (avril-mai avant les crues) et en automne (septembre après les crues). La période non-perturbée avant l'échantillonnage correspond *ad minima* à une semaine.

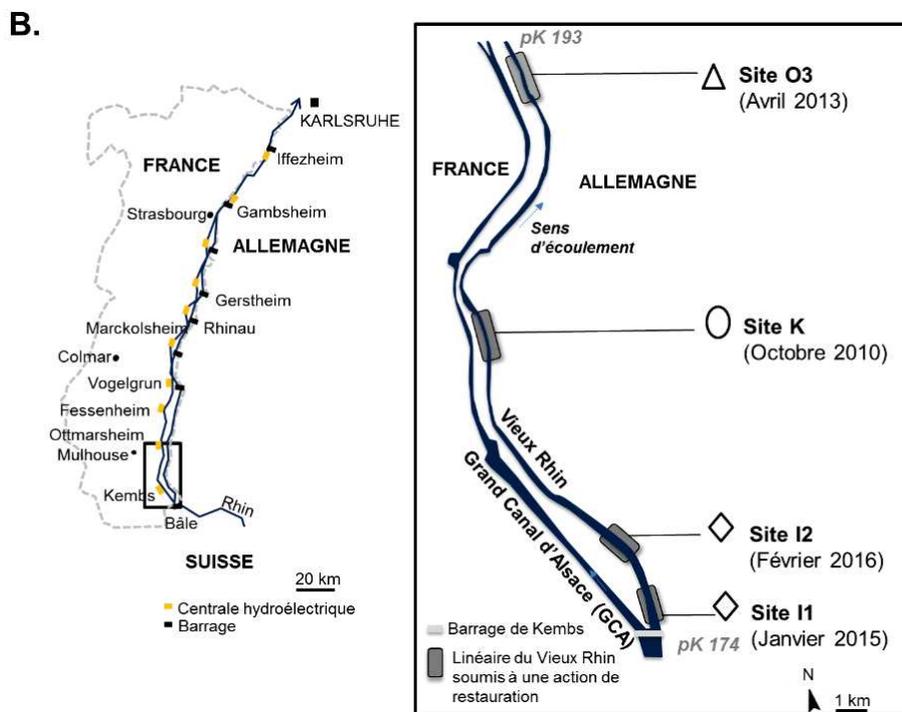
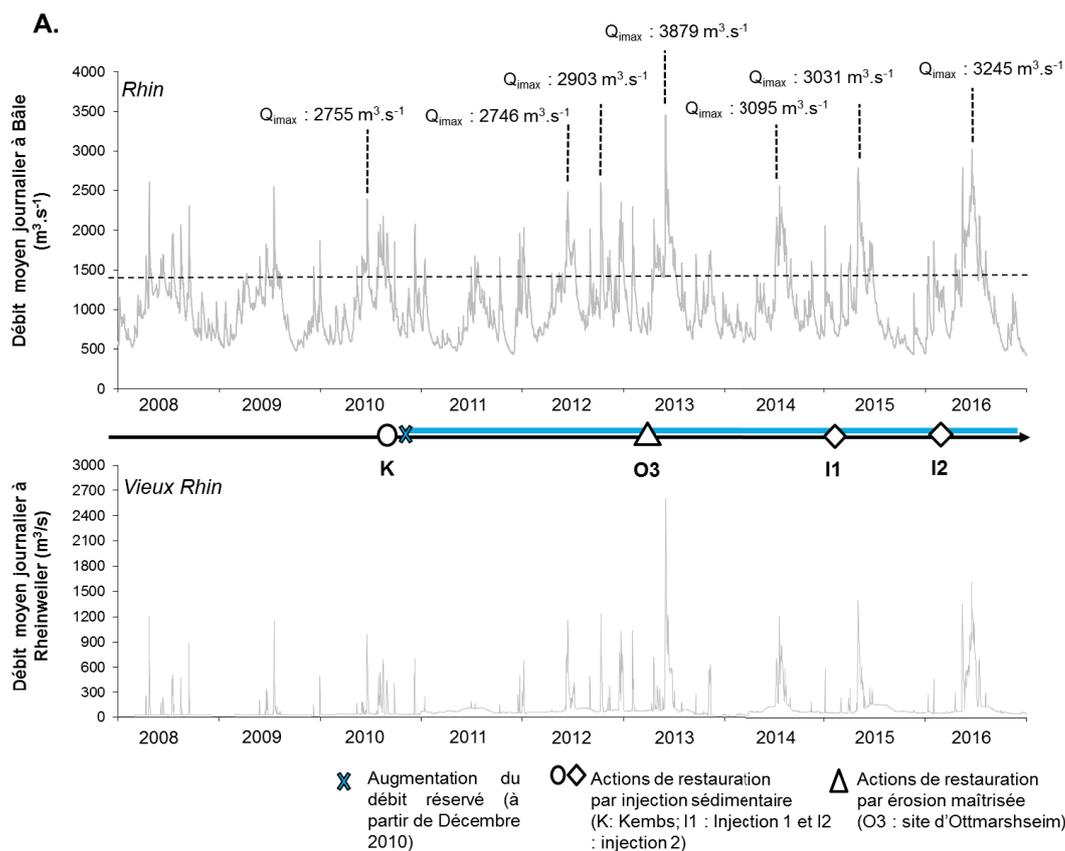


Figure 3.1 : **A.** Débit journalier moyen de 2008 à 2016 dans le Rhin (Bâle) et dans le Vieux Rhin (Rheinweiller). Le débit maximum instantané à Bâle a été renseigné (Q_{max_Basel}) sachant qu'au-delà de $1400 m^3 \cdot s^{-1}$ dans le GCA, le débit excédentaire est dirigé vers le Vieux Rhin. **B.** Vue globale du trajet du Rhin Supérieur amont et localisation des sites ayant fait l'objet d'actions de restauration par injection sédimentaire (site K et les sites I1 et I2) et par érosion maîtrisée (site O3)

3.1.1 Plan de travail : caractérisation des communautés végétales et des peuplements de macroinvertébrés

L'organisation du suivi environnemental et la planification du travail de thèse sont présentées en Figure 3.2.

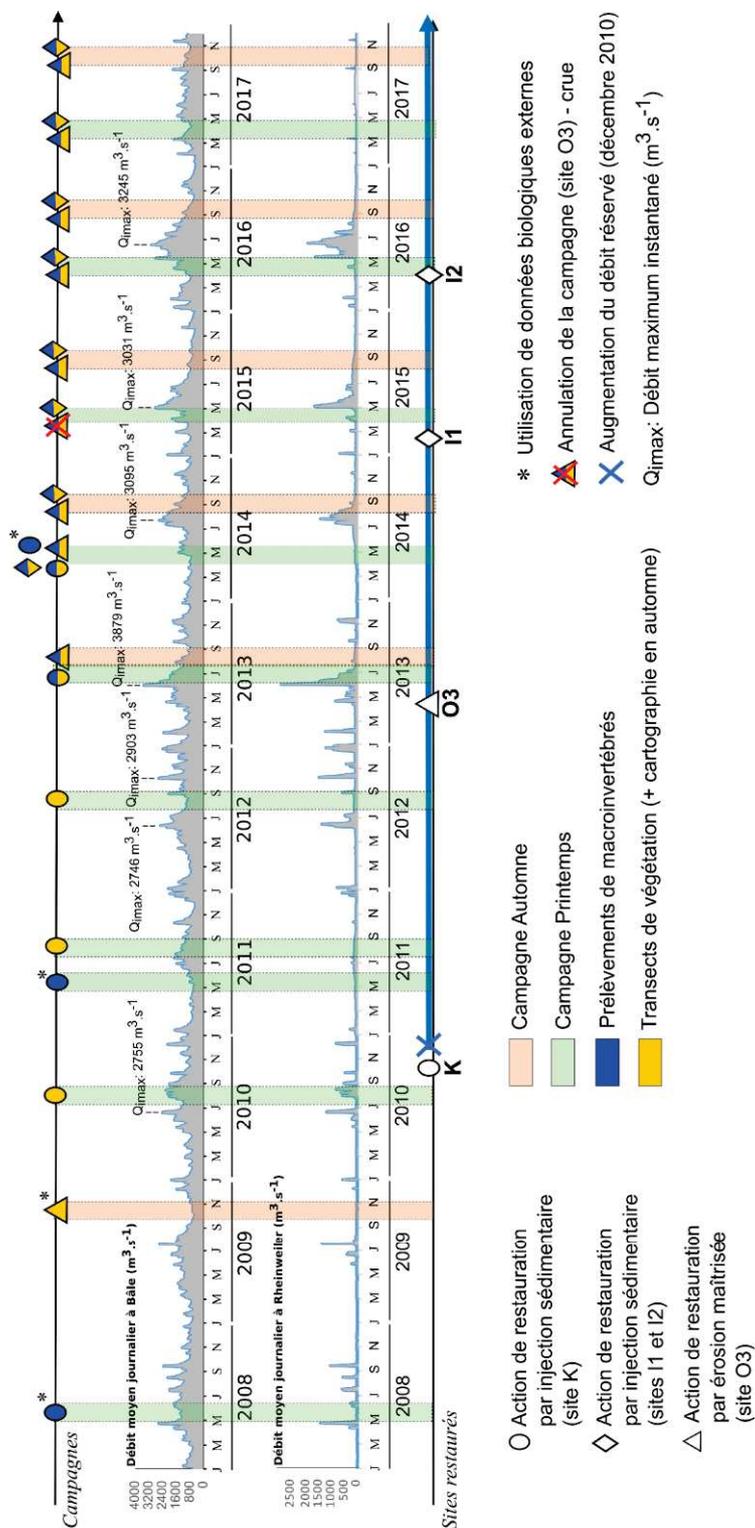
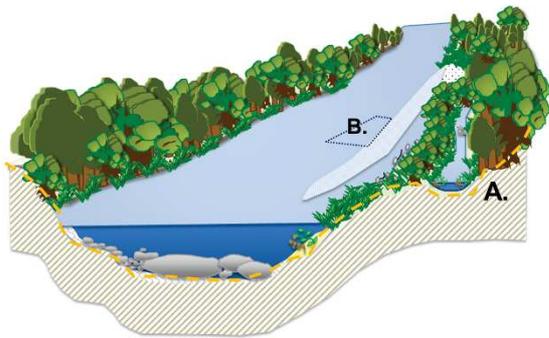


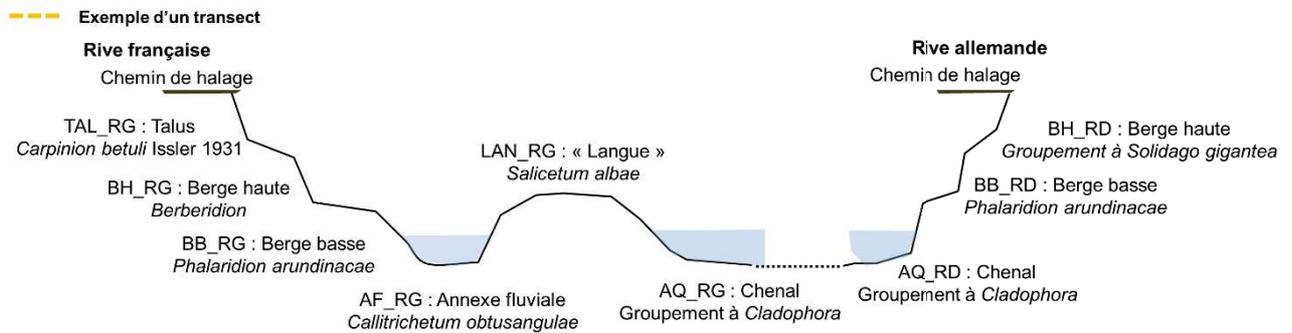
Figure 3.2 : Plan de travail et chronologie du suivi environnemental

Deux campagnes par an (printemps en vert et automne en orange en Figure 3.2) ont été réalisées dans le cadre de la thèse et comprennent une caractérisation de la végétation aquatique/rivulaire ainsi qu'une caractérisation de peuplements de macroinvertébrés (Figure 3.3).



- A.** Caractérisation de la végétation aquatique et riveraine
- Exemple d'un transect de végétation
- B.** Caractérisation des peuplements de macroinvertébrés
- ▭ Exemple d'une station de prélèvement de macroinvertébrés

A. Caractérisation de la végétation aquatique et riveraine



B. Caractérisation des peuplements de macroinvertébrés

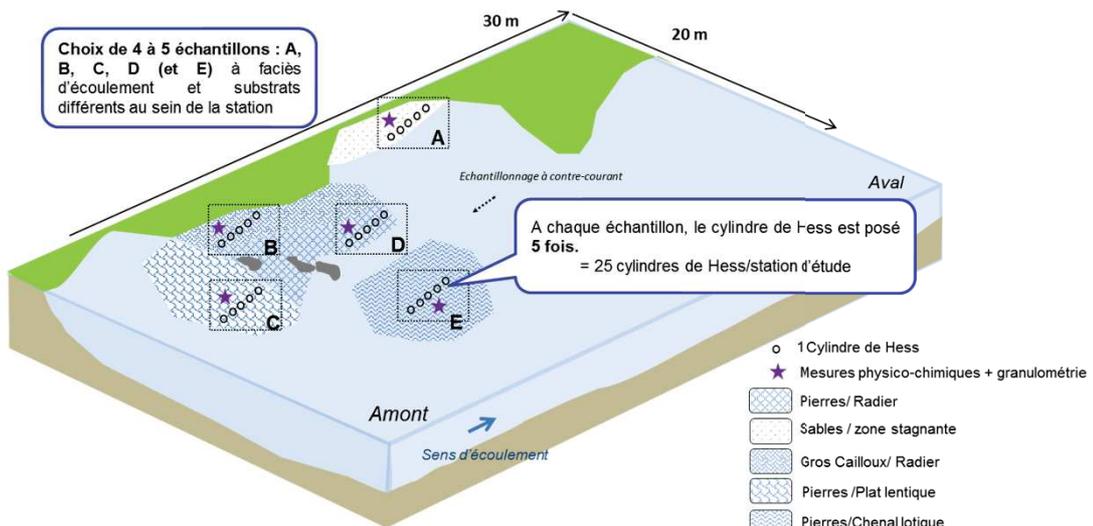


Figure 3.3 : **A.** Caractérisation de la végétation aquatique et riveraine par transect et relevés de végétation et **B.** Caractérisation des peuplements de macroinvertébrés.

3.1.1.1 Caractérisation de la végétation aquatique et riveraine (relevés et cartographie)

Relevés de la végétation par transects :

L'approche par transect a permis de suivre les changements au sein de la dynamique des communautés végétales. Des relevés de végétation ont été réalisés le long de chaque transect (Figure 3.3), sur une surface définie dans le lit mineur et sur les berges. Le recouvrement de la végétation riveraine a été évalué selon la méthode de Braun-Blanquet (1932), avec une évaluation semi-quantitative des recouvrements sous la forme de coefficients (+, 1, 2, 3, 4 et 5). Le recouvrement de la végétation aquatique a été défini par des pourcentages. Lors des campagnes d'automne, plusieurs relevés de végétation hors des transects ont contribué à étoffer la cartographie de la végétation.

Cartographie de la végétation:

Les groupes végétaux ont été caractérisés selon leur appartenance à des habitats d'intérêt européen, leur code habitat Corine Biotope (Bissardon *et al.*, 1997) et leur code EUNIS (Louvel *et al.*, 2013). Les groupes d'entité phytosociologique ont été définis *via* l'utilisation de prodromes et synsystèmes locaux (Hoff, 1975 ; Bardat *et al.*, 2004). Les cartographies d'habitats ont été réalisées avec ArcGis 10.3 (ESRI, Redlands, California, USA) et les analyses de diversité paysagère qui en découlent avec le logiciel Fragstats 4.2 (McGarigal *et al.* 2012). Le projet cartographique est visible en Annexe 4. Ce travail de cartographie a été valorisé au sein du manuscrit C afin de quantifier les changements multi-échelles dans la dynamique végétale dans un contexte de restauration écologique.

3.1.1.2 Caractérisation des peuplements de macroinvertébrés

La caractérisation des peuplements de macroinvertébrés est basée sur le protocole suivant :

1. **Caractérisation d'une station, surface d'échantillonnage représentative**, en moyenne de 20 mètres de linéaire de berge sur 30 mètres de large (Figure 3.3). Elle est explorée à pied dans la limite de ce qui est prospectable en waders afin de mettre en évidence le plus grand nombre d'habitats possibles (combinaisons Hauteur d'eau, Vitesse, Substrat - HVS - différentes).
2. **Sélection et caractérisation de 4 à 5 points d'échantillonnage A, B, C, D (et E)**, sélectionnés dans les combinaisons HVS (Hauteur d'eau – Vitesse - Substrat) les plus représentées au sein de la station. L'échantillon A est souvent celui le plus proche de la berge et D, le plus éloigné.
3. **Description des points d'échantillonnage** et des combinaisons HVS :
 - **La hauteur d'eau (H)** a été mesurée à trois reprises au moyen d'une règle graduée.

- **La vitesse (V)** à 10 cm du fond du cours d'eau a été évaluée à trois reprises avec un courantomètre électromagnétique (adapté aux milieux à faibles vitesses).
- **Le substrat (S)** : caractérisation visuelle par pourcentages des classes définies par exemple dans Malavoi et Souchon (2002).

Le choix des combinaisons HVS (mésohabitats) était souvent limité. La sélection des mésohabitats a été renouvelée chaque année afin de (i) garantir une bonne représentativité biologique de la station et de (ii) tenir compte des nouvelles formes fluviales créées par le régime hydrologique et la restauration. Des données complémentaires comme des données de chimie (température, oxygène dissous, conductivité) et les spécificités des points de prélèvements en termes de colmatage, présence de végétation, pavage, ont complété la caractérisation des points d'échantillonnage.

4. Prélèvement à l'aide du **cylindre de Hess** (Hess, 1941 ; CCME, 2011)

Le suivi des macroinvertébrés a été réalisé avec une méthode d'échantillonnage originale, aucune norme française respectant la Directive Cadre sur l'Eau et utilisant les macroinvertébrés n'étant adaptée au grands cours d'eau. Ce matériel d'échantillonnage s'avère pertinent au sein du lit dynamique du Vieux Rhin, présentant l'avantage de pouvoir échantillonner des substrats grossiers y compris dans des zones de fortes vitesses de courant. L'utilisation du préleveur de Hess permet aussi l'échantillonnage d'une surface plus importante, par comparaison avec celle échantillonnée au Surber en suivant les protocoles IBGN. La surface potentielle échantillonnée avec la méthode IBGN est ainsi de 0,4 m² (1/20 m² x 8 échantillons) alors qu'avec l'échantillonneur de Hess, la surface échantillonnée d'une station s'élève à 2,1 m² (($\pi \times (33/2)^2$) x 25 poses de cylindres de Hess).

La forme du préleveur de Hess est un cylindre ouvert des deux côtés. Deux poignées extérieures permettent à l'utilisateur de le stabiliser avec ses genoux face au courant (échantillonnage à contre-courant). Le filet est emporté vers l'aval et l'ouverture grillagée fait face au courant. Cette ouverture grillagée empêche les animaux en dérive à l'extérieur du cylindre d'être intégrés à l'échantillon (Figure 3.4). Le cylindre de Hess utilisé dans le cadre de la thèse est un cylindre de 33 cm de diamètre et de 40 cm de hauteur avec un filet et un embout de précision de 500 μ m.

Protocole de prélèvement par le cylindre de Hess (Hess, 1941 ; CCME, 2011)

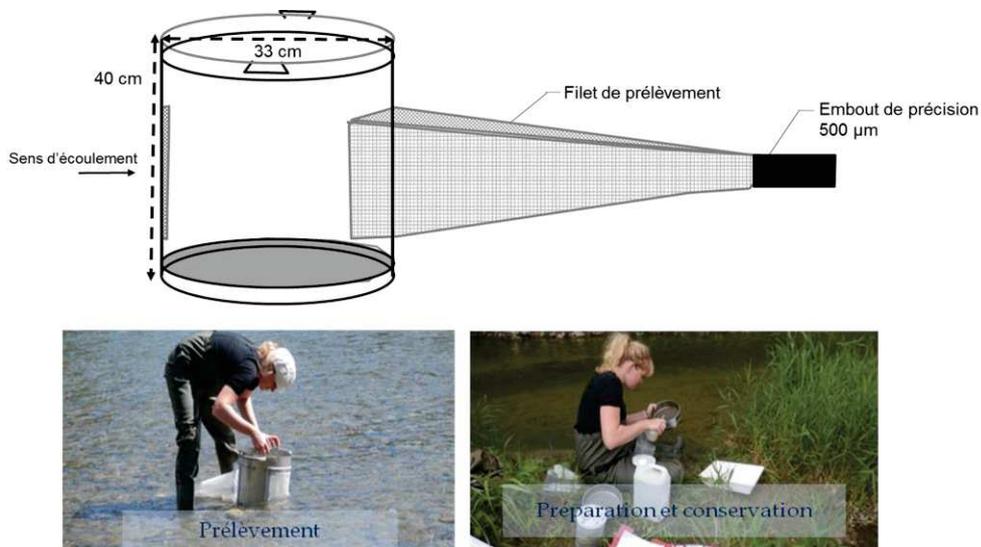


Figure 3.4 : Cylindre de Hess et utilisation du matériel in situ (crédits photos : Grac, C., Combroux, I.)

- Pour chacun des 4 à 5 points d'échantillonnage, le cylindre de Hess a été posé cinq fois (Figure 3.3), à chaque fois en amont de la portion précédemment échantillonnée. Les cinq poses sont regroupées pour former, par exemple le point d'échantillonnage A.
- A l'intérieur du cylindre, les grosses pierres et galets sont retournés délicatement et frottés. Chaque élément grossier est examiné avant d'être rejeté à l'aval en dehors du cylindre. Les substrats plus fins (sables, graviers, végétation...) ont été remis en suspension dans la colonne d'eau sur une profondeur de 5 à 10 cm. Cette opération dure trois minutes en moyenne par échantillon.
- De retour à proximité de la berge, le contenu du filet est retourné et vidé sur un tamis de vide de maille de 500 µm. L'embout de précision contient la majorité de macroinvertébrés et nécessite la plus grande attention de manière à extraire tous les macroinvertébrés prélevés.
- Les organismes récoltés sont transférés dans des bocaux en plastique étiquetés (conservation à l'alcool à 90°C ou congélation).
- Avant toute nouvelle manipulation du preleveur, le filet, l'embout de précision, l'ouverture grillagée ainsi que le cylindre ont été réexaminés et rincés soigneusement.

5. Tri et détermination

Chaque échantillon a été vidé dans un tamis d'une maille de 500 µm. Un grand nombre d'ouvrages ont été utilisés pour la détermination des macroinvertébrés. Nous pouvons citer notamment Tachet *et al.* (2010), Nilsson (1996, 1997), Glöer et Meier-Brook (2003), Waringer et Graf (2011) et Zwick (2014). Un focus a été réalisé sur les crustacés amphipodes à l'aide de la clef de Piscart et Bollache (2012). Ces taxons ont pu être identifiés à l'espèce, ce qui a permis de faire un point sur les espèces de ce groupe dont on sait qu'elles sont en progression et majoritairement invasives. En ce qui concerne les individus appartenant à des groupes taxonomiques à forte valeur indicatrice (Ephéméroptères, Plécoptères, Trichoptères : EPT) ou pour les odonates, l'identification a également été poussée jusqu'à l'espèce. Pour les autres groupes, les niveaux de détermination sont ceux préconisés par la norme XP T 90-3888 (Afnor, 2010), correspondant le plus souvent au genre ou à la famille, ou à un niveau moins précis notamment pour les nématodes et les oligochètes (Ordre ou classe).

3.1.2 Détails spécifiques à l'injection sédimentaire du site K (manuscrit B)

Le manuscrit B propose une lecture interdisciplinaire des effets de la restauration par injection sédimentaire sur le site K *via* le couplage entre (i) la caractérisation de la végétation aquatique/riveraine, (ii) la caractérisation des peuplements de macroinvertébrés, et (iii) un suivi géomorphologique réalisé de 2010 à 2014 (Arnaud, 2012 ; Arnaud *et al.*, 2014 ; Arnaud *et al.*, 2017). Cette étude vise aussi à dissocier les effets de l'injection sédimentaire en site K (octobre 2010) de ceux de l'augmentation du débit réservé (décembre 2010).

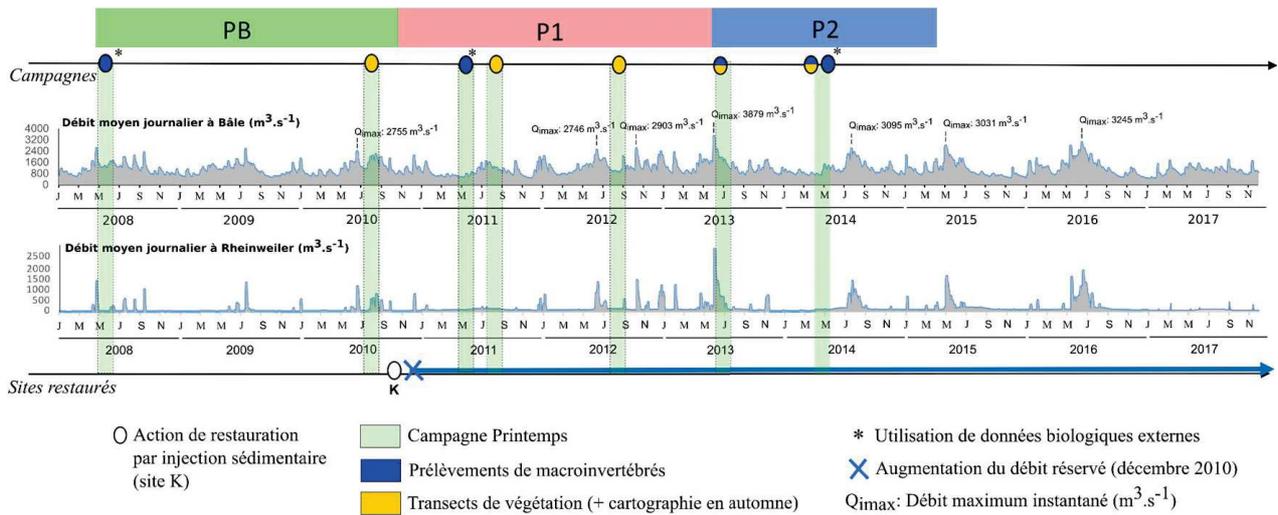
L'échantillonnage des macroinvertébrés a été réalisé au cours de la thèse en 2013 et 2014 sur le site K (Figure 3.5). Pour accroître la robustesse de l'étude, des données historiques externes ont complété le manque de références spatio-temporelles : (1) le site de Niffer (aval de l'injection, pKs 185,2 à 186,4) et (2) le site du bouchon de Kembs (amont de l'injection, pKs 180,1 à 181). Elles étaient disponibles pour les années 2008, 2011 et 2014 (Figure 3.5), ce qui a conduit à utiliser à la fois des données externes 2008 et 2011 (ECOTEC et PEDON, 2010 ; PEDON, 2011) ainsi que les données externes et issues du travail de thèse pour 2014 (ECOTEC, 2014a).

La caractérisation de la végétation a été réalisée en pré- et post-restauration de 2010 à 2014. Les transects de végétation et stations invertébrés ont été localisés aux mêmes endroits et sont au nombre de quatre (Figure 3.5). Toutes les stations ont été sous l'influence de l'injection sédimentaire, hormis la station 1 située à l'amont (non impactée).

La stratégie d'étude a été de proposer une comparaison de ces références spatio-temporelles évolutives, intégrées au sein d'un modèle BACI (Smith *et al.*, 1993). Ces références sont définies

comme évolutives car leur statut impacté/non impacté a changé au cours du temps. Le couplage avec les données géomorphologiques a nécessité un découpage du temps en trois périodes : période avant les travaux de restauration (PB), période après la restauration mais avant la crue de juin 2013 (P1) et période après la crue de juin 2013 (P2).

A. Plan de travail



B. Localisation des stations et définition des périodes par évènements

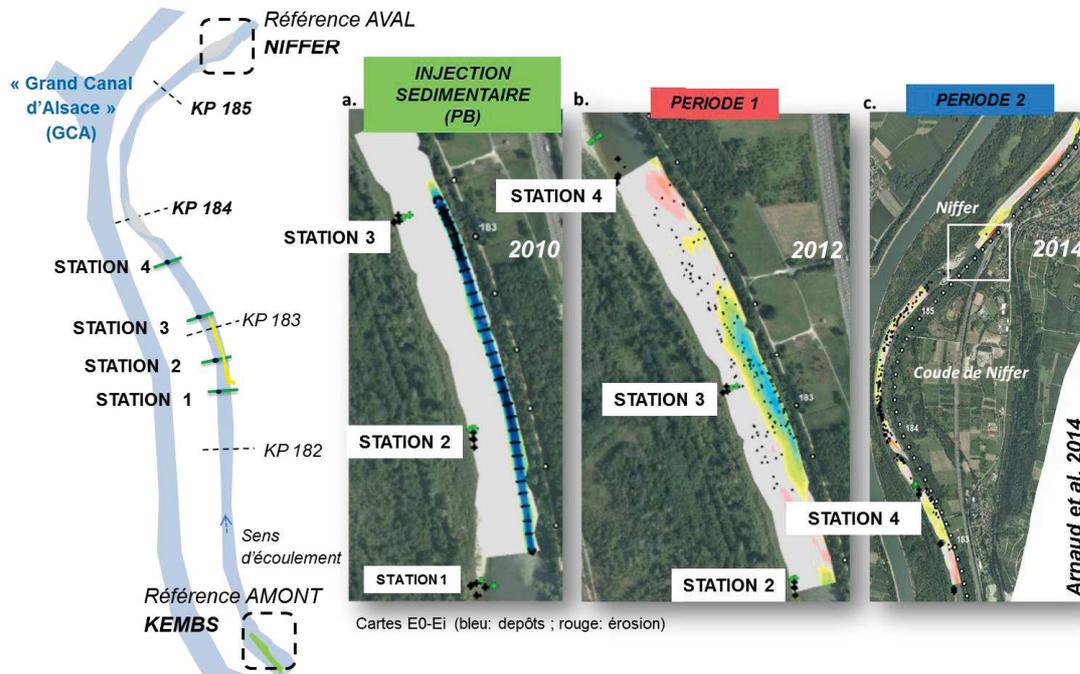


Figure 3.5 : A. Plan de travail et B. localisation des stations et découpage par périodes de temps-événements sur le site K.

Les réponses biologiques ont été évaluées *via* la variation d'indices de diversité/structure communs tels que :

- **L'indice de Shannon – Weaver (1963)** (ci-après indice de Shannon, H') mesure la diversité spécifique d'une communauté. Il varie de 0 à une valeur maximale dépendante de la richesse, $\ln(S)$, S étant le nombre de taxons de l'échantillon. Plus l'indice de Shannon tend vers 0 et plus la diversité est faible, plus il est élevé et plus la diversité est forte.

$$-\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i \quad \text{avec } p_i, \text{ proportion d'individus de l'espèce } i$$

- **L'indice de Simpson (1949)** représente la probabilité que deux individus sélectionnés au hasard appartiennent à la même espèce. Cet indice qui varie de 0 à 1 mesure la dominance, c'est-à-dire un déséquilibre dans la représentation relative des abondances des taxons. Plus l'indice est proche de 1 et plus un taxon (ou un petit nombre d'entre eux) est dominant au sein de la communauté.

$$\sum_{i=1}^S p_i^2 \quad \text{avec } p_i, \text{ proportion d'individus de l'espèce } i$$

- **L'équitabilité de Pielou (1966)** est le degré de diversité atteint par rapport au maximum théorique (égal à 1). Cet indice fonctionne à l'inverse de la dominance : il tend vers 1 lorsqu'un équilibre numérique s'établit entre les abondances des taxons.

$$\frac{H'}{H_{\max}} \quad \text{avec } H_{\max} = \ln(S), S \text{ étant la richesse.}$$

- **L'équitabilité d'Hurlbert (1971)** a été privilégiée dans le manuscrit D (site O3) pour son oscillation stricte entre 0 et 1. Sa formule est décrite dans la publication de Beisel *et al.*, (2003).

Une analyse factorielle des correspondances (Chessel *et al.*, 2004) a été utilisée pour mettre en relation les changements morphologiques avec la composition faunistique à l'aide du logiciel de statistiques R (R Core Team, 2017).

3.1.3 Détails spécifiques à l'érosion maîtrisée du site O3

En grands milieux, il est fréquent que les données soient incomplètes et que les états de référence ne soient pas répertoriés. Une solution consiste alors à se concentrer sur des données historiques existantes et/ou d'adopter des stratégies cohérentes avec les données disponibles (*e.g.* utilisation de

références spatiales). Les travaux d'érosion maîtrisée ont eu lieu en avril 2013. La caractérisation des peuplements macroinvertébrés a consisté en un suivi post-restauration de 2013 à 2016 alors que le suivi des communautés végétales s'est avéré complet grâce à une donnée historique externe, datant de 2009 (Figure 3.6). Le suivi géomorphologique est actuellement une part du travail de thèse de Valentin Chardon (2016-2018) et consiste en (i) un suivi de traceurs RFID (*i.e.* « radio frequency identification »), injectés en 2013 sous forme de 1050 particules de Passive Integrated Transponder (PIT)-Tags passifs (21 lots de 50 galets selon 7 transects de berge) et (ii) un suivi de la granulométrie sur bancs émergés situés en aval des épis et dans les zones immergées (44 transects équidistant de 15 mètres au droit du site O3 pour une linéaire étudié total de 650 mètres ; points de mesures intra-profil de 10 à 20 particules et distants de 5 à 15 mètres). Des données complémentaires fournies par Electricité de France ont été mises à disposition, telle que le suivi du profil de berge par LIDAR terrestre (estimation des volumes de sédiments érodés) ou de l'évolution morphologique du fond du chenal par suivi bathymétrique (2013 à 2016). Le couplage de ces données géomorphologiques et des données biologiques a été testé mais il a été difficile de lier ces résultats ; l'échelle de mesure des évolutions morphologiques ne correspondant pas à celle des réponses biologiques. Toutefois, les résultats du suivi géomorphologique ont contribué à l'interprétation robuste des évolutions d'habitats et des réponses biologiques.

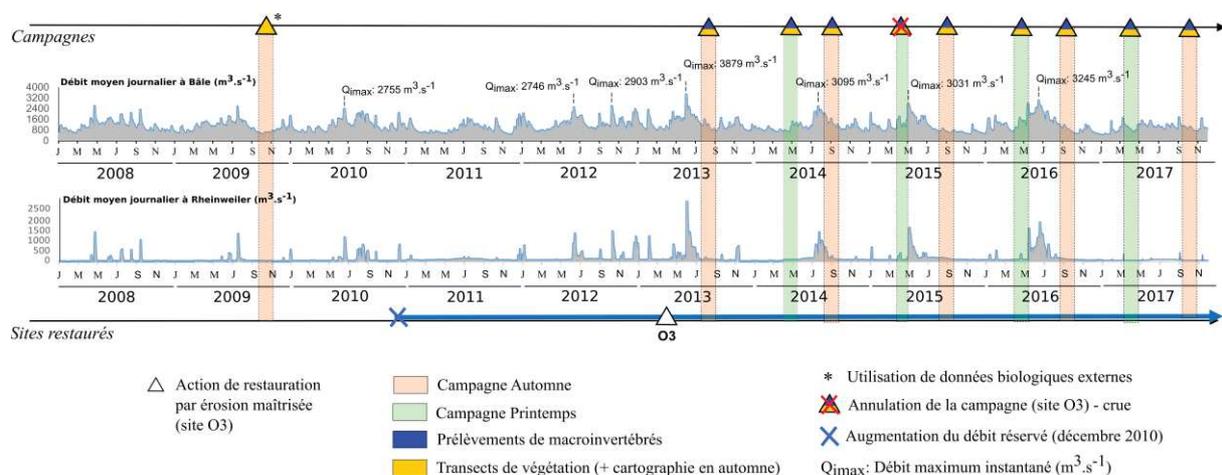


Figure 3.6 : Plan de travail sur le site O3

Les stations/transects ont été classés dans 3 grandes zones d'étude (Figure 3.7) : (1) la zone Amont - témoin à mosaïque hétérogène et à faciès lotique dominant, (2) la zone des Epis - zone à linéaire restauré par érosion maîtrisée et implantation d'épis transversaux artificiels, et (3) la zone Aval - témoin à mosaïque homogène typique du linéaire pavé et incisé du Vieux Rhin.

Le suivi de la végétation a été réalisé le long de sept transects (Figure 3.7A). Le transect A est situé en zone Amont. Trois transects (B, C et D) sont situés au niveau de la zone des Epis. Le transect E est situé à la transition entre la zone des Epis et la zone Aval. Les deux derniers transects (F et G)

ont été placés en zone Aval, au niveau de zones d'intérêt (bancs de graviers végétalisés, annexes végétalisées). Une délimitation standard a été définie pour la cartographie des habitats 2009, 2013, 2014, 2015 et 2016 (Figure 3.7A).

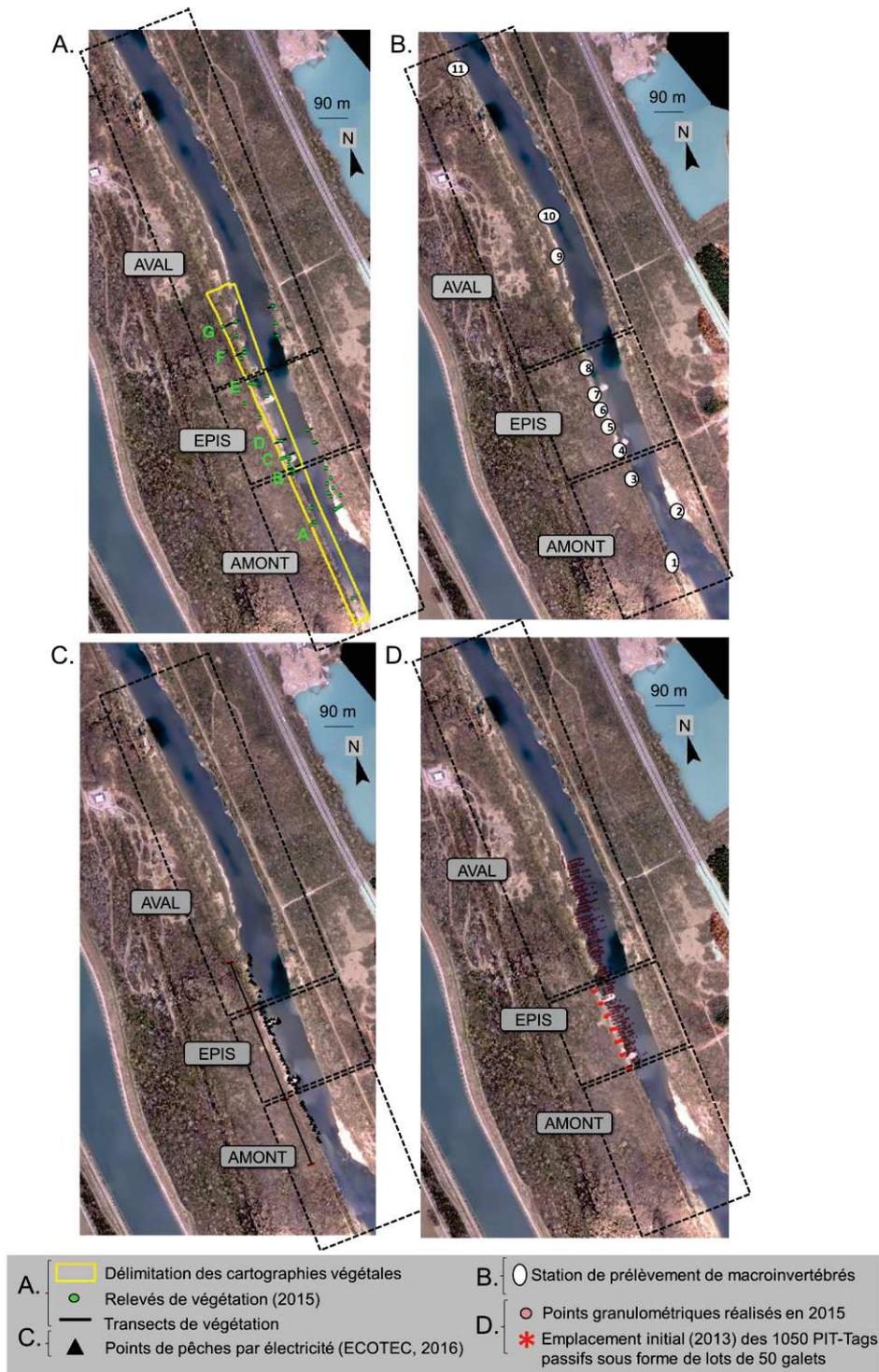


Figure 3.7 : Suivi environnemental du site O3 : *A. Délimitation des zones de cartographie de la végétation ainsi que les points de relevés et transects, B. Stations de prélèvement des macroinvertébrés, C. Points de pêches électriques et D. Positionnement des traceurs RFID sous forme de 1050 PIT-Tags passifs (21 lots de 50 galets selon 7 transects de berge) du suivi géomorphologique et points de granulométrie.*

Les communautés végétales et de macroinvertébrés ont fait chacune l'objet d'une étude ciblée, ceci aboutissant à l'écriture de deux manuscrits distincts (manuscrits C et D). Onze stations ont été sélectionnées pour le suivi des macroinvertébrés (Figure 3.7B). Chaque station est décrite précisément en Annexe 5. Les stations S1, S2 et S3 appartiennent à la zone Amont. La zone des Epis comprend cinq stations (S4 à S8). Enfin, les stations S9, S10 et S11 sont situées dans la zone Aval. Le design de la toute première campagne de suivi (août 2013) a été modifié à partir de 2014 afin d'intensifier le nombre de stations de prélèvement au sein de la zone restaurée : ajout de 4 stations en zone des Epis (S4, S5, S6 et S7), ajout d'une station en zone amont rive droite (S2) et suppression d'une station en zone Aval (S12). Le nombre insuffisant et la répartition inégale des stations en 2013 ne nous ont pas permis d'utiliser ces données pour des comparaisons pré- et post-restauration. Au total, 295 échantillons ont été dépouillés et 1275 poses de cylindres ont été réalisées (Tableau 3.1).

Tableau 3.1 : Informations relatives à chaque campagne : dates, valeurs de débit, nombre de transects réalisés, nombre de stations de prélèvements macroinvertébrés et nombre global d'échantillons ayant été traités au cours de la thèse uniquement pour le site O3.

	2013	2014		2015		2016	
Campagne	Campagne Été 2013	Campagne Printemps 2014	Campagne Automne 2014	Campagne Printemps 2015	Campagne Automne 2015	Campagne Printemps 2016	Campagne Automne 2016
Dates des transects/relevés de végétation	21/08/2013 (83,4 m ³ /s) 22/08/2013 (83,2 m ³ /s)	CRUE (campagne impossible)	16/09/2014	3/06/2015 4/06/15 (128 m ³ /s)	29/10/2015 30/10/2015 (78 m ³ /s)	CRUE (campagne impossible)	29/09/2016 (83 m ³ /s) 11/10/2016 (71 m ³ /s)
Nombre de transects de végétation	7 (RG)	CRUE (campagne impossible)	7 (RG)	7 (RG+RD)	7 (RG + RD)	CRUE + Végétation tardive	7 (RG + RD)
Dates de prélèvement des macroinvertébrés	27/08/2013 (78,3 m ³ /s) 6/09/2013 (66,4 m ³ /s)	21/05/2014 (69,6 m ³ /s) 28/05/2014 (86,5 m ³ /s) 5/06/14 (112 m ³ /s)	5/11/2014 (80 m ³ /s) 6/11/2014 (80,6 m ³ /s) 7/11/2014 (77,4 m ³ /s)	CRUE (campagne impossible)	2/10/2015 6/10/15 22/10/15 (77-80 m ³ /s)	26/04/2016 28/04/2016 4/05/2016 (76 m ³ /s)	6/10/2016 7/10/2016 10/10/2016 11/10/2016 (64-71 m ³ /s)
Cartographie	OUI	/	OUI	x	OUI	X	OUI
Nombre de stations d'étude	7	11	11	x	11	8	11
AMONT <i>Non restauré</i>	2	3	3	x	3	3	3
EPIS <i>Zone restaurée</i>	1	5	5	x	5	5	5
AVAL <i>Effets à définir</i>	4	3	3	x	3	X	3
Nombre final d'échantillons	35	55	55	x	55	40	55
Nombre de cylindre de Hess	175	225	225	x	225	200	225

Les pêches électriques réalisées par le bureau d'étude ECOTEC ont permis d'évaluer l'assemblage des communautés piscicoles au cours du temps (ECOTEC, 2013, 2014b, 2015 ; Figure 3.7C).

3.2 Interactions interspécifiques et études complémentaires

3.2.1 Tests de phytotoxicité

3.2.1.1 Contexte et objectifs

De fortes occurrences en berge des deux espèces, *Reynoutria japonica* et *Rubus fruticosus* ont été observées au cours du suivi environnemental (Figure 3.8). Dans ce contexte, il est intéressant d'évaluer l'effet de ces espèces proliférantes sur les communautés locales : rivulaire et aquatique. Ces deux espèces, une invasive avérée (*R. japonica*) et une autochtone (*R. fruticosus*) ont été choisies pour leur capacité à proliférer et leurs caractéristiques écologiques similaires (Bottollier *et al.*, 2011). *R. japonica* est une espèce invasive dont les mécanismes d'invasion sont parmi les plus étudiés (Pyšek *et al.*, 2008) ; elle forme des patches très denses monospécifiques (Beerling *et al.*, 1994). Seules ses capacités allélopathiques et leur persistance au cours de la décomposition restent encore très peu connus (Moravcová *et al.*, 2011).

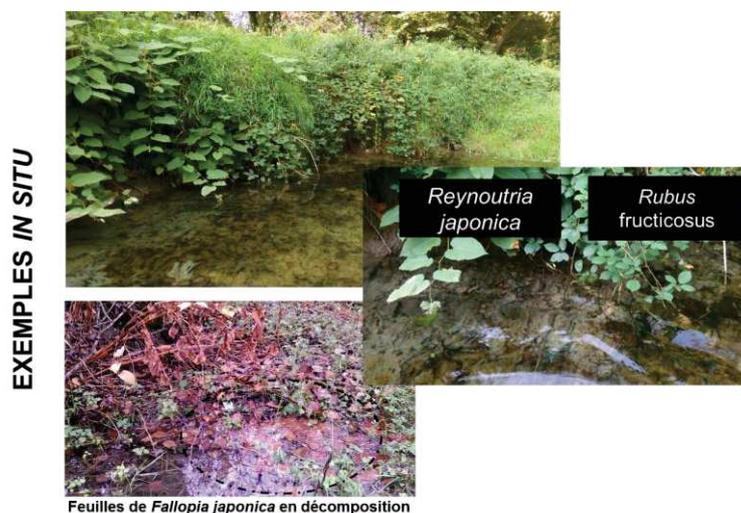


Figure 3.8 : Fortes occurrences des deux espèces étudiées *Rubus fruticosus* et *Reynoutria japonica* aux mêmes localisations et proximité avec le chenal central ou avec les annexes fluviales

La notion d'allélopathie est définie « tout effet direct ou indirect, positif ou négatif, d'une plante sur une autre par le biais de composés biochimiques libérés dans l'environnement » (Rice, 1984). Cette interaction potentielle a été abordée par des tests de phytotoxicité d'extraits de la renouée du Japon (*Fallopia japonica*), plante vigoureuse invasive originaire d'Asie orientale. L'objectif était de comparer l'impact environnemental des médiateurs chimiques émis par les litières de feuilles de *R. japonica* et *R. fruticosus*. Cet impact a été évalué sur la germination et croissance d'une espèce modèle terrestre (*Lactuca sativa*) et d'une espèce modèle héliophyte, (*Nasturtium officinale*) via la

méthode sandwich (Fujii *et al.*, 2004). Ces deux espèces sont des modèles couramment utilisés en tests de phytotoxicité. L'impact a aussi été évalué sur la croissance d'une espèce aquatique, *Lemna minor* via des tests par extraits. Bien que dans la suite de ce manuscrit, seuls les résultats des tests sandwichs seront abordés, les différentes étapes de l'expérimentation sont présentées en Figure 3.9.

3.2.1.2 Plan de travail et dispositif expérimental

(i) Mise en place de l'expérimentation

Récolte *in situ*

Les feuilles sénescents de deux populations en Rhône Alpes et en Alsace ont été prélevées le 2 décembre 2014 (T₀ ; juste avant leur séparation de la plante) sur la ripisylve en bord de rivière.

- En Alsace, les sites I1 et I2 ont été choisis pour le prélèvement de deux populations de *R. japonica* (RE1 et RE2) et de *R. fruticosus* (RU1 et RU2).
- En Saône, deux populations ont été prélevées pour *R. japonica* (RE3 et RE4) et pour *R. fruticosus* (RU3 et RU4).

Préparation des sacs à litière (*litter bags*)

Dans chaque région, une partie de la récolte à T₀ a été soumise à une première série de tests de phytotoxicité (12 décembre 2014). L'autre partie a été nettoyée, séchée puis répartie au sein de sacs à litière (*litter bags*). Ces sachets permettent de suivre la décomposition des feuilles et de prélever à temps souhaité de la matière végétale. Ils ont été créés à partir d'une toile à maille constante de 250 µm, choisie pour exclure toute activité de décomposition additionnelle par les macroinvertébrés. L'hypothèse de cette étude s'inscrit dans le cadre du *flood pulse concept* (Junk *et al.*, 1989) ; ces feuilles sénescents tombent sur la berge et peuvent être entraînées dans la rivière lorsque les fluctuations hydrologiques prélèvent le matériel sur les berges. Afin de comparer le devenir des médiateurs chimiques, les sacs à litière ont été soumis à deux types de condition de décomposition :

- Décomposition en berge : les sacs à litière ont été placés à même le sol et ont été soumis aux conditions météorologiques naturelles
- Décomposition en eau : Les sacs à litière ont été placés, par population testée, dans des étangs expérimentaux semblables à des écosystèmes fonctionnels : (i) étang du jardin botanique de Strasbourg pour les populations alsaciennes, (ii) plateforme Les étangs Lyon 1 LEHNA UMR 5023. Les sacs à litière immergés ont été fixés par un fil de pêche tendu à un crochet et lesté pour rester au fond de la zone aquatique (sans contact avec le sédiment). Plusieurs méthodes de marquage (notation, cordons de couleurs, étiquettes plastiques) ont été utilisées pour différencier les populations.

Séries temporelles de décomposition

Les séries suivantes de tests de phytotoxicité ont été réalisées en mars 2015 (T+3 mois), avril 2015 (T+4 mois), mai 2015 (T+5 mois) et juin 2015 (T+6 mois), pour un temps de décomposition maximal fixé à six mois. A chaque date, la matière végétale d'un sac à litière par population et par condition (1,8 g *ad minima*) a été utilisée et placée au lyophilisateur après congélation, pour une durée de 24h (berge) et 48h (eau) afin de démarrer ensuite les tests de phytotoxicité. Ces tests ont été réalisés par la méthode sandwich (Fujii *et al.*, 2004).

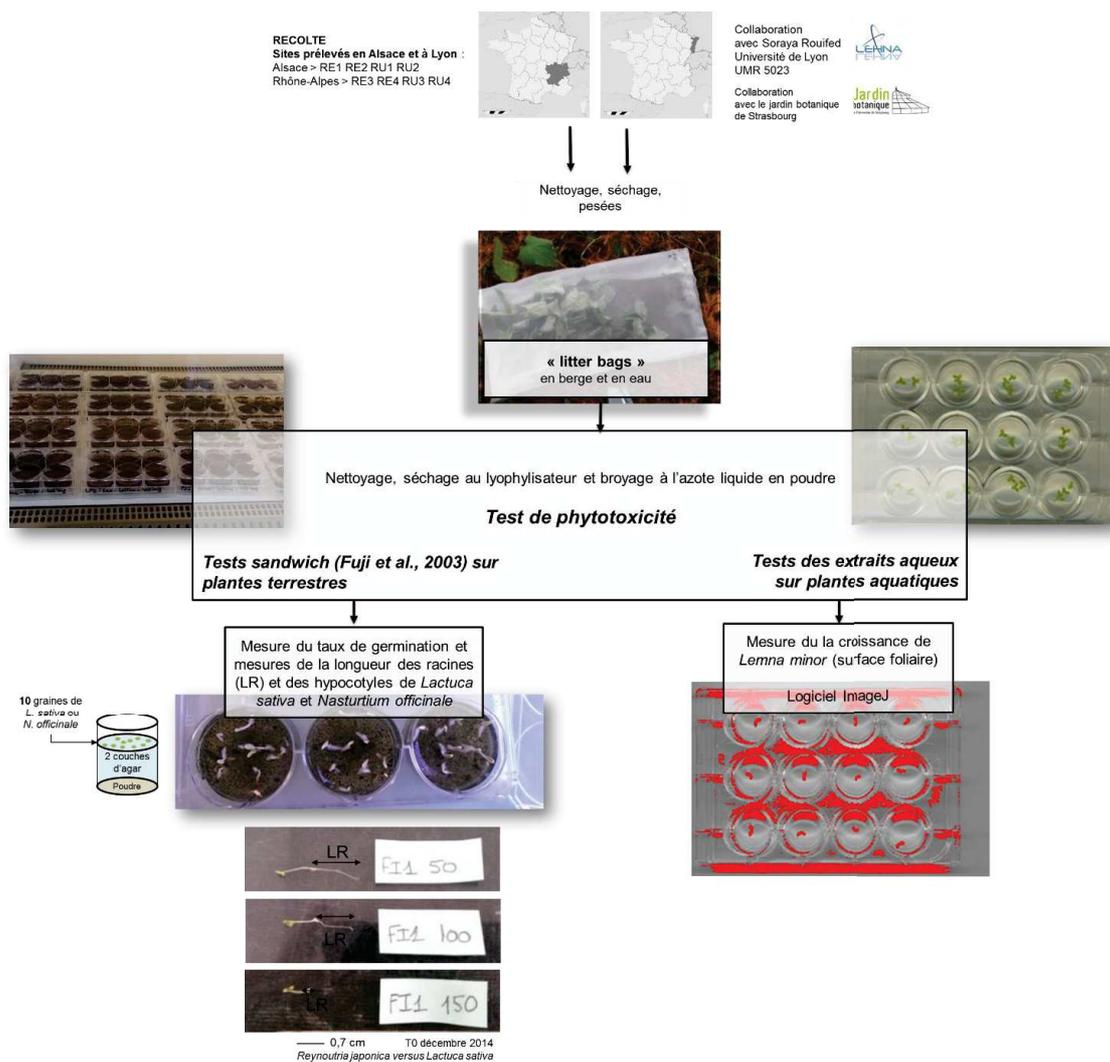


Figure 3.9 : Schéma des différentes étapes dans le protocole expérimental des tests de phytotoxicité (crédits photos : C. Staentzel). Le protocole est expliqué en détail dans les parties (ii) et (iii).

(ii) Tests sandwich sur plantes terrestres (Fujii *et al.*, 2004)

Le matériel végétal a été broyé à l'azote liquide jusqu'à l'état de poudre et a été placé selon trois doses (X1 50 mg, X2 100 mg et X3 150 mg) dans des plaques à 6 puits (Tableau 3.2). Le matériel végétal a été ensuite recouvert de deux couches d'agar (0,5%) successives (2 x 5 mL), afin de permettre une diffusion homogène des molécules excrétées par le matériel (Figure 3.9). Dix graines

de *Lactuca sativa* ou de *Nasturtium officinale* ont été déposées par puits sur la deuxième couche d'agar après sa solidification. Six réplicats ont été réalisés par concentration. Les plaques de tests sur *Lactuca sativa* ont été mises en culture trois jours et les plaques de tests sur *Nasturtium officinale* ont été mises en culture quatre jours, à 24°C à l'obscurité. A chaque date, deux plaques à 6 puits ont été coulées sans matériel végétal pour constituer des mesures témoins.

Tableau 3.2 : Plan d'expérience pour un modèle d'étude (*Lactuca sativa* ou *Nasturtium officinale*) en A. T0 et B. T+n mois.

A. T0 (décembre 2014, au moment du prélèvement)

Espèces	<i>Reynoutria japonica</i>				<i>Rubus fruticosus</i>				Total graines
	Alsace		Rhône Alpes		Alsace		Rhône Alpes		
Région	RE1	RE2	RE3	RE4	RU1	RU2	RU3	RU4	
Population	RE1	RE2	RE3	RE4	RU1	RU2	RU3	RU4	
Condition	Matériel végétal non décomposé								Total graines
X1 50 mg	60	60	60	60	60	60	60	60	480
X2 100 mg	60	60	60	60	60	60	60	60	480
X3 150 mg	60	60	60	60	60	60	60	60	480

L. sativa :
24 plaques /T0
48 plaques / T+n mois

N. officinale:
24 plaques /T0
48 plaques / T+n mois

+ 20 plaques (témoins)

= 452 plaques
60 graines / plaque

27120 plantules

B. T+n mois

Espèces	<i>Reynoutria japonica</i>								<i>Rubus fruticosus</i>								Total graines
	Alsace				Rhône Alpes				Alsace				Rhône Alpes				
Région	RE1		RE2		RE3		RE4		RU1		RU2		RU3		RU4		
Population	RE1	RE2	RE3	RE4	RU1	RU2	RU3	RU4									
Condition	Ber	Eau	Ber	Eau	Ber	Eau	Ber	Eau	Ber	Eau	Ber	Eau	Ber	Eau	Ber	Eau	Total graines
X1 50 mg	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	960
X2 100 mg	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	960
X3 150 mg	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	960

Le taux de germination, la longueur des racines et des hypocotyles de 27 120 plantules de *L. sativa* et de *N. officinale* ont été mesurées pour caractériser l'effet de la biomasse de *Reynoutria japonica* et de *Rubus fruticosus*.

(iii) Tests des extraits aqueux sur une plante aquatique

Les tests des extraits aqueux ont permis d'étudier l'effet des médiateurs chimiques de *Reynoutria japonica* et de *Rubus fruticosus* au cours de la décomposition sur la croissance d'une espèce aquatique : *Lemna minor*. D'autres espèces ont également été testées (*Elodea nuttallii*, *Potamogeton berchtoldii*) mais les résultats n'ont pas encore été exploités.

Les extraits ont été préparés à partir des feuilles récoltées à T0, T+ 4 mois, et T+ 6 mois, puis lyophilisés. Toutes les dates n'ont pas été testées pour des raisons de faisabilité. Moravcova *et al.* (2011) ont identifié un effet phytotoxique d'extraits de feuilles de *Reynoutria* sp., plus élevé à 5 %

qu'à 2,5%. Aussi avons-nous fait le choix de réaliser un extrait à 5% : 2,5 g de matériel végétal a été mis en présence de 50 mL d'eau distillée. La macération s'est faite à température ambiante (20°C) et a duré huit jours. Après macération, cette préparation est filtrée à la gaze (Moravcova *et al.*, 2011) afin de retenir les particules subsistantes. Les extraits ont ensuite été conservés à -80°C. Les doses testées ont été les suivantes : 0 µL/mL - 1 µL/mL - 2µL/mL - 5µL/mL au sein de plaque 12 puits. La mise en culture des lentilles s'est faite au phytotron pendant 10 jours à 24°C (cycle en 16/8). Les surfaces foliaires ont été mesurées à l'aide d'un scanner puis calculées à l'aide du logiciel d'analyse d'images, Image J (Rasband 2008).

3.2.2 Etude du réseau trophique

3.2.2.1 Contexte et objectifs

Le Gobie à tache noire (*Neogobius melanostomus*) et le Gobie de Kessler (*Ponticola kessleri*) sont des poissons appartenant au Phylum *Chordata*, à la Classe des *Actinopterygii*, à l'Ordre des *Perciformes* et à la Famille des *Gobiidae*. Les détails anatomiques majeurs ont été développés dans un article réalisé en parallèle de la thèse (Schlumberger *et al.*, 2018 - Annexe 3). Ce poisson invasif est notamment connu pour sa capacité d'expansion rapide (Copp *et al.*, 2005 ; Masson *et al.*, 2018) et son comportement prédateur (Kornis *et al.*, 2012 ; Brandner *et al.*, 2013). Ces aptitudes pourraient perturber les communautés natives (Sapota, 2004). L'impact de sa prédation pourrait être un facteur clé dans la structuration des communautés biologiques et par ce biais, pourrait entraver les effets écologiques des actions de restauration (Jude et DeBoe, 1996).

3.2.2.2 Dispositif de l'étude

(i) Zones d'étude et pêches électriques

L'étude s'est déroulée sur le site d'érosion maîtrisée (03). Trois zones de capture ont été définies (Figure 3.10) : (i) un témoin positif (même localisation que la station 1 de prélèvement des macroinvertébrés) présentant des faciès d'écoulement diversifiés et un potentiel trophique important, (ii) le site restauré (même localisation que les stations 5, 6, 7 de prélèvement des macroinvertébrés) par érosion maîtrisée et (iii) un milieu très artificialisé localisé au niveau d'une rampe à bateaux (homogénéité des faciès d'écoulement ; aucune station de prélèvement des macroinvertébrés). Des pêches électriques spécifiques aux *Gobiidae* ont été réalisées en septembre 2015, février 2016, avril 2016, mai 2016 et septembre 2015 par la fédération de pêche 68 (Tableau 3.3). Ces pêches sont dissociées de celles réalisées par le bureau d'étude ECOTEC.

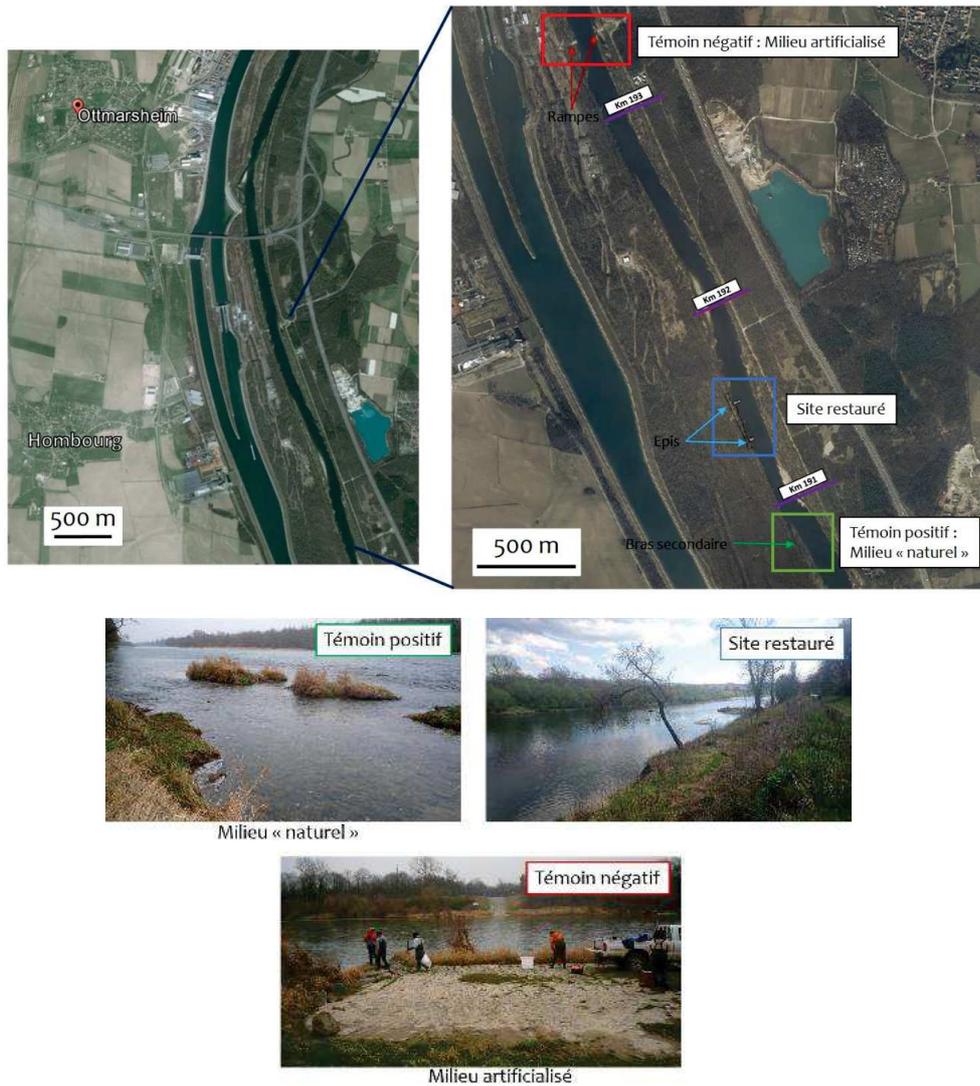


Figure 3.10 : Localisation des sites de pêches électriques des Gobiidae pour la caractérisation du réseau trophique et de l'étude de parasitologie (David et al., 2017a)

Tableau 3.3 : Résultats des pêches électriques ayant eu pour objectif la pêche ad minima de 30 *Neogobius melanostomus* et de 10 *Ponticola kessleri*.

Classification (DH : Habitat directive protection ; BC : Bern convention ; RL VU : Vulnerable statut on Red List ; RL CR : Critically endangered on Red List ; INV : Invasive species ; PL : 08/12/1988 fish protection list)	OCTOBRE 2015 8/10/15			FEVRIER 2016 17/02/16			AVRIL 2016 12/04/16			MAI 2016 11/05/16			SEPTEMBRE 2016 19/09/16			TOTAL
	Code	EPIS	AM	EPIS	AM	AV	EPIS	AM	AV	EPIS	AM	AV	EPIS	AM	AV	
Cyprinidae																
<i>Leuciscus cephalus</i>	CHE	-	-	-	-	-	4	3	-	8	8	-	-	23		
<i>Barbus barbus</i> ^{DH}	BAF	-	-	-	-	-	1	-	4	18	1	-	12	25		
<i>Phoxinus phoxinus</i>	VAI	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	3		
<i>Chondrostoma nasus</i> ^{BC}	HOT	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	3		
<i>Rutilus rutilus</i>	GAR	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2		
<i>Alburnus alburn</i>	ABL	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0		
<i>Alburnus bipunctatus</i> ^{BC}	SPI	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0		
<i>Gobio gobio</i>	GOU	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0		
<i>Cyprinus carpio</i> ^{RL VU}	CCO	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0		
<i>Leuciscus soifia</i>	BLN	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0		
Cobitidae																
<i>Barbatula barbatula</i>	LOF	-	-	-	-	-	1	3	2	6	-	-	-	11		
Gobitidae																
<i>Ponticola kessleri</i> ^{INV}	GKS	32	10	15	4	13	19	19	5	7	1	2	2	103		
<i>Neogobius melanostomus</i> ^{INV}	GTN	30	33	27	29	30	30	30	30	90	30	30	30	389		
Petromyzontidae																
<i>Lampetra planeri</i> (Bloch, 1784) ^{PL}	LAP	-	-	-	-	-	1	-	1	-	1	-	-	3		
Anguillidae																
<i>Anguilla anguilla</i> ^{RL CR}	ANG	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1		
Salmonidae																
<i>Salmo salar</i>	SAT	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1		
<i>Salmo trutta fario</i> ^{PL}	TRF	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	-	1	7		
Gasterosteidae																
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	EPI	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1		
Percidae																
<i>Perca fluviatilis</i>	PER	-	-	-	-	-	-	3	-	1	-	-	-	4		
Cottidae																
<i>Cottus gobio</i> ^{DH}	CHA	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1		
Siluridae																
<i>Silurus glanis</i> ^{BC}	SIL	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	3	

(ii) Investigations en laboratoire

Les différentes étapes de cette investigation sont décrites en Figure 3.11.

(ii.a) Dissections

Les dissections et mesures morphométriques ont été réalisées dans un cadre stérile en binôme avec Olivier Schlumberger (Figure 3.11). Les tubes digestifs ont été isolés et conservés dans 50 mL d'alcool. Les autres espèces de poissons pêchées aux mêmes dates ont aussi été disséquées dans l'objectif d'identifier les prédateurs de ces gobies. Des autopsies ont été également faites sur des poissons de grande taille, retrouvés morts sur site lors de nos interventions, *e.g.* barbeaux de près de 80 cm, anguilles.

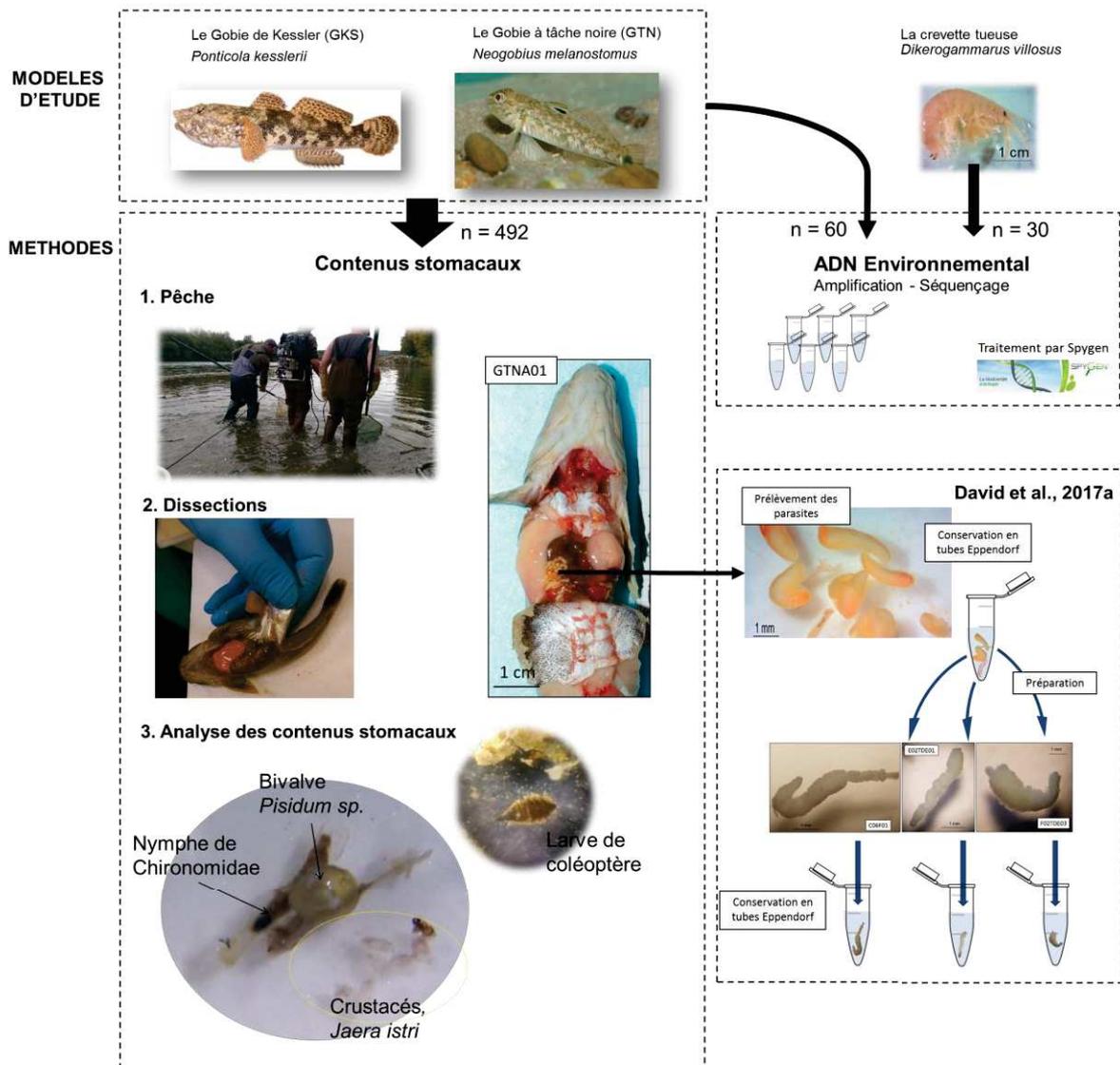


Figure 3.11 : Etapes dans l'analyse des contenus stomacaux et analyses complémentaires (1) des régimes alimentaires via des analyses de contenus stomacaux et (2) de la diversité parasitaire (David et al., 2017a)

(ii.b) Analyse des contenus stomacaux et ADN environnemental

L'examen des tubes digestifs s'est déroulé sous loupe binoculaire et chaque contenu a été conservé dans des boîtes en plastique stériles individuelles. Le matériel de dissection a été nettoyé et stérilisé pour chaque individu. Le tube digestif a été délicatement ouvert puis a été nettoyé de son contenu stomacal. Les restes d'organismes biologiques ont été déterminés et comptabilisés dans la mesure du possible vu l'état digéré des organismes biologiques (comptage des têtes lorsque les animaux étaient morcelés). Les parties anatomiques sclérifiées ont été digérées plus difficilement et cela a grandement aidé à la détermination des espèces. Les restes de poissons ont été difficiles à identifier (Figure 3.12A). L'observation des écailles et des os restants ont cependant été d'une aide précieuse pour définir les espèces proies (travail réalisé avec Olivier Schlumberger ; Figure 3.12B, C et D).

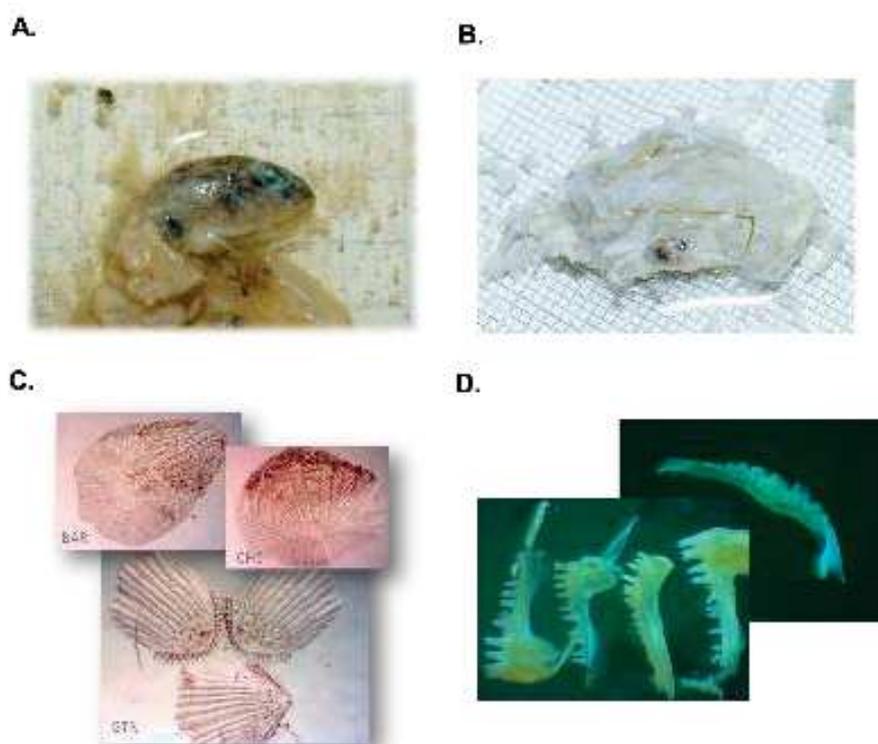


Figure 3.12 : **A.** Cannibalisme (GTN dans GTN), **B.** Restes de poissons GTN non identifiable sans recherches complémentaires, ingérés par une anguille, **C. et D.** Identification des écailles et des mâchoires de poissons réalisées conjointement avec Olivier Schlumberger.

L'utilisation de l'ADN environnemental comme méthode complémentaire à celle des suivis écologiques ou des analyses de contenus stomacaux est conseillée dans la littérature scientifique (Valentini *et al.*, 2009a ; Valentini *et al.*, 2009b ; Rees *et al.*, 2014). Pour l'étude pilote, cinq contenus stomacaux de poissons ont été extraits en utilisant le protocole proposé dans Valentini *et al.*, (2009a). L'ADN a été amplifié en utilisant les amorces universelles pour Eukaryotes (Euka2

(Taberlet *et al.*, 2018) selon le protocole décrit dans Guardiola *et al.*, (2015). Deux échantillons de PCR ont été analysés par échantillons. Les échantillons ont été titrés, purifiés et ensuite regroupés en volumes égaux, pour obtenir une profondeur de séquençage théorique de 50 000 lectures par échantillon. La préparation et le séquençage de la bibliothèque ont été réalisés à Fasteris (Genève, Suisse) en utilisant le protocole MetaFast (Fasteris, <https://www.fasteris.com/dna/?q=content/metafast-protocol-amplicon-metagenomic-analysis>) et un séquençage apparié (2 x 125 pb) a été réalisé à l'aide d'un séquenceur Illumina HiSeq 2500. L'analyse bioinformatique a été réalisée ensuite (Barba *et al.*, 2014). Les résultats de cette étude pilote ont démontré que la séquence de l'espèce hôte correspondait à plus de 90% des lectures retenues après l'analyse bioinformatique. La séquence la plus abondante trouvée dans les échantillons de poissons a été utilisée pour la conception des amorces de blocage.

Suite à cette étude pilote, l'analyse des contenus stomacaux de la campagne d'automne 2015 a été lancée avec les amorces Euka2. 30 contenus stomacaux de *Neogobius melanostomus* et 30 contenus stomacaux de *Ponticola kessleri* ont été analysés en utilisant l'amorce de blocage des poissons. Les protocoles d'extraction, d'amplification, de purification et de séquençage de l'ADN étaient les mêmes que ceux utilisés dans l'étude pilote, hormis l'utilisation de l'amorce bloquante durant l'étape d'amplification. Au cours de l'analyse bioinformatique, il a été constaté que certaines espèces étaient absentes parce que le fragment amplifié était supérieur à 250 pb (longueur maximale obtenue sur le séquenceur HiSeq). Par conséquent, une deuxième analyse bioinformatique a été effectuée sur les échantillons pour récupérer la séquence non-alignée qui correspondait au fragment le plus long.

(ii.c) Parasitologie

Lors des dissections, les parasites présents ont été extraits et ont fait l'objet d'une étude parallèle afin d'enrichir nos connaissances sur les relations inter-spécifiques au sein de l'écosystème rhénan (Figure 3.11). Les parasites en question sont à cycle complexe et passent d'un hôte à l'autre par voie trophique. L'analyse de la diversité parasitaire et de l'origine des parasites présents a fait l'objet d'une synthèse qui correspond au manuscrit réalisé par Gwendoline David lors de son stage de fin d'étude au laboratoire Image, Ville, Environnement de Strasbourg (David *et al.*, 2018, en Annexe 1).

L'autopsie des anguilles et barbeaux (supérieurs à 60 cm de longueur) a révélé des charges parasitaires très élevées (Figure 3.13) et certains parasites ont atteint des tailles supérieures à 3 cm.



Figure 3.13 : Partie distale 1/3 de tube digestif d'un barbeau pêché vivant.

(ii.d) Prédation des gobies

Les analyses de contenus stomacaux des autres espèces piscicoles pêchées ont permis d'identifier les prédateurs de gobies. Il a été rare d'observer un individu non digéré comme en Figure 3.12A. Les restes non identifiables ont été isolés (Figure 3.12D) et ce, pour une identification précise des écailles et os suffisamment en bon état (Figure 3.12C et D).

3.3 Vue globale du plan de travail : suivi environnemental et études complémentaires

Le suivi environnemental ainsi que les expérimentations

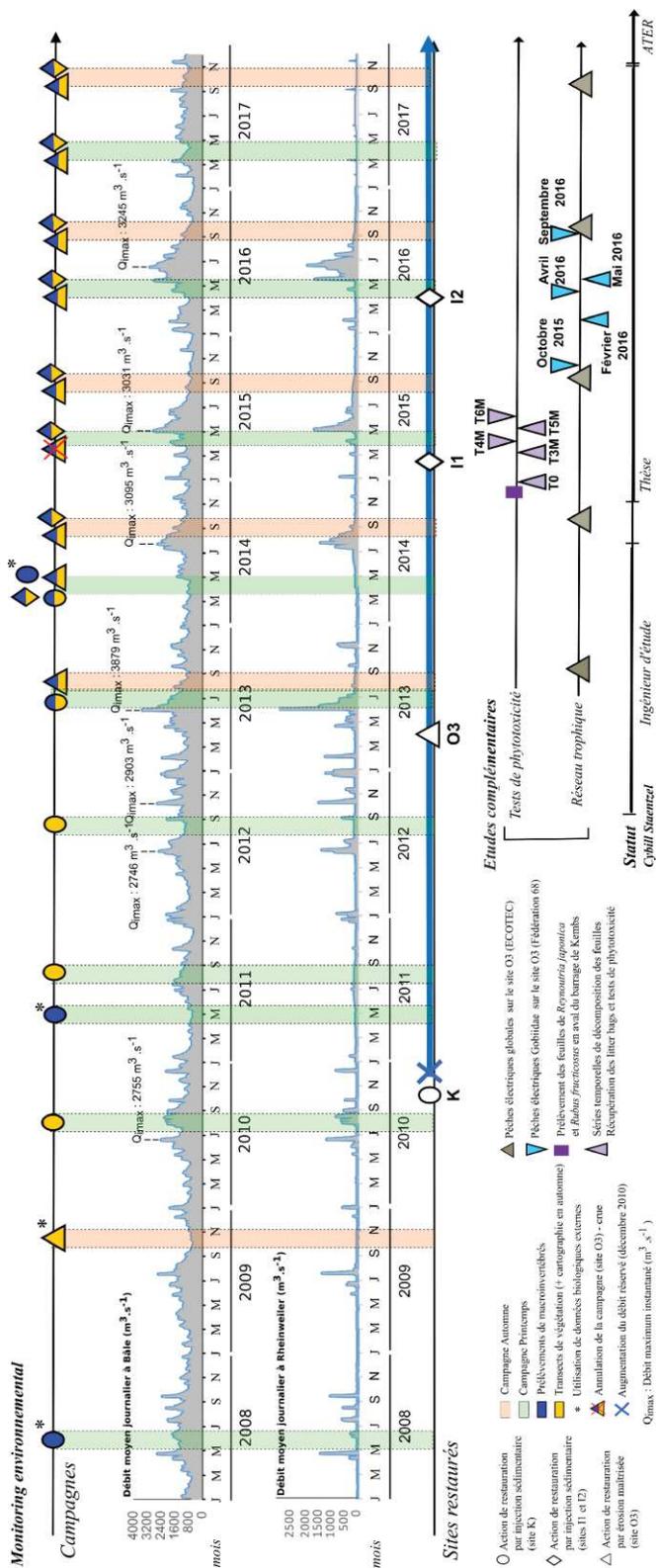


Figure 3.14 : Vue globale du plan de travail : suivi environnemental et études complémentaires

CHAPITRE 4

RÉPONSES DES COMMUNAUTÉS BIOLOGIQUES AUX RESTAURATIONS HYDROMORPHOLOGIQUES

RESUME DU CHAPITRE 4

Ce quatrième chapitre présente l'évaluation des effets de la restauration par injection sédimentaire ou par érosion maîtrisée avec déroctage de berge et mise en place d'épis transversaux artificiels. L'objectif est de se focaliser sur les réponses des communautés végétales et de macroinvertébrés *via* le développement de méthodes d'analyse nouvelles. Il se compose de 3 articles qui traitent de deux retours d'expérience.

- **Réponses des communautés végétales et de macroinvertébrés à l'injection sédimentaire sur le site K (manuscrit B)**

Staentzel, C., Arnaud, F., Combroux, I., Schmitt, L., Trémolières, M., Grac, C., Piégay, H., Barillier, A., Chardon, V. & Beisel, J. N. (2018). How do instream flow increase and gravel augmentation impact biological communities in large rivers: A case study on the Upper Rhine River. *River Research and Applications*, 34(2) 153-164.

- **Réponses des communautés biologiques à l'érosion maîtrisée avec déroctage de berge et impantation d'épis transversaux artificiels sur le site O3 (Manuscrit C et D).**

Végétation aquatique et riveraine (manuscrit C)

Staentzel, C., Beisel, J. N., Gallet, S., Hardion, L., Barillier, A. & Combroux I. (2018). A multiscale assessment protocol to quantify effects of restoration works on alluvial vegetation communities. *Ecological Indicators*, 90, 643-652.

Macroinvertébrés (manuscrit D)

Staentzel, C., Combroux, I., Barillier, A., Grac, C. & Beisel, J.N. Effects of a river restoration project along the Old Rhine River (France-Germany): responses of macroinvertebrate communities. Soumis dans le journal *Ecological Engineering*.

4.1 Evaluation interdisciplinaire de l'injection sédimentaire (site K)

4.1.1 How do instream flow increase and gravel augmentation impact biological communities in large rivers: A case study on the Upper Rhine River (manuscrit B)

Staentzel, C. ^a, Arnaud, F. ^b, Combroux ^a, I. Schmitt, L. ^a, Trémolières, M. ^a, Grac, C. ^{a,c}, Piégay, H. ^b, Barillier, A. ^d, Chardon, V. ^a & Beisel, J.N. ^{a,c}.

^a Université de Strasbourg, CNRS, LIVE UMR 7362, F-67000 Strasbourg, France ;

^b Université de Lyon, EVS UMR 5600, F-69000 Lyon, France ;

^c Ecole Nationale du Génie de l'Eau et de l'Environnement (ENGEES), F-67070 Strasbourg, France ;

^d Centre d'ingénierie hydraulique (CIH), Electricité de France (EDF), F-73374 Le Bourget du Lac, France.

Le premier manuscrit s'intéresse, avec une approche interdisciplinaire, à la dynamique des communautés biologiques après l'injection sédimentaire d'octobre 2010 sur le site K quasi concomitante à l'augmentation du débit réservé réalisée à partir de décembre 2010. L'objectif a été de définir et discriminer les effets écologiques des deux actions de restauration. Cet article est sous presse dans le journal *River Research and Applications* (Figure 4.1)

Received: 16 June 2017 | Revised: 11 October 2017 | Accepted: 27 November 2017
DOI: 10.1002/rra.3237

WILEY

RESEARCH ARTICLE

How do instream flow increase and gravel augmentation impact biological communities in large rivers: A case study on the Upper Rhine River

C. Staentzel¹ | F. Arnaud² | I. Combroux¹ | L. Schmitt¹ | M. Trémolières¹ | C. Grac^{1,3} | H. Piégay² | A. Barillier⁴ | V. Chardon¹ | J.-N. Beisel^{1,3}

¹CNRS, LIVE UMR 7362, Université de Strasbourg, F-67000 Strasbourg, France
²CNRS, EVS UMR 5600, Université de Lyon, F-69000 Lyon, France
³Ecole Nationale du Génie de l'Eau et de l'Environnement de Strasbourg (ENGEES), F-67070 Strasbourg, France
⁴Centre d'ingénierie hydraulique (CIH), Electricité de France (EDF), Savoie Technolac, F-73374 Le Bourget du Lac, France

Correspondence: Cyril Staentzel, CNRS, LIVE UMR 7362, Université de Strasbourg, F-67000 Strasbourg, France; Email: cyril.staentzel@univ-strasbourg.fr

Funding information: Direction de France, European Regional Development Fund

Abstract
Actions are being developed to address the adverse consequences of engineering works on large European rivers by developing and implementing restoration activities in order to enhance the functionality and biodiversity of fluvial hydrosystems. However, as has frequently been mentioned in the scientific literature, quantitative and qualitative evaluation of the project benefits, if any, and their sustainability are hindered by the difficulty in assessing the responses of aquatic and riparian communities to the methods employed. A case study was conducted on a by-passed section of the Upper Rhine River (France and Germany) to investigate the effects of instream flow increase and gravel augmentation on selected aquatic and riparian communities (macroinvertebrates, macrophytes, and riparian plants). This paper presents the results of a 6-year interdisciplinary, before-after control-impact design monitoring study. The complexity of the study lies in carrying out a separate assessment of the cumulative effects on a site-based, project-specific basis. The results showed that (a) the instream flow increase resulted in greater richness of macrophyte species in the newly created backwaters, (b) the artificial gravel bar favoured the recruitment of pioneer species, including invasive species, although gravel redistribution by floods prevented their development, and (c) gravel augmentation tended to promote the taxonomic richness of macroinvertebrate communities with the appearance of species adapted to the new substrate areas. These findings should help to fill the knowledge gaps in large-scale restoration and contribute key responses to the most frequently arising issues in this area, especially those concerning the efficiency and sustainability of river restoration projects.

KEYWORDS
biodiversity, ecological restoration, invasive species, large rivers, macroinvertebrates, riparian plants

1 | INTRODUCTION
Over the last two centuries, the majority of large European rivers have been significantly affected by engineering works such as channelization, damming, construction of groynes fields, by-passing, and water diversion for the purposes notably of flood protection, navigation, and hydro-electricity production (Petts & Gurnell, 2005; Sparks, 1995). These structural modifications have disturbed the natural hydrological regimes and sediment fluxes (Heller, Helm, Schiemer, & Bornette, 1995), inducing a loss of spatio-temporal heterogeneity in river habitats (Anoncs & Bornette, 2002; Friberg, 2014). Many authors have demonstrated the impact that river engineering has had on ecosystem integrity (Clewell & Aronson, 2010; Malmqvist & Rudolfs, 2002; Petts, 1984): depletion/loss of alveol-specific species (pollution-sensitive species, riparian plants), colonization by invasive species, that is, exotic species whose growth rates are not strongly regulated, often resulting in community dominance (David et al., 2017) and thus diminishing the diversity of native plant life forms. The 1960s and 1970s saw the emergence of the first "corrective" interventions to restore hydrosystem functionalities (Bernhardt et al., 2005; Brooks & Shields, 1996; Poff et al., 1997; Wisnars & Blisson, 2003). Action plans aiming at improving the morphodynamic and

River Res Applic. 2017;1-12. | wileyonlinelibrary.com/journal/rra | Copyright © 2017 John Wiley & Sons, Ltd. | 1

Figure 4.1 : Manuscrit A sous presse dans le journal *River Research and Applications*

4.1.1.1 Abstract

Actions are being developed to address the adverse consequences of engineering works on large European rivers by developing and implementing restoration activities in order to enhance the functionality and biodiversity of fluvial hydrosystems. However, as has frequently been mentioned in the scientific literature, quantitative and qualitative evaluation of the project benefits, if any, and their sustainability is hindered by the difficulty in assessing the responses of aquatic and riparian communities to the methods employed. A case study was conducted on a by-passed section of the Upper Rhine River (France, Germany) to investigate the effects of instream flow increase and gravel augmentation on selected aquatic and riparian communities (macroinvertebrates, macrophytes, and riparian plants). This paper presents the results of a six-year interdisciplinary, before-after control-impact (BACI) design monitoring study. The complexity of the study lies in carrying out a separate assessment of the cumulative effects on a site-based, project-specific basis. The results showed that (i) the instream flow increase resulted in greater richness of macrophyte species in the newly created backwaters, (ii) the artificial gravel bar favoured the recruitment of pioneer species, including invasive species, although gravel redistribution by floods prevented their development, (iii) gravel augmentation tended to promote the taxonomic richness of macroinvertebrate communities with the appearance of species adapted to the new substrate areas. These findings should help to fill the knowledge gaps in large-scale restoration and contribute key responses to the most frequently arising issues in this area, especially those concerning the efficiency and sustainability of river restoration projects.

Keywords: biodiversity, ecological restoration, invasive species, large rivers, macroinvertebrates, riparian plants

4.1.1.2 Introduction

Over the last two centuries, the majority of large European rivers have been significantly affected by engineering works such as channelization, damming, construction of groyne fields, by-passing, and water diversion for the purposes notably of flood protection, navigation, and hydro-electricity production (Petts & Gurnell, 2005; Sparks, 1995). These structural modifications have disturbed the natural hydrological regimes and sediment fluxes (Heiler *et al.*, 1995), inducing a loss of spatio-temporal heterogeneity in river habitats (Amoros & Bornette, 2002; Friberg, 2014). Many authors have demonstrated the impact that river engineering has had on ecosystem integrity (Clewell & Aronson, 2010; Malmqvist & Rundle, 2002; Petts, 1984): depletion/loss of alluvial-specific species (pollution-sensitive species, riparian plants), colonisation by invasive species, *i.e.* exotic species whose growth rates are not strongly regulated, often resulting in community dominance (David *et al.*, 2017), and thus diminishing the diversity of native plant life forms.

The 1960s and 1970s saw the emergence of the first "corrective" interventions to restore hydrosystem functionalities (Bernhardt *et al.*, 2005; Brookes & Shields, 1996; Poff *et al.*, 1997;

Wissmar & Bisson, 2003). Action plans aiming at improving the morphodynamic and ecological processes in large rivers incorporate strategies such as embankment removal, gravel augmentation, instream flow increase, side arm reconnection or floodplain restoration (Schanze *et al.*, 2004). In the case of a by-passed river reach, an instream flow increase is needed to ensure the development of riparian plants and macrophytes, which may be influenced by an elevated water table (Naiman *et al.*, 1993). Increasing the instream flow also increases the wetted perimeter (Gurnell *et al.*, 2012), potentially opening up new areas for macrophyte or macroinvertebrate species colonisation, thus creating a favourable spawning habitat for fish (Garnier & Barillier, 2015; Gurnell *et al.*, 2006).

Another increasingly common practice in river restoration is gravel augmentation, which is the artificial addition of bed material into the channel in order to restore former rates of bedload transport downstream of dams. This type of restoration strategy was first developed in the 1960s in the western USA (Bunte, 2004). In Europe, gravel augmentation projects are more recent and activities are focused on reducing the downstream propagation and mitigating the adverse ecological impacts of sediment starvation (Klösch *et al.*, 2011; Schälchli *et al.*, 2010; Schanze *et al.*, 2004). Although the intention is generally to increase substrate heterogeneity (Merz *et al.*, 2005), gravel augmentation may also improve surface and groundwater water mixing and hence the diversity of benthic and hyporheic zones (Wawrzyniak *et al.*, 2016). However, the results of gravel augmentation have generally been assessed through geomorphological monitoring, which is based, in most cases, on in-channel and bed grain size measurements that aim at tracking changes in channel geometry and grain size distributions (Gaeuman, 2014; Kantoush *et al.*, 2010). Only a few studies have investigated the ecological effects of gravel augmentation (Harvey *et al.*, 2005; Ock *et al.*, 2015) and there has been even less feedback from interdisciplinary studies (ecology linked to geomorphology) on large river restorations (Buijse *et al.*, 2002). The complexity of fluvial hydrosystems (notably in terms of temporal and spatial variabilities) and limited interdisciplinary expertise (Darby & Sear, 2008) create challenges in the assessment of multi-compartment, ecological impacts of restorations, including the potential post-restoration colonisation of newly-created niches by invasive macrophytes or macroinvertebrate species (Combroux *et al.*, 2002; Paillex *et al.*, 2015; Shea & Chesson, 2002). The majority of large European rivers, such as the Rhine, represent an incredible melting pot of invasive species (Beisel, 2001; Beisel *et al.*, 2017; Leuven *et al.*, 2009), which have been introduced from almost all over Europe and around the world.

The purpose of this paper is to investigate the responses of selected aquatic and riparian communities to a restoration programme involving both an instream flow increase and gravel augmentation in a large river. The study was conducted in the channel of the Old Rhine downstream

of the Kembs dam (on the French-German border). In a context of a dual-approach and multiscale restoration project, the study objectives were: (i) to describe the responses of biological communities to these restoration actions, (ii) to measure the permeability of the restored ecosystem to invasive species and (iii) to determine both the individual and cumulative consequences of the restoration actions. The difficulty of evaluating biological responses and consequently of assessing the success or failure of restoration actions is often due to inappropriately short post-restoration follow-ups (Bernhardt *et al.*, 2005; Kondolf *et al.*, 2007). Consequently, a more general aim of the paper is to provide feedback on both the efficiency and the sustainability of the restoration plan based on data collected over a longer (six-year) period, which is crucial for both scientific and operational decision-making purposes.

4.1.1.3 Study area

With a length of 1250 km and a drainage basin of 185,260 km², the Rhine is one of the largest European rivers (Figure 4.2). The hydrological regime of the Upper Rhine (France, Germany) is nivo-glacial, with high flows occurring in June and July (CHR, 1977). The upstream part of the Upper Rhine River from Kembs (kilometric post (KP) 174), near the Franco-Swiss border, to Breisach (KP 225) is divided by the Kembs diversion dam into two waterways that were subject to regulation works conducted between the mid-19th to the mid-20th centuries (Figure 4.2). A maximum flow of 1400 m³ s⁻¹ is diverted into the “Grand Canal d'Alsace” (GCA) which encompasses four hydroelectric power plants: Kembs, Ottmarsheim, Fessenheim, and Vogelgrün (Figure 4.2). Until December 2010, the flow rate through the by-passed Old Rhine was 20 to 30 m³ s⁻¹, which is around 1/40 of the mean annual discharge at Basel. Overflows exceeding 1400 m³ s⁻¹ (the maximum discharge in the GCA) are routed to the Old Rhine. This threshold was exceeded an average of 69 days per year between 1932 and 2011, meaning a minimum flow was maintained in the Old Rhine for 81% of the time. The poor ecological functionality exhibited by the Old Rhine was largely due to hydromorphological alterations, including channel dewatering, bed incision, bed armouring, and static fluvial forms.

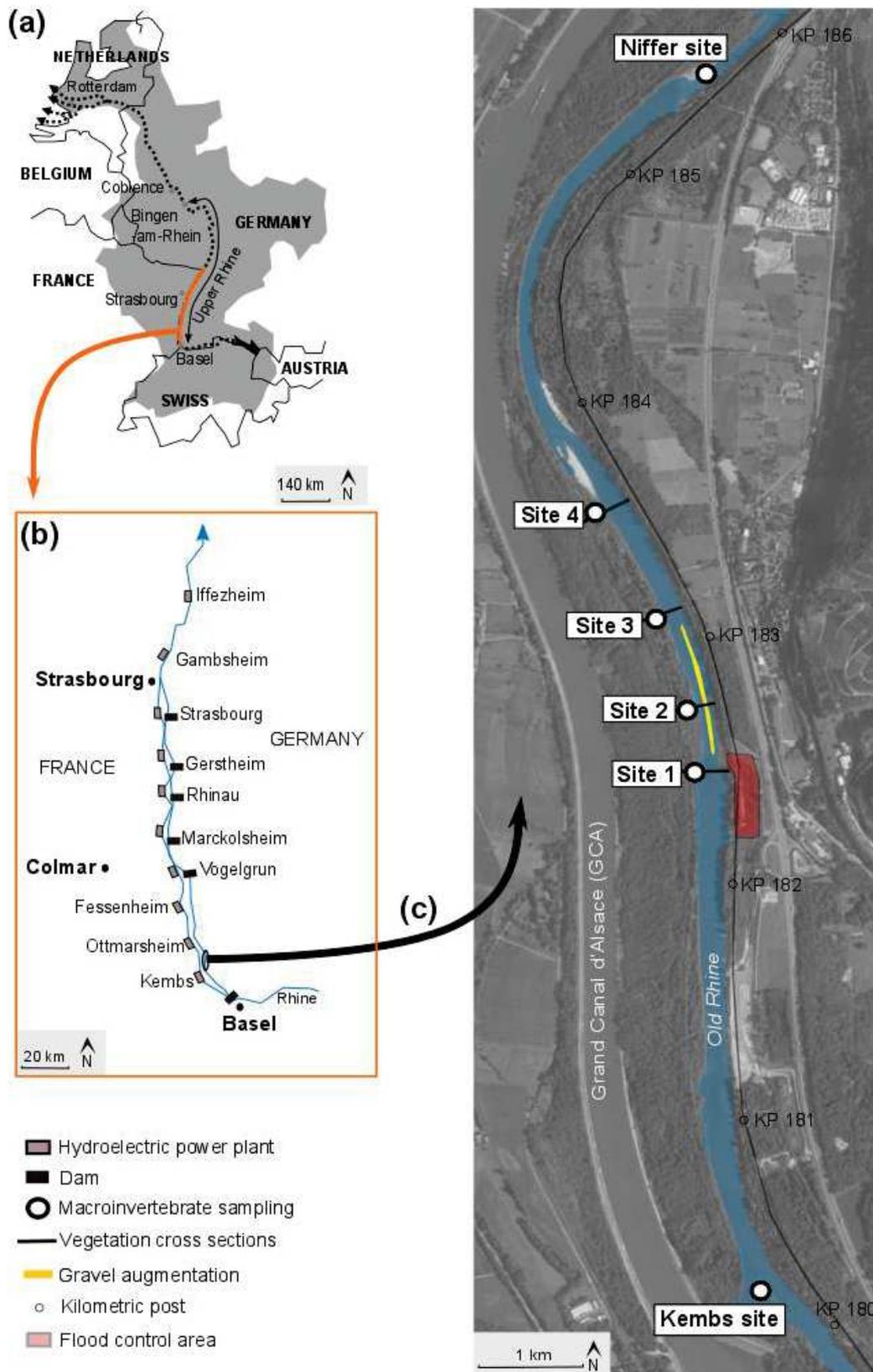


Figure 4.2: A. Location of the Upper Rhine in the Rhine River Basin. B. Location of the Old Rhine River, delimited by the Kembs and Breisach dams. C. Location of gravel augmentation (in yellow), with the monitoring sites (sites 1, 2, 3 and 4) flanking the gravel augmentation and the upstream-downstream sites, respectively Kembs and Niffer (orthophotography from 2016).

The gravel augmentation was carried out within the framework of the European INTERREG programme “Redynamisation of the Old Rhine” (2009-2012). The primary objective was to increase bedform mobility to create hydraulic and habitat diversity, *i.e.* increased channel heterogeneity with new channel bar units, secondary channels, and backwaters (Arnaud *et al.*, 2017). In October 2010, 23,000 m³ of gravel was supplied to the channel 8 km below the Kembs dam (KP 182.4). This volume corresponds to the mean annual bedload transport capacity estimated on this reach prior to regulation (El kadi Abderrezzak, 2009). Sediments were dumped into the channel in a trapezoidal form: 620 m length, 11 to 15 m width, and 2.0 to 3.5 m height, parallel to, but separated from, the right bank. The 110-m-wide channel is bordered by short groynes and steep, vegetated embankments on the right bank and by long (100 m), vegetated groyne fields on the left bank. The channel slope is 0.001 m m⁻¹.

Gravel was taken from a flood control area excavated on the nearby floodplain, and are shown in Figure 4.2. Consequently, the added material was expected to be representative of pre-river engineering conditions, with a grain size finer than the present armoured riverbed. Even though the sediments were added without any sorting, it was determined that the *in situ* material was consistent with the flora and fauna local species pool, ensuring that there were no unintentional species introductions. Sediment samples taken prior to excavation showed a median particle size (D₅₀) between 12 and 46 mm for the injection material *versus* 79 mm for the armoured riverbed (Dittrich *et al.*, 2010). The fraction of material < 2 mm in the sediment samples, and thus presumably in the unsorted supplied sediment, was small (mean value of 15%).

In December 2010, the instream flow was increased from 20-30 to 52-150 m³ s⁻¹ to meet minimum flow requirements for aquatic and riparian communities. A hydraulic model was used to calculate increase values for the entire Old Rhine River. The model results showed that the instream flow needed to vary seasonally with regard to the habitat structure preferenda of the aquatic species (Schneider *et al.*, 2001). Flow variations start in the spring, the maximum instream flow (150 m³ s⁻¹) is reached early in the summer, and the instream flow decreases in late summer-early autumn.

4.1.1.4 Methods

(i) Monitoring framework

Arnaud *et al.* (2017) investigated changes in bed forms and sediment transport over a 5-km-long reach downstream of the gravel augmentation between 2009 and 2014 *via* topo-bathymetric surveys, radio-frequency particle tracking and bed grain size measurement. A biological monitoring programme was also implemented along an upstream-downstream gradient between KP 180 and

186. Vegetation cross-sections and invertebrate sampling were carried out at the four sites close to the gravel augmentation (Sites 1, 2, 3 and 4 – Figure 4.2). Additional macroinvertebrate sampling was conducted further upstream, at the Kembs site (near KP 180), and downstream, at the Niffer site, near KP 186 (Figure 4.2), in order to complete our analysis. Monitoring data from the upstream and downstream sites were used to discriminate between the impacts of the gravel augmentation (the Kembs site and the site 1 are upstream, and thus not impacted by the gravel augmentation) and those of the instream flow increase that impacted the entire Old Rhine River.

The monitoring programme was based on the BACI design (Smith *et al.*, 1993), with the spatial arrangement of biological sites defined with respect to the downstream propagation of the added gravel. This enabled biological sites to be classified over time into three categories (Figure 4.5B): control, not impacted, and impacted. The term “control” is applied to a site that has not been subject to restoration action(s). The term “not impacted” indicates that the sedimentary wave had not yet propagated to the site, whereas the term “impacted” indicates that the sedimentary wave reached the site. For the temporal scale (before-after), three periods were characterized between 2008 and 2014 (see Figure 4.3): (i) Period “before” (PB): prior to the gravel augmentation (October 2010) and instream flow increase (December 2010), (ii) Period 1 (P1): after physical restoration (implementation of both restorative measures) and flood events including an annual flood in December 2010 (instantaneous maximum discharge at Basel, $Q_{\text{imax_Basel}} = 2480 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$) and 2-year return period floods in June 2012 ($Q_{\text{imax_Basel}} = 2740 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$) and October 2012 ($Q_{\text{imax_Basel}} = 2900 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$), but before a 15-year return period flood (Q_{15}) that occurred in June 2013 ($Q_{\text{imax_Basel}} = 3880 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$) and (iii) Period 2 (P2): after the Q_{15} flood.

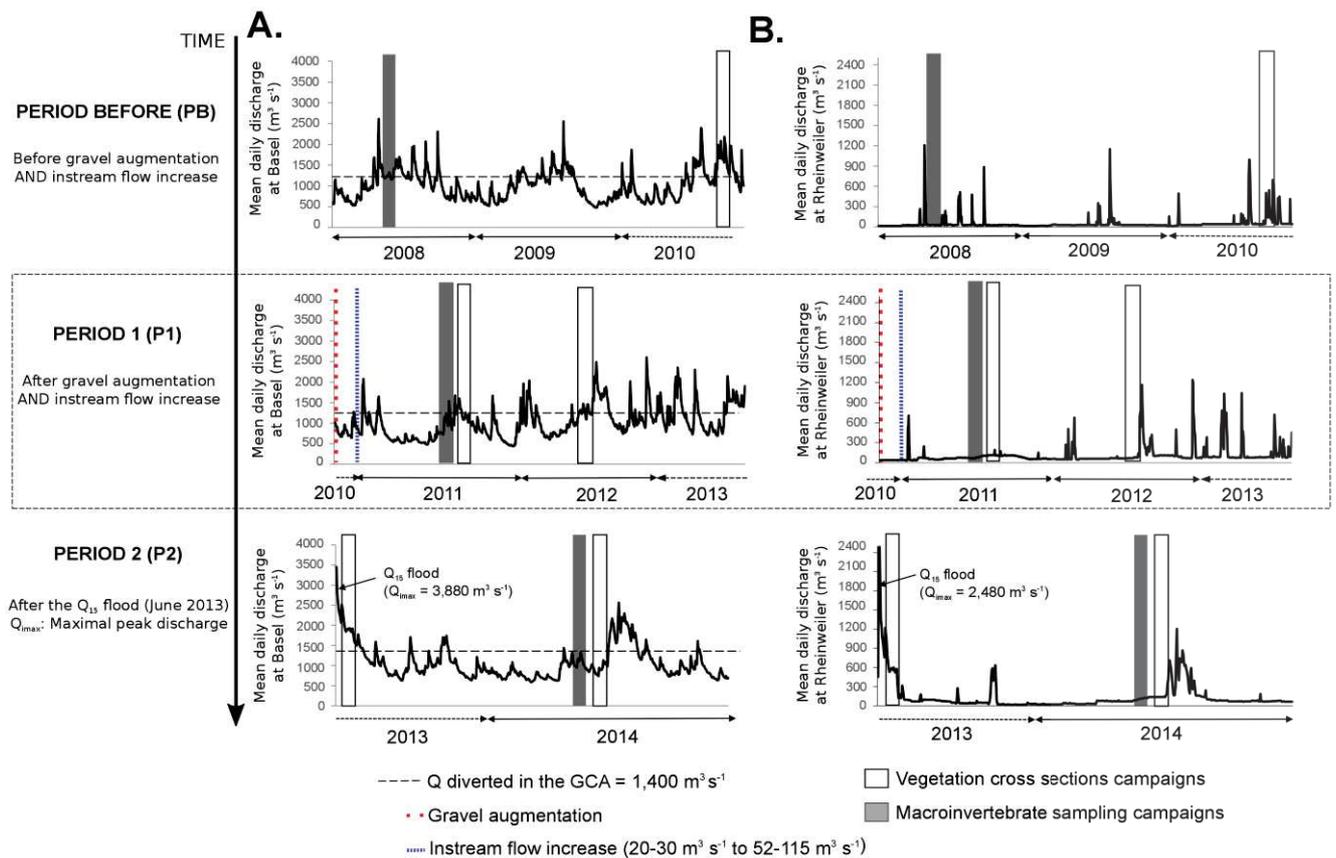


Figure 4.3: Mean daily flow hydrographs from 2008 to 2014 at **A.** Basel-Rheinhalle (upstream of the Kembs dam) and at **B.** Rheinweiler (15 km downstream of the Kembs dam, in the Old Rhine) illustrated the temporal scale (before-after).

(ii) Sampling methods

Sampling campaign periods are shown in Figure 4.3. Cross sections were used to monitor changes in vegetation over time at sites 1, 2, 3 and 4, in the main channel, on the river banks and on the artificial gravel bar (black lines on Figure 4.2). Vegetation surveys were performed according to the phytosociological method (Braun Blanquet, 1932) in summer 2010 (PB), (ii) summer 2011 and 2012 (P1) and (iii) summer 2013 and 2014 (P2) in specific areas: the left bank (LB); Aquatic left side (Aq. LS); on the remains, if any, of the artificial gravel bar (Bar); Aquatic right side (Aq. RS) and on the right bank (RB).

Invertebrate sampling was performed near the left bank (Figure 4.2) at the same four sites, using a 300 x 400 mm high, stainless steel 500 μm Hess Stream Sampler (Hess, 1941) with an attached 500 μm dolphin bucket, until the water level became too high, in May 2014 (P2), to wade in the channel. For these sites, an invertebrate sampling is the sum of four samples collected from within the whole range of existing microhabitats, defined as all combinations of substrate types and flow velocity range (Beisel *et al.*, 1998; Beisel *et al.*, 2000). At the Kembs and Niffer sites,

macroinvertebrate sampling was carried out with a Surber sampler (mesh size 500 μm) at three dates which were at least two weeks after flood events (May 2008, May 2011 and May 2014) and in accordance with the “Standardized global biological index” (IBGN) protocol (AFNOR, 2004).

(iii) Data analyses

Structures of the biological communities were evaluated using four diversity indices; specifically, taxonomic richness (S), the Shannon index H' , Simpson index λ and the Shannon evenness index J' . Taxa considered as pollution-sensitive are denoted EPTC, which signifies *Ephemeroptera*, *Plecoptera*, *Trichoptera* and *Coleoptera*. Despite the reported use of different methods for invertebrate sampling (Hess and Surber), a comparison assessment of communities can be made with a multivariate approach. Factorial Correspondence Analysis was used to observe changes in invertebrate communities between all the sites over time and was implemented in the ADE4 library for R software (v3.4.1; R Core Team, 2017). The hierarchical levels of taxa were harmonized for the macroinvertebrate data analyses using faunistic lists of all common.

(iv) Digitization and modelling

We investigated the effect of the instream flow increase on the water surface area and level as well as on the flow velocity. Using the ArcGIS software, we digitized the aquatic channel boundaries on aerial orthophotos (1 pixel = 20 cm) taken on 1st April 2008 (before instream flow increase) and on 8th April 2011 (after instream flow increase). A 1D hydraulic model (HEC-RAS 5.0.1), based on *in situ* topographic cross sections and water level surveys, was then used to run simulations for 36.5 $\text{m}^3 \text{s}^{-1}$ (before instream flow increase) and 73.5 $\text{m}^3 \text{s}^{-1}$ (after instream flow increase). Seven water level measurements (DGPS Trimble 5800 RTK, XYZ accuracy = 5 cm) spaced every 200 m on the monitoring reach were taken at 40 $\text{m}^3 \text{s}^{-1}$ for model calibration. A Manning coefficient of 0.5 that corresponds to a gravel-cobble bed river channel (Benson & Dalrymple, 1967) was applied. The maximum difference in elevation observed between *in situ* measurements and modelling results was ± 8 cm and on average ± 5 cm.

4.1.1.5 Results

(i) Hydro-morphological changes

Geomorphological monitoring revealed that the trapezoidal deposit was partially dispersed by the first flood event of December 2010. A bar of length 200 m and width 4 to 15 m remained (Figure 4.5A.I). A sharp deposition front was visible underwater, located 80 m downstream of the end of the initial deposit. The major part of the residual bar and the sediment wave front disappeared with

subsequent floods of June 2012 and October 2012. Tracked particles were found over a distance up to the site 4 two years after the gravel augmentation (P1) and downstream of the Niffer bend (KP 185.9) three years after the gravel augmentation (P2) (Figure 4.5A.II). The maximum deposition height measured on the monitoring reach varied from 2.6 m (after the first flood) to 1.7 m (P1) and 0.9 m (P2) with the dispersion process over time (Figure 4.5A.II) (see Arnaud *et al.*, 2017 for details on hydro-morphological changes). The site 1 and the Kembs site were not impacted at any time (control sites). The sites 2 and 3, located close to the left bank, were at the left edge of the gravel dispersion pattern which mainly covered the middle of the channel and the right bank area; the impact of the gravel augmentation on these two sites is therefore questionable.

The site most affected by the gravel augmentation was the site 4, where in-channel grain size measurements on 50 x 200 m in-channel area, revealed a decrease in D_{50} from 79 to 60 mm between PB and P2 (Figure 4.4).

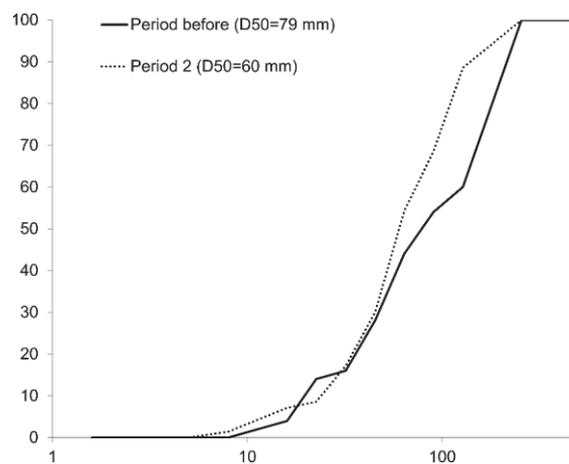


Figure 4.4: Cumulative grain size distributions at site 4 between PB and P2.

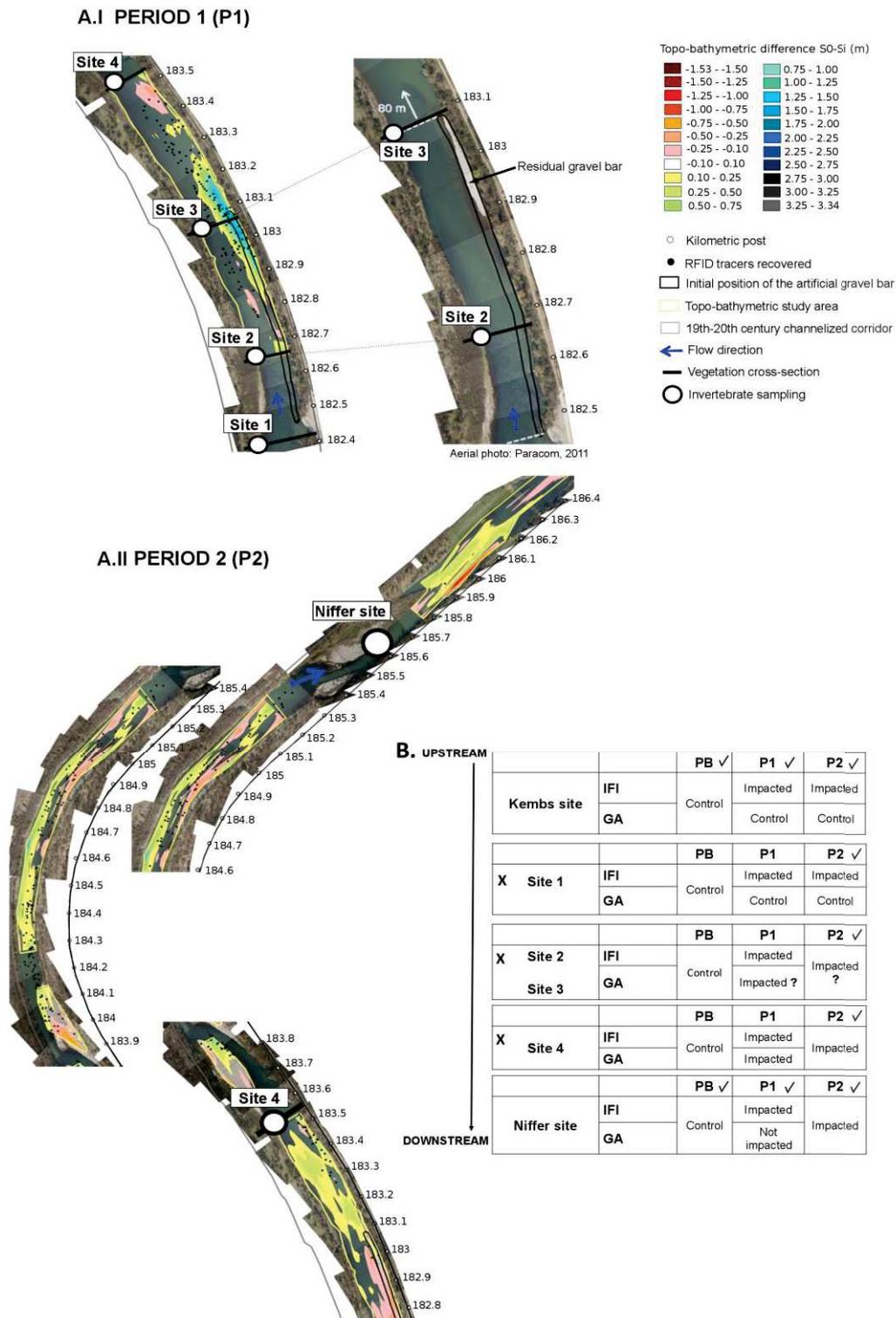


Figure 4.5: *A. Dispersion pattern of the augmented gravel based on topo-bathymetric surveys (blue/yellow=deposition; red = erosion) and radio-frequency tracking particles over time: (A.I) in 2011-2012 (P1) and (A.II) in 2013 (P2) (Arnaud et al., 2017, modified). B. Classification (control – impacted – not impacted) of the spatially arranged biological sites versus time period and restoration project: the instream flow increase (IFI) and the gravel augmentation (GA). Vegetation surveys were conducted for sites 1, 2, 3 and 4 (black crosses) in all periods whereas invertebrate sampling was only performed for the time periods ticked off in the column headers.*

With regard to the instream flow increase, this corresponded to a measured increase in water surface area of 5107 m² between 1st April 2008 (PB – 190.700 m² - 36.5 m³ s⁻¹) and 8th April 2011 (P1 – 195.807 m² - 73.5 m³ s⁻¹) from KP 182 to KP 184. The 1D hydraulic modelling showed a mean water level increase of 0.41 ± 0.04 m (Figure 4.6) and a mean flow velocity increase of 0.20 ± 0.06 m s⁻¹. Gentle slopes on the left bank meant the rising water level had a greater impact there than on the right bank, leading to the emergence of new lateral water bodies, such as backwaters (Figure 4.6D). This rising water level is effectively due to the instream flow increase because the gravel augmentation (trapezoidal deposit) was designed to allow for a 10 cm maximum water level with regard to the functioning of the adjacent flood control area. The artificial deposit was dispersed after the first flood event. As the dispersion process increased through time, we assume that the influence of the gravel injection on the water level decreased and thus was much less than the effect of the instream flow increase.

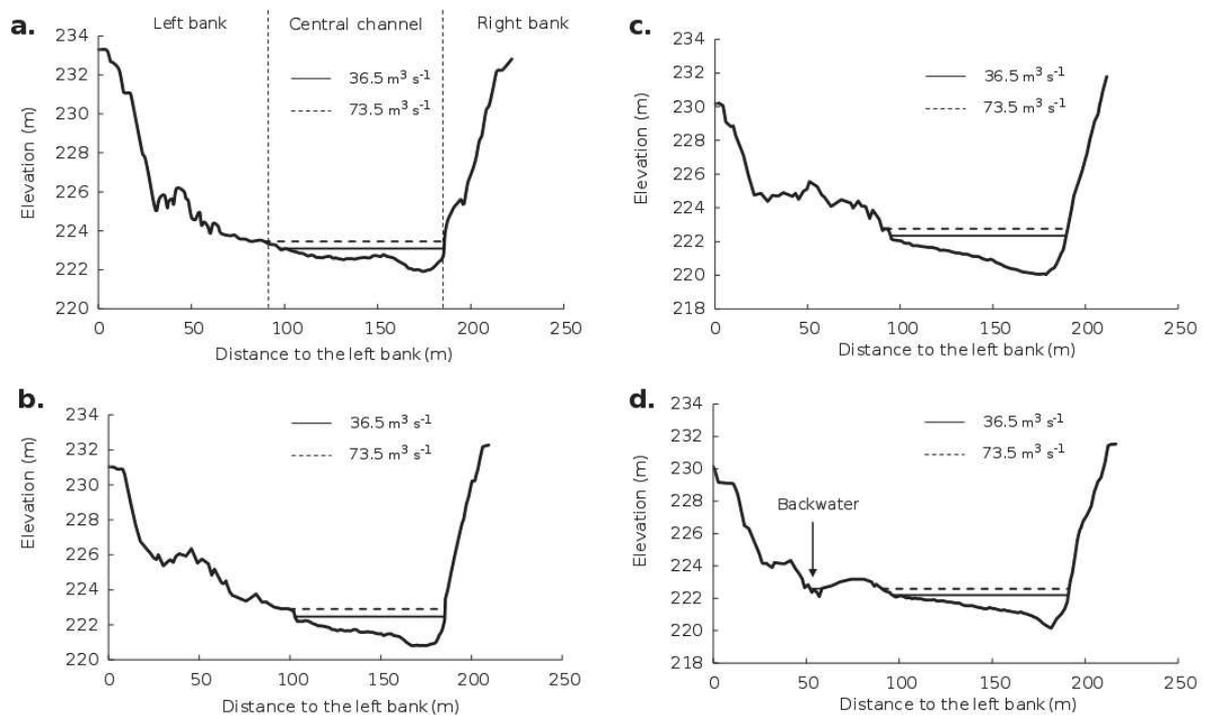


Figure 4.6: Results of water-level modelling based on 2009 cross-sectional data and instream flow increase from 36.5 (PB) to 73.5 m³ s⁻¹ (P1) for **A.** site 1, **B.** site 2, **C.** site 3 and **D.** site 4.

(ii) Biological community dynamics

(ii.a) Plant community

The residual portion of the artificial gravel bar was rapidly colonised by helophytic vegetation, though with a very low coverage. The majority of the vegetation disappeared in P1 following gravel redistribution and all of the vegetation disappeared in P2 (S3, Bar in Table S1). Between P1 and P2 (after the Q₁₅ flood), localized deposits (<4 m²) of fine-sediment (sand and silt) of 20 to 30 cm in thickness were observed at sites 2 and 3. A vegetated side channel with aquatic macrophytes including a dominant species *Callitriche obtusangula* with associated ones such as *Chara* sp., *Myriophyllum spicatum* and *Stuckenia pectinata* appeared in P1 on the site 3 (S3, Aq. LS in Annexe 6). Similar results were obtained for the site 2, where a helophyte community took root on this new substrate but with very low cover. The riparian plant phytosociological structure of the site 4 evolved in 2013 (P2), with a shift in dominance from the *Phalaridetum arundinaceae* community to a *Salicetum-populetum nigrae* association. Most of the riparian and aquatic invasive species, present at low cover in PB and P1, disappeared after the Q₁₅ flood (P2). Only *Reynoutria japonica*, with a cover of 30%, was still present on the RB at site 3 in P2 (S3, RB in Annexe 6).

(ii.b) Invertebrate communities

The taxonomic richness (S) of invertebrate groups increased over time at the upstream-downstream sites (Figure 4.7A). On the Kembs site, there was an increase in the number of species from 13 to 37 (+ 185%) and on the Niffer site from 20 to 45 (+ 125%), while the total abundance also increased. Both sites showed clearly poorer invertebrate diversity in PB, with existing communities unbalanced by one or two dominant species, in particular Chironomidae (> 70%). In P1, communities were already richer in taxa (first observations of Coleoptera) than in PB with a more even distribution between species, albeit a lower total abundance. The level of evenness observed in P2 was in the same range as in P1 despite the increase in abundances of invasive species (Figure 4.7B). The Shannon index was by far the highest for the Niffer site in P2, with ten new taxa observed, notably Odonata species including Gomphidae (*Gomphus vulgatissimus*), Coenagrionidae, Corduliidae (*Cordulia aenea*), Platycnemididae (*Platycnemis* sp.) and Calopterygidae (*Calopteryx* sp.).

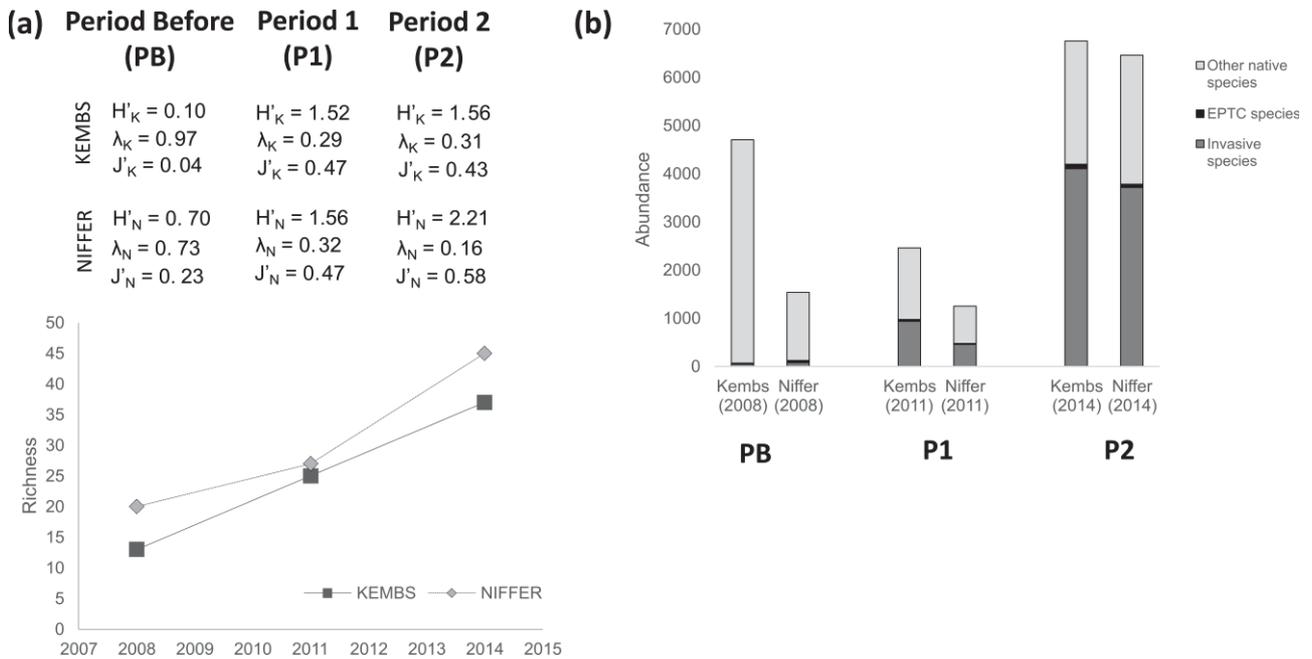


Figure 4.7: Evolution in **A.** Richness/diversity indices (Shannon index H' , Simpson index λ and evenness J'), and **B.** Abundance (EPTC, invasive and native invertebrate species) at the Niffer and Kembs sites.

Table 4.1: Summary of the results of P2 invertebrate sampling at the four sites: abundances of taxa, density, richness, diversity indices (Shannon index H' ; Simpson index λ ; evenness J') and invasive species and EPTC abundances.

	Site 1	Site 2	Site 3	Site 4
Abundance (N)	7,766	3,547	4,928	5,643
BIVALVIA	36	88	30	4
COLEOPTERA	13	2	0	10
CRUSTACEA	3,157	760	712	989
DIPTERA	4,260	2,497	3,739	4,180
EPHEMEROPTERA	30	28	40	73
GASTROPODA	143	134	351	229
HETEROPTERA	0	0	0	1
HIRUDINEA	30	6	40	31
NEMATODA	14	9	7	18
ODONATA	0	1	0	0
OLIGOCHAETA	34	0	4	0
PLECOPTERA	4	0	0	46
POLYCHETA	0	0	0	0
TRICHOPTERA	45	22	5	62
Density (m²)	4,568	2,086	2,899	3,319
Richness (S)	36	21	25	30
Shannon index (H')	1.35	0.97	0.93	1.16
Simpson index (λ)	0.38	0.54	0.59	0.55
Evenness (J')	0.38	0.32	0.29	0.34
Invasive species abundance (%)	41.5	24.7	15.1	18.1
EPTC species abundance (%)	1.2	1.5	0.9	3.4

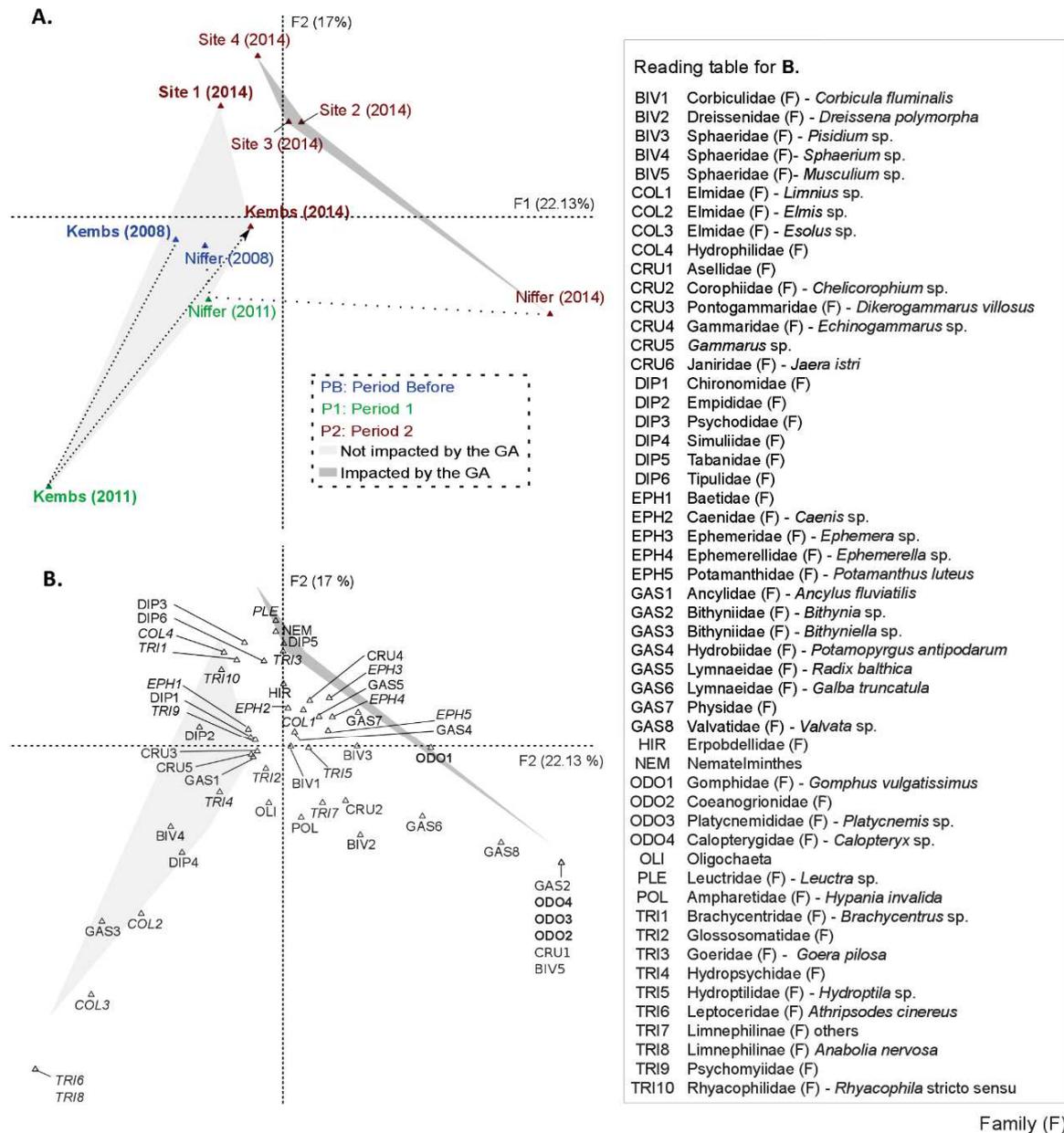
For the sites 1, 2, 3 and 4, macroinvertebrate samples were only collected during P2. The taxonomic richness was higher at sites 1 (S=36) and 4 (S=30) than at sites 2 (S=21) and 3 (S=25), (Table 4.1). Diversity indices were lowest at sites 2 and 3, both of which had lower EPTC richness and abundance than elsewhere. However, the *G. vulgatissimus* dragonfly (listed in the IUCN world and European red lists) was only observed at the site 2. At site 4, stoneflies (Plecoptera: Leuctridae) were the most abundant (n=46) and caddisfly (*Goera pilosa*, *Brachycentrus* sp., Rhyacophilidae *sensu stricto*, *Psychomyia pusilla*) densities increased. A marked decrease in invasive species abundance, especially for the amphipod *Dikerogammarus villosus* and *Echinogammarus ischnus* crustacean populations was observed in descending the river: *D.villosus* was three times less abundant at sites 2, 3 and 4 than at the site 1 (Table 4.1).

The factorial plane of a correspondence analysis based on invertebrate abundance data is presented in Figure 4.8. The first and second factorial axes respectively account for 22.13% and 17% of the total inertia of the faunal data matrix. The ordination of the sites along the F1 axis reflects temporal variations (trajectories) and levels (low to high) of habitat heterogeneity. The second (F2) axis position differentiates the sites based on the relative pollution-sensitive taxa composition of their assemblages. Niffer and Kembs are the only sites plotted with trajectories, showing variations over time (Figure 4.8A and classifications in Figure 4.5B). Communities at these two sites were broadly similar in PB (Figure 4.8B); however a slight variance was observed in P1 with Trichoptera and Coleoptera taxa appearing at the Kembs site but not at the Niffer site (Figure 4.8B). As neither the site was impacted in P1 by the gravel augmentation, this result could be attributable to the instream flow increase.

The sites 1, 2, 3 and 4, sampled only during P2 are also represented in the factorial plane. In P2, the gravel redistribution was still impacting the site 4 and had reached the Niffer site (Figure 4.5A.II). The invertebrate community observed on the Niffer site appeared more diverse in P2 than in PB and P1, with the notable apparition of Odonata. The Kembs site, by contrast, showed an increase in common species over the same time frame.

In comparison to the Kembs and Niffer sites, which are well separated, the sites 1, 2, 3 and 4 are clustered closely together on the first factorial axis of the correspondence analysis. The factorial analysis indicates that the gravel augmentation had a minor effect at sites 2 and 3 despite their left border positions in the first quadrant. The slight difference between the positions of the sites on the factorial map might in fact reflect a greater density of species adapted to sediment conditions (*e.g.*

Odonata) and species that are less sensitive to water quality (e.g. Gastropoda) at sites 2 and 3 (Figure 4.8B).



Family (F)

Figure 4.8: Factorial plane of a correspondence analysis based on all site data. **A.** The three periods are represented by different colours: PB in blue (◀ December 2010), P1 in green (December 2010 ▶; i.e., after the gravel augmentation and the instream flow increase) and P2 in red (i.e., after the Q_{15} flood event in June 2013). Time trajectories are given for Niffer and Kembs site scores, whereas sites 1 (control, in bold), 2, 3 and 4, are each represented by a single point corresponding to the P2 data. **B.** Macroinvertebrate species observed in 2008, 2011 and 2014 (abundance data were $\text{Log}_2(x+1)$ transformed). EPTC orders are represented in italic and Odonata in bold.

4.1.1.6 Discussion

(i) Biological response indicators

(i.a) Riparian plants and macrophytes

The artificial gravel bar was partially dispersed two months after the gravel augmentation was completed (December 2010 – P1) and it disappeared gradually with subsequent floods (June 2012; October 2012 – P1; June 2013 – P2). The primary geomorphic objective of increasing bedform mobility was thus achieved. However, with respect to riparian plants and macrophytes, the effects of the gravel augmentation were, as expected, isolated and minor because of the disappearance of pioneer fluvial forms available for vegetation encroachment. The influence of gravel augmentation on vegetation responses was small compared to the instream flow increase. Furthermore, the results showed that the instream flow increase had a stronger impact on the left bank than on the right one (Figure 4.6). On the left bank, the gentle slopes increased the number of vegetation niches for terrestrial and aquatic organisms (Bornette & Amoros, 1996; Gurnell *et al.*, 2006). Combined with local deposits of fine sediments, this also contributed to successful macrophyte colonisation. On the right bank, a high level of remobilization of the artificial gravel bar and steep slopes were clearly responsible for the scarcity of macrophytes observed post-restoration.

The unsorted sediment supplied into the channel contained a small fraction of sand (~15%) that may have been washed out and deposited in low energy areas, *e.g.* at sites 2 and 3. However, given the location of both sites at the left edge of the gravel dispersion pattern, the observed fine sediment deposits at these two sites may equally well result from sand inputs from upstream. The retention of fine sediments at a smaller spatial scale could also be enhanced by some varieties of riparian plants (*Salix* sp.) or macrophytes (*Myriophyllum spicatum*), and thus promote the installation of other riparian plants or macrophytes species (Bornette & Amoros, 1996; Gurnell, 2014).

(i.b) Macroinvertebrates

The increase in richness of species adapted to new sediment conditions was observed at site 2 during P2, such as Gastropoda and the heritage species *Gomphus vulgatissimus*, where local fine-sediment deposits contributed to the creation of a patchy habitat mosaic at a smaller spatial scale. Although specific richness values of fine sediment substrates are low in comparison to coarser substrates, they can host distinctive macroinvertebrate communities (Lancaster & Hildrew, 1993; Yamamuro & Lamberti, 2007).

Species richness increased on the Niffer site, where taxa not previously observed there, such as Odonata, appeared. It is not possible to relate this result directly to the gravel augmentation. Indeed, Arnaud *et al.* (2017) noted in their analysis that the gravel augmentation effects could not be clearly distinguished from the effects of floods and bed sediment remobilization in the further downstream channel section. However, the impact of the gravel augmentation could be dissociated from the effects of the instream flow increase thanks to the other sites along the BACI protocol (Figure 4.5). The instream flow increase resulted in the expansion of ecological niches (which were occupied by other species, especially Coleoptera) while the gravel augmentation contributed to increasing particle size diversity notably at site 4, where a significant decrease in coarse gravel size was measured. The location of this site *i.e.* in the main channel, at a bar head well exposed to flow, combined with gravel fining and probably improved oxygenation, may have favoured rheophilic taxa (such as Plecoptera and Trichoptera). Merz *et al.* (2005) reported a similar, positive outcome on macroinvertebrate densities, on seven gravel augmentation sites in the lower Mokelumne River (California) but warned that the site-specific benefits of gravel augmentation are transitory, in keeping with the transient nature of alluvial systems.

(i.c) Focus on invasive species establishment

Riparian and aquatic invasive species disappeared from all sites after the Q₁₅ flood (P2) except for the site 3 where *R. japonica* was present on the right bank. The entire restored reach from the Kembs to the Niffer site showed a higher abundance of invasive macroinvertebrate species in comparison to the abundances observed before the restorations. However, the invasive crustacean amphipod *D. villosus* appeared in lower abundance at sites 2, 3 and 4 than on the site 1. *D. villosus* is well known for its aggressive and voracious predatory behaviour, which could alter the food web structure and potentially have direct and indirect effects on native populations (Koester *et al.*, 2015). The significant difference in relative abundance between sites could be explained by limited habitat/food resources at sites 2 to 4 due to the presence of other taxa following the gravel augmentation or by a physiology that is not adapted to high floods. The latter explanation is supported by results obtained on the Rhône River, where populations of dominant predator species declined following an instream flow increase and floods (Paillex *et al.*, 2009). The permeability of restored systems to invasive species is widely documented (Friberg, 2014; Leuven *et al.*, 2009), although the ecological constraints of large rivers could prevent or control their settlement.

(ii) Feedback and perspectives

Several studies have highlighted the significance of developing an interdisciplinary understanding of hydromorphological processes and biological communities in river landscapes (Bornette *et al.*,

1998; Elosegi *et al.*, 2010; Grabowski & Gurnell, 2016). However, most geomorphological studies investigate the variability of bed mobility at local spatial scales (*e.g.*, riffle-pool-bar sequences) but not at a sufficiently small spatial scale (*e.g.*, local fine-sediment deposition areas) to observe changes perceived at the aquatic organism level. The microhabitats and their spatio-temporal arrangement play a key role in structuring macrophyte communities (Lacoul & Freedman, 2006) and macroinvertebrate assemblages (Beisel *et al.*, 1998, 2000). Based on the monitoring programme results, a conceptual model of key cause-effect relationships and interactions was developed to describe positive, negative or mixed effects of both restoration actions (Figure 4.9).

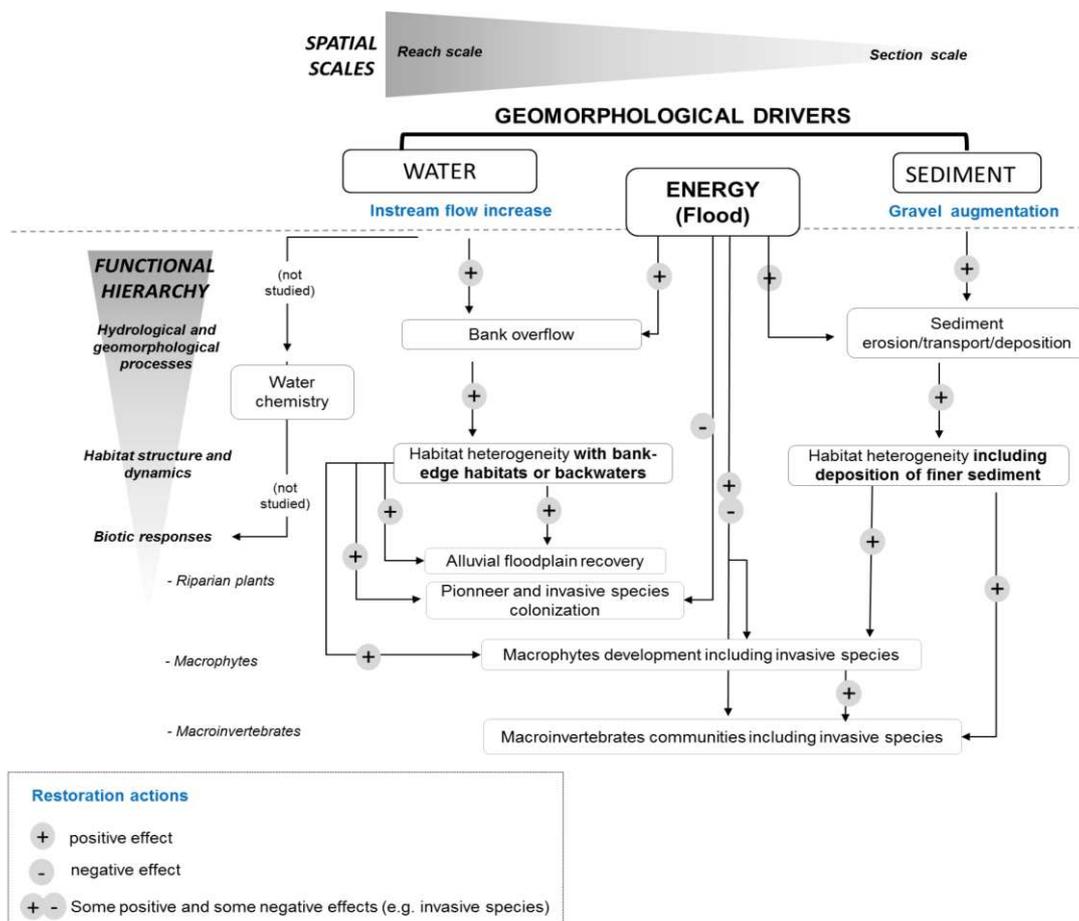


Figure 4.9: Conceptual model illustrating the different relationships/interactions between compartments of the fluvial hydrosystem and the two types of restoration action. Changes in water chemistry were not studied within the scope of this work. Each compartment of the system influences at least one other, resulting in a positive (+), neutral (+/-) or negative effect (-).

Instream flow increase and gravel augmentation aimed to act on the main geomorphological drivers, *i.e.* water and sediment supply in both integrative and singular pathways. This model stresses the necessity of an interdisciplinary approach to assess ecological restoration efficiency from the microhabitat scale to the entire fluvial hydrosystem, taking into account floods and sediment transport that shape fluvial forms, and ultimately biological communities. Some restoration

strategies, such as instream flow increases, could lead to the return of an entire ecosystem to its former state through the restoration of geomorphological and biological processes at a global scale (and generally have a good efficiency). Other restoration projects involve singular, targeted actions and must be managed with a long-term restoration strategy that take into account their generally short-term and transient effects. Regular passive gravel augmentations or a continuous sediment supply from bank erosion are advanced in other studies (Bunte, 2004; Hooke & Mant, 2000). The scientific community of the restoration project discussed in this paper recommended continuing large-scale gravel augmentation and combining it with channel widening (artificially and/or by controlled bank erosion). The latter is expected to promote deposition of a part of the bedload coming from upstream and consequently increase hydraulic and habitat heterogeneity in a more sustainable way than was possible with a single gravel augmentation in a « canal » system (Arnaud *et al.*, 2017). A question remains as to whether this might provide an opening to invasive species introduction or proliferation through the creation of low-energy areas less impacted by floods.

4.1.1.7 Conclusions

Monitoring over several years is necessary, as robust pre-restoration and comprehensive post-restoration data are required to establish a baseline and understand the trajectories of change associated with restoration actions (Kail *et al.*, 2015; Meyer *et al.*, 2013). This six-year study showed that (i) biological communities adapted to new sediment areas and tolerant of low water-quality conditions appeared along the river following the restoration actions, (ii) such restored systems were permeable to invasive species; however the ecological constraints of large rivers (flooding, dominant coarse substrate) could control their establishment and (iii) the sustainability of single gravel augmentation effects remains questionable whereas the instream flow increase has proven to be effective and sustainable. The combination of gravel augmentation with an instream flow increase enhances the habitat complexity and ecological integrity of large rivers, as described in Gurnell *et al.* (2012) and Harvey *et al.* (2005). Other process-based river restoration projects are currently ongoing on the Old Rhine River, considering that each restoration action should be selected taking into account external drivers, *e.g.* biological invasions, and internal river dynamics, *i.e.* flood occurrence and energy flow.

Acknowledgements

This research was supported by the European Regional Development Fund within the project “Redynamization of the Old Rhine 2009-2012” and by Electricité de France (EDF) who allowed us to pursue the research over time and to use internal company data. We also thank referees and the EDF language reviewers, whose constructive comments have helped to improve the manuscript.

4.1.1.8 References

- AFNOR. (2004). Qualité de l'eau. Détermination de l'Indice Biologique Global Normalisé (IGBN). *Association française de normalisation – norme homologuée T90-350*, 1-16.
- Amoros, C., & Bornette, G. (2002). Connectivity and biocomplexity in waterbodies of riverine floodplains. *Freshwater Biology*, 47(4), 761-776. doi: 10.1046/j.1365-2427.2002.00905.x.
- Arnaud, F., Piégay, H., Béal, D., Collery, P., Vaudor, L., & Rollet, A.J. (2017). Monitoring gravel augmentation in a large regulated river and implications for process-based restoration. *Earth Surface Processes and Landforms*, 42(13), 2147-2166. doi: 10.1002/esp.4161.
- Beisel, J.N., Peltre, M.C., Kaldonski, N., Hermann, A., & Muller, S. (2017). Spatiotemporal trends for exotic species in French freshwater ecosystems: where are we now? *Hydrobiologia*, 785, 293–305.
- Beisel, J.N. (2001). The elusive model of a biological invasion process: time to take differences among aquatic and terrestrial ecosystems into account? *Ethology, Ecology and Evolution*, 13, 193-195. doi: 10.1080/08927014.2001.9522785.
- Beisel, J.N., Usseglio-Polatera, P., & Moreteau, J. (2000). The spatial heterogeneity of a river bottom: a key factor determining macroinvertebrate communities. *Hydrobiologia*, 422/423, 163-171. doi: 10.1023/A:1017094606335.
- Beisel, J.N., Usseglio-Polatera, P., Thomas, S., & Moreteau, J.C. (1998). Stream community structure in relation to spatial variation: the influence of mesohabitat characteristics. *Hydrobiologia*, 389, 73-88. doi: 10.1023/A:1003519429979.
- Benson, M.A., & Dalrymple, T. (1967). General field and office procedure for indirect discharge measurements. In *Techniques of Water-Resources Investigations, Book 3, Chapter A1*. (Eds.) US Geological Survey.
- Bernhardt, E.S., Palmer, M.A., Allan, J.D., Alexander, G., Barnas, K., Brooks, S., ... & Sudduth, E. (2005). Synthesizing US river restoration efforts. *Science*, 308(5722), 636-637. doi: 10.1126/science.1109769
- Bornette, G., Amoros, C., Piégay, H., Tachet, J., & Hein, T. (1998). Ecological complexity of wetlands within a river landscape. *Biological conservation*, 85(1), 35-45. doi: 10.1016/S0006-3207(97)00166-3.
- Bornette, G., & Amoros, C. (1996). Disturbance regimes and vegetation dynamics: role of floods in riverine wetlands. *Journal of Vegetation Science*, 7, 615-622. doi: 10.2307/3236373.
- Braun-Blanquet, J. (1932). *Plant Sociology. Translated by Fuller, G.D. & Conrad, H. S. McGraw-Hill*, New York, USA.
- Brookes, A., & Shields Jr, F.D. (1996). River channel restoration: guiding principles for sustainable projects.
- Buijse, A.D., Coops, H., Staras, M., Jans, L.H., Vangeest, G.J., Grift, R.E., ... & Roozen, F.C.J.M. (2002). Restoration strategies for river floodplains along large lowland rivers in Europe. *Freshwater Biology*, 47, 889-907. doi: 10.1046/j.1365-2427.2002.00915.x.
- Bunte, K. (2004). Gravel Mitigation and Augmentation Below Hydroelectric Dams: A Geomorphological Perspective. US Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. Report submitted to the Stream Systems Technology Center, Fort Collins, CO.
- CHR. (1977). The Rhine river basin. Hydrological monograph. Part A: Text; Part B: Tables; Part C: Maps and Graphs. CHR/KHR, Den Haag, The Netherlands (in French).
- Clewell, A.F., & Aronson, J. (2010). La restauration écologique : Principes, valeurs et structure d'une profession émergente. (Eds.) Actes Sud, Arles.
- Combroux, I., Gudrun, B., & Amoros, C. (2002). Plant regenerative strategies after a major disturbance: the case of a riverine wetland restoration. *Wetlands*, 22(2), 234-246. doi: 10.1672/0277-5212(2002)022[0234: PRSAAM]2.0.CO;2.
- Darby, S., & Sear, D. (2008). River restoration: managing the uncertainty in restoring physical habitat. John Wiley & Sons.
- David, P., Thébault, E., Anneville, O., Duyck, P.F., Chapuis, E., & Loeuille, N. (2017). Chapter One- Impacts of Invasive Species on Food Webs: A Review of Empirical Data. *Advances in Ecological Research*, 56, 1-60. doi:10.1016/bs.aecr.2016.10.001.
- Dittrich, A., Koll, K., Kunz, C., & Huppmann, O. (2010). Historische Entwicklung des südlichen Oberreheins unter morphologischen Gesichtspunkten. Leichtweiss Institut für Wasserbau, Braunschweig. Bericht. 985: 38 p.
- El kadi Abderrezzak, K. (2009). Estimate of Bedload Transport Capacity in the Old Rhine between Kembs and Breisach, Report H-P73–2009-00402-FR. EDF R&D: Chatou.

- Elosegi, A., Diez, J., & Mutz, M. (2010). Effects of hydromorphological integrity on biodiversity and functioning of river ecosystems. *Hydrobiologia*, 657, 199-215. doi: 10.1007/s10750-009-0083-4.
- Friberg, N. (2014). Impacts and indicators of change in lotic ecosystems. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water*, 1(6), 513-531. doi: 10.1002/wat2.1040.
- Gaeuman, D. (2014). High-flow gravel injection for constructing designed in-channel features. *River research and applications*, 30(6), 685-706.
- Garnier, A., & Barillier, A. (2015). The Kembs site project: environmental integration of a large existing hydropower scheme. *La Houille Blanche*, 4, 21-28. doi: 10.1051/lhb/20150041.
- Grabowski, R.C., & Gurnell, A.M. (2016). Hydrogeomorphology—Ecology Interactions in River Systems. *River Research and Applications*, 32(2), 139-141.
- Gurnell, A.M. (2014). Plants as river ecosystem engineers. *Earth Surf. Process. Landf*, 39(1), 4–25.
- Gurnell, A.M., Bertoldi, W., & Corenblit, D. (2012). Changing river channels: The roles of hydrological processes, plants and pioneer fluvial landforms in humid temperate, mixed load, gravel bed rivers. *Earth-Science Reviews*, 111(1), 129-141. doi: 10.1016/j.earscirev.2011.11.005.
- Gurnell, A.M., Van Oosterhout, M.P., De Vlieger, B., & Goodson, J.M. (2006). Reach-scale interactions between aquatic plants and physical habitat: River Frome, Dorset. *River Research and Applications*, 22(6), 667-680. doi: 10.1002/rra.929
- Harvey, B., McBain, S., Reiser, D., Rempel, L., Sklar, L., & Lave, R. (2005). Key uncertainties in gravel augmentation: geomorphological and biological research needs for effective river restoration. CALFED Science and Ecosystem Restoration Programs, Sacramento.
- Heiler, G., Heim, T., Schiemer, F., & Bornette, G. (1995). Hydrological connectivity and flood pulses as the central aspects for the integrity of a river-floodplain system. *Regulated rivers: research & management*, 11, 351-361. doi: 10.1002/rrr.3450110309.
- Hess, A.D. (1941). New limnological sampling equipment. *Limnological society of America*, special publication 6.
- Hooke, J.M., & Mant, J.M. (2000). Geomorphological impacts of a flood event on ephemeral channels in SE Spain. *Geomorphology*, 34(3), 163-180.
- Kail, J., Brabec, K., Poppe, M., & Januschke, K. (2015). The effect of river restoration on fish, macroinvertebrates and aquatic macrophytes: a meta-analysis. *Ecological Indicators*, 58, 311-321. doi: 10.1016/j.ecolind.2015.06.011.
- Kantoush, S.A., Sumi, T., & Kubota, A. (2010). Geomorphic response of rivers below dams by sediment replenishment technique. River flow 2010. Dittrich, Koll, Aberle & Geisenhainer (eds) - 2010 Bundesanstalt für Wasserbau. ISBN 978-3-939230-00-7.
- Klößch, M., Hornich, R., Baumann, N., Puchner, G., & Habersack, H. (2011). Mitigating channel incision via sediment input and self-initiated riverbank erosion at the Mur River, Austria. In *Stream Restoration in Dynamic Fluvial Systems: Scientific Approaches, Analyses, and Tools* (Eds.), Simon, A., Bennett, S.J., Castro, J.M. American Geophysical Union, Washington, pp. 319-336.
- Koester, M., Bayer, B., & Gergs, R. (2015). Is *Dikerogammarus villosus* (Crustacea, Gammaridae) a ‘killer shrimp’ in the River Rhine system? *Hydrobiologia*, 768, 299-313. doi: 10.1007/s10750-015-2558-9.
- Kondolf, G.M, Anderson, S., Lave, R., Pagano, L., Merenlender, A., & Bernhardt, E.S. (2007). Two decades of river restoration in California: what can we learn? *Restoration Ecology*, 15(3), 516-523. doi: 10.1111/j.1526-100X.2007.00247.x
- Lacoul, P., & Freedman, B. (2006). Environmental influences on aquatic plants in freshwater ecosystems. *Environ. Rev.*, 14, 89-136. doi: 10.1139/A06-001.
- Lancaster, J., & Hildrew, A.G. (1993). Flow refugia and the microdistribution of lotic macroinvertebrates. *J. n. am. benthol. Soc.*, 12, 385-393. doi: 10.2307/1467619.
- Leuven, R.S.E.W., Van der Velde, G., Baijens, I., Snijders, J., Van der Zwart, C., Lenders, R.H.J., & Bij de Vaate, A. (2009). The river Rhine: a global highway for dispersal of aquatic invasive species. *Biological invasions*, 11(9), 1989-2008. doi: 10.1007/s10530-009-9491-7.
- Malmqvist, B., & Rundle, S. (2002). Threats to the running water ecosystems of the world. *Environmental conservation*, 29(2), 134-153. doi: 10.1017/S0376892902000097.
- Merz, J.E., Chan, O., & Leigh, K. (2005). Effects of gravel augmentation on macroinvertebrate assemblages in a regulated California river. *River Research and Applications*, 21(1), 61-74. doi: 10.1002/rra.819.

- Meyer, A., Combroux, I., Schmitt, L., & Trémolières, M. (2013). Vegetation dynamics in side-channels reconnected to the Rhine River: what are the main factors controlling communities trajectories after restoration? *Hydrobiologia*, 714(1), 35-47. doi: 10.1007/s10750-013-1512-y.
- Naiman, R.J., Decamps, H., Pollock, M. (1993). The role of riparian corridors in maintaining regional biodiversity. *Ecological applications*, 3(2), 209-212. doi: 10.2307/1941822.
- Ock, G., Gaeuman, D., McSloy, J., & Kondolf, G.M. (2015). Ecological functions of restored gravel bars, the Trinity River, California. *Ecological Engineering*, 83, 49-60.
- Paillex, A., Castella, E., zu Ermgassen, P.S., & Aldridge, D.C. (2015). Testing predictions of changes in alien and native macroinvertebrate communities and their interaction after the restoration of a large river floodplain (French Rhône). *Freshwater Biology*, 60(6), 1162-1175. doi: 10.1111/fwb.1254.
- Paillex, A., Doledec, S., Castella, E., Merigoux, S. (2009). Large river floodplain restoration: predicting species richness and trait responses to the restoration of hydrological connectivity. *Journal of Applied Ecology*, 46, 250–258. doi: 10.1111/j.1365-2664.2008.01593.x.
- Petts, G.E., & Gurnell, A.M. (2005). Dams and geomorphology: research progress and future directions. *Geomorphology*, 71, 27-47. doi: 10.1016/j.geomorph.2004.02.015.
- Petts, G. E. (1984). Impounded Rivers: Perspectives for Ecological Management. Wiley, Chichester, UK.
- Poff, N.L., Allan, J.D., Bain, M.B., Karr, J.R., Prestegard, K. L., Richter, B. D., ... Stromberg, J.C. (1997). The natural flow regime. *BioScience*, 47(11), 769-784.
- R Core Team. (2017). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from <https://www.R-project.org/>
- Schälchli, U., Breitenstein, M., & Kirchhofer, A. (2010). Restoring sediment transport and fish spawning habitat of the Aare River. *Wasser Energie Luft*, 102(3), 209-213 (in German).
- Schanze, J., Olfert, A., Tourbier, J.T., Gersdorf, I., & Schwager, T. (2004). Urban river basin enhancement methods: existing urban river rehabilitation schemes. 5th Framework Programme, Key Action 4: City of Tomorrow and Cultural Heritage.
- Schneider, M., Giesecke, F., Zöllner, F., & Kerle, F. (2001). CASiMiR – Hifsmittel zyr Mindestwasserfestlegung unter Berücksichtigung von Ökologie und Ökonomie. *Wasserwirtschaft*. 91(H.10), 486-490.
- Shea, K., & Chesson, P. (2002). Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(4), 170-176. doi: 10.1016/S0169-5347(02)02495-3.
- Smith, E.P., Orvos, D.R., & Cairns, J. (1993). Impact assessment using the Before-After-Control-Impact (BACI) model: concerns and comments. *Can.J.Fish.Aquat.Sci*, 50, 627-637. doi: 10.1139/f93-072.
- Sparks, R.E. (1995). Need for ecosystem management of large rivers and their floodplains. *BioScience*, 45(3), 168-182. doi: 10.2307/1312556.
- Wawrzyniak, V., Piégay, H., Allemand, P., Vaudor, L., Goma, R., & Grandjean, P. (2016). Effects of geomorphology and groundwater level on the spatio-temporal variability of riverine cold water patches assessed using thermal infrared (TIR) remote sensing. *Remote Sensing of Environment*, 175, 337-348. doi: 10.1016/j.rse.2015.12.050.
- Wissmar, R.C., & Bisson, P.A. (2003). Strategies for restoring rivers: problems and opportunities. *Strategies for Restoring River Ecosystems: Sources of Variability and Uncertainty in Natural and Managed Systems* (pp. 245-262).
- Yamamuro, A.M., & Lamberti, G.A. (2007). Influence of organic matter on invertebrate colonization of sand substrata in a northern Michigan stream. *Journal of the North American Benthological Society*, 26(2), 244-252. doi: 10.1899/0887-3593(2007)26[244:ioomoi]2.0.co

4.2 Evaluation des bénéfices écologiques de l'érosion maîtrisée (site O3)

4.2.1 Quantifier les changements de dynamique végétale

4.2.1.1 Contexte et objectifs

Les cartographies spatio-temporelles de végétation 2009, 2013, 2014, 2015 et 2016 ont permis de mettre en évidence l'évolution globale de l'écosystème restauré ainsi que les trajectoires des groupes végétaux. Les données pré- et post-restauration ont permis d'intégrer le modèle du BACI (Smith *et al.*, 1993). A partir de ces cartes de végétation, une méthodologie a été définie afin de créer un protocole d'évaluation des changements multi-échelle dans la dynamique végétale entre deux dates/états (détails dans le manuscrit C). Il s'agit de quantifier les changements locaux (*i.e.* changement à la taille du pixel, ici 2 x 2 m) et de mesurer leur contribution à la dynamique de l'écosystème (paysage ou tronçon) (Figure 4.10). Le protocole d'évaluation proposé combine (i) des matrices de transitions ayant données des résultats prometteurs dans un contexte de restauration en écosystème terrestre (Gallet et Sawtchuck, 2014) et (ii) l'utilisation de nouvelles métriques de quantification des changements entre deux dates ou états.

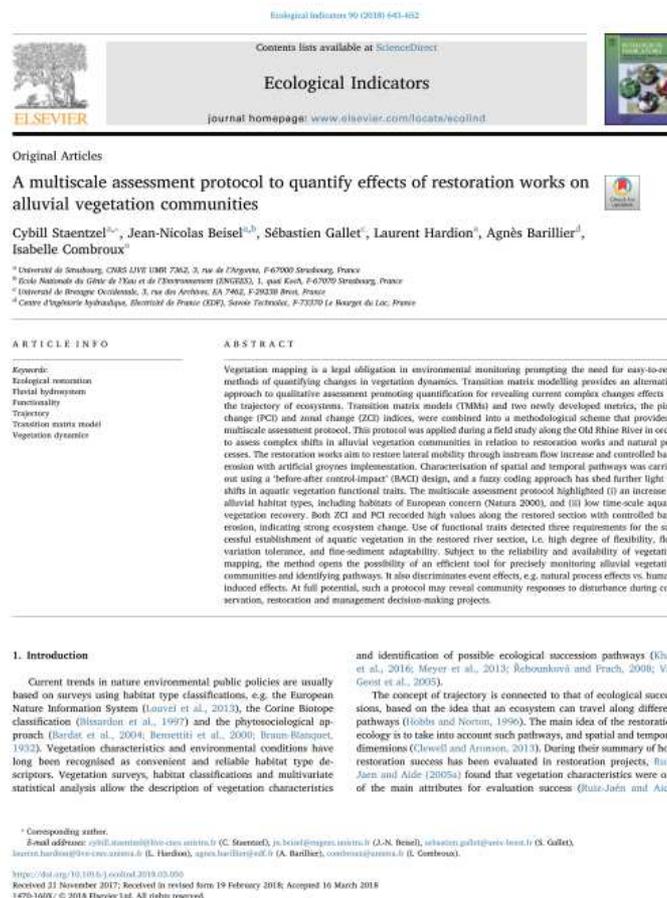


Figure 4.10 : Manuscrit C sous presse dans le journal Ecological Indicators

4.2.1.2 A multiscale assessment protocol to quantify effects of restoration works on alluvial vegetation communities (manuscrit C)

Staentzel, C. ^a, Beisel, J.N. ^{a,b}, Gallet, S. ^c, Hardion, L. ^a, Barillier, A. ^d & Combroux, I. ^a

^a *Université de Strasbourg, CNRS, LIVE UMR 7362, F-67000 Strasbourg, France ;*

^b *Ecole Nationale du Génie de l'Eau et de l'Environnement (ENGEES), F-67070 Strasbourg, France ;*

^c *Université de Bretagne Occidentale, EA 7462, F-29238, Brest, France ;*

^d *Centre d'ingénierie hydraulique (CIH), Electricité de France (EDF), F-73374 Le Bourget du Lac, France.*

Cet article est sous presse dans le journal Ecological Indicators.

(i) Abstract

Vegetation mapping is a legal obligation in environmental monitoring prompting the need for easy-to-read methods of quantifying changes in vegetation dynamics. Transition matrix modelling provides an alternative approach to qualitative assessment promoting quantification for revealing current complex changes effects on the trajectory of ecosystems. Transition matrix models (TMMs) and two newly developed metrics, the pixel change (PCI) and zonal change (ZCI) indices, were combined into a methodological scheme that provides a multiscale assessment protocol. This protocol was applied during a field study along the Old Rhine River in order to assess complex shifts in alluvial vegetation communities in relation to restoration works and natural processes. The restoration works aim to restore lateral mobility through instream flow increase and controlled bank erosion with artificial groynes implementation. Characterisation of spatial and temporal pathways was carried out using a 'before-after control-impact' (BACI) design, and a fuzzy coding approach has shed further light on shifts in aquatic vegetation functional traits. The multiscale assessment protocol highlighted (i) an increase in alluvial habitat types, including habitats of European concern (Natura 2000), and (ii) low time-scale aquatic vegetation recovery. Both ZCI and PCI recorded high values along the restored section with controlled bank erosion, indicating strong ecosystem change. Use of functional traits detected three requirements for the successful establishment of aquatic vegetation in the restored river section, *i.e.* high degree of flexibility, flow variation tolerance, and fine-sediment adaptability. Subject to the reliability and availability of vegetation mapping, the method opens the possibility of an efficient tool for precisely monitoring alluvial vegetation communities and identifying pathways. It also discriminates event effects, *e.g.* natural process effects vs. human-induced effects. At full potential, such a protocol may reveal community responses to disturbance during conservation, restoration and management decision-making projects.

Keywords: ecological restoration; fluvial hydrosystem; functionality; trajectory; transition matrix model; vegetation dynamics

(ii) Introduction

Current trends in nature environmental public policies are usually based on surveys using habitat type classifications, *e.g.* the European Nature Information System (Louvel *et al.*, 2013), the Corine Biotope classification (Bissardon *et al.*, 1997) and the phytosociological approach (Bardat *et al.*, 2004; Bensettiti *et al.*, 2000; Braun-Blanquet, 1932). Vegetation characteristics and environmental conditions have long been recognised as convenient and reliable habitat type descriptors. Vegetation surveys, habitat classifications and multivariate statistical analysis allow the description of vegetation characteristics and identification of possible ecological succession pathways (Khan *et al.*, 2016; Meyer *et al.*, 2013; Řehouňková and Prach, 2008; Van Geest *et al.*, 2005).

The concept of trajectory is connected to that of ecological successions, based on the idea that an ecosystem can travel along different pathways (Hobbs and Norton, 1996). The main idea of the restoration ecology is to take into account such pathways, and spatial and temporal dimensions (Clewell and Aronson, 2013). During their summary of how restoration success has been evaluated in restoration projects, Ruiz-Jaén and Aide (2005a) found that vegetation characteristics were one of the main attributes for evaluation success (Ruiz-Jaén and Aide, 2005b). Although qualitative description of vegetation characteristics is useful for illustrating restoration trajectories, it rarely allows quantification and prediction of restoration success (Anand and Desrochers, 2004). Despite this, managers frequently request quantification of potential biological community dynamics at newly restored sites or on-going restoration projects, especially along large rivers (Jungwirth *et al.*, 2002; Palmer *et al.*, 2005; Pander and Geist, 2013; Woolsey *et al.*, 2007).

Gallet and Sawtschuk (2014) recently described transition matrix modelling as a new approach for highlighting restoration effects on habitat types using vegetation maps. Such maps are currently produced for most managed and restored sites due to a legal obligation to map sites during ecological monitoring (Hearn *et al.*, 2011). If such maps are produced repeatedly over time, and have good reliability, they can be used for transition matrix modelling to analyse trajectories (Godron and Lepart, 1973; Sawtschuk and Bioret, 2012; Turner, 1990). Transition matrix models (TMMs) are based on calculating the probability that a piece of land will change from one state to another (Usher, 1992). This approach has mostly been used on (i) well-understood ecosystems in terms of plant ecology and environmental factors, and (ii) sites that have a rate of vegetational change high enough to be observed over time (Balzter, 2000; Hobbs and Legg, 1983; Lippe *et al.*, 1985). Large rivers and their associated alluvial landscapes satisfy most of these criteria. Few studies have yet used the method on fluvial hydrosystems, partly due to their biocomplexity (Amoros and Bornette, 2002). More than many other ecosystems (White and Pickett, 1985), fluvial hydrosystems are usually subjected to internal patch dynamics that create an on-going turnover of

different states that together define the stable state (Beisner *et al.*, 2003; Hughes *et al.*, 2005). Fluvial hydrosystem complexity is also a result of the high degree of natural processes, *i.e.* internal river dynamics operating at different spatial and temporal scales (Amoros and Bornette, 2002), that are frequently combined with human impacts, *e.g.* restoration actions or disturbance. Viewing fluvial hydrosystems as a mosaic of patches and investigating mechanisms of the spatial and temporal dynamic at different scales could prove a useful approach for examining interrelationships (Pringle *et al.*, 1988). Many patch-to-patch variations defined over small areas could potentially have important ramifications at the landscape scale (Baker, 1989).

We thus developed a multiscale assessment protocol for evaluating whether changes in vegetation dynamics defined over small areas (patch or pixel) necessarily lead to changes at the landscape scale, thereby acting as a multi-scale indicator of the ongoing stable state. The methodological scheme of this protocol combined TMMs used by Gallet and Sawtschuk (2014) with two newly proposed metrics for this study, the pixel change (PCI) and zonal change (ZCI) indices. This protocol was applied during a field study monitoring an experimental restoration programme of controlled bank erosion with artificial groynes implementation, aimed at restoring lateral mobility along the Old Rhine River (Pinte *et al.*, 2015). The field study was incorporated into a monitoring framework based on the “before-after control-impact” (BACI) protocol (Smith *et al.*, 1993). The field study had two main aims, (i) to undertake a dry run of the multiscale assessment protocol along a fluvial hydrosystem, and (ii) to assess the effect of controlled bank erosion on riparian and aquatic vegetation dynamics, also using an additional approach on shifts in aquatic vegetation functional traits as recommended by Cadotte *et al.* (2011).

(iii) Material and methods

(iii.a) Methodological scheme of the multiscale assessment protocol

The methodological scheme (Figure 4.11) was based on two vegetation maps taken at date 1 (d1) and date 2 (d2), displaying three main habitat types (A, B and C). Habitat types were defined as phytosociological syntaxa (*e.g.* *Phalaridetum arundinaceae* Libbert 1931, *Potamion pectinati* Carstensen 1955) or other natural biotopes (*e.g.* unvegetated river gravel banks). Phytosociological syntaxa were identified by determining vegetation relevés. Vegetation mapping was undertaken using commonly available GIS softwares (ArcGis 10.3, ESRI, Redlands, US; QGIS 2.14 Development Team).

Mapping software transformation tools were used to convert the maps to raster format, as explained by Gallet and Sawtschuk (2014) and to convert raster images into ASCII files. Before running

(McGarigal *et al.*, 2012), prerequisites such as pixel size were made consistent with field survey precision. Raster transformation was used to develop indices of change in vegetation dynamics at two different scales: (i) at large-scale, the zonal change index (ZCI) and (ii) at the local scale, the pixel change index (PCI).

The ZCI was based on the PCh_i , percentage of change in total area filled by each habitat type i within the landscape between $d1$ and $d2$. ASCII files promoted the development of the ZCI with Fragstats software (McGarigal *et al.*, 2012). The ZCI was calculated between two dates-states, where N is the number of habitat types, and P_i is the percentage of total area filled by habitat type i on each date ($d1$ and $d2$). The ‘Class’ scale PLAND metric in Fragstats software (McGarigal *et al.*, 2012) was useful to obtain the P_i . The ZCI provides the sum of PCh_i within the landscape between $d1$ and $d2$ (loss or gain). This sum was divided by two in order to account for loss-gain in each habitat (Eq. 1).

$$\text{Zonal Change Index, ZCI (\%)} = \frac{\sum_{i=1}^N PCh_i}{2} = \frac{\sum_{i=1}^N |P_i(d1) - P_i(d2)|}{2} \quad (\text{Eq. 1})$$

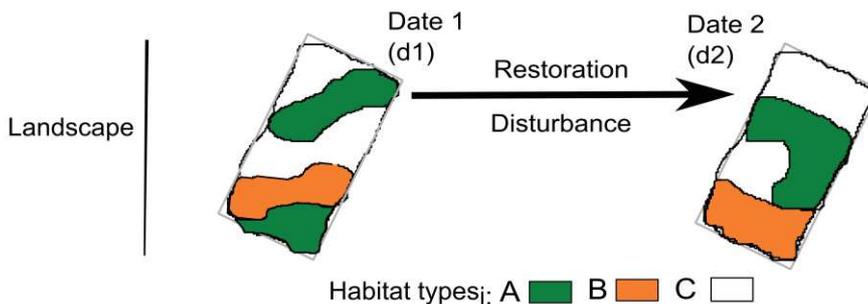
We defined the pixel change index (PCI) as the relative frequency of PN that changed from one habitat type to another between $d1$ and $d2$ (Eq. 2). The latter was obtained thanks to the combination of the two raster images. This generated a transition matrix ($d1 \times d2$) informing on both stable and dynamic transitions from one habitat type to another (or the same) between two dates ($d1$ and $d2$), with the surface area concerned for each type of transition.

$$\text{Pixel Change Index, PCI (\%)} = \frac{\sum_{i=1}^N PN (\text{changed})}{\sum_{i=1}^N \text{Total PN}} \quad (\text{Eq. 2})$$

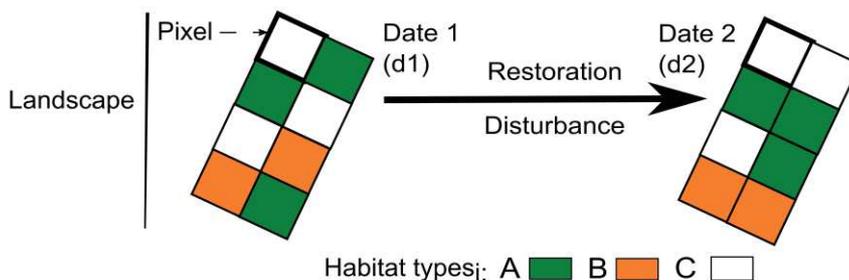
The PCI decreases if the system gains in stability between two dates. This provides an add-on index to the potential stability index described in Gallet and Sawtschuk (2014). Output results from the TMMs and PCI permit to identify the role of spatial heterogeneity and temporal variability, by focusing on changes from one pixel to another.

Reading both PCI and ZCI together is of fundamental importance, allowing definition of both local- and large-scale potential effects (Figure 4.11). A high ZCI alongside a high PCI (with approximately equal values) reflects an ecosystem trajectory change towards a novel stable state. A PCI value higher than the ZCI value indicates the current stable state, with low zonal variation and natural dynamics maintained, while a low ZCI and a low PCI (with approximately equal values) reflect a lack of internal patch dynamics.

1. Vegetation mapping from survey - base tool



2. Raster transformation



3. Transition matrix modelling and new spatial metrics

3.1 TMM / PCI

Number of pixels	H _i before	H _j after	Statut
1/8	■	■	changed
1/8	■	■	stable
1/8	■	■	changed
1/8	■	■	changed
2/8	■	■	stable
1/8	■	■	changed
1/8	■	■	stable

PCI = 48 %

A ■ B ■ C ■

0.12 → 0.12

0.12 ↘

TMM

3.2 ZCI

P_i = Percentage of total area filled by each habitat type i within the landscape

d1 ■ $P_A=37.5\%$	d2 ■ $P_A=37.5\%$
■ $P_B=25\%$	■ $P_B=25\%$
■ $P_C=37.5\%$	■ $P_C=37.5\%$

PCh_i = Percentage of change for each habitat type, = 0%

ZCI = 0 %

4. Reading table

ZCI \ PCI	High
High	Change of the ecosystem (novel stable state) Potential resumption of habitat functionality
Stronger	stable state; internal patch dynamics Low large-scale variations
Low	No vegetation dynamics Lack of internal patch dynamics

Figure 4.11: Methodological scheme of the multiscale assessment protocol to reveal the complex nature of change in ecosystems.

(iii.b) Application in the field

a. Study site and description

Since the mid-19th century, the upper Rhine River has been strongly modified by engineering works (Uehlinger *et al.*, 2009). The original 3km wide braided and anastomosed channel has been transformed into a 200m wide stable channel, inducing bed degradation and sediment coarsening (Dittrich *et al.*, 2010). These improvements resulted in the purging of part of its coarse load (Maire, 1997), leading to a loss of ecological functionality, especially along the Old Rhine River, a 50 km by-passed single-bed paved channel located at the border between France and Germany. The upstream part of the Rhine from “Village-Neuf” (Kilometric point - KP 174), near the border between Switzerland and France, to “Vogelgrün” (KP 225), is divided by the Kembs diversion dam into two waterways, regulated in the mid-20th century (Figure 4.12A). A flow of $1400 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ is permanently diverted into the “Grand Canal d' Alsace”, overflows exceeding $1400 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ being routed to the Old Rhine.

The study site is located on the Old Rhine in southern Alsace ($47^\circ 45' 03.36'' \text{N}$, $7^\circ 32' 27.41'' \text{E}$), about 2 km upstream of the Ottmarsheim Power Plant (power plant located on the Grand Canal of Alsace). In December 2010, the instream flow was increased within the Old Rhine from $20\text{-}30 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ to $52\text{-}115 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ (increase in May, $115 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ reached by June-August, decreasing in September) with the aim of improving lateral mobility, and thus aquatic and riparian biodiversity (Garnier and Barillier, 2015). Over April-May 2013, a section of the study site located between KP 191.3 and KP 191.6 (Figure 4.12B) was subjected to experimental restoration through controlled bank erosion with artificial groynes. In our study, the term “restoration works” for the GROYNE section includes the combined effects of instream flow increase and controlled bank erosion with artificial groynes. For the UP and DOWN sections, the same term represents the effects of instream flow increase only.

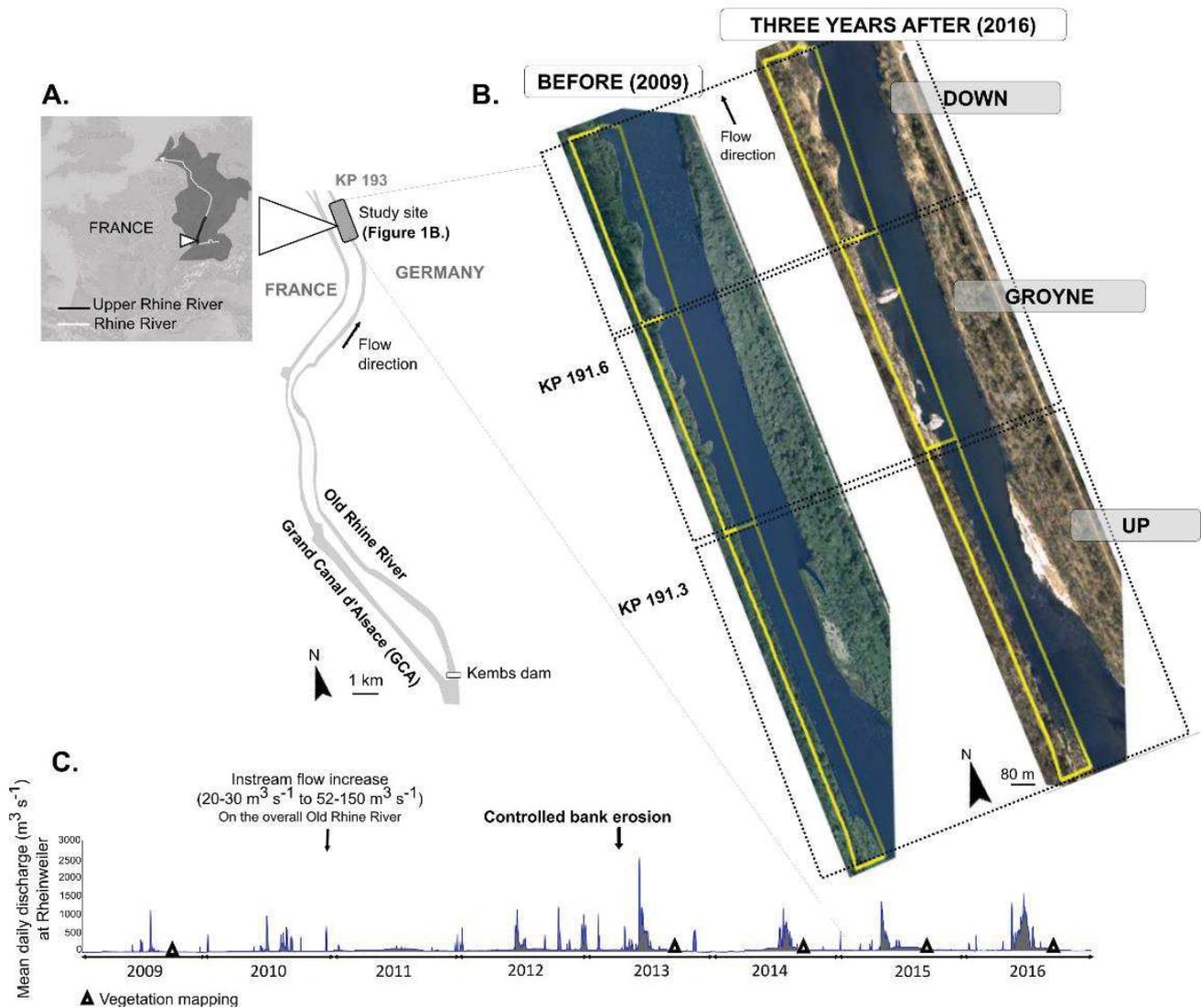


Figure 4.12: **A.** Rhine catchment and study site locations within the Kembs diversion reach. **B.** Before-after orthophotos of the study site, respectively in 2009 and 2016. The orthophotography of 2016 shows each section (UP, GROUYNE and DOWN) that were delimited by a yellow line, used for mapping standardization. **C.** Mean daily flow hydrograph from 2009 to 2016 at Rheinweiler (15 km downstream the Kembs Dam, in the Old Rhine River).

Controlled bank erosion provided lateral mobility to the Old Rhine by favouring the natural erosion of the left bank (French bank), which feeds the main sediment channel, by flooding (Garnier and Barillier, 2015). The restoration action was carried out in April 2013, after modelling and tests conducted on a reduced model at the EDF's National Laboratory for Hydraulics and Environment (Clutier *et al.*, 2012). At the end of these simulations in March 2013, the entire left bank of the study site (with the exception of a few trees) was cleared prior to the removal of bank protection by mechanical destabilisation of the Tulla groynes (Pinte *et al.*, 2015). Three groynes dating from the early 20th century already present at the study site; one of which was removed and the other two mechanically remodeled with bank doffing materials to form two artificial transverse groynes (Figure 4.12B). During the study (1st June 2013), a Q₁₅ flood (*i.e.* return period of 15 years)

occurred. The intensity and duration of floods was lower in 2014 than 2015 and 2016 (Figure 4.12C).

The left bank was only concerned by vegetation mapping; an area of 6.14 ha and 1.7 km of length was framed (see the yellow line – Figure 4.12). Delimitation of three homogeneous sections was defined for spatial scale analysis: (i) the UP section was located at the upstream part of the study site and was only restored by instream flow increase (38% of the study site - 2.36 ha), (ii) the GROUYNE section was located at the middle part of the study site and was restored by both instream flow increase and controlled bank erosion with artificial groynes (29% of the study site - 1.73 ha), and (iii) the DOWN section was located at the downstream part of the study site and was only restored by the instream flow increase. The latter section would be potentially subjected to slight effects of the controlled bank erosion with artificial groynes from April-May 2013 (33% of the study site - 2.05 ha).

b. Implementation of the multiscale assessment protocol

Vegetation mapping was undertaken during autumn in 2009, and from 2013 to 2016, when flow discharge was 52-60 m³.s⁻¹. Mapping was performed at a scale of 1: 500 using phytosociological relevés (Braun Blanquet, 1932) for riparian plants and a percentage cover estimate for aquatic vegetation. The same habitat typology was used for all maps, which were then integrated into ArcGis software v.10.3 (ESRI, Redlands, US). The aquatic channel was only mapped where expected restoration effects would be greatest, *i.e.* near the bank. Habitat types were defined according to standardised references such as the European Nature Information System (Louvel *et al.*, 2013) or the Corine Biotope classification (Bissardon *et al.*, 1997). For most habitat types, the more precise level of phytosociological classification was retained using local synsystems (Bardat *et al.*, 2004; Ferrez *et al.*, 2009; Hoff, 1975). Habitats of European concern were also identified using the French Habitats Classification (Directive 92/43/EEC, 1992). Habitat typology is synthesised in Annexe 7 (supporting file 1). In order to construct the TMMs, fifteen maps were converted from vector data to raster format, with each pixel equal to 2 x 2 m. Maximum area option was used to consider the dominant vegetation type in a heterogeneous pixel. Twenty-one TMMs were built to provide before-after restoration works models (2009/2013, 2009/2014, 2009/2015, 2009/2016). The role of internal river dynamics was highlighted by TMMs 2013/2014, 2014/2015 and 2015/2016. Only percentages of surface area that have changed equal to or higher than 0.1% were considered. The TMMs allowed calculation of the PCI, following which the ZCI was calculated using Fragstats software v.3 (McGarigal *et al.*, 2012).

c. Functional diversity endorsement

Thirteen semi-quantitative and qualitative traits were selected for the study *i.e.* size, growing form, flexibility (resistance to stem torsion), phenology, flowering, vegetative reproduction, reproduction period, dispersion, drying tolerance, fine-sediment affinity, eutrophication tolerance, organic matter and flow variation. Macrophyte trait preferences were defined according to Bornette *et al.* (1994), Henry *et al.* (1996), Meyer (2012) and Willby *et al.* (2000), with each taxon assigned a score describing its affinity to each modality of the trait: no affinity (0), low affinity (1) and high affinity (2). The affinity scores were then transformed into a relative use frequency distribution by dividing the scores for trait modalities by their sum (Annexe 7; supporting file 2). The trait tables were analysed by fuzzy correspondence analysis (Chevenet *et al.*, 1994), while functional diversity indices (Petchey and Gaston, 2002) were calculated with the R-package *cati* (Taudiere and Violle, 2016) using the ‘*SumBL*’ function with UPGMA classification in R software v.3.3 (R Core Team, 2017).

(iv) Results

(iv.a) Qualitative description of vegetation dynamics

The main changes were observed in the GROYNE section (Figure 4.13). Restoration works encouraged the establishment of pioneer and dynamic assemblages at the expense of poplar and false acacia plantations. The *Phalaridetum arundinaceae* Libbert 1931 association evolved from 0.02 ha in 2009 to 0.60 ha in 2013, and remained stable over 2014. The drier *Rubus caesii* – *Populion nigrae* Passarge 1985 alliance occupied the top part of the eroded bank from 2015 to 2016. Aquatic vegetation cover was very sparse at the beginning of the colonisation process (3% of water surface area in 2013) but reached 15% of water surface area in vegetated zones by 2016.

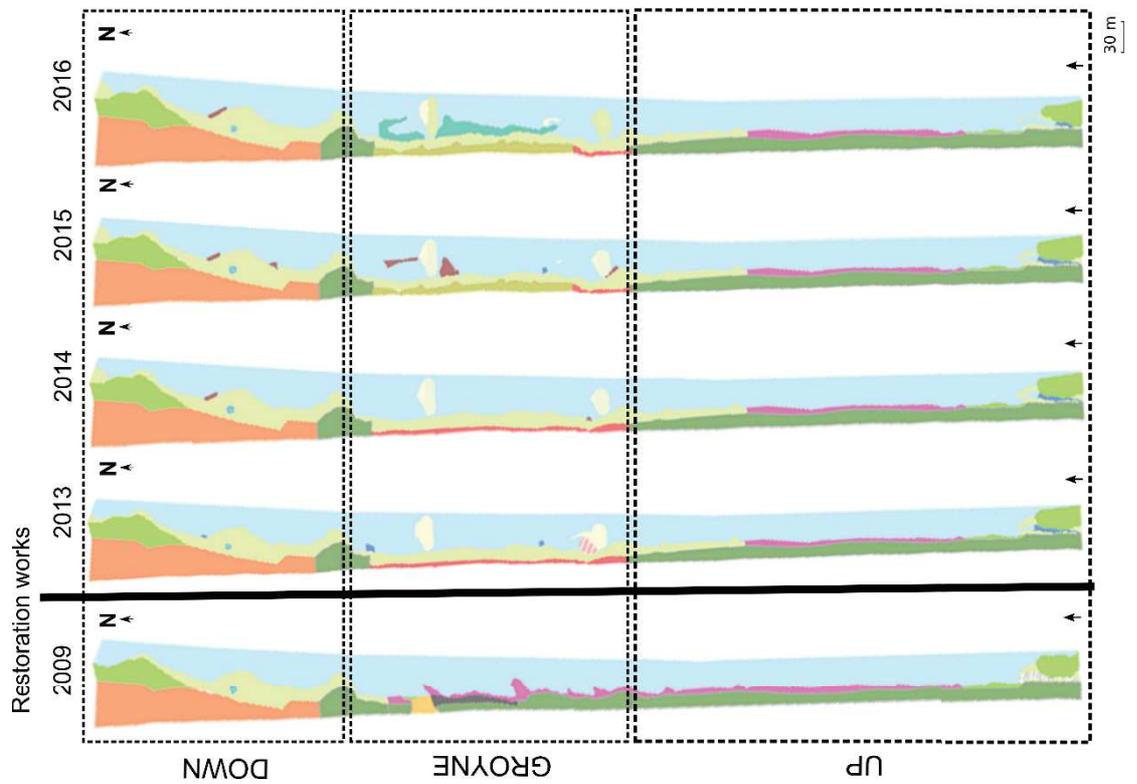
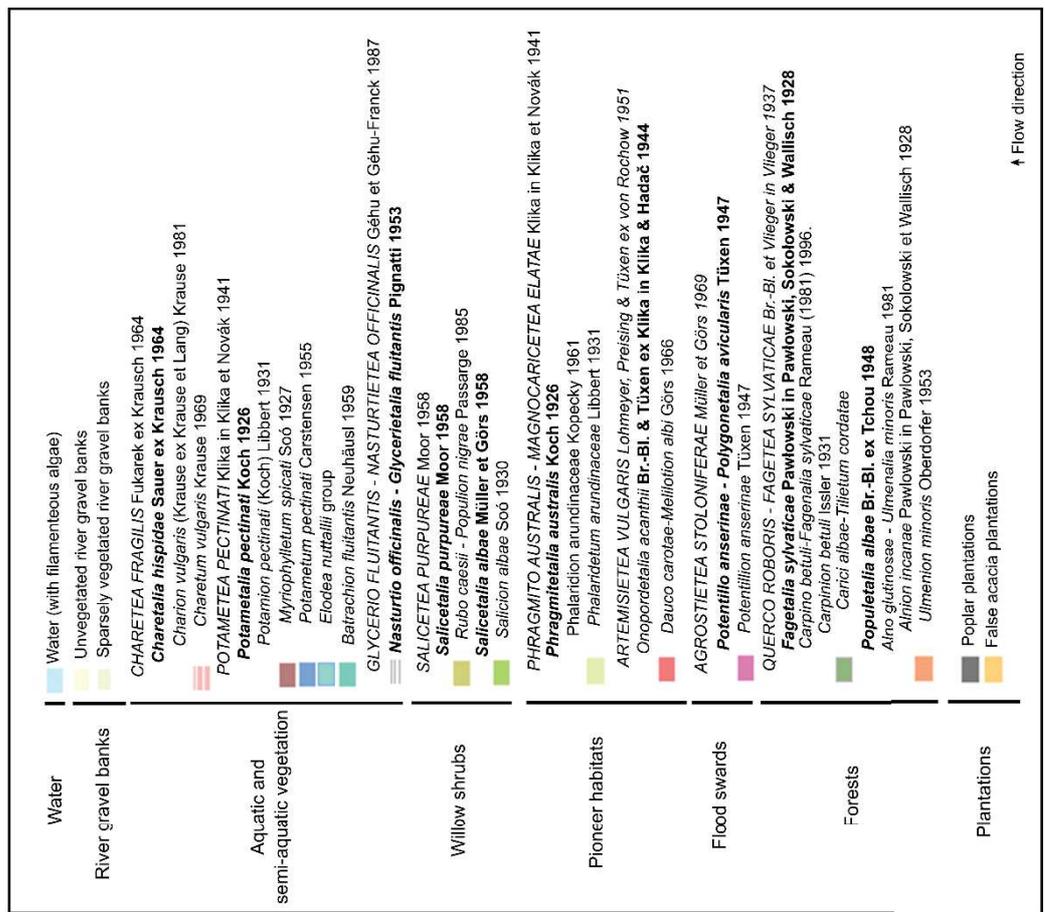


Figure 4.13. Habitat types mapping in 2009 and from 2013 to 2016 at UP, GROYNE and DOWN sections.

The DOWN section showed a stable percentage of occupation (Fr) over time in each habitat type (Figure 4.14). Similar observations were made for the UP section; however, we noticed a few changes after the instream flow increase, including a gain in pioneer habitats in the upstream part of this section (Fr₂₀₀₉=17.9%; Fr₂₀₁₆=19.1%).

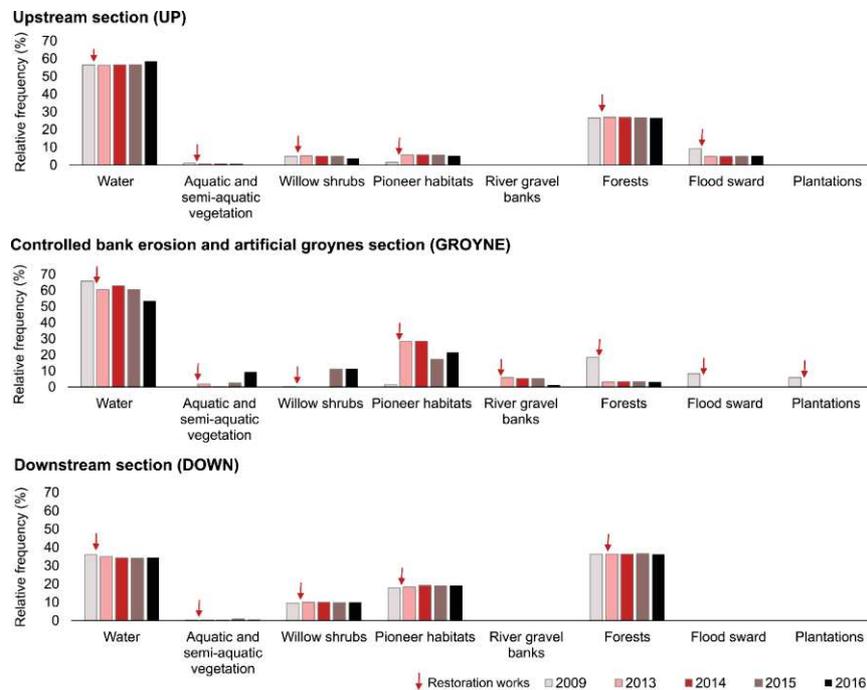


Figure 4.14: Terrestrial and aquatic habitats occupation in 2009 and from 2013 to 2016 at each section.

The GROUYNE section included a high area percentage of river gravel banks and pioneer habitats (Fr₂₀₀₉_GRAVEL BANK + PIONEER HABITATS = 1.4%; Fr₂₀₁₆_GRAVEL BANK + PIONEER HABITATS = 22.8%; Figure 4.14). Although the water part decreased (Fr₂₀₀₉_WATER = 65.8%; Fr₂₀₁₆_WATER = 53.5%), aquatic and semi-aquatic vegetation appeared and increased strongly in 2016 (Fr₂₀₀₉ = 0 %; Fr₂₀₁₆=9.3%). Restoration works favoured pioneer and willow shrub habitat types at the expense of mature post-alluvial forest and flood sward (Fr₂₀₀₉_FORESTS + FLOOD SWARD = 26.8 %; Fr₂₀₁₆_FORESTS + FLOOD SWARD = 3.2%).

Invasive species such as *Reynoutria japonica*, *Robinia pseudoacacia*, *Buddleja davidii*, *Solidago gigantea*, *Coniza canadensis* and *Stenactis annua* were more often observed on river gravel banks than on the artificial groynes. *R. japonica* cover was mainly fragmented over time, with many small plant shoots occurring along the riverbank associated with *S. gigantea*, *C. canadensis* and *S. annua*. Other invasive species were mostly located on the top of the bank. The invasive aquatic species *Elodea nuttallii* was first observed in a disconnected waterhole that connects with the main channel during high floods, in 2009. This species became established at the GROUYNE section over 2015 to 2016, though with a low cover value (< 1%).

(iv.b) Quantitative description of vegetation dynamics

The 2009/2013, 2009/2014, 2009/2015 and 2009/2016 before-after restoration works TMMs only included instream flow increase effects for the UP and DOWN sections. In contrast with the UP and DOWN sections, the GROYNE section showed high ZCI cumulating with high PCI (Figure 4.15). At this section, the highest values of both metrics were obtained in 2016 ($PCI_{2009/2016} = 43.7\%$; $ZCI_{2009/2016} = 36.2\%$). A stronger PCI than ZCI value was observed on all sections (Figure 4.15). ZCI and PCI values were low and basically equivalent at the DOWN section. Both metrics were slightly higher at the UP section and increased over time, while those at the DOWN section remained low and stable.

A. Upstream area (UP)					C. Downstream area (DOWN)				
	2013	2014	2015	2016		2013	2014	2015	2016
2009 PCI	8.1	8.4	8.2	9.4	2009 PCI	2.6	3.5	3.3	2.8
ZCI	5.7	5.4	5.3	6.2	ZCI	1.1	1.9	2.0	1.9
2013 PCI		0.6			2013 PCI		0.97		
ZCI		0.3			ZCI		0.98		
2014 PCI			0.4		2014 PCI			0.7	
ZCI			0.3		ZCI			0.29	
2015 PCI				2.6	2015 PCI				0.9
ZCI				1.9	ZCI				0.37

B. Artificial groynes area (GROYNE)				
	2013	2014	2015	2016
2009 PCI	37.3	35.3	37.6	43.7
ZCI	30.9	32.4	34.6	36.2
2013 PCI		9.5		
ZCI		6.8		
2014 PCI			16.7	
ZCI			13.7	
2015 PCI				15.5
ZCI				13.7

Figure 4.15: Pixel change index (PCI) and Zonal Change Index (ZCI) values in percentages for A. UP, B. GROYNE and C. DOWN sections obtained (i) by analyses of TMM 2009/2013, 2009/2014, 2009/2015, 2009/2016 and Fragstats outputs, and (ii) by analyses of TMM 2013/2014, 2014/2015, 2015/2016 and Fragstats outputs (black crosses: not determined values). Instream flow was increased in December 2010 at all sections. The controlled bank erosion with artificial groynes was realized at the GROYNE section in April-May 2013. Intensity and duration of floods increased from 2014 to 2016.

Changes induced by internal river dynamics were quantified by TMMs 2013/2014, 2014/2015 and 2015/2016. PCI and ZCI values were lower at the UP and DOWN sections than at the GROYNE section, while both metrics increased at the GROYNE section for TMMs 2014/2015 and 2015/2016 ($PCI_{2013/2014} = 9.5\%$; $ZCI_{2013/2014} = 6.8\%$; $PCI_{2015/2016} = 15.5\%$; $ZCI_{2015/2016} = 13.7\%$; Figure 4.15). The main trajectories of the GROYNE section were shown by TMM 2009/2013, 2013/2014, 2014/2015 and 2015/2016 (Fig. 6). The TMM 2009/2013 had a low stability index value (63%), caused by a high percentage of *Carici albae – Tiliatum cordatae* (Issler 1924-1925) Muller & Gors, 1958, EU 9170, later changing to *P. arundinacea* (Koch 1926) Libbert 1931 association (9.6%).

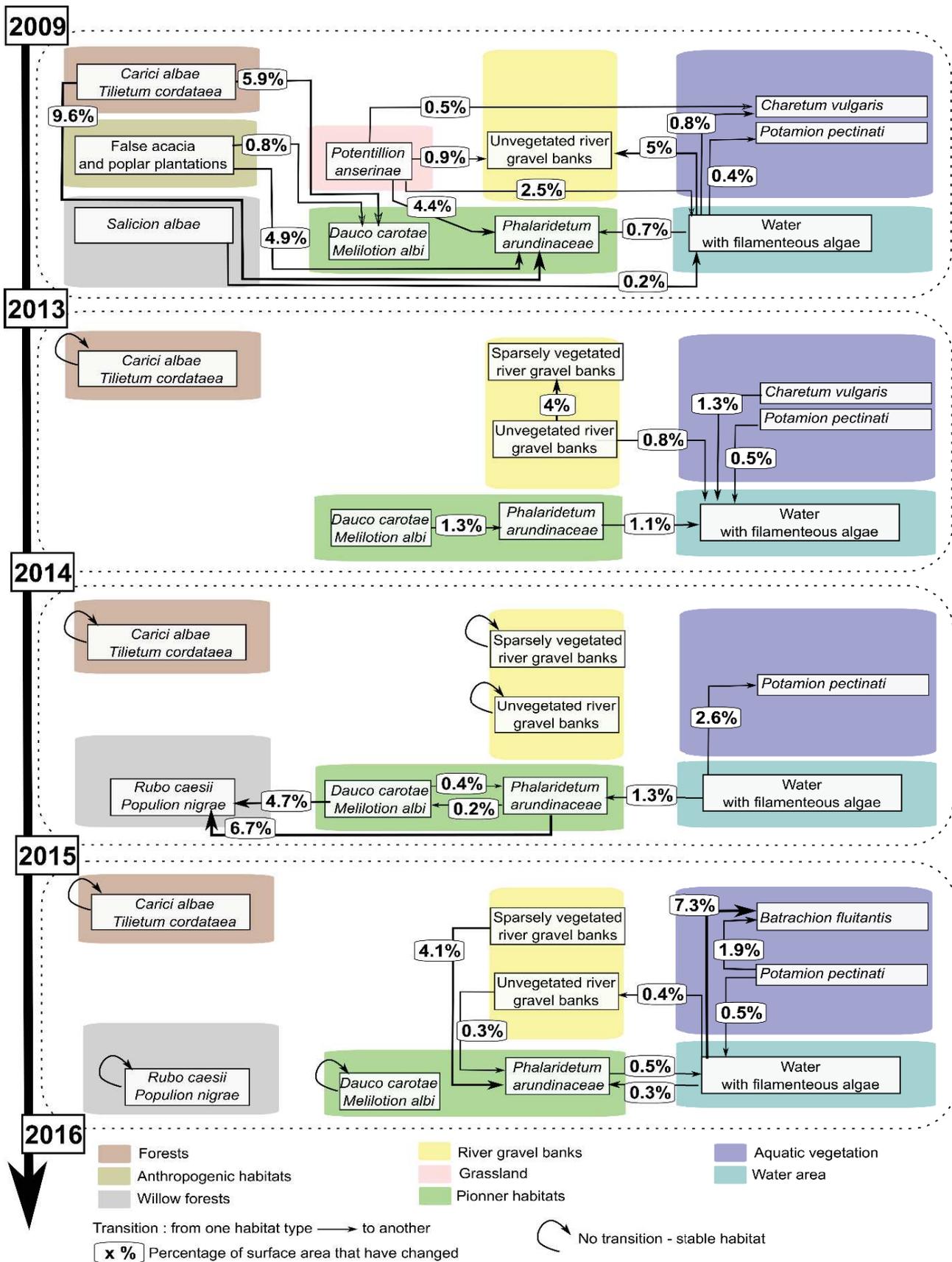


Figure 4.16: A. TMM 2009-2013, B. TMM 2013-2014, C. TMM 2014-2015 and D. TMM 2015-2016, at the GROUYNE section.

Aquatic vegetation first appeared in 2013 (Figure 4.16), with the *Charetum vulgaris* Krause 1969, EU 3140 association (0.8%) and the *Potamion pectinati* (Koch) Libbert 1931, EU 3260 alliance (0.4%).

Fewer transitions from one habitat type to another were observed in TMM 2013/2014, with a stability index of 95% (Figure 4.16). The main change in 2015 (Figure 4.16) concerned expansion of the *R. caesii* – *P. nigrae* Passarge 1985 alliance (11.4%). Despite the high stability of TMMs 2014/2015 and 2015/2016 (stability index = 84%), structural and compositional habitat type changes were observed (Figure 4.16), e.g. emergence of the *Batrachion fluitantis* Neuhausl 1959 EU 3140 alliance (9.3%) and a natural shift of sparsely vegetated gravel banks toward pioneer habitats (4.1%).

(iv.c) Aquatic vegetation and functional diversity

Functional diversity index values were high in 2016 ($FD_{2016} = 3.50$) in contrast to the preset value ($FD_{2013} = 1.93$).

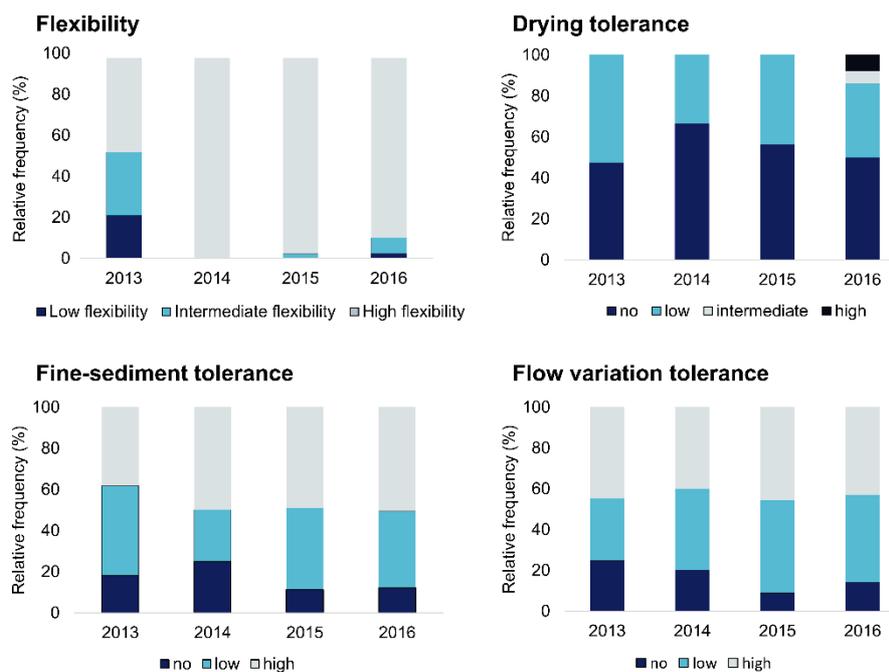


Figure 4.17: Relative frequency of the trait modalities at the GROUYNE section from 2013 to 2016. Affinity scores were weighted by the aquatic species mean cover of percentage.

Richness and cover of aquatic vegetation species displaying high flexibility and drought tolerance increased in 2016 (Figure 4.17). In 2013, only two modalities of the drying tolerance trait (no and low tolerance) were represented within the aquatic vegetation community, whereas all four modalities were represented in 2016, increasing functional richness. Running-water species, *i.e.* *Fontinalis antipyretica*, *Ranunculus circinatus* and *Ranunculus fluitans*, emerged in localised areas

in 2016. Over time, aquatic species showed variation in fine-sediment affinity and flow variation tolerance (Figure 4.17).

(v) Discussion

(v.a) Effects of restoration works on vegetation dynamics

Before restoration works, the study site had a characteristic channelised river bank pattern with species common for altered riparian systems (Nilsson and Berggren, 2000). It was surrounded by an alluvial forest heading towards mature post-alluvial forest. Just a few of the pre-restoration habitat types were identified as habitats of European concern (EU 9170, EU 91E0); however, the number of habitats (Natura 2000) was increased with the emergence of three alliances, *R. caesii* – *P. nigrae* (EU 91E0), *P. pectinati* and *B. fluitantis* (both EU 3260), after restoration. The most interesting outcome of the restoration was the increase in aquatic vegetation (EU 3260, EU 3140) and a progressive return to a high diversity plant assemblage, commonly reduced by channelisation (Rambaud *et al.*, 2009).

Göthe *et al.* (2016) reported method of restoration as having an overriding role on plant community responses, with strongest effects attributed to stream channel widening, which reproduces a mosaic of habitats typical of natural floodplains (González *et al.*, 2017). The effect of channel widening was reproduced through an instream flow increase combined with controlled bank erosion with artificial groynes. Both resulted in riparian system recovery and wider availability of aquatic vegetation niches, resulting in terrestrial and in-channel patchy habitat mosaic. Such a result would favour other biological communities, such as fish or macroinvertebrate diversity, with the emergence of species such as dragonfly larvae (Buczyński *et al.*, 2017). The range of flow velocity values (predominantly low) and grain-size refinement produced along the GROYNE section resulted in an atypical environment for the active channelised Rhine floodplain. The cumulative effects of controlled bank erosion with artificial groynes and instream flow increase led to a global transformation at the landscape scale, as indicated by high PCI and ZCI values. Both metrics also highlighted the transient aspect of newly created fluvial forms, with high ZCI and PCI for TMMs 2014/2015 and 2015/2016 along the GROYNE section. This showed that the restoration works have multiplied the effects of internal river dynamics, *i.e.* the restored fluvial forms were more easily shaped than in channelised river patterns (UP and DOWN sections). The interdependence between physical processes, fluvial landforms and vegetation dynamics has been emphasised in a number of studies (Corenblit *et al.*, 2007; Elozegi *et al.*, 2010; Gurnell *et al.*, 2012, Staentzel *et al.*, 2018).

Three years after restoration works, the emergence of lentic habitats (low energy areas) contributed to the coexistence of contrasting alliances, e.g. *P. pectinati* and *B. fluitantis*, within the in-channel patchy habitat mosaic. Transient riffles in the inner groynes area facilitated settlement of running-water species such as *F. antipyretica* and *R. fluitans*. Other new species with a lentic profile appeared, though they performed the same function as those present since 2013 (redundant species). A relatively long period was needed in order to see an increase in functional richness along the GROYNE section, as also noted in other studies (e.g. Meyer *et al.* 2013). Functional diversity index values showed that functional diversity increased strongly in 2016. Fine-sediment affinity and flow variation tolerance emerged as requirements for settling in the GROYNE section. The functional approach suggests increased spreading of the invasive aquatic species *E. nuttallii* in a few years, having the previous required aptitudes. Controlled bank erosion also encouraged the development of terrestrial invasive species although cover remained low and stable over time. A decrease in flood occurrence and energy flow, however, could lead to an increase in both terrestrial (e.g. *S. gigantea*, *C. canadensis*, *R. japonica*) and aquatic (*E. nuttallii*) invasive species. One major role of internal river dynamics could be the regulation of invasive taxa in such ecosystems (Greet *et al.*, 2015).

PCI values were slightly higher than those for ZCI at the UP and DOWN sections, but both were lower than at the GROYNE section. Steep slopes and a channelised river pattern at both sections limited vegetation dynamics and the positive effects of instream flow increase (Gilvear, 1999). Following the instream flow increase, a single side-channel appeared at the upstream part of the UP section. Local fine substrate areas were observed near the left bank at the DOWN section, which encouraged *Myriophyllum spicatum* to settle. These effects observed are unlikely to be due to controlled bank erosion with artificial groynes; hence those effects were concentrated at the GROYNE section.

(v.b) Multiscale assessment protocol relevance and prospects

Models for assessing landscape change have a limited ability to capture multiscale processes (Baker, 1989). Despite the multi-faceted context of fluvial hydrosystems (Amoros and Bornette, 2002; Camporeale *et al.*, 2013; Gurnell *et al.*, 2016), our protocol was able to quantify multiscale changes in vegetation dynamics. Considering the UP section in our field study, changes at a small scale not necessarily led to changes at the landscape scale. In comparison, we observed ecosystem changes in the GROYNE section and no internal patch dynamics in the DOWN section. Further vegetation mapping between 2009 and 2012 could have provided more PCI and ZCI values to evaluate ongoing river dynamics, including the effects of instream flow increase on the GROYNE section (2009/2011; 2009/2012; 2010/2011). Nevertheless, the BACI study design (Smith *et al.*,

1993) allowed us to integrate spatial and temporal variations, and to discriminate the main event effects, *i.e.* restoration works or internal river dynamics, on alluvial vegetation communities.

The highly dynamic nature of the landscape was slightly underestimated by the TMMs due to the dominant percentage of water area in the mapping frame (Fig. 3). Percentage of change from one habitat type to another were lower than those in some previous studies focusing on more terrestrial ecosystems (Gallet and Sawtschuk, 2014). This could be explained by the structure of the fluvial hydrosystem, the dominant central channel remaining stable throughout the analysis. The TMMs allowed us to identify the main trajectories along the GROYNE section, the results indicating that most of the changes in vegetation dynamics were due to the combined effects of restoration works and internal river dynamics. Bare restored terrestrial soils represent pioneer habitats that change following flooding degree, with (i) high flooding resulting in habitat type homogenisation with persistence of pioneer habitat, (ii) low flooding leading to establishment of willow shrub, and (iii) no flooding favouring brushwood progression and colonisation by invasive species. Bare restored in-channel soils were first colonised by lentic communities. Later, shaping of fluvial forms by flooding resulted in changes to the taxonomic and functional richness of aquatic vegetation, favouring species with a lotic profile at the smaller scale. If such results can be generalised, the clear understanding of restoration-dependent habitat trajectories provided would prove a useful tool for managers, allowing the prediction of trajectories in multi-faceted habitats mixing human disturbance and natural processes.

(v.c) Conclusions and prospects

In recent years, significant efforts have been dedicated to quantifying the efficiency and the sustainability of restoration actions (Friberg, 2014; Jaunatre *et al.*, 2013; Wortley *et al.*, 2013). This paper, promoting the use of easy-to-obtain data *i.e.* vegetation mapping, as a base tool for the multiscale assessment protocol, represents part of those efforts. This protocol provides a multiscale quantitative inference, which enriches classical approaches that usually provide large-scale descriptive evaluations as remote sensing methods (Rogan *et al.*, 2002; Tong *et al.*, 2017). As both ZCI and PCI can be aligned with the emergent property consideration (Loreau *et al.*, 2003), they could be easily correlated with other multi-scale quantitative indicators as the Shannon index or the functional diversity (Beisel *et al.*, 2003; Mason *et al.*, 2005; Villéger *et al.*, 2008). It could thus reinforce the understanding of interrelationships between vegetation dynamics and other biological communities, especially as regards shifts related to biological invasions or climate change. The method also represents a powerful tool for decision making and modelling of restoration actions, not just for post-restoration ecosystem changes monitoring, but also for pre-restoration. A further step would be to go beyond the evaluation of the restoration success and assume the multiple

predictable trajectories (Choi, 2004) thanks to scenarii analyses, e.g. using past learnings to simulate vegetation dynamics acknowledging the ever-changing environments.

Acknowledgments

This research was funded through a CNRS-EDF partnership agreement "Management of the Old Rhine River geomorphology" (2014-2017) and managed by Laurent Schmitt (UMR 7362 CNRS Laboratoire Image, Ville, Environnement - LIVE). We would like to thank Claire Hiegel for her constructive comments, Michèle Trémolières for her helpful contributions, Kevin Roche for linguistic correction of our manuscript, and the trainees that participated in field surveys. We also thank the two referees for their helpful suggestions.

(vi) References

- Amoros, C., & Bornette, G. (2002). Connectivity and biocomplexity in waterbodies of riverine floodplains. *Freshwater Biology*, 47(4): 761–776. <http://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00905.x>
- Anand, M., & Desrochers, R.E., (2004). Quantification of restoration success using complex systems concepts and models. *Restoration Ecology*, 12(1): 117-123. <http://doi.org/10.1111/j.1061-2971.2004.00281.x>
- Baker, W.L. (1989). A review of models of landscape change. *Landscape ecology*. 2(2), 111-133. <http://doi.org/10.1007/BF00137155>
- Balster, H. (2000). Markov chain models for vegetation dynamics. *Ecological Modelling*. 126, 139-154. [http://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00262-3](http://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00262-3)
- Bardat, J., Bioret, F., Botineau, M., Boulet, V., Delpech, R., Géhu, J.M., Haury, J., Lacoste, A., Rameau, J.C., Royer, J.M., Roux, G., & Touffet, J. (2004). Prodrome des végétations de France. Patrimoines naturels 61, Publications scientifiques du Muséum national d'histoire naturelle, Paris, 171 p.
- Beisel, J.N., Usseglio-Polatera, P., Bachmann, V., & Moreteau, J.C. (2003). A comparative analysis of evenness index sensitivity. *International review of hydrobiology*, 88(1), 3-15.
- Beisner, B.E., Haydon, D.T., & Cuddington, K. (2003). Alternative stable states in ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 1(7), 376-382. [http://doi.org/10.1890/1540-9295\(2003\)001\[0376:ASSIE\]2.0.CO;2](http://doi.org/10.1890/1540-9295(2003)001[0376:ASSIE]2.0.CO;2)
- Bensettiti, F., Gaudillat, V., & Haury, J. (2000). Cahiers d'habitats. *Natura*, 339.
- Bissardon, M., Guibal, L., & Rameau, J.C. (1997). Corine biotopes. Types d'habitats français. Ecole nationale du génie rural, des eaux et des forêts (ENGREF), *Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN)*, Nancy, France.
- Bornette, G., Henry, C., Barrat, M.H., & Amoros, C. (1994). Theoretical habitat templates, species traits, and species richness: aquatic macrophytes in the Upper Rhône River and its floodplain. *Freshwater Biology*, 31(3): 487-505. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01753.x>
- Braun-Blanquet, J. (1932). Plant Sociology. *Translated by Fuller, G.D., Conrad, H.S. McGraw-Hill*, New York, USA.
- Buczyński, P., Szlauer-Łukaszewska, A., Tończyk, G., Buczyńska, E. (2017). Groynes: a factor modifying the occurrence of dragonfly larvae (Odonata) on a large lowland river. *Marine and Freshwater Research*, 68(9), 1653-1663. <http://doi.org/10.1071/MF16217>
- Cadotte, M.W., Carscadden, K., & Mirotnick, N., (2011). Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 48(5), 1079-1087. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x>
- Camporeale, C., Perucca, E., Ridolfi, L., & Gurnell, A.M. (2013). Modeling the interactions between river morphodynamics and riparian vegetation. *Reviews of Geophysics*, 51(3), 379-414. <http://doi.org/10.1002/rog.20014>

- Chevenet, F., Dolédec, S., & Chessel, D. (1994). A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshwater Biology*, 31, 295–309. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01742.x>
- Choi, Y.D. (2004). Theories for ecological restoration in changing environment: toward 'futuristic' restoration. *Ecological Research*, 19(1), 75-81.
- Clewell, A.F., & Aronson, J. (2013). Ecological restoration: principles, values, and structure of an emerging profession. Island Press.
- Clutier, A., Aelbrecht, D., El Kadi Abderrezzak, K., Die Moran, A., Pinte, K., & Barillier, A. (2012). Restauration du transport sédimentaire dans le Vieux Rhin par érosion maîtrisée des berges. (www.graie.org/ISRivers/actes/pdf2012/2B202-034CLU.pdf) International Conference on Integrative Sciences and Sustainable Development of Rivers 2012, Lyon, France.
- Corenblit, D., Tabacchi, E., Steiger, J., & Gurnell, A.M. (2007). Reciprocal interactions and adjustments between fluvial landforms and vegetation dynamics in river corridors: a review of complementary approaches. *Earth-Science Reviews*, 84(1), 56-86. <http://doi.org/10.1016/j.earscirev.2007.05.004>
- Directive 92/43/EEC. (1992). Directive 92/43/EEC of the Council of 21 May 1992 on the Conservation of Natural Habitats and of Wild Fauna and Flora. European Centre for Nature Conservation, Tilburg, The Netherlands.
- Dittrich, A., Koll, K., Kunz, C., & Huppmann, O., (2010). Historische Entwicklung des südlichen Oberrheins unter morphologischen Gesichtspunkten. Leichtweiss Institut für Wasserbau, Braunschweig. Bericht, pp. 985: 38
- Elosegi, A., Diez, J., & Mutz, M. (2010). Effects of hydromorphological integrity on biodiversity and functioning of river ecosystems. *Hydrobiologia*, 657(1), 199-215. <http://doi.org/10.1007/s10750-009-0083-4>
- Ferrez, Y., Bailly, G., Fernez, T., Guyonneau, J., Royer, J.M., Schmitt, A., & Vuilleminot, M., (2009). Connaissance des habitats naturels et semi-naturels de Franche-Comté. Synopsis des groupements végétaux de Franche-Comté. Version provisoire - avril 2009. Conservatoire botanique national de Franche-Comté, DIREN de Franche-Comté, Conseil régional de Franche-Comté, 56 p.
- Friberg, N., 2014. Impacts and indicators of change in lotic ecosystems. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water*, 1(6), 513-531. <http://doi.org/10.1002/wat2.1040>
- Gallet, S., & Sawtschuk, J. (2014). Restoration dynamics evaluation by vegetation mapping and transition matrix modelling: analysis of 20 yr of restoration and management at the megalithic site of Carnac (Brittany, France). *Applied Vegetation Science*. 17(2), 225-235. <http://doi.org/10.1111/avsc.12080>
- Garnier, A., & Barillier, A. (2015). The Kembs project: environmental integration of a large existing hydropower scheme. *La Houille Blanche*. (4), 21-28. <http://doi.org/10.1051/lhb/20150041>
- Gilvear, D.J. (1999). Fluvial geomorphology and river engineering: future roles utilizing a fluvial hydrosystems framework. *Geomorphology*. 31(1), 229-245. [http://doi.org/10.1016/S0169-555X\(99\)00086-0](http://doi.org/10.1016/S0169-555X(99)00086-0)
- Godron, M., & Lepart, J. (1973). Sur la représentation de la dynamique de la végétation au moyen de matrices de succession. In R. Tuxen (Eds.), *Sukzessionsforschung*, Cramer, Vaduz, (pp. 269–287).
- González, E., Masip, A., Tabacchi, E., & Poulin, M. (2017). Strategies to Restore Floodplain Vegetation after Abandonment of Human Activities. *Restoration Ecology*, 25(1), 82-91. <http://doi.org/10.1111/rec.12400>
- Göthe, E., Timmermann, A., Januschke, K., & Baattrup-Pedersen, A. (2016). Structural and functional responses of floodplain vegetation to stream ecosystem restoration, *Hydrobiologia*, 769(1), 79-92. <http://doi.org/10.1007/s10750-015-2401-3>
- Greet, J., Webb, J.A., & Cousens, R.D. (2015). Floods reduce the prevalence of exotic plant species within the riparian zone: evidence from natural floods. *Applied Vegetation Science*. 18(3), 503-512. <http://doi.org/10.1111/avsc.12156>
- Gurnell, A.M., Rinaldi, M., Belletti, B., Bizzi, S., Blamauer, B., Braca, ... & Ziliani, L. (2016). A multi-scale hierarchical framework for developing understanding of river behaviour to support river management. *Aquatic sciences*, 78(1), 1-16. <http://doi.org/10.1007/s00027-015-0424-5>

- Gurnell, A.M., Bertoldi, W., & Corenblit, D., (2012). Changing river channels: The roles of hydrological processes, plants and pioneer fluvial landforms in humid temperate, mixed load, gravel bed rivers. *Earth-Science Reviews*, *111*(1), 129-141. <http://doi.org/10.1016/j.earscirev.2011.11.005>
- Hearn, S.M., Healey, J.R., McDonald, M.A., Turner, A.J., Wong, J.L.G., & Stewart, G.B. (2011). The repeatability of vegetation classification and mapping. *Journal of Environmental Management*, *92*(4), 1174-1184. <http://doi.org/10.1016/j.jenvman.2010.11.021>
- Henry, C.P., Amoros, C., & Bornette, G. (1996). Species traits and recolonization processes after flood disturbances in riverine macrophytes. *Plant Ecology*, *122*(1), 13-27. <http://doi.org/10.1007/BF00052812>.
- Hobbs, R.J. & Legg, C.J. (1983). Markov models and initial floristic composition in heathland vegetation dynamics. *Vegetatio*, *56*, 31-43. <http://doi.org/10.1007/BF00036134>
- Hobbs, R.J., & Norton, D.A. (1996). Towards a conceptual framework for restoration ecology. *Restoration ecology*, *4*(2), 93-110. <http://doi.org/10.1111/j.1526-100X.1996.tb00112.x>
- Hoff, M. (1975). Premier aperçu sur les groupements végétaux de la Petite Camargue alsacienne. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Colmar*, *56*, 3-26.
- Hughes, F., Colston, A., & Mountford, J. (2005). Restoring riparian ecosystems: the challenge of accommodating variability and designing restoration trajectories. *Ecology and Society*, *10*(1), 12. <http://doi.org/10.5751/ES-01292-100112>.
- Jaunatre, R., Buisson, E., Muller, I., Morlon, H., Mesléard, F., & Dutoit, T. (2013). New synthetic indicators to assess community resilience and restoration success. *Ecological indicators*, *29*, 468-477. <http://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.01.023>
- Jungwirth, M., Muhar, S., & Schmutz, S. (2002). Re-establishing and assessing ecological integrity in riverine landscapes. *Freshwater Biology*, *47*, 867-887. <http://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00914.x>
- Khan, W., Khan, S.M., Ahmad, H., Ahmad, Z., & Page, S. (2016). Vegetation mapping and multivariate approach to indicator species of a forest ecosystem: A case study from the Thandiani sub Forests Division (TsFD) in the Western Himalayas. *Ecological Indicators*, *71*, 336-351. <http://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.06.059>
- Lippe, E., DeSmidt, J., & Glenn-Lewin, D. (1985). Markov models and succession: a test from a heathland in the Netherlands. *Journal of Ecology*, *73*, 775-791. <http://doi.org/10.2307/2260146>
- Loreau, M., Mouquet, N., & Holt, R.D. (2003). Meta-ecosystems: a theoretical framework for a spatial ecosystem ecology. *Ecology Letters*, *6*(8), 673-679. <http://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00483.x>
- Louvel, J., Gaudillat, V., & Poncet, L. (2013). EUNIS, European Nature Information System, Système d'information européen sur la nature. Classification des habitats. Traduction française. Habitats terrestres et d'eau douce. *Muséum national d'Histoire naturelle – Service du patrimoine naturel*, Paris, France, 289 p.
- Maire, G. (1997). Evolution des objectifs d'aménagement du Rhin et de ses espaces riverains aux XIXème et XXème siècles. In P. Racine Fleuves, rivières et canaux dans l'Europe occidentale et médiane (pp. 445-454).
- Mason, N.W., Mouillot, D., Lee, W.G., & Wilson, J.B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, *111*(1), 112-118.
- McGarigal, K., Cushman, S.A., Neel, M.C., & Ene, E. (2012). FRAGSTATS v4: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical and Continuous Maps. *University of Massachusetts, Amherst, MA, USA*. Available at: <http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>
- Meyer, A. (2012). Processus et dynamique de la recolonisation et de la biodiversité dans les bras du Rhin et autres cours d'eau restaurés de la Plaine d'Alsace après reconnexion. PhD. thesis. University of Strasbourg.
- Meyer, A., Combroux, I., Schmitt, L., & Trémolières, M. (2013). Vegetation dynamics in side-channels reconnected to the Rhine River: what are the main factors controlling communities trajectories after restoration? *Hydrobiologia*, *714*(1), 35-47. <http://doi.org/10.1007/s10750-013-1512-y>

- Nilsson, C., & Berggren, J. (2000). Effects of dams and regulations on riparian zones. *Bioscience*, *50*(9), 783–92. [http://doi.org/10.1641/0006-3568\(2000\)050\[0783:AORECB\]2.0.CO;2](http://doi.org/10.1641/0006-3568(2000)050[0783:AORECB]2.0.CO;2)
- Palmer, M.A., Bernhardt, E.S., Allan, J.D., Lake, P.S., Alexander, G., Brooks, ... & Sudduth, E. (2005). Standards for ecologically successful river restoration. *Journal of Applied Ecology*, *42*(2), 208-217. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01004.x>
- Pander, J., & Geist, J. (2013). Ecological indicators for stream restoration success. *Ecological indicators*, *30*, 106-118. <http://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.01.039>
- Petchey, O.L., & Gaston, K.J. (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, *5*(3), 402-411. <http://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00339.x>
- Pinte, K., Clutier, A., Schmitt, L., Aelbrecht, D., Skunpinski, G., Eschbach, D., & Hubeny, A. (2015). Restauration d'un fleuve court-circuité (Vieux Rhin, France) par érosion latérale maîtrisée : premiers résultats concernant la bathymétrie, la topographie, le traçage de la charge de fond et la granulométrie. In IS RIVERS 2015 Congress.
- Pringle, C.M., Naiman, R.J., Bretschko, G., Karr, J.R., Oswood, M.W., Webster, J.R., Welcomme, R.L., & Winterbourn, M.J. (1988). Patch dynamics in lotic systems: the stream as a mosaic. *Journal of the North American Benthological Society*, *7*(4), 503-524. <http://doi.org/10.2307/1467303>
- R Core Team. (2017). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: *R Foundation for Statistical Computing*. Retrieved from <http://www.R-project.org/>
- Rambaud, M., Combroux, I., Haury, J., Moret, J., Machon, N., Zavodna, M., & Pavoine, S. (2009). Relationships between channelization structures, environmental characteristics, and plant communities in four French streams in the Seine–Normandy catchment. *Journal of the North American Benthological Society*, *28*(3), 596-610. <http://doi.org/10.1899/08-139.1>
- Řehouňková, K., & Prach, K. (2008). Spontaneous Vegetation Succession in Gravel–Sand Pits: A Potential for Restoration. *Restoration Ecology*, *16*, 305-312. <http://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2007.00316.x>
- Rogan, J., Franklin, J., & Roberts, D.A. (2002). A comparison of methods for monitoring multitemporal vegetation change using Thematic Mapper imagery. *Remote Sensing of Environment*, *80*(1), 143-156.
- Ruiz-Jaen, M.C., & Aide, T.M. (2005a). Restoration success: how is it being measured? *Restoration ecology*, *13*(3), 569-577. <http://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2005.00072.x>
- Ruiz-Jaén, M.C., & Aide, T.M. (2005b). Vegetation structure, species diversity, and ecosystem processes as measures of restoration success. *Forest Ecology and Management*, *218*(1), 159-173. <http://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.07.008>
- Sawtschuk, J., & Bioret, F. (2012). Analyse diachronique de la dynamique spatiale de la végétation de l'estuaire de la Loire. Photo interpretation – European. *International Journal of Remote Sensing*, *12*(3), 15–28. <http://doi.org/10.4000/cybergeog.4912>
- Smith, E.P., Orvos, D.R., & Cairns, J. (1993). Impact assessment using the Before-After-Control-Impact (BACI) model: concerns and comments. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *50*, 627-637. <http://doi.org/10.1139/f93-072>
- Staentzel, C., Arnaud, F., Combroux, I., Schmitt, L., Trémolières, M., Grac, C., ... & Beisel, J.N., (2018). How do instream flow increase and gravel augmentation impact biological communities in large rivers: A case study on the Upper Rhine River. *River Research and Applications*, *34*(2), 153-164.
- Taudiere, A., & Violle, C. (2016). cati: an R package using functional traits to detect and quantify multi-level community assembly processes. *Ecography*, *39*(7), 699-708. <http://doi.org/10.1111/ecog.01433>
- Tong, X., Wang, K., Yue, Y., Brandt, M., Liu, B., Zhang, C., ... & Fensholt, R. (2017). Quantifying the effectiveness of ecological restoration projects on long-term vegetation dynamics in the karst regions of Southwest China. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, *54*, 105-113. <http://doi.org/10.1016/j.jag.2016.09.013>
- Turner, M.G. (1990). Spatial and temporal analysis of landscape patterns. *Landscape Ecology*, *4*, 21–30. <http://doi.org/10.1007/BF02573948>

- Uehlinger, U.F., Wantzen, K.M., Leuven, R.S., Arndt, H. (2009). The Rhine river basin. In *Rivers of Europe – London: Acad. Pr.*, pp. 199-245. ISBN 978-0-12-369449-2
- Usher, M.B. (1992). Statistical models of succession. In D. C. Glenn- Lewin, R. K. Peet, T. T. Veblen (Eds.) *Plant succession: theory and prediction* (pp. 215–248) Chapman & Hall, London, UK.
- Van Geest, G.J., Coops, H., Roijackers, R.M.M., Buijse, A.D., & Scheffer, M., (2005). Succession of aquatic vegetation driven by reduced water-level fluctuations in floodplain lakes. *Journal of Applied Ecology*, 42, 251–260. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.00995.x>
- Villéger, S., Mason, N.W., & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8), 2290-2301.
- White, P.S., & Pickett, S.T.A. (1985). Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. In: Pickett, S.T.A., White, P.S. (Eds) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York & London, USA, 3–13.
- Woolsey, S., Capelli, F., Gonser, T.O.M., Hoehn, E., Hostmann, M., Junker, B., ... & Peter, A., 2007. A strategy to assess river restoration success. *Freshwater Biology*, 52(4), 752-769. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01740.x>
- Wortley, L., Hero, J.M., & Howes, M. (2013). Evaluating ecological restoration success: a review of the literature. *Restoration Ecology*, 21(5), 537-543. <http://doi.org/10.1111/rec.12028>
- Willby, N.J., Abernethy, V.J., & Demars, B.O. (2000). Attribute-based classification of European hydrophytes and its relationship to habitat utilization. *Freshwater Biology*, 43(1), 43-74. <http://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2000.00523.x>

4.2.2 Couplage de données physiques et biologiques

4.2.2.1 Contexte et objectifs

Les évolutions morphologiques importantes ont été clairement mises en évidence par Chardon *et al.* (2016 et données en cours de publication ; Figure 4.18), suite aux travaux d'érosion maîtrisée (avril-mai 2013) mais aussi sous l'effet de la crue Q_{15} de période de retour de 15 ans (juin 2013 – $Q_{\max_B\grave{a}le} = 3456 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$). Il a été démontré (i) une érosion de berge, majoritairement au droit de l'épi amont sous la forme d'une encoche d'érosion (volume total érodé de la berge = 1500 m^3 / encoche d'érosion = 1070 m^3) et (ii) la formation de deux langues sédimentaires à l'aval des épis transversaux (dépôts compris entre 0,1 m et 3 m d'épaisseur) avec un affinement granulométrique estimé de 30 mm (Schmitt *et al.*, 2014 ; Chardon *et al.*, 2016).

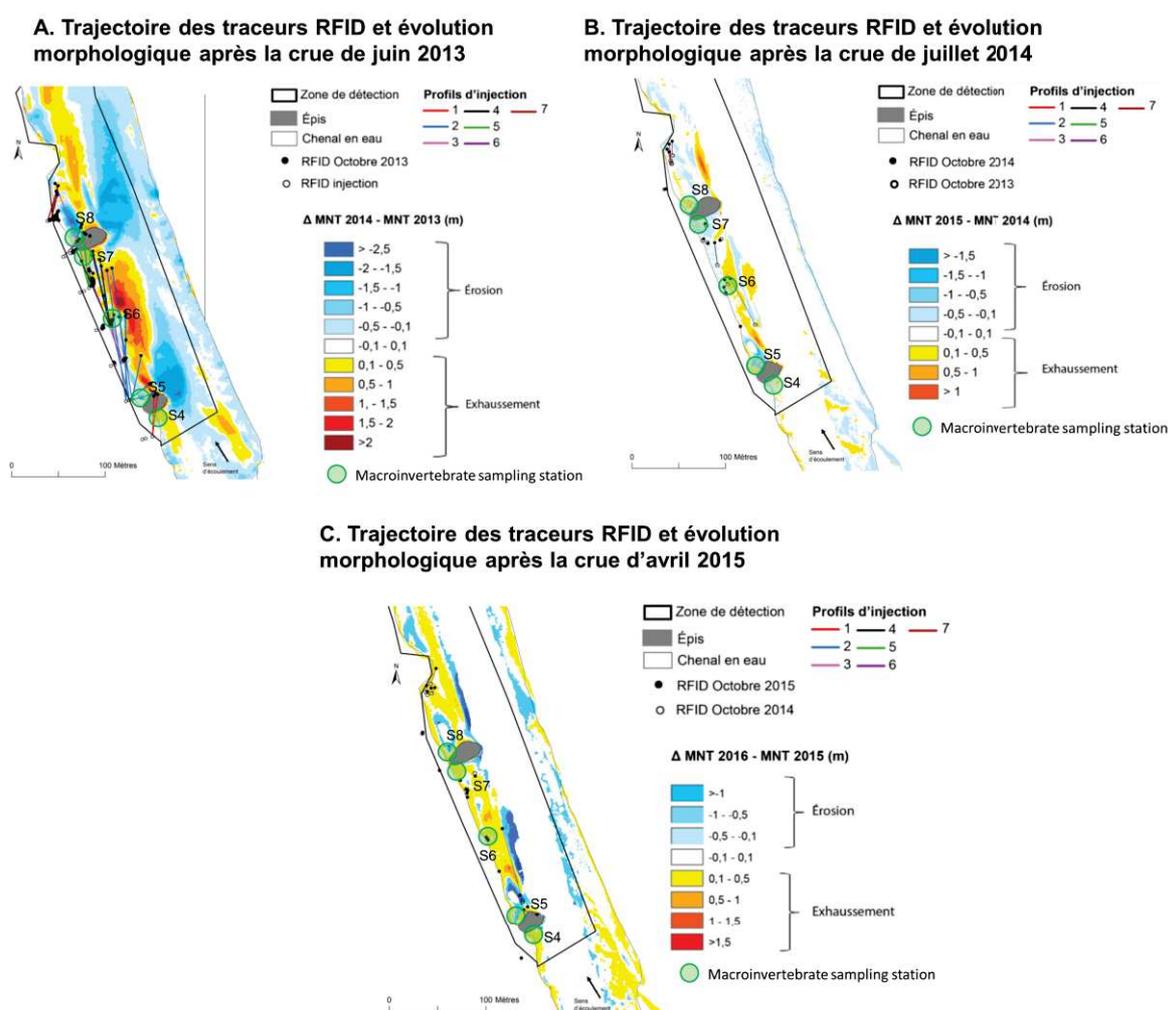


Figure 4.18 : Données de la thèse de Valentin Chardon avec trajectoires des traceurs RFID et évolution morphologique (Chardon *et al.*, 2016) **A.** après la crue de juin 2013, **B.** après la crue de juillet 2014 et **C.** après la crue d'avril 2015. Les stations de prélèvement des macroinvertébrés ont été positionnées.

Les évolutions morphologiques ont été moins contrastées entre 2014 et 2016, avec de légères remobilisations partielles des langues sédimentaires qui se sont globalement érodées à l'aval immédiat des épis (de quelques dizaines de cm à 1m localement), et au contraire de faibles dépôts dans les deux mouilles principales (quelques dizaines de cm dans les deux cas) (Staentzel *et al.*, accepté - Annexe 2). La construction des épis transversaux a ainsi entraîné la création de nouvelles formes fluviales, et pour lesquelles une dynamique subsiste après la crue importante de 2013 (Staentzel *et al.*, accepté - Annexe 2). Bien que les évolutions morphologiques aient été démontrées largement à grande échelle, il a été nécessaire de s'intéresser aux évolutions d'habitats à fine échelle.

Ceci a été évalué dans le manuscrit suivant (**manuscrit D**) *via* un indice que nous avons produit et appelé indice de diversité éco-hydromorphologique (EHMID), une version modifiée d'un indice existant, le HMID de Gostner *et al.* (2013), Le **manuscrit D** propose l'évaluation du gain écologique apporté par l'érosion maîtrisée et l'implantation d'épis transversaux (communautés de macroinvertébrés) *via* le couplage de cet indice avec des approches biologiques structurelle et fonctionnelle.

**4.2.2.2 Effects of a river restoration project along the Old Rhine River (France-Germany):
response of macroinvertebrate communities (manuscrit D)**

Cybill Staentzel^a, Isabelle Combroux^a, Agnès Barillier^b, Corinne Grac^{a, c}, Jean-Nicolas Beisel^{a, c}

^a *Université de Strasbourg, CNRS, LIVE UMR 7362, F-67000 Strasbourg ;*

^b *Centre d'ingénierie hydraulique, Electricité de France (EDF), F-73370 Le Bourget du Lac ;*

^c *Ecole Nationale du Génie de l'Eau et de l'Environnement (ENGEE), F-67070 Strasbourg.*

L'article est **soumis au journal *Ecological Engineering***.

(i) Abstract

The rise of restoration projects on large rivers is a response to the increasing human-induced pressures on these ecosystems. Despite this, there is a relative lack of data documenting restoration success using macroinvertebrate communities in such large-scale environments, with those existing frequently producing contrasting results. Here, we examine post-restoration response of macroinvertebrates following a unique experimental restoration approach based on controlled bank erosion and artificial groyne implementation, initiated in 2013 on the Old Rhine River (France-Germany). We investigated how macroinvertebrate communities respond to restoration-induced variations in three main abiotic parameters, i.e. water depth, flow velocity and substrate type, by comparing the restored section with upstream/downstream control sections. The EHMID index, a modified version of a hydro-morphological diversity index, showed a gain in habitat heterogeneity along the restored section. Newly created habitats with low flow velocity and finer substrate were distant from those along the rest of the channel. Structural biological analyses were less informative than those of composition or functionality. The restoration work favoured burrowing species with an affinity for low current velocity. Our findings confirm that macroinvertebrate responses are dependent on fine-scale monitoring. Presence of insect larvae was highly related to the degree of mesohabitat heterogeneity and maintenance of typical alluvial terrestrial-aquatic border connectivity. Overall, this restoration project confirmed a high impact on biological processes of the hydraulic law of similarities for transposition.

Keywords: controlled bank erosion, functionality, habitat heterogeneity, connectivity, invasive species

(ii) Introduction

The growing deterioration of natural habitats has received special attention as human-induced pressures and impacts have increased, e.g. through resource overexploitation, pollution, biological invasions, fragmentation, hydromorphological alteration, changes in water flow regime and climate change (Friberg, 2014; Grizzetti *et al.*, 2017). Freshwater ecosystems are among the most affected (Vörösmarty *et al.*, 2010; Smith and Chadwick, 2017) and are experiencing unprecedented declines in biodiversity (Dudgeon *et al.*, 2006; Decamps, 2011). Large rivers are influenced by the upstream drainage network, the surrounding land, the riparian zone and the legacy of two centuries of engineering works. Since the 19th century, engineering works in large rivers, such as channelisation, rectification and damming, have caused a loss of lateral mobility and failures in active sediment transport (Wohl, 2012; Kondolf *et al.*, 2014). This loss of functionality reduces fluvial hydrosystem complexity and modifies the river's geomorphological functioning, resulting in modifications to the three primary attributes of biocenoses, i.e. composition, structure and function (Franklin *et al.*, 1981; Noss, 1990; Duan *et al.*, 2011).

In an effort to reverse such impacts, large-scale hydromorphological restoration actions have been initiated in many rivers throughout the world (Kondolf *et al.*, 2014, Wohl *et al.* 2015). The primary objective of such restoration actions is generally focused on generating higher habitat heterogeneity (Garnier & Barillier, 2015). Macroinvertebrates are reliable indicators for showing temporal and spatial changes in aquatic habitats (Resh & Rosenberg, 1993; Resh, 2008; Kenney *et al.*, 2009. Carter *et al.*, 2017). For this reason, they are commonly used to monitor and assess river restoration efficiency (Peterson, 2015, Rubin *et al.*, 2017). However, among the still relatively low number of restoration projects aiming to increase habitat heterogeneity, a strong positive response by macroinvertebrate assemblages has not been systematically observed (Jahnig & Lorenz, 2008; Louhi *et al.*, 2011; Lepori *et al.*, 2005; Jahnig *et al.*, 2010; Palmer *et al.*, 2010; Haase *et al.*, 2013; Friberg, 2014). Verdonschot *et al.* (2016) assumed that other external drivers, such as a depleted regional species pool or poor riparian zone habitat quality affecting adult life stage survival success, could explain the lack of macroinvertebrate response to physical restoration. It has also been demonstrated that macroinvertebrates respond strongly to fine-scale hydromorphological gradients, i.e. at the macroinvertebrate organism perception scale, inducing scale-dependant biological responses (Beisel *et al.*, 2000; Lepori *et al.*, 2005; Staentzel *et al.*, 2018). The lack of results from some studies on the link between macroinvertebrate diversity and habitat heterogeneity may be due to the inappropriate scale of the study design, which prevents assessment of the effects of hydromorphological river restoration (Jahnig *et al.*, 2010).

In this study, we investigated macroinvertebrate changes following a unique experimental restoration programme along a 50-km stretch of by-passed single-bed paved channel on the Old Rhine River (France-Germany), located downstream of the Kembs dam. The project, which took place in April 2013, consisted of controlled bank erosion, aimed at providing increased lateral mobility to the river by favouring natural erosion by floods. This process aims to feed the main channel with sediment from the eroded bank and potentially diversify the natural habitats (Garnier & Barillier, 2015). Our objective was to identify relationships between macroinvertebrate response and hydromorphological changes within the framework of solid transport and erosion processes. We specifically developed a habitat heterogeneity index adapted to the study of macroinvertebrates by modifying the hydromorphological index of diversity (HMID) proposed by Gostner *et al.* (2013) through the inclusion of an element describing substrate.

There is a clear current need for the assessment of post-restoration gains in biological functionality in order to shed light on our understanding of restoration consequences (Villégier *et al.*, 2008). In this case, the functional approach supplements the classical use of diversity indices in the assessment of restoration actions (Paillex *et al.*, 2009; Friberg, 2014; Schmera *et al.*, 2017). Here, the macroinvertebrate biodiversity was assessed through composition, structure and function, with a focus on restoration-induced effects on pollution-sensitive and invasive species. We investigated two main hypotheses: (i) restoration by controlled bank erosion enriches the channel with new geomorphic units that lead to a wider range of mesohabitats, i.e. combinations of substrate type, flow velocity and water depth; and (ii) any gain in (meso-) habitat heterogeneity will induce a positive response in the structure, composition and function of the macroinvertebrate community, e.g. through increased diversity indices, a gain in community structure or in functional group emergence. Research on these issues provides an opportunity to identify reliable and sensitive indicators for improving the assessment of restoration on macroinvertebrate assemblages.

(iii) Material and methods

(iii.a) Study site

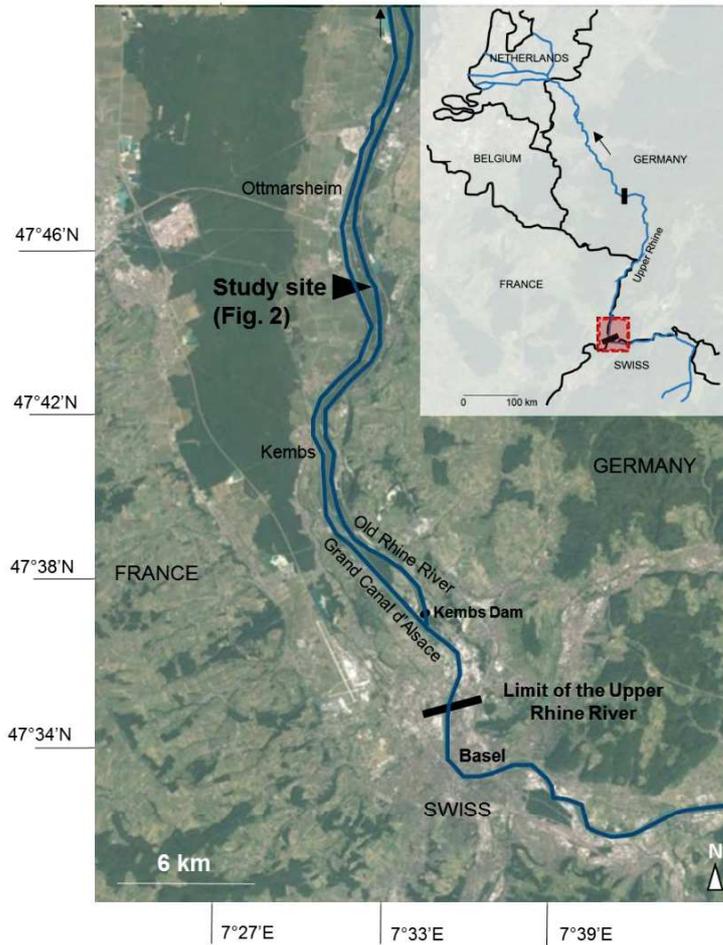
The study site was located on the upstream stretch of the Old Rhine River in southern Alsace (France) (Figure 4.19A). Since the mid-19th century, the Upper Rhine has been strongly modified by engineering works (Uehlinger *et al.*, 2009). The Kembs diversion dam divides the main course into two waterways along from Kembs to Vogelgrun (near Basel): the Grand Canal d'Alsace (GCA) and the Old Rhine River, a 50 km by-passed single-bed paved channel. These works have undercut active sediment transport (Dittrich *et al.*, 2010), especially in the Old Rhine River.

Experimental restoration through controlled bank erosion was carried out in April 2013 after modelling and tests conducted on a 1/40th scale model (Clutier *et al.*, 2012, Die Moran, 2012). The project aims to provide increased lateral mobility to the Old Rhine by favouring natural erosion of the left (French) bank by flooding. Aside from a few trees, the entire left bank of the target site was cleared of vegetation in March 2013, prior to the removal of bank protections. A groyne constructed in the early 20th century was removed, and two others remodeled (Pinte *et al.*, 2015; see “Groynes” in Figure 4.20). The bank was also weakened through the removal of riprap protection, allowing floods to erode the bank on the right side of the remodeled groynes. This process favours the transport of former Rhine embankment gravel sediments back to the river and generates new morphological patterns of natural habitats (Garnier & Barillier, 2015).

A flow up to 1400 m³.s⁻¹ is permanently diverted into the GCA, with any overflow exceeding 1400 m³.s⁻¹ rerouted to the Old Rhine (Figure 4.19B). At less than 1400 m³.s⁻¹, the instream flow in the Old Rhine is maintained at 52 to 150 m³.s⁻¹ in order to meet minimum flow requirements for aquatic and riparian communities. Variations in flow, ranging from 52 - 60 m³.s⁻¹ to 115 - 150 m³ s⁻¹, start in the spring and decrease in late summer-early autumn.

Ecological monitoring was performed from 2014 to 2016. About two months after the restoration action (June 2013), a Q₁₅-flood (i.e. flow with a return-period of 15 years) occurred with a Q_{max} at Basel equal to 3456 m³.s⁻¹ (Figure 4.19B). The duration and intensity of maximum energy flow was lower in 2014 and 2015 than in 2013 and 2016, though 2016 was characterised by a long period of flooding from March to July (Q_{max} at Basel = 3021 m³.s⁻¹; Figure 4.19B).

A.



B.

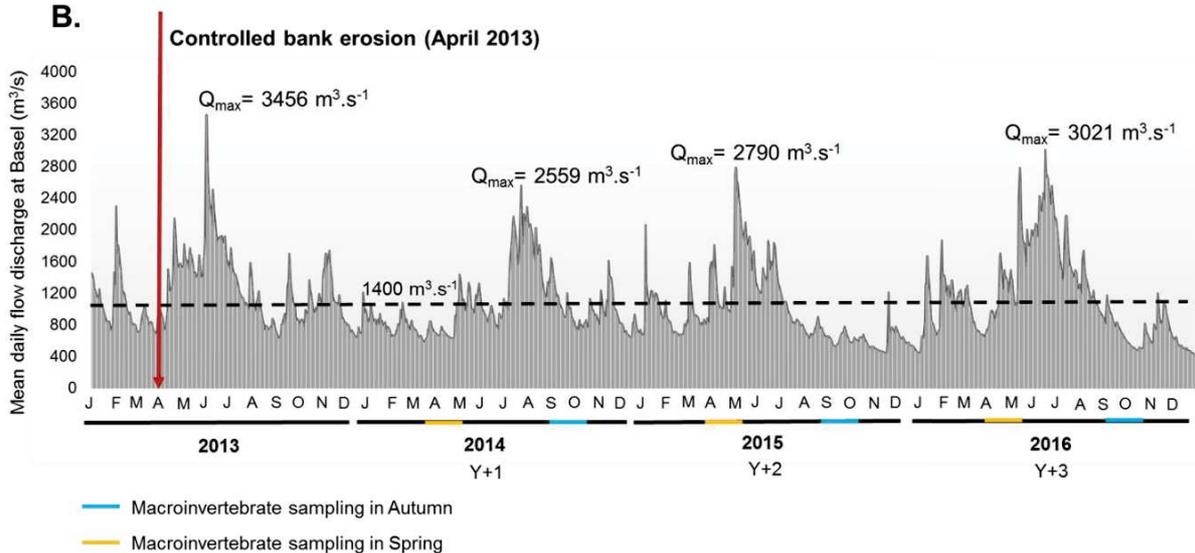


Figure 4.19: **A.** Location of the study site (black arrow) on the Upper Rhine River (Google Earth, 2016). The grey box indicates the Rhine River watercourse, the two thick black lines framing the Upper Rhine River. **B.** Mean daily flow discharge at Basel ($\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$), hydrological constraints (i.e. flooding history) and periods of macroinvertebrate sampling (autumn/spring) at one year (Y+1), two years (Y+2) and three years (Y+3) after the restoration action (red arrow).

(iii.b) Study design and sampling methodology

Macroinvertebrate sampling was performed during both spring and autumn in 2014, 2015 and 2016 (Figure 4.19B). The study site was divided into three sections (Figure 4.20), the upstream (UP) and downstream (DOWN) sections framing the restored section (GROYNE) and serving as spatial comparisons for evaluating changes related to the restoration action. Three sampling stations were located along the upstream section (S1, S2 and S3), five along the restored GROUYNE section (S4 - S8) and three in the downstream section (S9, S10 and S11). A thin gravel bar bordered the left bank of the downstream section, while the waterbed consisted of a single-bed paved channel with reduced interstitial zones for macroinvertebrates. Station S11 differed slightly from the others due to the presence of a recessed area where sand and silt were dominant.

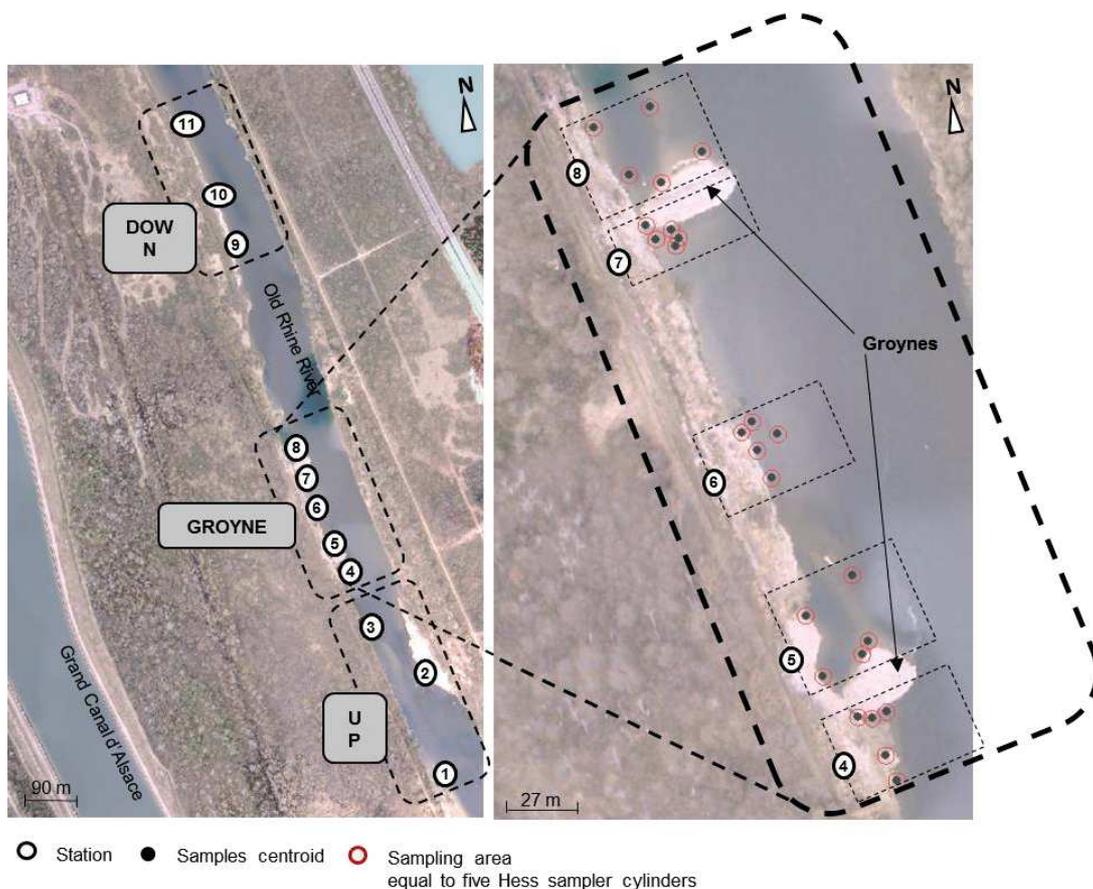


Figure 4.20: Location of stations S1 to S11 along the three study sections: (i) the upstream section (UP), (ii) the restored section, including groyne implementation (GROYNE) and (iii) the downstream section (DOWN). At each station, five sampling points were selected that best represented the available mesohabitats (black dots on the orthophotography, 2015). The red circle corresponds to sampling effort, i.e. five Hess cylinders by sampling point.

Analysis was based on a comparison of the three sections (restored *versus* upstream and downstream sections) during the three years following the restoration action. Faunistic data from before the restoration action were not collected using the same protocol. Severe flooding halted the

total spring campaign of 2015 and the spring campaign for the DOWN section in 2016. Hence, aside from the identification of spatial and temporal sources of variability, major analyses have undertaken on the autumn campaign datasets only. Each annual faunistic dataset provided biological responses at one year (autumn 2014; Y+1), two years (autumn 2015; Y+2), and three years (autumn 2016; Y+3) after restoration (Figure 4.19B).

Macroinvertebrate sampling was performed using a Hess stream sampler (330 mm Ø x 400 mm high, 500 µm mesh; Hess, 1941) with an attached 500 µm dolphin bucket. For each of the eleven stations, five sampling points were collected within the range of mesohabitats observed, defined as a combination of flow velocity, water depth and substrate type (Beisel *et al.*, 1998; 2000). Each sampling point represents the sum of five Hess cylinder samples. The sampling area for each station, therefore, was equal to 2.1 m² (five sampling points = 25 Hess cylinders per station). Taxa were identified to the lowest possible taxonomic level (usually genus), except for Oligochaeta and Nematoda, which were recorded as such. The latter was removed from structural and functional analyses because of their potential parasitic life cycle.

(iii.c) Abiotic measures and quantification of heterogeneity

River bottoms represent a mosaic of mesohabitats consisting of combinations of flow velocity (*v*), water depth (*d*) and substrate type (*D*₅₀). Substrate type was described through a visual estimation of the percentage covered by particle size classes based on a modified Wentworth grade scale (Malavoi & Souchon, 2002), i.e. silt [< 0.0625 mm], sand [0.0625 – 2 mm], gravel [2 – 16 mm], small pebbles [16 – 32 mm], coarse pebbles [32 – 64 mm], cobbles [64 – 256 mm] and boulders [>256 mm]. The *D*₅₀ was the particle size value at 50% of cumulative distribution, based on the previous percentage estimation of particle size classes. For flow velocity and water depth, three repeated measurements ($n=165$ during autumn-campaigns) were completed at each sample location.

Gostner *et al.* (2013) developed the HMID as a straightforward tool for use in river engineering projects to assess quantitative habitat heterogeneity. The HMID for a site is calculated as the product of partial diversities resulting from two hydraulic variables, flow velocity (*v*) and water depth (*d*), using the formula $HMID = V(v)^2 \times V(d)^2$. Each partial diversity (*V*) integrates into its formulation the coefficient of variation $V(i)^2 = (1 + (\sigma/\mu_i))^2$, where σ = variance and μ = mean. While it has been demonstrated that the HMID approach sufficiently represents the hydro-morphological heterogeneity of stream reaches (Gostner *et al.*, 2013), its application has to be integrated with evaluations of long-term streambed evolution at the catchment scale and strongly related to the sediment regime of the stream under study (Gostner *et al.*, 2013). We modified the

HMID of Gostner *et al.* (2013) by adding a third abiotic parameter, i.e. the D₅₀ of substrate particle size, in order to create the EHMID, the Eco-Hydromorphological Index of Diversity (Figure 4.21).

$$\begin{array}{l}
 \text{EHMID} = \\
 \text{EHMID} =
 \end{array}
 \left(\begin{array}{c} \text{Partial diversity} \\ \text{Flow velocity} \\ (V(v))^2 \\ \left(1 + \frac{\sigma_v}{\mu_v}\right)^2 \end{array} \right) \cdot \left(\begin{array}{c} \text{Partial diversity} \\ \text{Water depth} \\ (V(d))^2 \\ \left(1 + \frac{\sigma_d}{\mu_d}\right)^2 \end{array} \right) \cdot \left(\begin{array}{c} \text{Partial diversity} \\ \text{Median particle size} \\ (V(D50))^2 \\ \left(1 + \frac{\sigma_{D50}}{\mu_{D50}}\right)^2 \end{array} \right)$$

= HMID
(Gostner et al., 2013)

Figure 4.21: The Eco-Hydromorphological Index of Diversity (EHMID), based on the HMID of Gostner *et al.* (2013).

A total of seven abiotic indices were analysed for each station: the EHMID, each partial diversity index $V(d)^2$, $V(v)^2$ and $V(D_{50})^2$ and the mean values of flow velocity ($\mu(v)$), water depth ($\mu(d)$) and median particle size ($\mu(D_{50})$).

(iii.d) Diversity metrics

Macroinvertebrate community structure was defined using four classic diversity indices: taxonomic richness (S), the Shannon diversity index (H' ; Shannon & Weaver, 1963), the Simpson diversity index (D; Simpson, 1949) and Hurlbert's evenness (E_{Hurlbert} ; Hurlbert, 1971). The latter is a better evenness index than the usual Pielou index as it always ranges from 0 to 1, which simplifies the interpretation of ecological data (Beisel & Moreteau, 1987; Beisel *et al.*, 2003). Composition metrics were obtained by computing (i) the relative frequency of EPTC (*Ephemeroptera*, *Plecoptera*, *Trichoptera* and *Coleoptera*), corresponding to pollution-sensitive taxa, (ii) the relative frequency of invasive species, corresponding to all invasive taxa present at the study site, (iii) the abundance of Odonata, frequently corresponding to protected species, and (iv) the relative frequency of other native species (except EPTC and Odonata), corresponding to more common taxa such as Diptera (Chironomidae).

(iii.e) Multivariate analyses and traits database

The 'ade4' and 'vegan' packages from R Studio software (1.0.143) were used to produce multivariate analyses. Section-to-section differences in abiotic measurements were assessed using Kruskal-Wallis tests, with post-hoc multiple comparisons performed using the 'pgirmess' package (Giraudoux, 2012), while the 'scatterplot3d' package (Ligges & Mächler, 2003) provides an overview of the mesohabitats ('v-d-D50' couplages) for each section. Except for the scatterplots, each station-date sampling event was treated as a basic unit of faunal analysis in subsequent

analyses. Macroinvertebrate relative abundance data were log-transformed $\log_2(x+1)$ to downweight high abundances, while rare species (single individuals) were removed. The relative importance of spatial (stations: from S1 to S11; sections: UP, GROUYNE and DOWN) and temporal (years: 2014, 2015 and 2016; seasons: spring and autumn; campaigns: autumn 2014, autumn 2015, autumn 2016, spring 2014 and spring 2016) sources of variability in macroinvertebrate composition were assessed comparing percentages of inertia explained by six between-class correspondence analyses (CA), resulting from global factorial correspondence analysis (65 taxa x 52 stations; inertia partitioning method described in Doledec & Chessel, 1989).

We performed nonmetric multidimensional scaling ordination (NMDS) of stations with the ‘vegan’ and ‘MASS’ packages to examine taxon composition pattern based on a Bray-Curtis similarity index. Only macroinvertebrate relative abundance datasets from the autumn campaigns [52 taxa x 33 stations] were used. Each abiotic parameter was regressed on scores of the NMDS axes using the ‘vectorfit’ function to calculate the strength of association and determine the significance of r^2 (permutation test with 999 simulations; $P < 0.05$).

Three separate ordination analyses were performed on the R (environmental variables), L (taxonomic composition) and Q (biological and ecological traits) tables before RLQ analysis. A CA was performed on the L table (Axis1: 20.06%; Axis2: 10.27%) and a principal component analysis (PCA) on the seven environmental metrics (Axis1: 43.91%; Axis2: 23.78%). The Q table was defined by 87 modalities of 15 bio/ecological traits related to biological, physiological and ecological preferences (Annexe 8, Supporting file 1) and analysed using fuzzy PCA (FPCA). Data on traits were derived from available biological information on species (including expert knowledge), particularly as regards invasive species (Usseglio *et al.*, 2000; Tachet *et al.*, 2010; Beisel, pers. comm.). The RLQ analysis represents the most integrated method for analysing trait–environment relationships (Diaz *et al.*, 2008; Kleyer *et al.* 2012; Dray *et al.*, 2014). PCA and FPCA analyses were weighted by the row/columns of the CA. Monte-Carlo tests were completed on co-inertia R-L ($P = 0.001$), Q-L ($P = 0.022$) and on the RLQ (both models with $P < 0.05$, axis1: 86.74%; axis2: 9.40%). A between-class RLQ, applied to highlight between-section differences (Wesuls *et al.*, 2012), showed strong representation of the first axis (96.9%) in contrast with the second (3.10%). A Hierarchical cluster analysis (Ward distance) permitted definition of the main functional groups, according to the Kalinski criterion (Kleyer *et al.*, 2012). Indices developed by Mouillot *et al.* (2013) for assessing functional changes after disturbance were applied in this study, i.e. functional identity and divergence. The function ‘FD change’ was retained (Taudiere, 2015) based on the function ‘FSECchange’ from Mouillot *et al.* (2013). The ‘before’ statement

corresponded to the unrestored sections (i.e. UP + DOWN) and the ‘after’ statement corresponded to the GROYNE section only.

(iv) Results

(iv.a) Relative importance of spatiotemporal sources of variability in macroinvertebrate composition

The between-class inertia distribution produced by the global CA [65 taxa x 52 stations] (Figure 4.22) showed that the effect of temporal factors (season: 8.7%; year: 11.6%) was lower than that of spatial factors (section: 11.6%; station: 29.9%), though the percentage of inertia explained by field campaigns [year x season] was high (23.3%).

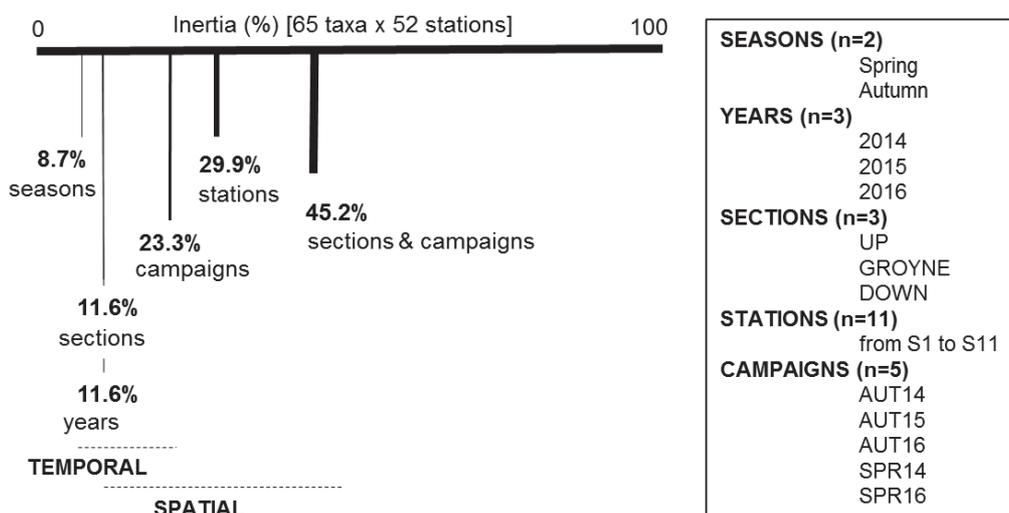


Figure 4.22: Percentages of inertia for each between-class analyses issued from the global CA [65 taxa x 52 stations].

The low effect of temporal sources of variability reflects (i) the station-scale of our main analysis and (ii) the use of autumn datasets only for the follow-up analysis.

(iv.b) Habitat heterogeneity

On average, autumn flow velocity (v) was significantly lower in the GROYNE section than in the UP and DOWN sections (Table 4.2). A similar trend was observed with the D_{50} variable, however significant differences were only recorded for the GROYNE and UP sections at Y+3. An overview of mesohabitat distribution within each section was obtained using scatterplots illustrating the range of habitats available to aquatic organisms following the restoration action (Figure 4.23A). The GROYNE section displayed emerging mesohabitats characterised by low flow velocity and a decrease in D_{50} (Table 4.2), and was typified by a single habitat pattern with lentic geomorphological units and finer substrate areas (sand and silt).

Table 4.2: Mean values \pm standard deviations of water depth, flow velocity ($n_{UP}=45$; $n_{GROYNE}=75$; $n_{DOWN}=45$) and of the median particle size ($n_{UP}=15$; $n_{GROYNE}=25$; $n_{DOWN}=15$) in each section. Means with different letter (a, b) were significantly different in pairwise comparisons (Post-hoc Kruskal-Wallis tests; $P<0.05$).

	UP (n=3 stations)	GROYNE (n=5 stations)	DOWN (n=3 stations)
Y+1			
<i>Mean abiotic parameters</i>			
Water depth (m)	0.23 \pm 0.10 ^a	0.35 \pm 0.14 ^b	0.39 \pm 0.16 ^b
Flow velocity(m/s)	0.29 \pm 0.29 ^a	0.09 \pm 0.12 ^b	0.22 \pm 0.14 ^a
Median particle size (D ₅₀)	42.96 \pm 27.11	22.34 \pm 16.77	31.17 \pm 12.66
Y+2			
<i>Mean abiotic parameters</i>			
Water depth (m)	0.28 \pm 0.11 ^a	0.42 \pm 0.15 ^b	0.44 \pm 0.21 ^b
Flow velocity(m/s)	0.31 \pm 0.34 ^a	0.08 \pm 0.11 ^b	0.19 \pm 0.18 ^a
Median particle size (D ₅₀)	45.78 \pm 30.52	25.96 \pm 22.86	34.90 \pm 13.58
Y+3			
<i>Mean abiotic parameters</i>			
Water depth (m)	0.27 \pm 0.11 ^a	0.39 \pm 0.16 ^b	0.24 \pm 0.19 ^{a,b}
Flow velocity(m/s)	0.48 \pm 0.58 ^a	0.07 \pm 0.10 ^b	0.36 \pm 0.17 ^a
Median particle size (D ₅₀)	38.55 \pm 11.90 ^a	19.85 \pm 18.17 ^b	31.55 \pm 13.24 ^{a,b}

In order to appreciate potential gains resulting from the restoration action, the partial diversities $V(d)^2$, $V(v)^2$ and $V(D_{50})^2$ and habitat heterogeneity (EHMID) were examined considering (i) individual sections (UP, GROUYNE, DOWN); (ii) a comparison of the UP and DOWN sections (representing “non-restored sections”) and (iii) a comparison of the UP, GROUYNE and DOWN sections (representing the “global site”) (Figure 4.23B). The UP section showed higher $V(d)^2$, $V(v)^2$ and $V(D_{50})^2$ than the DOWN section, while the GROUYNE section displayed a high EHMID (Figure 4.23C). A higher $V(v)^2$ was also observed for the GROUYNE section, compared to UP and DOWN sections (Figure 4.23B). Although mesohabitats from the restored section showed similar D_{50} mean values (Figure 4.23B), there was an overall gain in habitat heterogeneity. The global site had a higher EHMID than the non-restored section, the values increasing over time. A more homogeneous geomorphological unit pattern was observed for the DOWN section (Figure 4.23B). Some localised fine-sediment deposition was observed at smaller spatial scales near the left bank, though this was not necessarily attributable to the restoration action.

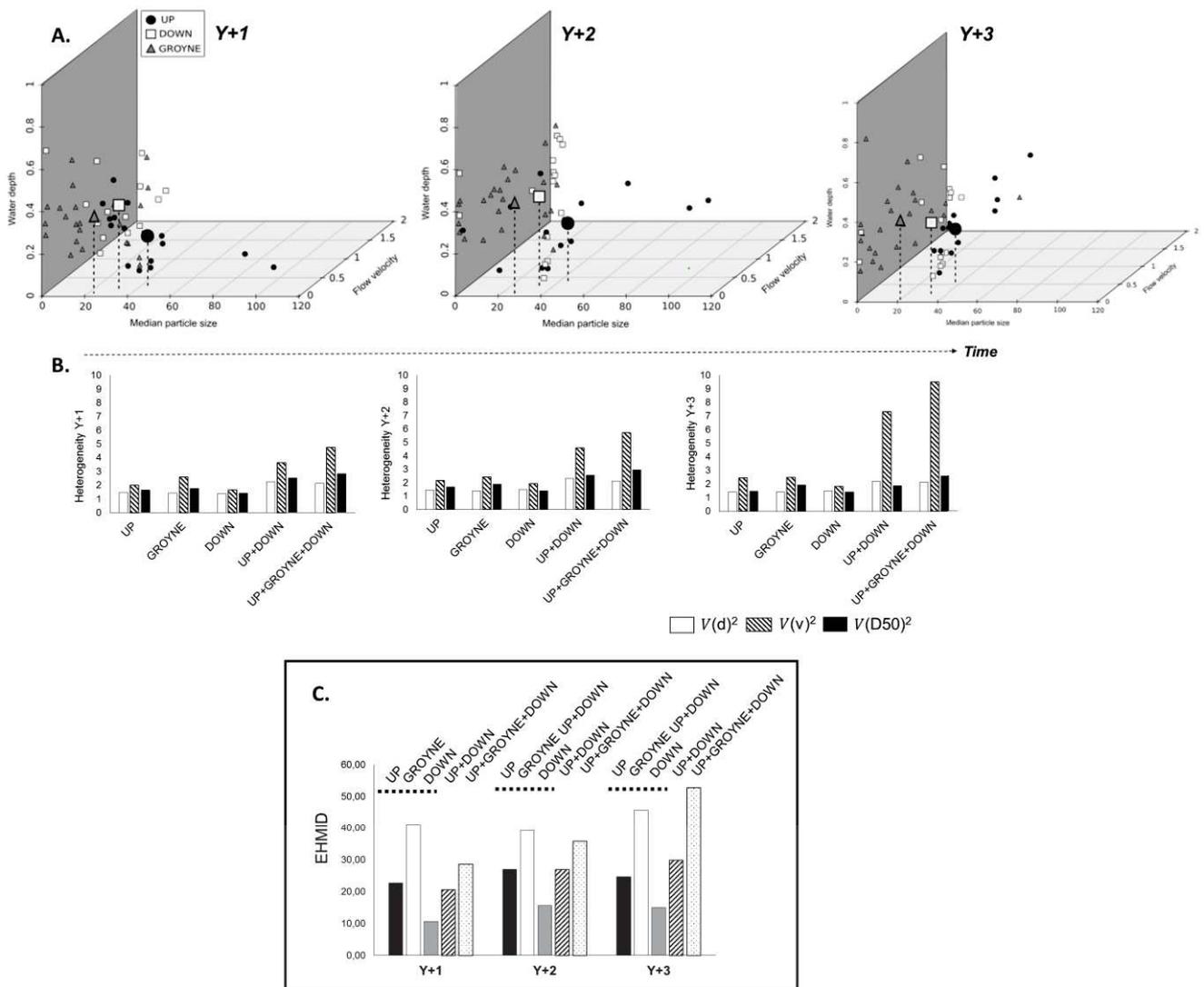


Figure 4.23: **A.** 3D-Scatterplots of mesohabitats ($v \times d \times D50$ couplings) for each section, based on time after the restoration action (Y+1, Y+2, Y+3). **B.** Partial diversities $V(d)^2$, $V(v)^2$ and $V(D50)^2$. **C.** EHMID over time, based on (i) the individual sections, i.e. UP, GROUYNE and DOWN, (ii) a comparison of UP and DOWN, representing “non-restored sections”, and (iii) a comparison of the UP, GROUYNE and DOWN sections, representing the “global site”.

(iv.c) Biological effects of the restoration action

a Diversity indices and macroinvertebrate communities

Improvements resulting from the restoration action were measured as a gain in taxa over the global site when compared with the non-restored sections (Table 4.3). Overall richness for the global site was higher at Y+1 (+6 species), Y+2 (+7 sp.) and Y+3 (+3 sp.), while Hurlbert’s equitability varied only slightly between sites and dates (from 0.34 to 0.55). The lowest value was recorded in the GROUYNE section at Y+3, though this was not a consequence of invasive species, which play an important role elsewhere in the lack of evenness within macroinvertebrate communities. Owing to

the variation in species richness and evenness, the Shannon diversity index varied only slightly between the non-restored sections and the global site.

Data for macroinvertebrate composition indicated more new species (e.g. *Gomphus vulgatissimus*) in the restored section than elsewhere (Table 4.3). In contrast to EPTC, whose relative abundance increased strongly to 40.2% at Y+3, the abundance of Odonata remained low in the UP section. The opposite pattern was observed at the GROYNE section, which had low EPTC ($Fr_{Y+1} = 5.80\%$; $Fr_{Y+2} = 2.65\%$; $Fr_{Y+3} = 4.03\%$) values and the highest number of Odonata species. While invasive species accounted for up to 80% of macroinvertebrate composition in Y+1 and Y+2, values were lower at Y+3 in all sections ($Fr_{UP} = 30.78$; $Fr_{GROYNE} = 45.99$; $Fr_{DOWN} = 45.87$).

Table 4.3: Table of structural indices: taxonomic richness (S), diversity indices (Shannon diversity index H' ; Simpson index D and Hurlbert evenness $E_{Hurlbert}$) and details on invertebrate composition using EPTC, invasive species and Odonata species abundance.

	Y+1	Y+2	Y+3
UP			
Total taxonomic richness (S)	37	31	35
Density/m ²	1731	3291	2066
EPTC species (%)	22.14	10.62	40.21
Invasive species (%)	54.74	81.57	30.78
Odonata species abundance	0	0	1
Shannon diversity index (H')	1.94	1.53	1.84
Simpson index (D)	0.22	0.33	0.17
Hurlbert evenness ($E_{Hurlbert}$)	0.53	0.42	0.50
GROYNE			
Taxonomic richness (S)	29	35	29
Density/m ²	750	1178	565
EPTC species (%)	5.80	2.65	4.03
Invasive species (%)	64.40	66.60	45.99
Odonata species abundance	5	3	6
Shannon diversity (H')	1.86	1.66	1.27
Simpson (D)	0.20	0.24	0.33
Hurlbert evenness ($E_{Hurlbert}$)	0.51	0.45	0.34
DOWN			
Taxonomic richness (S)	33	34	32
Density/m ²	1276	4503	1640
EPTC species (%)	5.62	6.22	20.03
Invasive species (%)	64.09	84.79	45.87
Odonata species abundance	0	3	2
Shannon diversity	1.82	1.51	1.57
Simpson (D)	0.22	0.28	0.19
Hurlbert evenness ($E_{Hurlbert}$)	0.49	0.41	0.43
UP+DOWN			
Taxonomic richness (S)	41	40	44
Density/m ²	1504	3897	1853
EPTC species (%)	15.13	8.07	31.28
Invasive species (%)	58.71	83.41	41.44
Odonata species abundance	0	3	3
Shannon diversity (H')	1.98	1.55	1.83
Simpson (D)	0.2	0.29	0.15
Hurlbert evenness ($E_{Hurlbert}$)	0.54	0.43	0.50

UP+GROYNE+DOWN

Taxonomic richness (S)	47	47	47
Density/m ²	1161	2661	1268
EPTC species (%)	12.21	6.98	25.74
Invasive species (%)	59.52	79.99	42.37
Odonata species abundance	5	6	9
Shannon diversity (H')	2.00	1.64	1.79
Simpson (D)	0.2	0.27	0.17
Hurlbert evenness (E _{Hurlbert})	0.55	0.45	0.49

The NMDS ordination showed that the best representation of observed distance between stations was achieved at two dimensions with a final stress value of 0.17 (cA). This value ensured the greatest representation at reduced dimensions (stress values >2 indicate weak solutions; Clarke, 1993). Macroinvertebrate communities showed strong differences across the UP and GROUYNE sections.

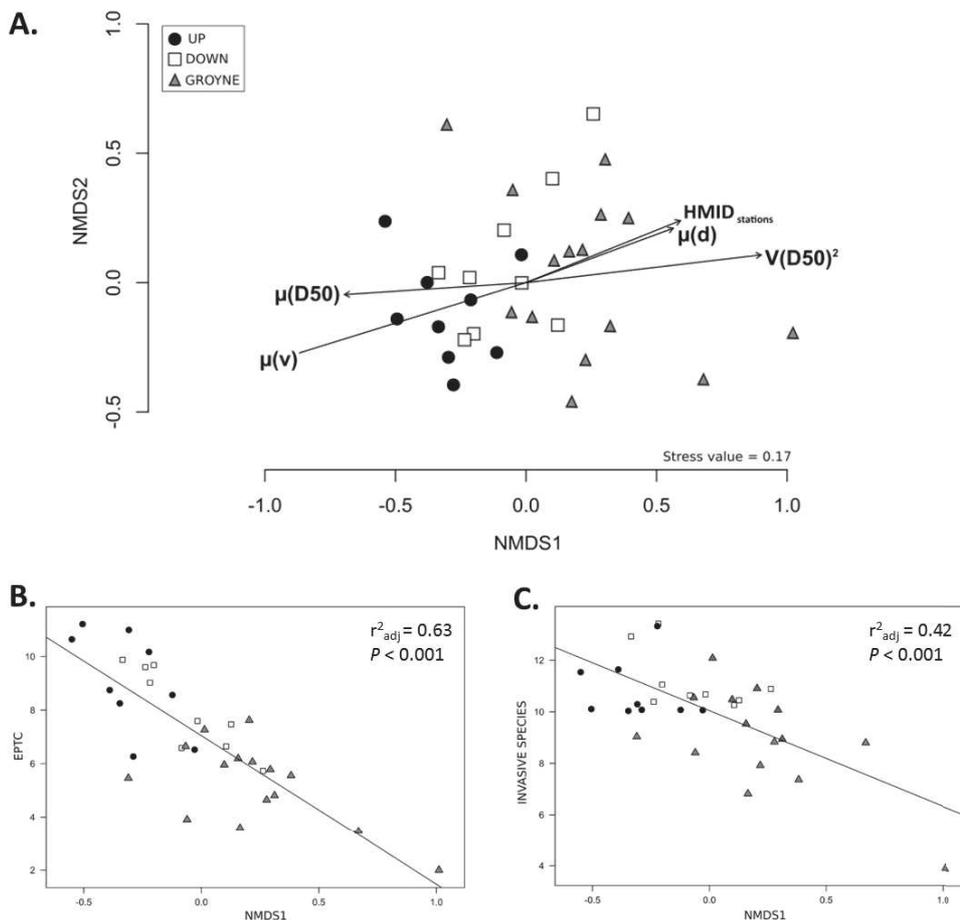


Figure 4.24: **A.** Community composition pattern by section (UP, DOWN and GROUYNE) resulting from non-metric multidimensional scaling ordination (NMDS) based on autumn datasets only. Macroinvertebrate relative abundance data is log transformed ($\log_2(x+1)$). Only five environmental metrics were retained ($P < 0.05$). **B.** Linear regression between EPTC species and **C.** invasive species. $\log_2(x+1)$ abundance with the first NMDS axis.

A significant negative correlation was observed between relative EPTC log-abundance and the first NMDS axis ($r^2_{\text{adj}} = 0.63$, $P < 0.001$; Figure 4.24B). The UP section was characterised by a high abundance in EPTC species, with a large representation of Trichoptera: *Hydropsyche* sp. (*H. exocellata*, *H. incognita/pellucida*, *H. angustipennis*, *H. siltatai*), *Rhyacophila sensu stricto*, *Heptagenia sulphurea*, *Hydroptila occulta*, *Agraylea sexmaculata* and Glossosomatidae. The DOWN section was located at an intermediate position on the NMDS ordination (Figure 4.24A), with certain species dominant across stations, including the Trichoptera *Psychomyia pusilla* and two invasive Ponto-Caspian crustaceans, the isopod *Jaera istri* and the amphipod *Dikerogammarus villosus*.

As invasive species were predominant in the data (Table 4.3), a second linear regression was constructed showing invasive species log-abundance and the first NMDS axis ($r^2_{\text{adj}} = 0.42$, $p < 0.001$; Figure 4.24C). The restored section had a very low EPTC (< 6 %) and invasive species abundance (one station with a low value). On the other hand, the section hosted a number of common species, such as Dipteran Chironomidae, though there was no strong correlation between such species and the first NMDS axis ($r^2_{\text{adj}} = 0.03$, $P = 0.1724$). A similar result was obtained for Odonata ($r^2_{\text{adj}} = 0.03$, $P = 0.1655$), though just a few individuals were recorded in the section (*G. vulgatissimus*, *Calopteryx splendens*, *Onychogomphus* sp.).

On the NMDS ordination (Figure 4.24A), the direction of the abiotic vector shows a gradient, while its length is proportional to the correlation between the variable and the ordination axis. A rheophilic gradient from the UP section to the GROYNE section was observed along the first NMDS axis, corresponding to a shift from high pollution-sensitive taxa to low pollution-sensitive taxa. The gain in $V(D_{50})^2$ ($r^2 = 0.42$, $P = 0.001$) and EHMID ($r^2 = 0.20$, $P = 0.035$) recorded between 2014 and 2016 in the restored section did not result in colonisation by pollution-sensitive taxa, possibly due to the low flow velocity values ($r^2 = 0.42$, $P = 0.003$) recorded. On the other hand, gains in habitat heterogeneity and changes in abiotic parameters favoured a greater density of species adapted to low flow velocity and, to a lesser extent, finer substrates ($\mu(D_{50})$; $r^2 = 0.24$, $P = 0.014$; see Figure 4.24A).

b Changes in functional diversity

Changes in species abundance can modify functional identity, a component of functional diversity in species communities (i.e. abundance-weighted average values for each trait), as illustrated for each functional space axis by coloured bars indicating the mean value location of traits (crosses in Figure 4.25). The displacement on the left side of axis 1 in Figure 4.25 indicates that the mean trait value of the assemblage decreased slightly after restoration.

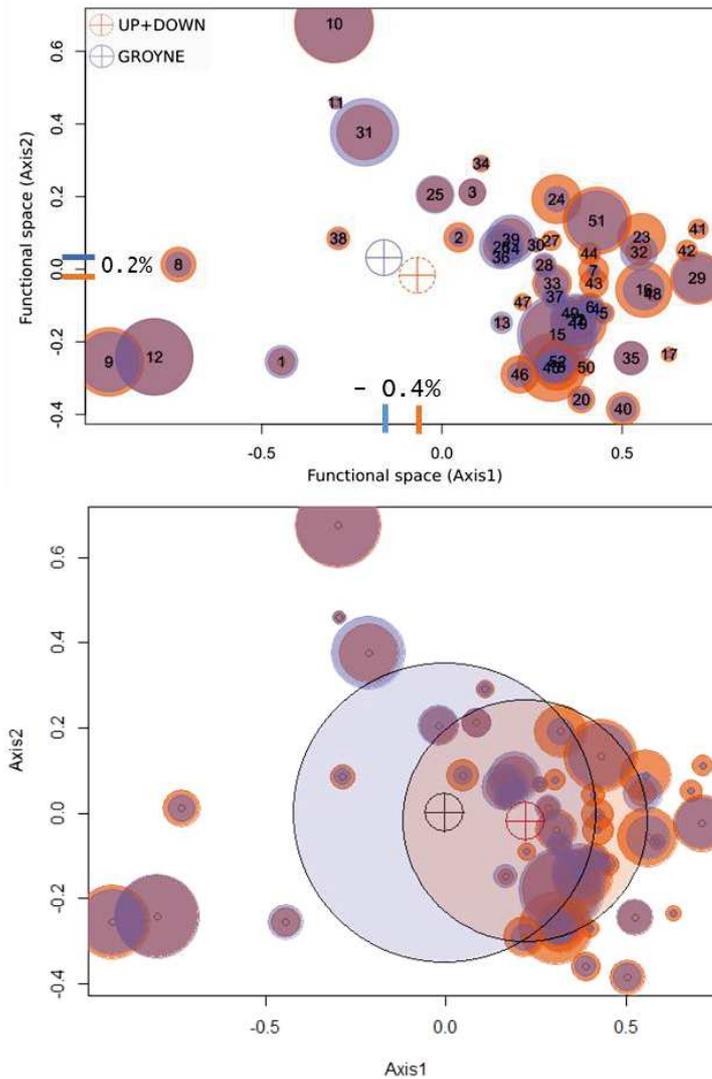


Figure 4.25: Changes in two components defining the functional structure of species communities after restoration, i.e. functional identity (top) and functional divergence (bottom). Species (dots) are plotted in a two-dimensional functional space according to their respective trait values, while the axes are extracted from an FPCA analysis. Circle sizes are proportional to species relative abundance before (UP+DOWN) and after (GROYNE) restoration and coloured orange and blue, respectively. (The species used in this analysis are described in Annexe 8, Supporting file 2).

Hierarchical cluster analysis allowed us to characterise four main functional groups (hereafter A - D; Figure 4.26). These functional groups were integrated into the between-sections RLQ, thereby highlighting variations in functionality combining all environmental parameters. The between-sections RLQ results for environmental parameters were similar to those of the NMDS, with the first axis representing 96.9 % of the inertia separating UP+DOWN from the GROUYNE section. Functional group A was located at the centre of the analysis. Group B mainly included invasive species and was characterised by shredder feeding habits (FEED3), aquatic passive dispersion (DISP1), adult dominant aquatic stage (AQS4) and respiration mode by gills (RESP2), all being favoured by an intermediate flow velocity (VEL2).

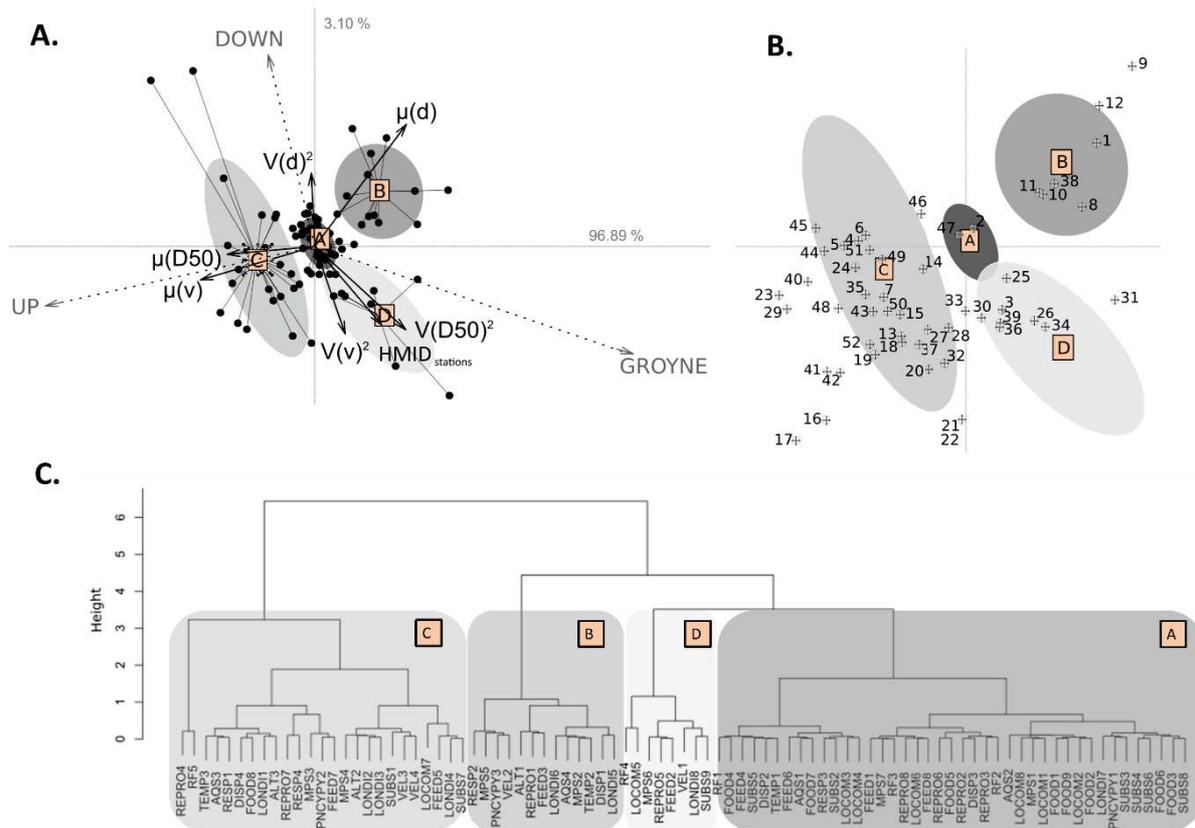


Figure 4.26: Between-sections RLQ analysis showing four main functional groups (A, B, C, D). Group D represents a new functional group.

Group C was more frequent in the UP section and was mainly characterised by pollution-sensitive species. Biological and ecological traits were represented by (i) feeding with filters or predators (FEED5), (ii) temporarily attached behaviour (LOCOM7), (iii) reproduction by cemented/fixed clutches (REPRO4) or terrestrial reproduction (REPRO7), (iv) nymph dominant aquatic stages (AQS3) and (v) dispersion by adults (DISP4). This group was favoured by coarser substrates (SUBS1) or twigs/roots (SUBS7) and associated with high flow velocities (VEL3, VEL4).

In contrast, Group D included deposit feeders (FEED2) and burrowers (LOCOM5) only. Species within this functional group were associated with the restored section and its atypical abiotic parameters, i.e. null flow velocity (VEL1) and mud substrate (SUB9). It is highly likely that this group shared a similar pattern of traits with Group A and, therefore, includes a certain level of functional redundancy.

(v) Discussion

(v.a) Impact of restoration on macroinvertebrate determinants

Our results confirm the major role of near-bed hydraulic and physical conditions in influencing post-restoration mesohabitat distribution. To be efficient, restoration projects should aim to increase

(and monitor) habitat diversity at a range of spatial scales that are ecologically relevant for the target organism groups, especially for those that have contrasting responses (Beisel *et al.*, 1998; Muhar *et al.*, 2016). The spatiotemporal sources of variability analysed in this study highlight the need to describe physical changes at a fine-scale in order to perceive changes in the macroinvertebrate community. At the station scale used in this study, hydraulic variables (i.e. flow velocity and water depth) were just one of the major determinants of habitat heterogeneity. In fact, substrate mosaic appeared to have greater relevance for the landscape perception of macroinvertebrates (Beisel *et al.*, 1998) and, therefore, macroinvertebrate response may be limited by the type and dynamics of substrate favoured by the restoration project (Mueller *et al.*, 2014; Verdonschot *et al.*, 2016).

Following restoration, small areas of fine-substrate were quickly added to the bottom mosaic of the Old Rhine, though these did not replace all of the mesohabitats previously in place. The addition of fine-substrate areas contributed to a gain in habitat heterogeneity over the global site. EHMID was higher in the GROUYNE section than in the UP or DOWN sections. The partial $V(d)^2$, $V(v)^2$ and $V(D_{50})^2$ diversity scores revealed a strong gain in flow velocity diversity and a lesser gain in D_{50} diversity. The high EHMID and $V(v)^2$ values obtained confirm the high sensitivity of such indices to intermittent extreme differences. Staentzel *et al.* (in press.) applied transition matrix modeling and spatial metrics to highlight changes in vegetation dynamics and an increase in aquatic vegetation richness along the same study stretch. Bank erosion permitted establishment of riparian plants (pioneer species) that probably decreased distances within the patchy-habitat mosaic and favoured interactions between macroinvertebrate species, allowing successful life-cycle completion (Beisel *et al.*, 2000). Castella (1987) showed that Odonata larval populations can be used as indicators of local hydrosystem features characterising flow influence, e.g. groundwater resurgence. Presence of aquatic vegetation in the restored section confirmed river bottom diversification in the main channel, increasing potential relationships at the water-riverside interface. Previous restoration projects promoting groyne implementation have also noted an increased population of Odonata species (Buczyński *et al.*, 2017). Modiba *et al.*, (2017), however, highlighted the importance of plant composition in riparian systems, with invasive plant species potentially disrupting Odonata life cycle completion.

Newly created mesohabitats represent very selective natural habitats, with low stability and poor biogenic potentiality (Beisel *et al.*, 1998). Previous studies have suggested that finer substrates contribute to a reduction in the density of macroinvertebrates, especially those sensitive to pollution (e.g. Buendia *et al.*, 2013), while others argue that fine-sediment favours specialist species such as burrowers (e.g. Lancaster & Hildrew, 1993; Yamamuro & Lamberti, 2007). In our study, specialist

species were favoured by the controlled bank erosion and groynes, which increased global site habitat diversity and encouraged the settlement of new aquatic species. For restoration projects to be successful, it is important that they not only promote a wider range of habitat types (e.g. habitat diversity) but also restore specific habitats of special importance (REFORM D4.3, 2014) as each has its own features and the sum of these features maximises biodiversity.

(v.b) Changes in community structure function in restored rivers

Rather than simply recording a species loss or decrease in abundance, use of a species trait approach can indicate potential causative mechanisms (Doledec *et al.*, 2006; REFORM D4.3, 2014; Friberg, 2014; White *et al.*, 2017). Relatively few studies to date have considered the response of river ecosystem function and functional metrics to restoration (e.g. Lepori *et al.*, 2005; Friberg *et al.*, 2014; Kupilas *et al.*, 2017). One such study, REFORM D4.3 (2014), showed that the effect of restoration on community structure, traits and functional indicators was more pronounced than the effects on basic species number and diversity. This was reflected in our study, where NMDS analysis showed a slight shift in the whole community structure along the restored section, whereas the diversity indices showed little difference.

Functional restoration endpoints refer to process measurements of functional groups, desired community structure and careful consideration of community-level attributes, they do not focus on single species or clusters of 'desirable' species only (Palmer *et al.*, 1997; Maddock, 1999; Merz *et al.*, 2005). In this study, species-trait analysis, using tools developed by Mouillot *et al.* (2013), indicated shifts in community functional attributes through changes in species abundance and the relative frequency of trait modalities. It further highlighted that restoration favoured species not seen elsewhere that shared some traits with more common species (i.e. low overlap between the GROYNE and the UP+DOWN functional divergence circles; Figure 4.25). The between-class RLQ analysis provides a potentially powerful tool for discriminating responses to environmental parameters and highlighting potentially new functional groups following restoration. In our study, a new functional group was identified in the restored section (Group D; Figure 4.26), which mainly consisted of deposit feeders and burrowers, with species sharing some functional redundancy with Group A. This structure-function approach also highlighted the prevalence of invasive species in the structural (>30% in all macroinvertebrate communities; Table 4.3) and functional (Group B; Figure 4.26) findings, though these species represented just a small part of the total macroinvertebrate functional diversity described by Paillex *et al.* (2013) during the Rhône river project of lateral reconnection. These invasive species were slightly favoured in the GROYNE and DOWN sections, though their relative frequency decreased in Y+3 following a long-period of flooding ($Q_{\max} = 3021 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$).

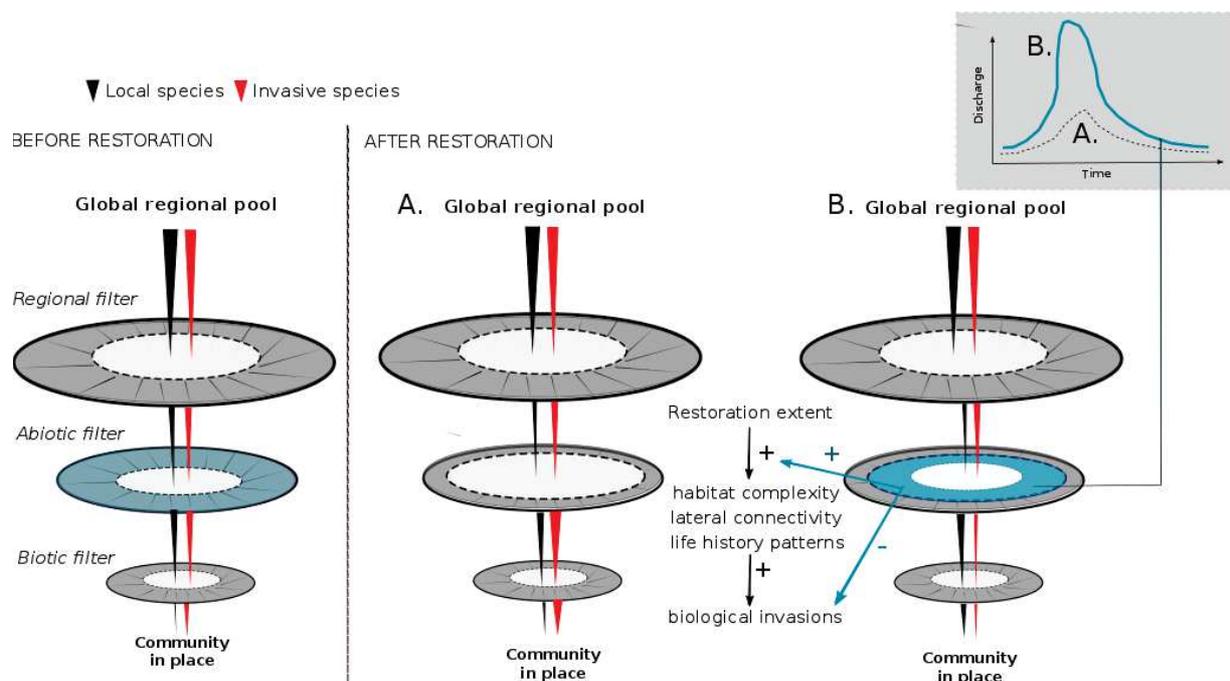


Figure 4.27: Effects of restoration on the assembly rules of biological communities, with and without the effects of an extreme hydrology regime.

Hydromorphological conditions undergo constant changes as rivers adjust to changing environmental conditions in the catchment and valley floor (Dufour and Piegay, 2009). Ongoing river dynamics influence aquatic biodiversity *via* several interrelated mechanisms that operate over different spatial and temporal scales. These include habitat complexity, life history patterns, flood and temperature pulse patterns, connectivity and biological invasions (Bunn & Arthington, 2002). Restoration on the Old Rhine affected these interrelated mechanisms by emphasising habitat complexity, influencing life history patterns, improving lateral connectivity and favouring invasions (Figure 4.27). Although the restoration action increased subsidies that often drive macroinvertebrate density, extreme hydrologic events limited the impact of potential structuring species, including invasive species (Bunn & Arthington, 2002; Moore, 2006; Figure 4.27). The important weight of ‘campaigns’ in spatial and temporal sources of variability may be explained by internal river dynamics that induce a re-setting of biological communities, i.e. each year is defined by a host of specific factors (Figure 4.27). Long-term monitoring would be necessary to clarify the close relationship between invasive species and hydrology.

(v.c) Conclusions and prospects

Controlled bank erosion had positive ecological effects on both in-channel (this study) and riparian (Staentzel *et al.*, in press.) compartments. Such passive restoration projects result in more sustainable ecological and morphological effects than other far-reaching hydromorphological restoration projects based on gravel augmentation, with the proviso that groynes stay in place. Most

of the positive effects from this study were attributable to the groynes, which were put in place to favour bank erosion. In our case, while morphological evolution was consistent with initial modelling studies, high lateral mobility and an increased sediment erosion budget were not achieved (Die Moran, 2012; Chardon *et al.*, 2016) as flooding uncovered historical embankments that strongly limited lateral erosion, and thus sediment feeding for self-restoration. While morphological changes were not as important as expected at the larger scale, EHMID showed a high gain in habitat heterogeneity along the restored section at a finer scale. This concurs with Beisel *et al.* (1998), who stressed that the degree of macroinvertebrate community response is scale-study dependent.

The ecological conclusions from this study are in accordance with those of the EU-funded research project 'REFORM' (www.reformrivers.eu), where channel widening was carried out in the majority of twenty hydromorphological river restoration projects. At a smaller scale, in-channel structure management based on deflectors or large woody debris reduced current flow velocity and diversified natural habitats (Biron *et al.*, 2004; Tockner *et al.*, 2003). At a large scale, the artificial groynes used in our study act in a similar manner, favouring deposition of fine-deposits downstream during floods, slowing flow velocity and enhancing bank erosion when not joined to the bank. The hydraulic law of similarities assumes that at two different scales (e.g. local and large), two objects could have the same dynamic feature if they have the same length-scale ratio (geometric), time-scale ratio (kinematic) and force-scale ratio (dynamic) (Binder, 1973; Chanson, 2009; Kline, 2012; Heller, 2011). Identical physical features would provide similar ecological consequences whatever the spatial scale considered, thereby allowing predictions on the response of biological communities in future restoration projects.

Acknowledgments.

This research was funded through a CNRS-EDF partnership agreement "Management of the Old Rhine River geomorphology" (2014-2017). We thank Laurent Schmitt (UMR 7362 CNRS Laboratoire Image, Ville, Environnement - LIVE), who managed the whole study program on the Old Rhine. We also thank Dr. Kevin Roche for linguistic correction of our manuscript.

(vi) References.

- Beisel, J.N., Usseglio-Polatera, P., Bachmann, V., & Moreteau, J.C. (2003). A comparative analysis of evenness index sensitivity, *International Review of Hydrobiology*, 88, 3-15.
- Beisel, J.N., Usseglio-Polatera, P., & Moreteau, J.C. (2000). The spatial heterogeneity of a river bottom: a key factor determining macroinvertebrate communities. *Hydrobiologia*, 422, 163-171.
- Beisel, J.N., Usseglio-Polatera P., Thomas S. & Moreteau J.C. (1998). Stream community structure in relation to spatial variation: the influence of mesohabitat characteristics. *Hydrobiologia* 389, 73-88.
- Beisel, J.N., & Moreteau, J.C. (1997). A simple formula for calculating the lower limit of Shannon's diversity index. *Ecological modelling*, 99(2-3), 289-292.
- Binder, R.C. (1973). *Fluid Mechanics, Fifth Edition*, Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J.
- Biron, P.M., Robson, C., Lapointe, M.F., & Gaskin, S.J. (2004). Deflector designs for fish habitat restoration. *Environmental management*, 33(1), 25-35.
- Buczyński, P., Szlauer-Lukaszewska, A., Tończyk, G., & Buczyńska, E. (2017). Groynes: a factor modifying the occurrence of dragonfly larvae (Odonata) on a large lowland river. *Marine and Freshwater Research*, 68(9), 1653-1663.
- Buendia, C., Gibbins C.N, Vericat, D., Batalla, R.J., & Douglas, A. (2013). Detecting the Structural and Functional Impacts of Fine Sediment on Stream Invertebrates. *Ecological Indicators*, 25. Elsevier Ltd: 184-96. doi:10.1016/j.ecolind.2012.09.027.
- Bunn, S.E., & Arthington, A.H. (2002). Basic principles and ecological consequences of altered flow regimes for aquatic biodiversity. *Environmental management*, 30(4), 492-507 pp.
- Carter, J.L., Resh, V.H., & Hannaford, M.J. (2017). Macroinvertebrates as biotic indicators of environmental quality. In *Methods in Stream Ecology (Third Edition)* (pp. 293-318)
- Castella, E. (1987). Larval Odonata distribution as a descriptor of fluvial ecosystems: the Rhône and Ain Rivers, France. *Advances in Odonatology*, 3(1), 23-40.
- Chanson, H. (2009). Turbulent air-water flows in hydraulic structures: dynamic similarity and scale effects. *Environmental Fluid Mechanics*, 9(2), 125-142.
- Chardon, V., Schmitt, L., Hubeny, A., Skupinski, G., Eschbach, D, Bruckmann, F., Staentzel, C., & Houssier, J. (2016). Suivi du projet "Gestion de la géomorphologie du Vieux Rhin". Rapport d'avancement. 2013-2016. 76 pp.
- Clarke, K.R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Austral Ecology*, 18, 117-143.
- Clutier, A., Aelbrecht, D., El Kadi Abderrezzak, K., Die Moran, A., Pinte, K., & Barillier, A. (2012). *Restauration du transport sédimentaire dans le Vieux Rhin par érosion maîtrisée des berges*. International Conference on Integrative Sciences and Sustainable Development of Rivers, 26-28 pp.
- Decamps, H. (2011). River networks as biodiversity hotlines. *Comptes rendus biologiques*, 334(5-6), 420-434.
- Díaz, A.M., Alonso, M.L.S., & Gutiérrez, M.R.V.A. (2008). Biological traits of stream macroinvertebrates from a semi-arid catchment: patterns along complex environmental gradients. *Freshwater Biology*, 53(1), 1-21.
- Die Moran, A. (2012). Physical and numerical modelling investigation of induced bank erosion as a sediment transport restoration strategy for trained rivers. The case of the Old Rhine (France). Thèse de Doctorat, EDF R&D – Ecole des Ponts Paris Tech, Université ParisEst, 219 p.
- Dittrich, A., Koll, K., Kunz, C., & Huppmann, O. (2010). Historische Entwicklung des sudlichen Oberreheins unter morphologischen Gesichtspunkten. Leichtweiss Institut für Wasserbau, Braunschweig. Bericht. 985: 38 p.
- Dolédéc, S., Phillips, N., Scarsbrook, M., Riley, R.H., & Townsend, C.R. (2006). Comparison of structural and functional approaches to determining landuse effects on grassland stream invertebrate communities. *Journal of the North American Benthological Society*, 25(1), 44-60.
- Dolédéc, S., & Chessel, D. (1989). Rythmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique. II: Prise en compte et élimination d'effets dans un tableau faunistique. *Acta oecologica. Oecologia generalis*, 10(3), 207-232.

- Dray S., Choler P., Dolédec S., Peres-Neto P.R., Thuiller W., Pavoine S., & ter Braak C.J.F. (2014). Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation *Ecology*, 95, pp. 14-21
- Duan, X.H., Zhao-Yin, W. & Xu, M. Z. (2011). Effects of fluvial processes and human activities on stream macro-invertebrates. *International Journal of Sediment Research*, 26(4), 416-430.
- Dudgeon, D., Arthington, A.H., Gessner, M.O., Kawabata, Z.I., Knowler, D.J., Lévêque, C., ... & Sullivan, C.A. (2006). Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological reviews*, 81(2), 163-182.
- Dufour, S., & Piégay, H. (2009). From the myth of a lost paradise to targeted river restoration: forget natural references and focus on human benefits. *River research and applications*, 25(5), 568-581.
- Franklin, J.F., Denison, W., McKee, A., Maser, C., Sedell, J., Swanson, F., & Juday, G. (1981). Ecological characteristics of old-growth Douglas-fir forests.
- Friberg, N. (2014). Impacts and indicators of change in lotic ecosystems. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water*, 1(6), 513-531.
- Friberg, N., Baattrup-Pedersen, A., Kristensen, E.A., Kronvang, B., Larsen, S.E., Pedersen, M.L., ... & Wiberg-Larsen, P. (2014). The River Gelså restoration revisited: habitat specific assemblages and persistence of the macroinvertebrate community over an 11-year period. *Ecological engineering*, 66, 150-157.
- Garnier, A., & Barillier, A. (2015). The Kembs project: environmental integration of a large existing hydropower scheme. *La Houille Blanche*, (4), 21-28.
- Giraudoux, P. (2012). pgirmess: Data analysis in ecology. *R package version*, 1(4), 617.
- Gostner, W., Alp, M., Schleiss, A. J., & Robinson, C. T. (2013). The hydro-morphological index of diversity: a tool for describing habitat heterogeneity in river engineering projects. *Hydrobiologia*, 712(1), 43-60.
- Grizzetti, B., Pistocchi, A., Liqueste, C., Udias, A., Bouraoui, F., & van de Bund, W. (2017). Human pressures and ecological status of European rivers. *Scientific Reports*, 7.
- Haase, P., Hering, D., Jähnig, S.C., Lorenz, A.W., & Sundermann, A. (2013). The impact of hydromorphological restoration on river ecological status: a comparison of fish, benthic invertebrates, and macrophytes. *Hydrobiologia* 704:475–488. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1255-1>.
- Heller, V. (2011). Scale effects in physical hydraulic engineering models. *Journal of Hydraulic Research*, 49(3), 293-306.
- Hess A.D. (1941). New limnological sampling equipment. *Limnological society of America*, special 370 publication 6.
- Hurlbert, S.H. (1971). The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology*, 52(4), 577–586. doi:10.2307/1934145
- Jähnig, S.C., Brabec, K., Buffagni, A., Erba, S., Lorenz, A.W., Ofenböck, T., ... & Hering, D. (2010). A comparative analysis of restoration measures and their effects on hydromorphology and benthic invertebrates in 26 central and southern European rivers. *Journal of Applied Ecology*, 47(3), 671-680.
- Jähnig, S.C., & Lorenz, A.W. (2008) Substrate-specific macroinvertebrate diversity patterns following stream restoration. *Aquat Sci*, 70 (3), 292–303
- Kenney, M.A., Sutton-Grier, A.E., Smith, R.F., & Gresens, S.E. (2009). Benthic macroinvertebrates as indicators of water quality: The intersection of science and policy. *Terrestrial Arthropod Reviews*, 2(2), 99.
- Kleyer, M., Dray, S., Bello, F., Lepš, J., Pakeman, R. J., Strauss, B., ... & Lavorel, S. (2012). Assessing species and community functional responses to environmental gradients: which multivariate methods?. *Journal of Vegetation Science*, 23(5), 805-821.
- Kline, S.J. (2012). *Similitude and approximation theory*. Springer Science & Business Media.
- Kondolf, G.M., Gao, Y., Annandale, G.W., Morris, G. L., Jiang, E., Zhang, J., ... & Hotchkiss, R. (2014). Sustainable sediment management in reservoirs and regulated rivers: Experiences from five continents. *Earth's Future*, 2(5), 256-280.
- Kupilas, B., Hering, D., Lorenz, A.W., Knuth, C., & Gücker, B. (2017). Hydromorphological restoration stimulates river ecosystem metabolism. *Biogeosciences*, 14(7), 1989.

- Lancaster, J., & Hildrew, A.G. (1993). Flow refugia and the microdistribution of lotic macroinvertebrates. *Journal of the North American Benthological Society*, 12(4), 385-393.
- Lepori F, Palm D, Brännäs E, Malmqvist, B. (2005) Does restoration of structural heterogeneity in streams enhance fish and macroinvertebrate diversity? *Ecol Appl*, 15(6):2060–2071
- Ligges, U., & Machler, M. (2003). “scatterplot3d – An R Package for Visualizing Multivariate Data.” *Journal of Statistical Software*, 8(11), 1–20. URL <http://www.jstatsoft.org/v08/i11/>.
- Louhi, P., Mykrä, H., Paavola, R., Huusko, A., Vehanen, T., Mäki-Petäys, A., & Muotka, T. (2011). Twenty years of stream restoration in Finland: little response by benthic macroinvertebrate communities. *Ecological Applications*, 21(6), 1950-1961.
- Maddock, I. (1999). The importance of physical habitat assessment for evaluating river health. *Freshwater biology*, 41(2), 373-391.
- Malavoi, J.R., & Souchon, Y. (2002). Description standardisée des principaux faciès d'écoulement observables en rivière: clé de détermination qualitative et mesures physiques. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, (365-366), 357-372.
- Merz, J.E., Chan, O., & Leigh, K. (2005). Effects of gravel augmentation on macroinvertebrate assemblages in a regulated California river. *River Research and Applications*, 21(1), 61-74.
- Modiba, R.V., Joseph, G.S., Seymour, C.L., Fouché, P., & Foord, S.H. (2017). Restoration of riparian systems through clearing of invasive plant species improves functional diversity of Odonate assemblages. *Biological Conservation*, 214, 46-54.
- Moore, J.W. (2006). Animal ecosystem engineers in streams. *AIBS Bulletin*, 56(3), 237-246.
- Mouillot, D., Graham, N.A., Villéger, S., Mason, N.W., & Bellwood, D.R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in ecology & evolution*, 28(3), 167-177.
- Mueller, M., Pander, J., & Geist, J. (2014). The ecological value of stream restoration measures: an evaluation on ecosystem and target species scales. *Ecological Engineering*, 62, 129-139.
- Muhar, S., Januschke, K., Kail, J., Poppe, M., Schmutz, S., Hering, D., & Buijse, A.D. (2016). Evaluating good-practice cases for river restoration across Europe: context, methodological framework, selected results and recommendations. *Hydrobiologia*, 769(1), 3-19.
- Noss, R.F. (1990). Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation biology*, 4(4), 355-364.
- Paillex, A., Dolédec, S., Castella, E., Méricoux, S., & Aldridge, D.C. (2013). Functional diversity in a large river floodplain: anticipating the response of native and alien macroinvertebrates to the restoration of hydrological connectivity. *Journal of Applied Ecology*, 50(1), 97-106.
- Paillex, A., Dolédec, S., Castella, E., & Méricoux, S. (2009). Large river floodplain restoration: predicting species richness and trait responses to the restoration of hydrological connectivity. *Journal of Applied Ecology*, 46(1), 250-258.
- Palmer, M.A., Menninger, H.L., & Bernhardt, E. (2010). River restoration, habitat heterogeneity and biodiversity: a failure of theory or practice?. *Freshwater biology*, 55(s1), 205-222.
- Palmer, M.A., Ambrose, R.F., & Poff, N.L. (1997). Ecological theory and community restoration ecology. *Restoration ecology*, 5(4), 291-300.
- Peterson, S.D. (2015). *Using macroinvertebrate recolonization to predict community recovery: Implications for the restoration of Kimball Creek* (Doctoral dissertation, Murray State University).
- Pinte, K., Clutier, A., Schmitt, L., Aelbrecht, D., Skunpinski, G., Eschbach, D., & Hubeny, A. (2015). Restauration d'un fleuve court-circuité (Vieux Rhin, France) par érosion latérale maîtrisée : premiers résultats concernant la bathymétrie, la topographie, le traçage de la charge de fond et la granulométrie. *IS RIVERS 2015 Congress*.
- REFORM D4.3. (2014). REStoring rivers FOR Effective Catchment Management (REFORM). Effects of large- and small- scale river restoration on hydromorphology and ecology. Deliverable D4.3 - Environment (Including Climate Change) - ENV.2011.2.1.2–1, Nov. 1, 2011 – October 31, 2015, 240 p.
- Resh, V.H. (2008). Which group is best? Attributes of different biological assemblages used in freshwater biomonitoring programs. *Environmental Monitoring and Assessment*, 138(1-3), 131-138.

- Resh, V.H., & Rosenberg, D.M. (1993). *Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates* (No. 504.4 FRE).
- Rubin, Z., Kondolf, G.M., & Rios-Touma, B. (2017). Evaluating Stream Restoration Projects: What Do We Learn from Monitoring? *Water*, 9(3), 174.
- Schmera, D., Heino, J., Podani, J., Erős, T., & Dolédec, S. (2017). Functional diversity: a review of methodology and current knowledge in freshwater macroinvertebrate research. *Hydrobiologia*, 787(1), 27-44.
- Shannon, C.E. & Weaver, W. (1963). *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press
- Simpson, E.H. (1949). Measurement of Diversity. *Nature* 163:688-688
- Smith, B., & Chadwick, M.A. (2017). A brief history of degradation. *Routledge Handbook of Ecological and Environmental Restoration*.
- Staentzel, C., Arnaud, F., Combroux, I., Schmitt, L., Trémolières, M., Grac, C., ... & Beisel, J.N. (2018). How do instream flow increase and gravel augmentation impact biological communities in large rivers: A case study on the Upper Rhine River. *River Research and Applications*, 34(2) 153-164.
- Staentzel, C., Beisel, J.N., Gallet, S., Hardion, L., Barillier, A., & Combroux I. (in press.). A multiscale assessment protocol to quantify effects of restoration works on alluvial vegetation communities. Ecological indicators.
- Tachet, H., Richoux, P., Bournard, M., & Usseglio-Polatera, P. (2010). *Invertébrés d'eau douce: systématique, biologie, écologie* Paris: CNRS éditions.
- Taudiere, A. (2015). FD Change function, available <https://github.com/adrietaudiere/cati/blob/master/In%20progress/FDchange%20modifi%C3%A9.R> used in R Core Team, 2017
- Tockner, K., Ward, J.V., Arscott, D.B., Edwards, P.J., Kollmann, J., Gurnell, A.M., ... & Maiolini, B. (2003). The Tagliamento River: a model ecosystem of European importance. *Aquatic Sciences*, 65(3), 239-253.
- Uehlinger, U., Wantzen, K.M., Leuven, R.S.E.W., & Arndt, H. (2009). The Rhine river basin, in: Tockner K. (Ed), *Rivers of Europe*. Academic Press, Amsterdam; London, pp. 199-245
- Usseglio-Polatera, P., Bournaud, M., Richoux, P., & Tachet, H. (2000). Biomonitoring through biological traits of benthic macroinvertebrates: how to use species trait databases?. In *Assessing the Ecological Integrity of Running Waters* (pp. 153-162). Springer, Dordrecht.
- Verdonschot, R.C., Kail, J., McKie, B.G., & Verdonschot, P. (2016). The role of benthic microhabitats in determining the effects of hydromorphological river restoration on macroinvertebrates. *Hydrobiologia*, 769(1), 55-66.
- Villéger, S., Mason, N.W., & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8), 2290-2301.
- Vörösmarty, C.J., McIntyre, P.B., Gessner, M.O., Dudgeon, D., Prusevich, A., Green, P., ... & Davies, P.M. (2010). Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature*, 467(7315), 555-561.
- Wesuls, D., Oldeland, J. & Dray, S. (2012). Disentangling plant trait responses to livestock grazing from spatio-temporal variation: the partial RLQ approach. *Journal of Vegetation Science*, 23, 98-113.
- White, J.C., Hill, M.J., Bickerton, M.A., & Wood, P.J. (2017). Macroinvertebrate taxonomic and functional trait compositions within lotic habitats affected by river restoration practices. *Environmental Management*, 1-13.
- Wohl E, Lane S.N., & Wilcox, A.C. (2015). The science and practice of river restoration. *Water Resour Res*, 51, 5974-5997
- Wohl, E. (2012). Identifying and mitigating dam-induced declines in river health: Three case studies from the western United States. *International Journal of Sediment Research*, 27(3): 271-287.
- Yamamuro, A.M., & Lamberti, G.A. (2007). Influence of organic matter on invertebrate colonization of sand substrata in a northern Michigan stream. *Journal of the North American Benthological Society*, 26(2), 244-252.

CHAPITRE 5

INVASIONS BIOLOGIQUES SUR LES SITES RESTAURÉS : MODIFICATION DES INTERACTIONS INTERSPÉCIFIQUES

RESUME DU CHAPITRE 5

Du point de vue de la théorie des filtres environnementaux, lorsque la perméabilité du filtre abiotique s'accroît, de nouvelles espèces peuvent être favorisées, qu'elles soient natives et invasives. De nouvelles interactions interspécifiques vont alors se mettre en place et régir le filtre biotique et définir la composition de la communauté locale. Lorsque les taxons favorisés sont invasifs, il est intéressant d'évaluer leur impact structurant sur les communautés natives, notamment dans un contexte de restauration écologique. Deux études particulières dédiées au rôle d'espèces invasives ont été réalisées dans le cadre de cette thèse :

- **Impact environnemental des plantes invasives (manuscrit E)**

Staentzel, C., Rouifed, S., Beisel, J.N. & Combroux, I. Environmental impacts of exotic riparian plants in alluvial floodplain: a phytotoxicity test of *Reynoutria japonica* leaf litter. *En préparation.*

- **Etude du réseau trophique (manuscrit F)**

Staentzel, C., Schlumberger, O., Combroux I., Barillier, A. & Beisel, J.N. Gobiidae predation effects on local communities: potential consequences on ecological benefits of a river restoration project. *En préparation.*

5.1 Focus sur l'impact potentiel d'une espèce invasive

Les écosystèmes aquatiques sont reconnus comme des écosystèmes particulièrement vulnérables aux invasions biologiques (Beisel et Lévêque, 2010 ; Friberg, 2014 ; Moorhouse et Macdonald, 2015). La dimension longitudinale des hydrosystèmes fluviaux est largement considérée comme un corridor de dispersion végétale et faunistique (Moorhouse et Macdonald, 2015), favorisant l'installation et la prolifération d'espèces exotiques (Figure 5.1). L'introduction de nouvelles espèces dans un milieu restauré et notamment d'espèces s'adaptant très facilement à des milieux autres que leur écosystème natif, peut représenter une menace importante pour la santé et la survie des populations natives (Ramakrishnan et Vitousek, 1989).

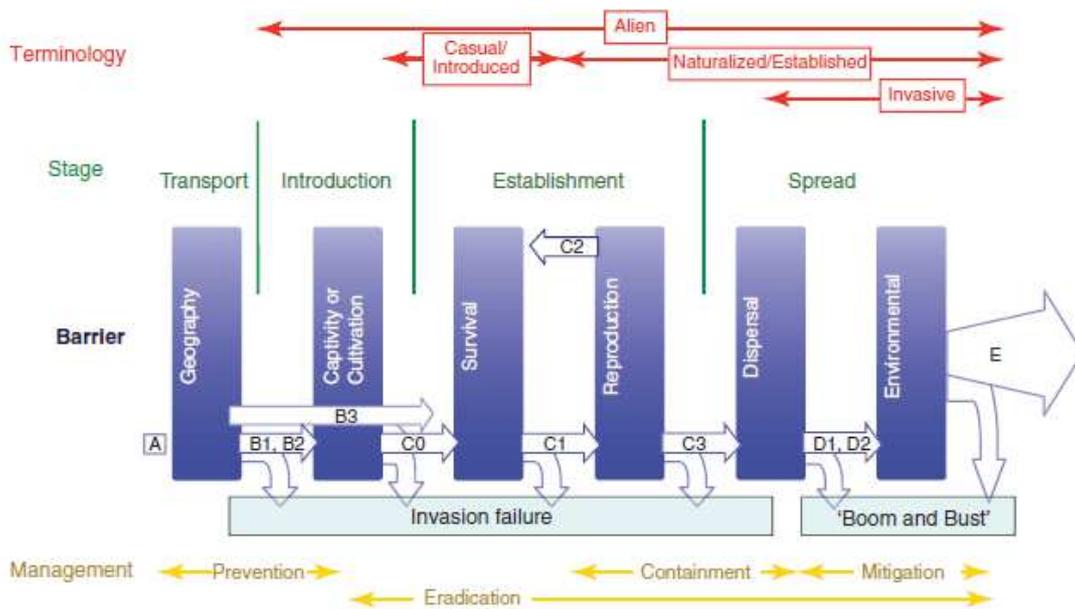


Figure 5.1 : Schéma conceptuel des différentes étapes d'une invasion biologique et des termes ou mesures de gestion associés (synthèse de Blackburn et al., 2011 à la suite de nombreux auteurs).

En milieu restauré, les invasions biologiques peuvent par exemple bloquer la résilience du milieu ou orienter l'évolution du milieu vers une trajectoire différente (Rahel, 2007), modifiant clairement les relations trophiques (David et al., 2017b) ou les mécanismes de régulation/structuration des communautés au sein d'une biodiversité nouvellement créée.

5.1.1 Impact environnemental des plantes invasives

Les végétations de berge ont montré un fort couvert végétal invasif le long du Vieux Rhin notamment occupé par *Solidago gigantea*, *Coniza canadensis* ou *Reynoutria japonica*. Les nouveaux milieux créés via les actions de restauration ont été rapidement colonisés par ces espèces végétales invasives, notamment le site d'érosion maîtrisée (Figure 5.2). Dans ce contexte, nous sommes tout particulièrement intéressés à l'une de ces espèces, *Reynoutria japonica*, connue pour former des patches denses monospécifiques (Beerling et al., 1994). Peu d'études ont été menées sur

ses médiateurs chimiques, reflet de ses capacités allélopathiques (Moravcová *et al.*, 2011). L'objectif a été de déterminer les impacts environnementaux du devenir de ses médiateurs chimiques dans le cadre d'une plaine alluviale soumise à des flux de matière et d'énergie entre la berge et le cours actif tel que décrit dans le *flood pulse concept* (Junk *et al.*, 1989).



Figure 5.2 : Exemple de cartographie des espèces invasives en berge érodée du site d'érosion maîtrisée au printemps 2017 (orthophotographie 2015, EDF).

5.1.2 Environmental impacts of exotic riparian plants in alluvial floodplain: a phytotoxicity test of *Reynoutria japonica* leaf litter (manuscrit E, en préparation)

Staentzel C.^a, Rouifed S.^b, Beisel J.N.^c & Combroux I.^a

^a Université de Strasbourg CNRS LIVE UMR 7362, F-67000 Strasbourg

^b Université de Lyon LEHNA CNRS UMR 5023, F- 69622 Villeurbanne

^c Ecole Nationale du Génie de l'Eau et de l'Environnement (ENGEES), F-67070 Strasbourg

5.1.2.1 Abstract

Plant species produce biochemical mediators to interact between them. In large river, hydrological regime modifies biological processes, integrating an edge dynamics at the water-riverside interface. A terrestrial invasive species, *Reynoutria japonica* is now usually located on this interface. The purpose of this research concerns the effects of *Reynoutria japonica* litters on terrestrial and semi-aquatic plants dynamics, compared with those of a native plant species *Rubus fruticosus*. Biochemical mediator effects of both invasive and native species were assessed through phytotoxicity tests along a decomposition period. Major findings showed that (i) *R. japonica* and *R. fruticosus* litters induced a root reduction of both terrestrial and semi-aquatic species (*Lactuca sativa* and *Nasturtium officinale*, respectively), (ii) positive root reduction indices were observed with *R. fruticosus* litters all over the decomposition period, and (iii) *R. japonica* litters showed a particular trend in three phases with (1) initial inhibitory root effects that (2) reduced in April-May and (3) restart in June. This study emphasizes that phytotoxic impacts of riverside invasive species progressively replacing native plants are important in alluvial systems.

Keywords: *flood pulse concept*, invasive plant species, phytotoxicity test, restoration

5.1.2.2 Introduction

Riparian systems are transitional and complex environments between aquatic and surrounding elevated areas (Malanson, 1993; Bayley, 1995; Steiger *et al.*, 2005; Naiman *et al.*, 2005). The river hydrological regime govern biological processes, integrating an edge dynamics that makes the water-riverside interface become an important transition zone where many resources are transported into the lotic environment as stated by the *flood pulse concept* (Junk *et al.*, 1989). This concept is a part of the lateral dimension of a fluvial hydrosystems (Ward, 1989) which is recognized as an important component of river ecological processes, now threatened by habitat alteration, flood control, and biological invasions (Tockner & Stanford, 2002). The higher frequency of exotic plants and animals observed in floodplains (lowland) compared to the uplands demonstrated the vulnerability of the riparian zone to plant invasion (Pyšek & Prach, 1993; Sher *et al.*, 2002). During the last century, exotic species have been widely sold in Europe to Russia to stabilize mines or decorate gardens (Bailey & Conolly, 2000). Among these species, the well-known widespread terrestrial invasive species Japanese knotweed, *Reynoutria japonica* Houtt, 1777, (Polygonaceae)

introduced in 1850 (Bailey, 1994), exhibit a high clonal expansion *via* rhizomes, and is currently widely represented in every European countries. Invasion mechanisms of the Japanese knotweed are among the most studied (Pyšek *et al.*, 2008). They are often associated with high growth rates (Beerling *et al.*, 1994), proliferous biomass production (Horn & Prach, 1995), good regeneration ability (Bímová *et al.*, 2003; Pyšek *et al.*, 2003) and an ability to grow in spite of low nutrient levels (Adachi *et al.*, 1996).

An increasing occurrence of this species has been observed in many European riparian systems as in Czech rivers (Tockner & Stanford, 2002), Swiss rivers (Descombes *et al.*, 2016), Loire River (Rouifed *et al.*, 2014), Danube River (Anđelković *et al.*, 2016) and Rhine River (Schnitzler *et al.*, 2008). *R. japonica* reduced species diversity and displace native plant species (Bímová *et al.*, 2004, Urgenson, 2006; Lavoie, 2017). This has been especially noticed in restored riverbanks. Indeed, high morphological changes induced by river restoration can facilitate this species settlement on uncovered soils and lead to monospecific stands of *R. japonica* along watercourses. Riparian plant species diversity is thus widely modified. We can therefore assume that *R. japonica* invasion would impact the composition of resources transported from the bank to the lotic environments during hydrologic events.

Leaf litters from riparian plant species comprise a primary source of nutrients and energy in forested streams and large river backwater channels. Their decomposition favor the release of biochemical mediators such as plant secondary metabolites (Rice, 1984) that would be of high importance in local plant community composition (Fernandez *et al.*, 2016) or in plant-soil processes (Chomel *et al.*, 2016). They are known to govern among others the mechanism of allelopathy, influencing intra- and interspecific competition between plants (Fernandez *et al.*, 2016). The *novel weapons hypothesis* sustains that invasive species hold novel biochemical weapons that function as unusually powerful allelopathic agents (Callaway & Ridenour, 2004). This is also defined as the “allelopathic advantage against resident species” hypothesis (Callaway & Ridenour, 2004). It represents another form of direct interference, as well as the competition for resources that can also have a significant impact on plant communities (Orr *et al.*, 2005; Michalet *et al.*, 2006). Few studies have been undertaken on competitive interactions between alien and native plant riparian species (Tickner *et al.*, 2001), especially to know at what extent knotweed invasions have an impact on the population dynamics of native plants (Lavoie, 2017) or other organisms (Kuglerová *et al.*, 2017). By altering the composition and nutritional value of litter, *R. japonica* invasion could have a detrimental impact on the productivity of aquatic food webs (Urgenson, 2006). Lecerf *et al.*, (2007) underlined the need to see the environmental impact of *R. japonica* and its litters on waterways, showing also various macroinvertebrate communities with or without *R. japonica* litters.

Furthermore, biotic effects of the *R. japonica* biochemical mediators from plant leaf litters to limit the growth of native plants are still understudied along a long period of decomposition (Moravcová *et al.*, 2011).

Here, we focused on the environmental impacts of *Reynoutria japonica* biochemical mediators from plant leaf litters that directly fall into or is transported into watercourse during floods. We compared the environmental impacts of the biochemical mediators from riparian plants along a decomposition period. We compared (i) a non-native species, *R. japonica* versus (ii) a native species, *Rubus fruticosus*. Both species present a high capacity of growth, and similar ecological characteristics (Bottollier *et al.*, 2011) such as tolerance to hydrological constraints (water level variation and frequent floods). Phytotoxicity tests were realized on two target native plant models, (i) *Lactuca sativa* (terrestrial) and (ii) *Nasturtium officinale* (semi-aquatic), aiming to test the allelopathic potential of both litters and their sustainability along a long decomposition period.

5.1.2.3 Material and Methods

(i) Experimental design

Four populations of each species, *Reynoutria japonica* (RE) and *Rubus fruticosus* (RU), located in riparian systems were sampled: (i) two populations of each species in the Rhine floodplain: RU1, RU2, RE1 and RE2, and (ii) two populations of each species in the Saône floodplain: RU3, RU4, RE3 and RE4. A total of 3 kg of senescent leaves of each population were collected in December 2014. Leaves were thoroughly cleaned with tap water and litter bags were made with a mesh of 250 µm, to exclude macroinvertebrate activity of decomposition (~50 x 35 cm). A weight of 20 ± 1 g of leaves per litter bag was used. Litter bags were then placed in natural environment, either terrestrial (BANK) or aquatic (WATER) to be submitted to natural climatic conditions for decomposition during three to six months. Four litter bags per population were placed on the bank (BANK) and four litter bags were submerged in experimental ponds (WATER). The botanical garden pond of Strasbourg was used for the Rhine floodplain populations, and the experimental pond of the LEHNA Laboratory of Lyon (UMR CNRS 5023) was used for the Rhône floodplain populations. One BANK and one WATER litter bag per populations were harvested along a decomposition period, divided into sessions: (i) T₀ – senescent leaves, before it was shed from the plants (December 2014), (ii) T_{+3 months} (March 2015, at the beginning of the growing season), (iii) T_{+4 months} (April 2015), (iv) T_{+5 months} (May 2015) and (v) T_{+6 months} (June 2015). Plant leaves were cleaned before being air-dried for T₀ and freeze-dried for other sessions, and then being grinding in liquid nitrogen to reduce into powder.

The data from long series of daily measurements from Rhine and Rhône floodplains meteorological stations of Meteo France were displayed in (Table 5.1): mean, minimum and maximum temperature, wind, sunning and rainfalls. Mean temperature and sunning were higher in the Rhône floodplain than in the Rhine floodplain. Both had similar maximal values of wind. In the Rhine floodplain, we noticed unusual climatic conditions in March 2015 (T_{+3 months}) with high wind (96.3 km/h) and low rainfalls (17.4 mm).

Table 5.1: Meteorological records (Meteo France) including temperature (°C), wind (km/h), sunning (h) and rainfalls (mm) from Rhine and Rhône floodplains.

	T0 (December 2014)		T+3 months (March 2015)		T+4 months (April 2015)		T+5 months (May 2015)		T+6 months (June 2015)	
	Rhône	Rhine	Rhône	Rhine	Rhône	Rhine	Rhône	Rhine	Rhône	Rhine
T (°C)										
Min	- 4.8	- 8.5	- 1.8	- 2.9	1.2	- 2.7	7.7	0.0	12.4	8.4
Max	14.3	13.8	19.4	19.4	26.0	27.7	28.7	31.1	34.7	34.6
Moy	5.5	4.6	8.9	7.5	13.3	11.5	17.1	15.6	21.9	19
Max wind (km/h)	74.1	61.1	66.7	96.3	64.8	59.3	75.9	72.2	55.6	53.7
Total Sunning (h)	52h	18h	163h	183h	235h	235h	256h	170h	305h	197h
Rainfalls (mm)	41.2	31.5	43.7	17.4	42.1	51.8	42.1	59.7	42.1	31

The mean decomposition percentages for all populations have gradually increased along the decomposition period and were slightly higher in the WATER condition (T_{+3 months} = 11.7 %; T_{+6 months} = 55.7 %) than in the BANK condition (T_{+3 months} = 6.23 %; T_{+6 months} = 50.9 %).

(ii) Sandwich tests

The method was adapted from Fujii *et al.* (2004). Two doses of plant powder were tested: 50 mg and 150 mg. The growth medium was prepared with a commercial agar (0.5%). A first layer of 5 mL agar was added to the powder, in each well of the multidish plastic plate. After solidification, another layer of 5 ml agar was added to each well of the multidish plate. Ten seeds of target species (*L. sativa* or *N. officinale*) were placed in each well. A total of 308 six-well multidish plastic plates were used for both target species: per target species, 16 six-well multidish plastic plates for the T₀ and 32 six-well multidish plastic plates for each T_{+n months}. Two controls without any plant material (0 mg) were proceeded at each time periods. Multidish plastic plates were covered with aluminium tape for complete darkness and were placed in a phytotron (MLR-352H) at a constant temperature of 25°C. *L. sativa* seedlings were measured 3 days after and *N. officinale* seedlings

after 4 days. Then, the measurement of 18,480 seedlings radicle length was realized. Seeds were considered germinated when the radicle protruded through the seed coat.

(iii) The RR index and statistical analysis

Statistical analyses were performed in R (R Core Team, 2017). Root length data of *L. sativa* and *N. officinale* of seedlings were transformed into a root reduction (RR) index based on the mean length root of control. The RR index was calculated for each period (T_0 , $T_{+3\text{ months}}$, $T_{+4\text{ months}}$, $T_{+5\text{ months}}$, $T_{+6\text{ months}}$).

$$\text{RR index (\%)} = ([\text{mean length root control} - \text{length root treatment}] / \text{mean length root control}) \times 100$$

A positive RR index indicates root reduction induced by the treatment whereas a negative one indicates root growth stimulation by treatments, *i.e.* populations by doses of 50 or 150 mg. The variation in the RR index was evaluated by fixed effect factorial ANOVAs. One-way ANOVAs, using sessions of the decomposition period as levels of the factor, were realized per group of population x dose x condition. Differences in RR index values between sessions along the decomposition period were assessed by post-hoc Tukey HSD tests. Only results from RU1, RE2, RU3 and RE4 are presented here; they represent overall population trends.

5.1.2.4 Results

(i) Phytotoxicity tests on *Lactuca sativa*

At T_0 , *R. japonica* and *R. fruticosus* litters induced both at least a 45% RR index at 50 mg and a 70% RR index at 150 mg. This RR index increased with the augmented dose of *R. japonica* or *R. fruticosus* litters (Figure 5.3). Specific trend is exhibited by both species along the decomposition period. *R. fruticosus* inhibited root growth all along the decomposition period (RR index > 0) in BANK and WATER conditions. The RU1 population showed a significant decrease in the RR index between T_0 and other sessions ($p < 0.001$), but no significant differences were measured in BANK between $T_{+3\text{ months}}$ and $T_{+4\text{ months}}$ (Tukey HSD test, $p = 0.11$) or, $T_{+5\text{ months}}$ and $T_{+6\text{ months}}$ (Tukey HSD test, $p = 0.76$). The population RU3 showed the same trend for the BANK condition than the RU1 population. In the WATER condition, the RR index values of the RU1 population along the decomposition period were high with a global mean of $73.27 \pm 5\%$ for the lowest dose. The RU3 population showed a slow decrease of the RR index values but they remained positive. No main significant differences were showed from $T_{+3\text{ months}}$ to $T_{+6\text{ months}}$.

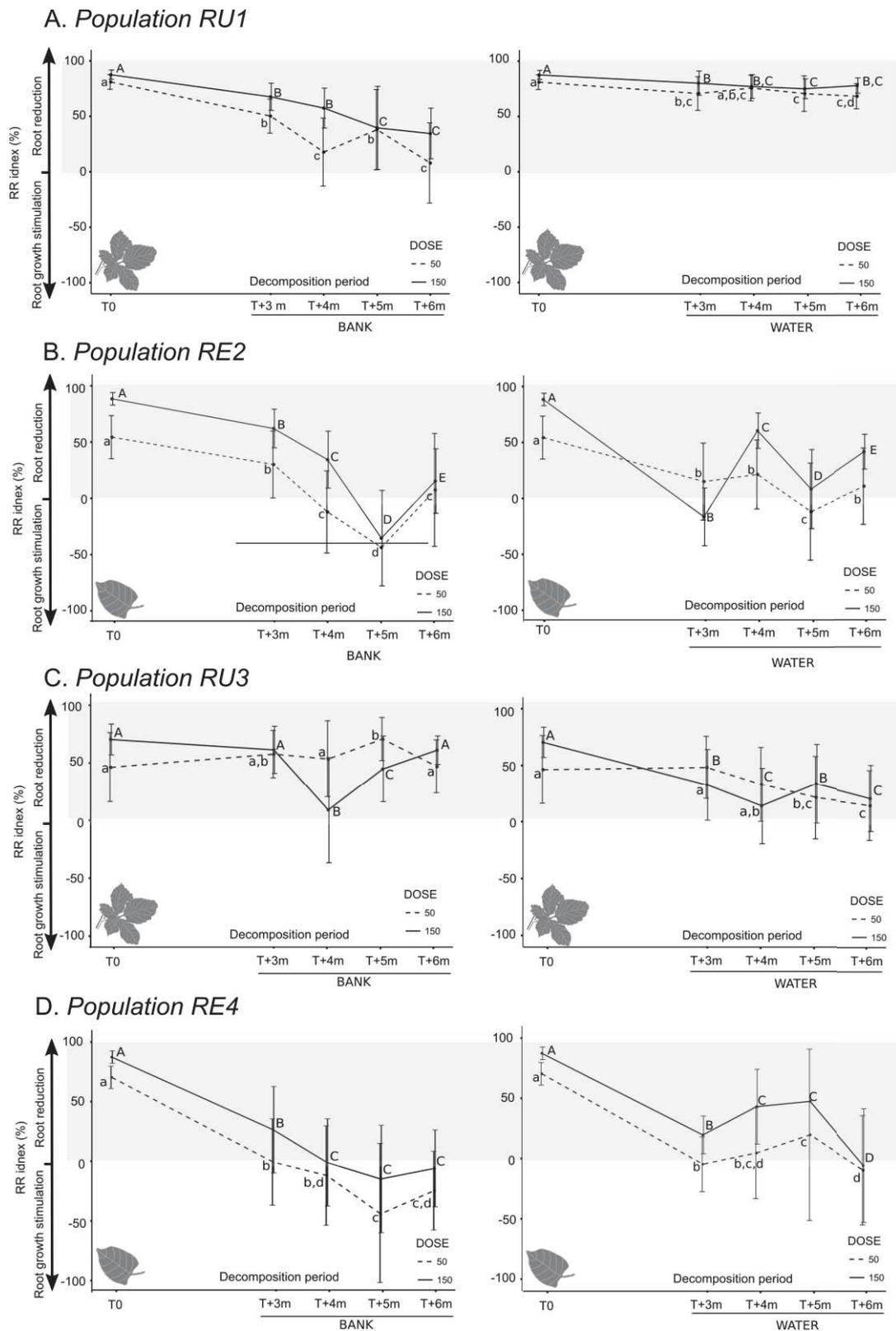


Figure 5.3: Root reduction of *L. sativa* along the decomposition period. Different letters represent significant differences according to a Tukey HSD test with $p < 0.05$. **A.** Population of *R. fruticosus* in Rhine floodplain (RU1), **B.** Population of *R. japonica* in Rhine floodplain (RE2), **C.** Population of *R. fruticosus* in the Rhône floodplain (RE3) and **D.** Population of *R. japonica* in the Rhône floodplain (RE4).

Although senescent leaves of *R. japonica* showed a strong *L. sativa* root reduction, less inhibitory effects were observed along the decomposition period whatever the decomposition environment (BANK or WATER). Negative values of the RR index were especially measured at T_{+4 months} and T_{+5 months} (April - May) for all *R. japonica* population litters in the BANK condition. The RE2 and RE4 population litters showed at the lowest dose, respectively, -43.7% and -24.6% RR index values, and at the highest dose -35.3% and -5.9% RR index values. At T_{+6 months}, a recovery of the *L. sativa* root reduction ability was observed but the root reduction was lower than those obtained at T₀. This trend has been demonstrated for all RE1, RE2, RE3 and RE4 populations. In the WATER condition, a high instability of effects on root reduction has been demonstrated with reduced growing effects compared to the BANK condition.

(ii) Phytotoxicity testing on *Nasturtium officinale*

At T₀, *R. japonica* and *R. fruticosus* litters showed at the lowest dose RR index from 17.7% to 53%, and at the highest dose RR index from 17.3% to 84% (Figure 5.4). The RR index increased with the augmented dose of *R. japonica* or *R. fruticosus* litters. The two species presented different trends along the decomposition period. Similar results were obtained with *L. sativa* and *N. officinale* regarding (i) sustainable positive RR index values for *R. fruticosus* litters all along the decomposition period, and (ii) the “reduce-growth-reduce” trend for *R. japonica* litters in the BANK condition. This result has been observed for all populations.

The RU1 and RU3 populations presented different trends along the decomposition period. No main significant differences were measured for the RU1 population along the decomposition period in BANK and WATER conditions. All RR index values showed positive values (Figure 5.4). The population RU3 showed less inhibitory effects during the decomposition period, especially in the WATER condition. In the BANK condition, a one-off slight root growth stimulation was measured in T_{+4 months} (April 2015); the recovery of root reduction ability income after that (Figure 5.4).

Populations of *R. japonica* presented the same “reduce-growth-reduce” trend than *L. sativa* with *N. officinale* in the BANK condition. In the WATER condition, RR index values were close to zero or positive values, showing a whole stable root reduction. The RR index was even higher in T_{+6 months} than in T₀ (Figure 5.4).

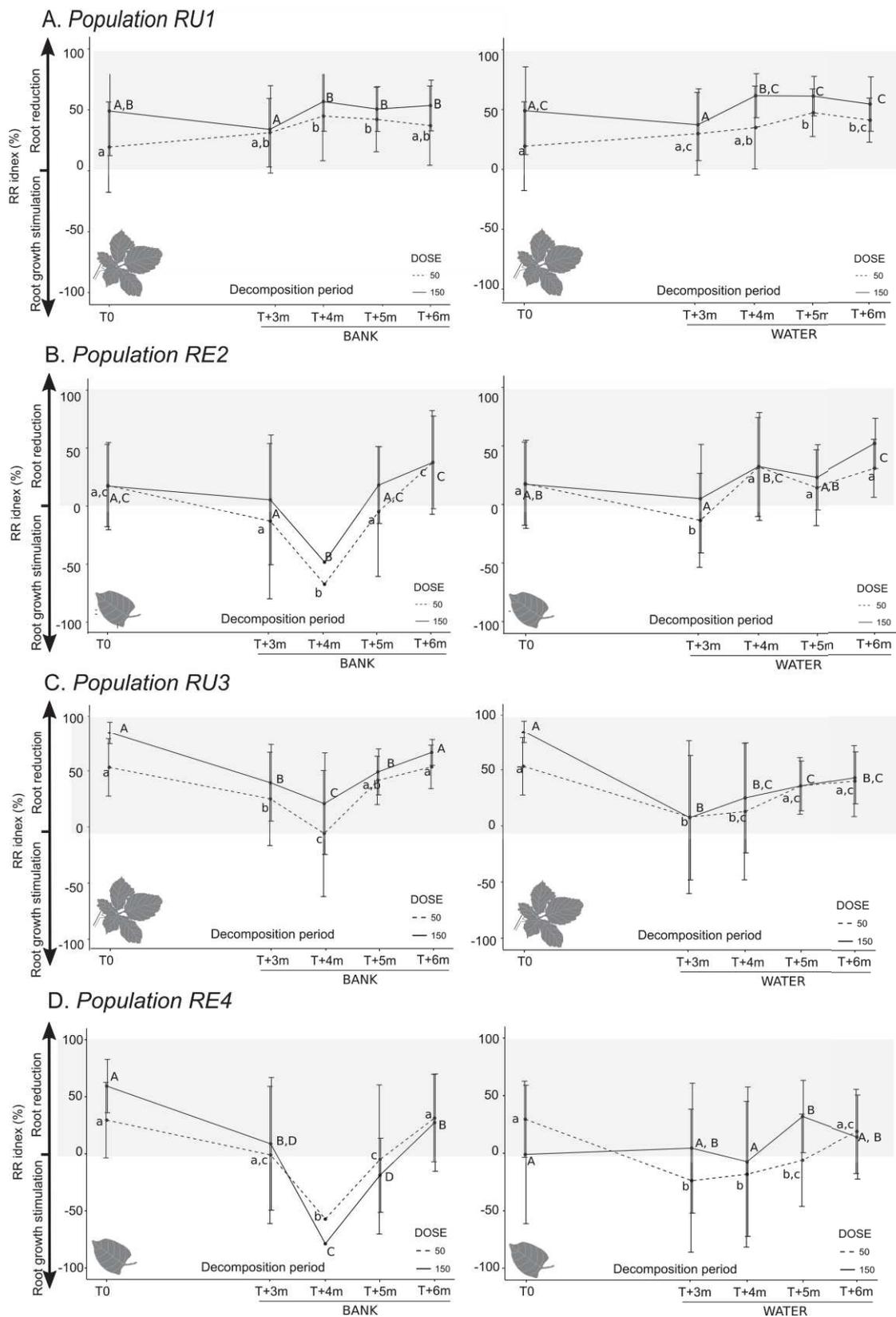


Figure 5.4: Root reduction of *N. officinale* along the decomposition period. Different letters represent significant differences according to a Tukey HSD test with $p < 0.05$. **A.** Population of *R. fruticosus* in Rhine floodplain (RU1), **B.** Population of *R. japonica* in Rhine floodplain (RE2), **C.** Population of *R. fruticosus* in the Rhône floodplain (RE3) and **D.** Population of *R. japonica* in the Rhône floodplain (RE4).

5.1.2.5 Discussion

(i) Specific trend for native and exotic species in their root reduction ability on *L. sativa* and *N. officinale*

The litters from populations of *R. fruticosus* showed a positive RR index all over the decomposition period whatever BANK or WATER conditions. They showed a high ability to reduce terrestrial (*L. sativa*) or semi-aquatic (*N. officinale*) plant species roots after six months of decomposition. Our results showed that biochemical mediators from native species litters regulated both riverbank and aquatic plant community dynamics all over the growing period. A growth inhibitory effect of the decomposition of other allelopathic plants in soil was already proven (Xuan *et al.*, 2005). However, to our knowledge the growth inhibitory effect sustainability of native biochemical mediators along a long decomposition period was not demonstrated. This is all more interesting in the *flood pulse concept* for which resources transport and interconnexions are activated during submersions by floods (Junk *et al.*, 1989).

Effect of the biochemical mediators seems no widely different between populations coming from different regions. The margin in climatic data between the Rhine and Rhône floodplains was slight despite high point values of sunning and temperature in the Rhône floodplain. However, biochemical mediators effects appeared different between *R. japonica* and *R. fruticosus* species. Further statistical analyses are needed to confirm these headings. The nature of the biochemical mediators could differ depending on the species and the genetic pool within each (Pichersky & Gang, 2000). Allelopathic effects thus highly depend of tested and targeted co-partners nature. Although a lower root reduction was measured in *N. officinale* (semi-aquatic) than in *L. sativa* (terrestrial), we observed here similar trends.

Positive RR index values for *L. sativa* and *N. officinale* with *R. japonica* and *R. fruticosus* litters were observed in T₀. However, specific trend for native and exotic species litter effects in their root reduction ability on both targeted species was highlighted during the decomposition period. While positive RR index values were observed all over the decomposition period, a “reduce-growth-reduce” trend was observed for *R. japonica* litters in the BANK condition. Negative RR index values were especially observed in May. This particular trend was not as explicit any more in the WATER condition. Biochemical mediator effects can thus be affected by the condition or the place in which they break down. A recovery of root reduction abilities was measured in June. We can suppose a potential effect on this phenomenon of high floods occurring in May-June in the Rhine floodplain (Uehlinger *et al.*, 2009), where a lowest occupation of *R. japonica* was recorded compared to the Saône floodplain (low-water period in May-June).

(ii) Replacement of native species by *Reynoutria japonica*

Catford *et al.* (2009) assumed that exotic plant invasion is the result of the interaction between propagule pressure, abiotic characteristics of the invaded ecosystem, and biotic characteristics of both the recipient community and the invading species. In the lowland region, Rouifed *et al.* (2014) showed the importance of biotic variables and natural disturbance in the successful invasion of *Reynoutria* spp. Biotic variables include interspecific interactions such as competition where native species may be replaced by invasive ones (Ricciardi, 2004; Gurevitch & Padilla 2004; Castro-Díez & Alonso, 2017). Castro-Díez & Alonso (2017) described hypotheses emphasizing that the abiotic properties and the resource availability of the recipient ecosystem modulate the chances of non-native species to become invaders, *e.g.* the “habitat filtering” (Melbourne *et al.*, 2007) or the “fluctuating resource” hypotheses (Davis *et al.*, 2000). In restored riparian systems, these processes could be emphasized; newly uncovered habitat type providing a more permeable abiotic and biotic filter for invasive species (Richardson *et al.*, 2000; Cristofoli & Mahy, 2010). The eroded bank from the restored site was slowly colonized from 2013 to 2016 by *R. japonica* and, by other invasive ones (Staentzel *et al.*, in press.). In 2017, this eroded bank was dominated by invasive species, *e.g.* *Solidago gigantea*, *Coniza canadensis*, *Robinia pseudoacacia*, *Buddleja davidii*; *R. japonica* being only limited by natural disturbances such as high floods (Staentzel *et al.*, in press.).

Tokarska-Guzik *et al.*, (2006) showed that in a floodplain system, a cover percentage of *R. japonica* above 70% strongly decreased the typical species in place such as *Calystegia sepium*, *Phalaris arundinacea*, *Urtica dioica* and *Rubus caesius*. Significant imbalances would occur if *R. japonica* replace *Rubus* sp. In our study, *R. fruticosus* population litters have shown a strong regulating ability on both terrestrial *L. sativa* and semi-aquatic *N. officinale* targeted species all over the decomposition period. The “reduce-growth-reduce” curve along the decomposition period showed that *R. japonica* would easily modified natural and aquatic riparian systems by a potential facilitation phenomenon. This would especially favor species with a late development in the season, *i.e.* in May, as many other invasive plant species such as *Solidago gigantea* or *Erigeron annuus* that are known to have a late development in the season. The replacement of strict natural regulator species may thus enable the emergence of other mechanisms of regulation linked to the phenology.

Acknowledgments

This research was funded through a CNRS-EDF partnership agreement "Management of the Old Rhine River geomorphology" (2014-2017) and thank to the UMR 7362 CNRS Laboratoire Image, Ville, Environnement - LIVE. We thank Laurent Schmitt (LIVE, UMR 7362 CNRS) who managed the whole study program on the Old Rhine. We would like to thank Emilien Luquet, Felix Vallier for their helpful contribution to the field experiment and trainees, Rudy Staentzel, Ode Staentzel and Jean-Yves Jacob for their contribution to the measurement of seedlings.

5.1.2.6 References

- Adachi, N., Terashima, I., & Takahashi, M. (1996). Central die-back of monoclonal stands of *Reynoutria japonica* in an early stage of primary succession on Mount Fuji. *Annals of Botany*, 77(5), 477-486.
- Anđelković, A.A., Živković, M.M., Cvijanović, D.L., Novković, M.Z., Marisavljević, D.P., Pavlović, D.M., & Radulović, S.B. (2016). The contemporary records of aquatic plants invasion through the Danubian floodplain corridor in Serbia. *Aquatic Invasions*, 11(4).
- Bailey, J.P., & Conolly, A.P. (2000). Prize-winners to pariahs—a history of Japanese knotweed sl (Polygonaceae) in the British Isles. *Watsonia*, 23(1), 93-110.
- Bailey, J.P. (1994). Reproductive biology and fertility of *Fallopia japonica* (Japanese knotweed) and its hybrids in the British Isles. *Ecology and management of invasive riverside plants*, 141-158.
- Bayley, P.B. (1995). Understanding large river: floodplain ecosystems. *BioScience*, 45(3), 153-158.
- Beerling, D.J., Bailey, J.P., & Conolly, A.P. (1994). *Fallopia japonica* (Houtt.) Ronse Decraene. *J. Ecol.*, 82, 959-979.
- Bímová, K., Mandák, B., & Kašparová, I. (2004). How does *Reynoutria* invasion fit the various theories of invasibility?. *Journal of Vegetation Science*, 15(4), 495-504.
- Bímová, K., Mandák, B., & Pyšek, P. (2003). Experimental study of vegetative regeneration in four invasive *Reynoutria* taxa. *Plant Ecology*, 166, 1-16. doi:10.1023/A:1023299101998
- Bottollier-Curtet, M., Charcosset, Y., Planty-Tabacchi, A., & Tabacchi, E. (2011). Degradation of native and exotic riparian plant leaf litter in a floodplain pond. *Freshwater biology*, 56(9), 1798-1810.
- Callaway, R.M., & Ridenour, W.M. (2004). Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2(8), 436-443.
- Castro-Díez, P., & Alonso, Á. (2017). Effects of non-native riparian plants in riparian and fluvial ecosystems: a review for the Iberian Peninsula. *Limnetica*, 36(2), 525-541.
- Catford, J.A., Jansson, R., & Nilsson, C. (2009). Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Divers. Distrib.* <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00521.x>
- Chomel, M., Guittonny-Larchevêque, M., Fernandez, C., Gallet, C., DesRochers, A., Paré, D., ... & Baldy, V. (2016). Plant secondary metabolites: a key driver of litter decomposition and soil nutrient cycling. *Journal of Ecology*, 104(6), 1527-1541.
- Cristofoli, S., & Mahy, G. (2010). Restauration écologique: contexte, contraintes et indicateurs de suivi. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 14(1), 203.
- Davis, M.A., Grime, J.P., & Thompson, K. (2000). Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of ecology*, 88(3), 528-534.
- Descombes, P., Petitpierre, B., Morard, E., Berthoud, M., Guisan, A., & Vittoz, P. (2016). Monitoring and distribution modelling of invasive species along riverine habitats at very high resolution. *Biological invasions*, 18(12), 3665-3679.
- Fernandez, C., Monnier, Y., Santonja, M., Gallet, C., Weston, L. A., Prévosto, B., ... & Bousquet-Mélou, A. (2016). The impact of competition and allelopathy on the trade-off between plant defense and growth in two contrasting tree species. *Frontiers in plant science*, 7, 594.
- Fujii, Y., Shibuya, T., Nakatani, K., Itani, T., Hiradate, S., & Parvez, M.M. (2004). Assessment method for allelopathic effect from leaf litter leachates. *Weed Biology and Management*, 4(1), 19-23.
- Gurevitch, J., & Padilla, D.K. (2004). Are invasive species a major cause of extinctions?. *Trends in ecology & evolution*, 19(9), 470-474.
- Horn, P., & Prach, K. (1995) Aerial biomass of *Reynoutria japonica* and its comparison with that of native species. *Preslia*, 66, 345-348.
- Junk, W.J., Bayley, P.B., & Sparks, R.E. (1989). The flood pulse concept in river-floodplain systems. In *Proceedings of the International Large River Symposium*. Dodge, DP (Ed). Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci (Vol. 106, pp. 110-127).

- Kuglerová, L., García, L., Pardo, I., Mottiar, Y., & Richardson, J.S. (2017). Does leaf litter from invasive plants contribute the same support of a stream ecosystem function as native vegetation?. *Ecosphere*, 8(4).
- Lavoie, C. (2017). The impact of invasive knotweed species (*Reynoutria* spp.) on the environment: review and research perspectives. *Biological Invasions*, 19(8), 2319-2337.
- Lecerf, A., Patfield, D., Boiché, A., Riipinen, M.P., Chauvet, E., & Dobson, M. (2007). Stream ecosystems respond to riparian invasion by Japanese knotweed (*Fallopia japonica*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 64(9), 1273-1283.
- Malanson, G.P. (1993). *Riparian landscapes*. Cambridge University Press.
- Melbourne, B.A., Cornell, H.V., Davies, K.F., Dugaw, C.J., Elmendorf, S., Freestone, A.L., ... & Holyoak, M. (2007). Invasion in a heterogeneous world: resistance, coexistence or hostile takeover?. *Ecology letters*, 10(1), 77-94.
- Michalet, R., Brooker, R.W., Cavieres, L.A., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Pugnaire, F.I., ... & Callaway, R.M. (2006). Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities?. *Ecology letters*, 9(7), 767-773.
- Moravcová, L., Pyšek, P., Jarošík, V., Zákavský, P., (2011). Potential phytotoxic and shading effects of invasive Fallopia (Polygonaceae) taxa Potential phytotoxic and shading effects of invasive Fallopia (Polygonaceae) taxa on the germination of dominant native species. *NeoBiota* 9, 31-47. <https://doi.org/10.3897/neobiota.9.1266>
- Naiman, R.J., Bechtold, J.S., & Drake, D.C., Latterell, J.J., O'keefe, T.C., & Balian, E.V. (2005). Origins, patterns, and importance of heterogeneity in riparian systems. In *Ecosystem function in heterogeneous landscapes* (pp. 279-309). Springer, New York, NY.
- Orr, S. P., Rudgers, J. A., & Clay, K. (2005). Invasive plants can inhibit native tree seedlings: testing potential allelopathic mechanisms. *Plant Ecology*, 181(2), 153-165.
- Pichersky, E., & Gang, D.R. (2000). Genetics and biochemistry of secondary metabolites in plants: an evolutionary perspective. *Trends in plant science*, 5(10), 439-445.
- Pyšek, P., Richardson, D.M., Pergl, J., Jarošík, V., Sixtova, Z., & Weber, E. (2008). Geographical and taxonomic biases in invasion ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(5), 237-244.
- Pyšek, P., Brock, J.H., Bímová, K., Mandák, B., Jarošík, V., Koukolíková, I., ... & Štěpánek, J. (2003). Vegetative regeneration in invasive Reynoutria (Polygonaceae) taxa: The determinant of invasibility at the genotype level. *American Journal of Botany* 90, 1487-1495. doi:10.3732/ajb.90.10.1487
- Pyšek, P., & Prach, K. (1993). Plant invasions and the role of riparian habitats: a comparison of four species alien to central Europe. In *Ecosystem Management* (pp. 254-263). Springer, New York, NY.
- R Core Team. (2017). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from <https://www.R-project.org/>
- Ricciardi, A. (2004). Assessing species invasions as a cause of extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(12), 619.
- Rice, E.L. (1984) Allelopathy. Ed. 2. Academic Press, New York, 422pp.
- Richardson, D.M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Panetta, F.D., & West, C.J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and distributions*, 6(2), 93-107.
- Rouifed, S., Piola, F., & Spiegelberger, T. (2014). Invasion by Fallopia spp. in a French upland region is related to anthropogenic disturbances. *Basic and applied ecology*, 15(5), 435-443.
- Schnitzler, A., Bailey, J., & Hansen, C.N. (2008). Genotypic and phenotypic variation in a Fallopia× bohemica population in north-eastern France. *Plant invasions: Human perception, ecological impacts and management*, Backhuys Publishers, Leiden, 133-144.
- Sher, A.A., Marshall, D.L., & Taylor, J.P. (2002). Establishment patterns of native Populus and Salix in the presence of invasive nonnative Tamarix. *Ecological Applications*, 12(3), 760-772.
- Stantzel, C., Beisel, J.N., Gallet, S., Hardion, L., Barillier, A., & Combroux I. (in press.). A multiscale assessment protocol to quantify effects of restoration works on alluvial vegetation communities. *Ecological Indicators*.

Steiger, J., Tabacchi, E., Dufour, S., Corenblit, D., & Peiry, J.L. (2005). Hydrogeomorphic processes affecting riparian habitat within alluvial channel–floodplain river systems: a review for the temperate zone. *River Research and Applications*, 21(7), 719-737.

Tickner, D.P., Angold, P.G., Gurnell, A.M., & Mountford, J.O. (2001). Riparian plant invasions: hydrogeomorphological control and ecological impacts. *Progress in Physical Geography*, 25(1), 22-52.

Tockner, K., & Stanford, J.A. (2002). Riverine flood plains: present state and future trends. *Environmental conservation*, 29(3), 308-330.

Tokarska-Guzik, B., Bzdęga, K., Knapik, D., & Jenczała, G. (2006). Changes in plant species richness in some riparian plant communities as a result of their colonisation by taxa of Reynoutria (Fallopia). *Res. Conserv*, 1(2), 123-130.

Uehlinger, U.F., Wantzen, K.M., Leuven, R.S., & Arndt, H. (2009). *The Rhine river basin* (pp. 199-245).

Urgenson, L.S. (2006). The ecological consequences of knotweed invasion into riparian forests. University of Washington, College of Forest Resources. Seattle, WA.

Ward, J.V. (1989). The four-dimensional nature of lotic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*, 8(1), 2-8.

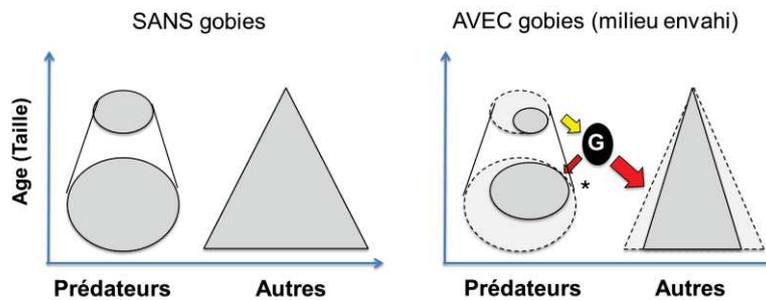
Xuan, T.D., Tawata, S., Khanh, T.D., & Chung, I.M. (2005). Decomposition of allelopathic plants in soil. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 191(3), 162-171.

5.2 Etude du réseau trophique

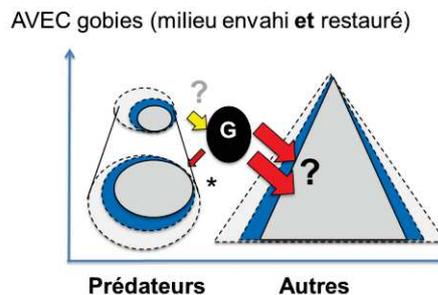
5.2.1 Effet de prédation potentielle par les Gobiidae

Les poissons ponto-caspiens *Neogobius melanostomus* ou *Ponticola kessleri* ont colonisé le Rhin Supérieur dans sa partie française à partir de 2011 (Roche *et al.*, 2013), de manière concomitante aux travaux de restauration. Ce type d'introductions peut être à l'origine de l'altération du fonctionnement des réseaux trophiques (Beisel et Levêque, 2010 ; Kornis *et al.*, 2012 ; David *et al.*, 2017b). Une rapide analyse permet d'éclairer la réflexion quant à l'effet de la prédation et aux modifications du réseau trophique potentiellement causés par ces deux espèces de gobies (Figure 5.5).

A. Schéma conceptuel de l'impact de la prédation par les gobies



B. Hypothèses de l'effet de prédation en site restauré O3



-  Apport de la restauration (site O3)
-  Communautés en place
-  Potentiel écologique sans la présence des gobies
-  Impact de la prédation par les gobies
-  Impact des prédateurs sur les gobies
- * Ne concerne que *Ponticola kessleri*

Figure 5.5 : **A.** Schéma conceptuel issu de l'état de l'art réalisé sur l'effet de prédation de *Neogobius melanostomus* et *Ponticola kessleri*, (Beisel, com. pers.) **B.** Intégration des hypothèses de l'effet de prédation des Gobiidae sur des espèces prédatrices et les autres espèces piscicoles en milieu restauré. Le même schéma peut s'appliquer à des macroinvertébrés.

Le réseau trophique d'un écosystème rivière exempt de gobies présente plusieurs niveaux trophiques (prédateurs et proies). Les animaux de petite taille (*e.g.* juvéniles) sont les plus soumis à la prédation (Lederer *et al.* 2008), en particulier par les gobies qui sont des animaux benthiques (absence de vessie natatoire) et voraces. Seuls quelques prédateurs qui échappent à cette pression de prédation par les gobies arrivent à maturité. Dans un milieu envahi par les deux espèces de gobies, la littérature scientifique évoque quelques-uns de leurs prédateurs, comme le sandre (*Sander lucioperca*), la perche (*Perca fluviatilis*) ou le silure glane (*Silurus glanis*) (Hempel *et al.*, 2016 ; Mickl *et al.*, 2017), mais une pression par les gobies sur les juvéniles de ces populations prédatrices pourrait amener à une rétroaction qui libère la pression de prédation sur les gobies. Un comportement piscivore a surtout été pour le moment observé chez *Ponticola kessleri* mais l'impact sur les invertébrés a été formellement prouvé chez les deux espèces (Borcherding *et al.*, 2011; Števove et Kováč, 2013). Une conséquence pratique est qu'en milieu restauré, l'effet de la prédation de ces espèces de gobies peut entraver les bénéfices liés à la restauration. La pression qu'ils exercent sur le milieu est concomitante à l'action de restauration et interfère avec les changements de communautés. Les études combinant l'examen de ces deux facteurs de variation sont actuellement rares. Notre recherche s'intègre dans une stratégie d'évaluation évolutive/adaptative de la restauration, *i.e.* qui tienne compte des facteurs de changements concomitants à la restauration. Une étude spécifique de la prédation par les gobies a donc été réalisée dans le cadre de cette thèse.

5.2.2 Gobiidae predation effects on local communities : potential consequences on ecological benefits of a river restoration project (manuscrit F, en préparation)

Staentzel, C. ^a, Schlumberger, O. ^{a,c}, Combroux, I. ^a, Barillier, A. ^b, Valentini, A. ^{d,e} & Beisel, JN ^a

^a Université de Strasbourg, CNRS, LIVE UMR 7362, F-67000 Strasbourg;

^b Centre d'ingénierie hydraulique, Electricité de France (EDF), Savoie Technolac, France

^c Ecole Nationale du Génie de l'Eau et de l'Environnement (ENGEE), F-67070 Strasbourg

^d SPYGEN, Savoie Technolac - BP 274, Le Bourget-du-Lac, France ;

^e Laboratoire d'Ecologie Alpine, UMR CNRS 5553, Université de Savoie, Le Bourget-du-Lac, France.

5.2.2.1 Abstract

Hydromorphological restorations projects aim at improving a situation of functional deficits and at increasing/sustaining a typical alluvial biodiversity. But biological invasions benefit both from the anthropogenic disturbance of ecosystems and the pionner state of post-restoration actions. Morphological changes induced by restoration could favored invasive species what may thwart the biological objectives of the restoration. Here we focused on the fish assemblages of a restored section by controlled erosion in the Old Rhine River, France. The restoration actions (achieved in 2013) and the settlement of Ponto-Caspian invasive gobies were concomitant. A sharp increase in Ponto-Caspian invasive fish *Neogobius melanostomus* and *Ponticola kessleri* in fish assemblages has been observed since 2015 at the expense of native species. *N. melanostomus* was largely more abundant than *P. kessleri*, especially in the restored section. Gut content analyses of both species helped to define their feeding habits, and the monitoring of macroinvertebrate communities provided a prey availability spectrum on restored or not river sections. While *P. kessleri* displayed a predatory fish feeding habit, the diet of *N. melanostomus* was dominated by macroinvertebrate species. The site variations in prey availability modified the feeding regime of *N. melanostomus*, reflecting an opportunistic behaviour. Our findings supported the hypothesis of a potential predation effect on low trophic level species that was favored by restoration. *N. melanostomus* breded a competition with the native fish species, reducing the primary food resources and occupying restored space in high abundance. To date, we can assume that the high abundance in *N. melanostomus* and new habitat features from restoration may have led to profound changes of interaction in the food wed structure.

Keywords: Gobiidae diet, invasive species, ecological restoration, large river, overlapping

5.2.2.2 Introduction

Restoration projects in large rivers aim at the recovery of functional processes that sustain or favour a typical alluvial biodiversity (SER, 2004). The evaluation of such actions is important for many purposes: respect of the regulation, feedbacks to improve methods or to motivate new restoration actions (Wortley *et al.*, 2013; Friberg *et al.*, 2016). The monitoring of biological compartments such as macroinvertebrates, fish or plants allowed to quantify the potential benefit of restoration actions usually following a before-after, control-impact study design (BACI; Smith *et al.*, 1993). But some confounding factors can occur during the monitoring program devoted to the restoration evaluation and the challenge is then to distinguish the effects of each factor. Between them, biological invasions are well known to be favored in newly created or modified environments due to the pioneer features of exotic species (Friberg, 2014; Lapin *et al.*, 2016). Hydromorphological changes induced by restoration pave the way for invasive species that may thwart the biological objectives of the restoration (Cristofoli & Mahy, 2010).

Gobiidae species are invasive fish, native from the Black, Caspian and Azov seas. They have colonized many brackish and freshwater ecosystems on both sides of the Atlantic Ocean (Brandner *et al.*, 2013; Roche *et al.*, 2013) and follow their spread (Kornis *et al.* 2012; Kalchauer *et al.* 2013; Masson *et al.*, 2018). These invasions benefited from anthropogenic displacements and have been favored by fluvial transport since the 1990s (MacIsaac *et al.*, 2001) which added to its natural dispersal capacities, *e.g.* saltatory dispersal along dams (Wiesner, 2005). In the Rhine and Meuse floodplains, the first discovery of the round goby dates from 2004 (Roche *et al.*, 2013). The first confirmation of its introduction into the Lower Rhine was given in 2008 and for the Upper Rhine River in 2011 by Borchering *et al.* (2011). Three species are present in the Upper Rhine River: the round goby, *Neogobius melanostomus*, Pallas (1814), the bighead goby, *Ponticola kessleri*, Günther (1861) and the tubenose goby, *Proterorhinus semilunaris*, Heckel (1837). Many studies stressed that such invasive species could strongly modify local macroinvertebrates and fish communities, causing regime shifts in freshwater systems (Brandner *et al.*, 2013; David *et al.*, 2017b). In its original environment, round gobies have a diversified diet and admit great flexibility in their diet, having important predation on invertebrates, and fish eggs and larvae (Steinhart *et al.* 2004, Lederer *et al.* 2008; Borza *et al.*, 2009; Stevove & Kováč, 2013). The introduction of such new species into an environment may represent a significant threat to the health and survival of native populations, especially because these species adapt very quickly to new environments (Dudgeon *et al.*, 2006).

Introduced species have the potential to disrupt trophic relationships and alter ecosystem function (Charles & Dukes, 2007; Sala *et al.*, 2000). The effects of invasions on food webs will depend not only on the individual effect of one invader in the food web but also on how many introduced species succeed and where they insert themselves in the network (Beisel & Lévêque, 2010; David *et al.*, 2017b). Feeding ecology of Gobiidae is poorly known and their food web position remains uncertain (Borza *et al.*, 2009), especially in large river restoration context. When the patchy habitat mosaic constituting the river bottom changes, it may lift the constraint of an abiotic filter regulating species in place (Poff, 1997) and thus increase permeability of the ecosystem for both native and non-native species (Cristofoli & Mahy, 2010). Habitat availability is an important parameter in the invasion process that could widely be enlarged in restoration sites (Beisel & Lévêque, 2010). In invaded environments, Kornis *et al.* (2012) described the current competition between Gobiidae and native fish species for reasons of resources sharing, access to optimal habitats and use of existing spawning grounds.

We focused on the two main Gobiidae invasive species present in a restored section of the Old Rhine River, *i.e.* the round goby (*N. melanostomus*) and the bighead goby (*P. kessleri*) to provide reliable inference on their trophic impacts in a restoration context. Our main objective was to analyze their diet in restored *versus* unrestored sites. For that, Gobiidae electrofishing picking was realized and macroinvertebrate and fish communities were described in details. Feeding diet of Gobiidae was assessed using gut content analyses and was complemented by molecular based approaches such as environmental DNA (eDNA) analyses (Nielsen *et al.*, 2017). The gut content analyses (i) reflect the diet at a given moment of the species studied, (ii) constitute the basis of the knowledge about predator-prey relationships (Hyslop, 1980), and (iii) show seasonal changes in diet and interspecific competition on some particular preys. They make it possible to obtain a detailed and punctual composition of the diet digested by an animal, even if they do not inform with certainty on the assimilation of these preys as energy. eDNA investigations consist of identifying the prey species in stomach contents by genetic sequencing of their DNA (Rees *et al.*, 2014). This approach allows the identification of consumed individuals regardless of their state of degradation and has the potential to improve quantitative studies in trophic interactions (Yoccoz, 2012). Our objectives were to examine (i) morphological restoration-induced changes effects on Gobiidae invasion, (ii) Gobiidae predation effect on local fish and macroinvertebrate communities, and (iii) impacts of Gobiidae feeding diet on the ecological benefits from restoration.

5.2.2.3 Methods

(i) Study sites and sampling design

The study site is a section of 1.4 km, located in the Old Rhine River, near Ottmarsheim (France), 20 km downstream Basel. A restoration action by controlled bank erosion was initiated in April 2013, aiming at increasing lateral mobility and diversifying habitats by the removal of embankments (Garnier & Barillier, 2015). The derelict material was used to implement two artificial transverse groynes (Clutier *et al.*, 2012; Pinte *et al.*, 2015; Garnier & Barillier, 2015). The study site was divided into three areas (Figure 5.6): (i) the upstream part of the study site, not impacted by the restoration action and showing a wider range of natural geomorphological units (UP.AREA), (ii) the restored area by controlled bank erosion and groynes implementation on a linear of 300 meters (GROY.AREA), and (iii) the downstream area, the most linear and channelized stretch of the study site (D.AREA).

Fish communities were assessed by electrofishing picking in autumns 2013, 2014, 2015 and 2016 (ECOTEC, unpublished data) on each area. The protocol consists of fishing point along the bank over a width of 1 to 3 m, also corresponding to the efficiency limits of electrofishing (Figure 5.6A). The morphology of border areas does not allow to evolve safely on foot. Boat approach was faster and minimized the escape of the fish. Sixty sampling points were realized in the GROY.AREA, twenty in the UP.AREA and twenty in the D.AREA (Figure 5.6A). Young-of-the year fish habitats have specially been focused during the fishing.

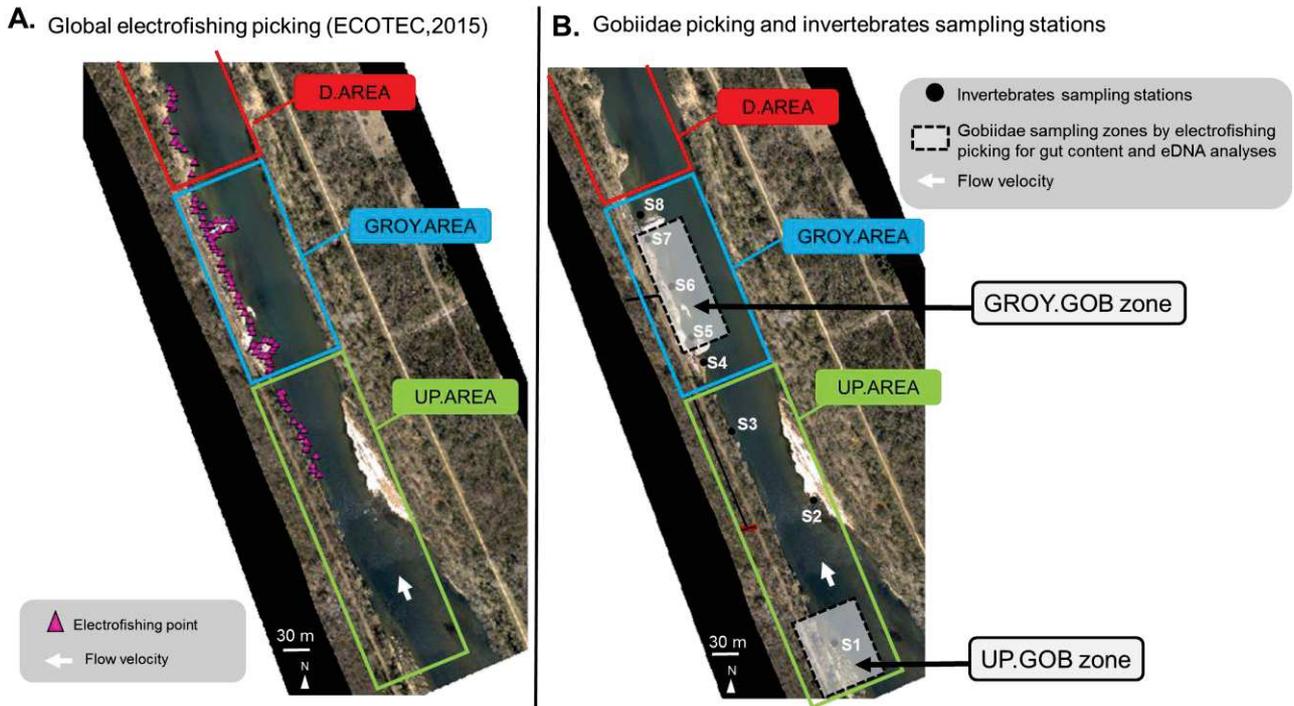


Figure 5.6: Study site division in three main areas: D.AREA, GROY.AREA (the restored section), and UP.AREA. **A.** Location of the 100 electrofishing points (ECOTEC, 2015), **B.** Location of Gobiidae sampling zones by picking for gut analysis (UP.GOB and GROY.GOB) and invertebrates sampling sites from station 1 (S1) to station 8 (S8).

Both Gobiidae picking and fish community sampling were realized in each of the three previously defined areas. The locations of picking zones were slightly different from those of electrofishing to assess fish communities (Figure 5.6B). The UP.GOB area corresponded to a (positive) control where mesohabitats were diversified ($47^{\circ}44'46.16''\text{N}$, $7^{\circ}32'36.90''\text{E}$). This area included the station 1 (S1) of macroinvertebrate sampling. In the GROY.AREA, gobies were picked up in the inner-groyne area, defined as the GROY.GOB area ($47^{\circ}45'03.20''\text{N}$, $7^{\circ}32'27.70''\text{E}$). A third downstream area (D.GOB; $47^{\circ}46'03.15''\text{N}$, $7^{\circ}31'54.84''\text{E}$) was located 2 km downstream of the GROY.GOB area in a channelized stretch of the Old Rhine (not represented in the Figure 5.6B).

(ii) Methods of Gobiidae sampling

Gobiidae were collected by electrofishing in autumn 2015 (October), winter 2016 (February), spring 2016 (April and May) and autumn 2016 (September). For each campaign, 27 round gobies *ad minima* by zones were captured (see Table 5.2). To comply with animal welfare rules, fish were anesthetized with clove oil to cause death before transportation. The length (± 1 mm) and the weight (± 0.01 g) of each individual were determined before the dissection with aseptic precautions. During dissections, fish were sexed based on gonadal structure and maturity was determined. Macroparasites were collected in the body cavity, and within the gut dissected to

provide parasitic load (David *et al.*, 2017a). A total of 492 gut-contents were analyzed (Table 5.2). Benthic preys observed in guts were counted and determined at the most precise level of determination allowed by the observation. Species identification of fish preys were mostly realized with residual anatomical parts as edges or jaws.

Table 5.2: Abundances of *N. melanostomus* (GTN) and *P. kessleri* (GKS) sampled in 2015 (September) and in 2016 (February, April, May and September) at U2, G2 and D2 zones.

	October 2015	February 2016			April 2016			May 2016	September 2016			Total
	GROY. GOB	UP. GOB	GROY. GOB	D. GOB	UP. GOB	GROY. GOB	D. GOB	GROY. GOB	UP. GOB	GROY. GOB	D. GOB	
GKS	32	10	16	4	7	19	5	7	1	2	-	103
GTN	30	33	27	29	30	30	30	90	30	30	30	389

(iii) Details on macroinvertebrate sampling

Spring and autumn campaigns of macroinvertebrate sampling were performed at eleven stations along the study site from 2014 to 2016 (Staentzel *et al.*, submitted) but only eight of them have been used for this analysis, those located in the UP.AREA and GROY.AREA. The D.AREA gut-contents data were not exploited in this present study because no macroinvertebrate sampling station was located in this area. Macroinvertebrate sampling was performed with a 330 x 400 mm high, stainless steel 500 μ m Hess Stream Sampler. At each station, five sampling points were collected within the whole range of mesohabitats in depths less than 60 cm and velocities ranging between 0.1 and 1.00 m s^{-1} . More details on the sampling method are available in Staentzel *et al.* (submitted). The predation effect was analyzed overlapping gut content datasets and macroinvertebrate data from autumn 2016.

(iv) Dietary overlap and statistical analyses

We performed statistical analyses with the R software (R Core Team, 2017). Multivariate analyses were used to superimpose prey availability and gut content analyses (data from September 2016). We superimpose fish gut-contents (GUT) and macroinvertebrate data (PREY) with two level of accuracy in the prey availability spectrum.

The first level used macroinvertebrate prey composition at a larger scale than the area where fish has been collected, i.e. the use of all macroinvertebrate sampling stations located in the GROY.AREA (prey availability in S4, S5, S6, S7 and S8 = GROY.AREA PREY) and located in the UP.AREA (prey availability in S1, S2, S3 = UP.AREA PREY). The second level used macroinvertebrate prey composition at a fine scale, i.e. the use of macroinvertebrate sampling

stations where fish Gobiidae have been sampled (UP.GOB and GROU.GOB). Only one macroinvertebrate sampling station was located in the UP.GOB (prey availability in S1 = UP.GOB PREY) whereas three were located in the inner-groyne area, GROU.GOB (prey availability in S5, S6 and S7 = GROU.GOB PREY).

(v) Add-on of the eDNA approach

The advent of molecular based approaches has enhanced the precision of diet estimates and expand our understanding of ecological communities (Poelen *et al.*, 2014). For a pilot study, five Gobiidae gut contents were extracted using the protocol proposed in Valentini *et al.*, (2009). The DNA was amplified using the universal primers for Eukaryotes (Euka2; (Taberlet *et al.*, 2018) following the protocol described in (Guardiola *et al.*, 2015). Two PCR replicates per samples were analyzed. After the amplification, samples were titrated, purified and then pooled in equal volumes, to achieve a theoretical sequencing depth of 50,000 reads per sample. Library preparation and sequencing were performed at Fasteris (Geneva, Switzerland) using MetaFast protocol (Fasteris, <https://www.fasteris.com/dna/?q=content/metafast-protocol-amplicon-metagenomic-analysis>) and a paired-end sequencing (2x125 bp) was carried out using an Illumina HiSeq 2500 sequencer. The bioinformatic analysis was done following De Barba *et al.* (2014). The results of this pilot study demonstrated that the sequence of the host species (Gobiidae) corresponded to more than 90% of the reads retrieved after the bioinformatic analysis. The most abundant sequence found in the fish samples was used for the design of blocking primers.

The approved pilot protocol was applied with the Euka2 primers for gut contents from autumn 2015 analyses (30 samples of *N. melanostomus* and 30 samples of *P. kessleri*) using the fish blocking primer. During the bioinformatic analysis it was found that some species were missed because the amplified fragment was superior of 250 bp, the maximum length obtained on the HiSeq sequencer. A second bioinformatic analysis was then performed on the samples to retrieve the non-aligned sequence that corresponded to the longer fragment.

5.2.2.4 Results

(i) Fish assemblages on the restored study site

The study site sheltered 28 fish species recorded from 2013 to 2016 (Annexe 9). Gobiidae invasive species increased since 2015, at the expense of local fish species especially Cyprinidae (*Leuciscus cephalus* and *Barbus barbus*). Trends indicated that communities are moving towards a Gobiidae domination (Figure 5.7A). This fast and recent expansion concerned only *N. melanostomus* (GTN)

and in a lesser extent, *P. kessleri* (GKS) (Figure 5.7B). A high increase in GTN abundance was noticed in the GROY.AREA (Figure 5.7).

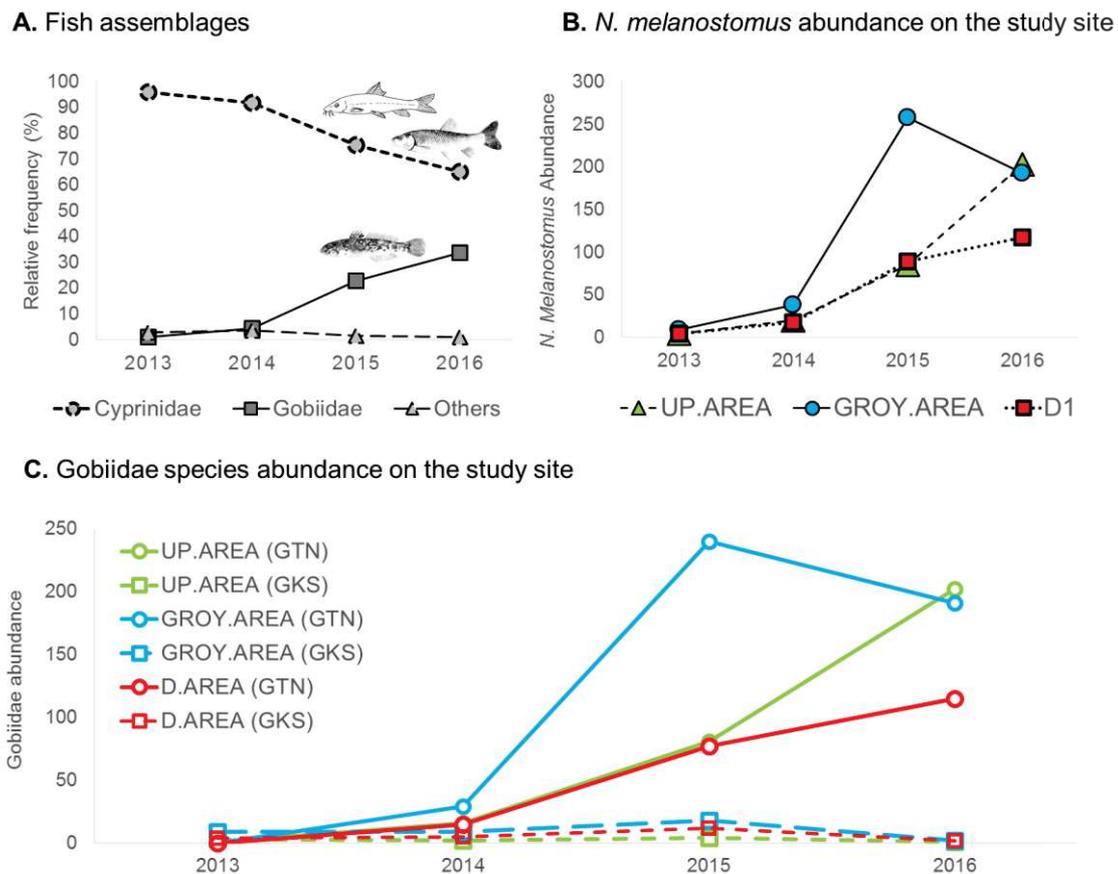


Figure 5.7: **A.** Relative frequency of the two main families (Cyprinidae and Gobiidae) and others (Annexe 9) on the study site from 2013 to 2016, **B.** Gobiidae abundance from 2013 to 2016 for each area (60 electrofishing picking in the GROY.AREA, 20 for both UP1.AREA and D.AREA), **C.** *Neogobius melanostomus* and *Ponticola kessleri* abundances from 2013 to 2016 for each area (60 electrofishing picking in the GROY.AREA, 20 for UP.AREA and 20 for D.AREA).

Gut content analyses were relatively different between GTN and GKS (Figure 5.8). GTN gut content analyses showed a feeding diet mostly composed of Diptera and in a less extent of Crustacea. The reverse was observed in GKS gut contents, with a larger frequency of Crustacea than Diptera. GKS had a more diversified fish diet, including Gobiidae and small Cyprinidae (Figure 5.8). Cannibalism was observed between GTN/GTN (9%). Concerning pollution-sensitive species (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera and Coleoptera), GKS have a larger predation effect on Trichoptera (*Hydropsyche* sp. i.e. *exocellata*, *incognita/pellucida*, *Psychomyia pusilla*) whereas GTN have a larger predation on Ephemeroptera (*Baetis* sp.). In GTN diets, we also observed a strong presence of Gasteropoda (*Potamopyrgus antipodarum*, *Ancylus fluviatilis*) and of Zooplankton (*Cladocera* dominant).

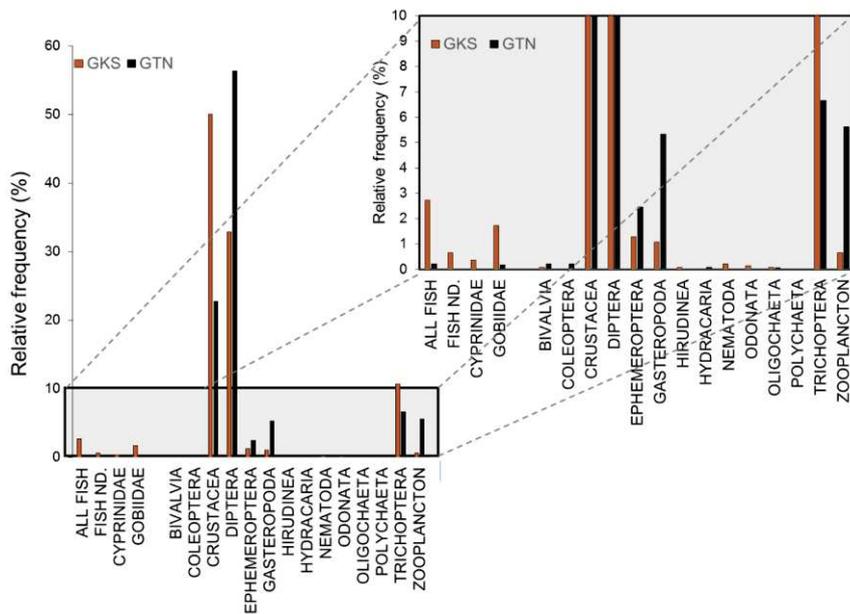


Figure 5.8: Histogram of all gut contents of GTN (n=389) and GKS (n=103) from UP.GOB, GRO.Y.GOB and D.GOB sections. Undetermined fish scraps were named FISH IND.

(ii) Prey availability, fish prey and add-on of eDNA results

No difference in fish size and weight was observed between the UP.GOB and GRO.Y.GOB areas, sustaining that the sampling efforts were in the same range between zones. Multivariate analyses showed that at a large scale, the UP.AREA PREY and the GRO.Y.AREA PREY were located close to the center of the analyses, indicating a low evenness in prey availability, i.e. dominance of some species (Figure 5.9). However, the first axis of both factorial Correspondence Analyses showed a slight rheophilic gradient with the UP.AREA PREY mainly composed of pollution-sensitive species such as Trichoptera species (*Hydropsyche incognita/pellucida*, *Hydropsyche contubernalis*, *Rhyacophila sensu stricto*, Limnephilinae, *Brachycentrus subnubilus*, *Hydroptila occulta*, *Psychomyia pusilla*). The GRO.Y.AREA PREY illustrated another pattern of composition, dominated by Diptera (Chironomidae, Empididae), Crustacean (*Dikerogammarus villosus*, *Echinogammarus ischnus*) and some Ephemeroptera species (*Caenis luctuosa*, *Ephemera danica*).

Both factorial Correspondence Analyses also illustrated the predation effect of GTN on the macroinvertebrate community in place (Figure 5.9). The composition pattern of GTN diet (GUT, Figure 5.9) is superimposed on that of the macroinvertebrate community in place in both analyses. However, the spatial variations of prey availability between UP.AREA PREY and GRO.Y.AREA PREY were also observed in Gobiidae fish diet composition (UP.GOB GUT and GRO.Y.GOB GUT). At the global scale, the overlapping of the GUT and PREY was higher within GRO.Y.AREA PREY and GRO.Y.GOB GUT than for UP.AREA PREY and UP.GOB GUT (Figure 5.9A).

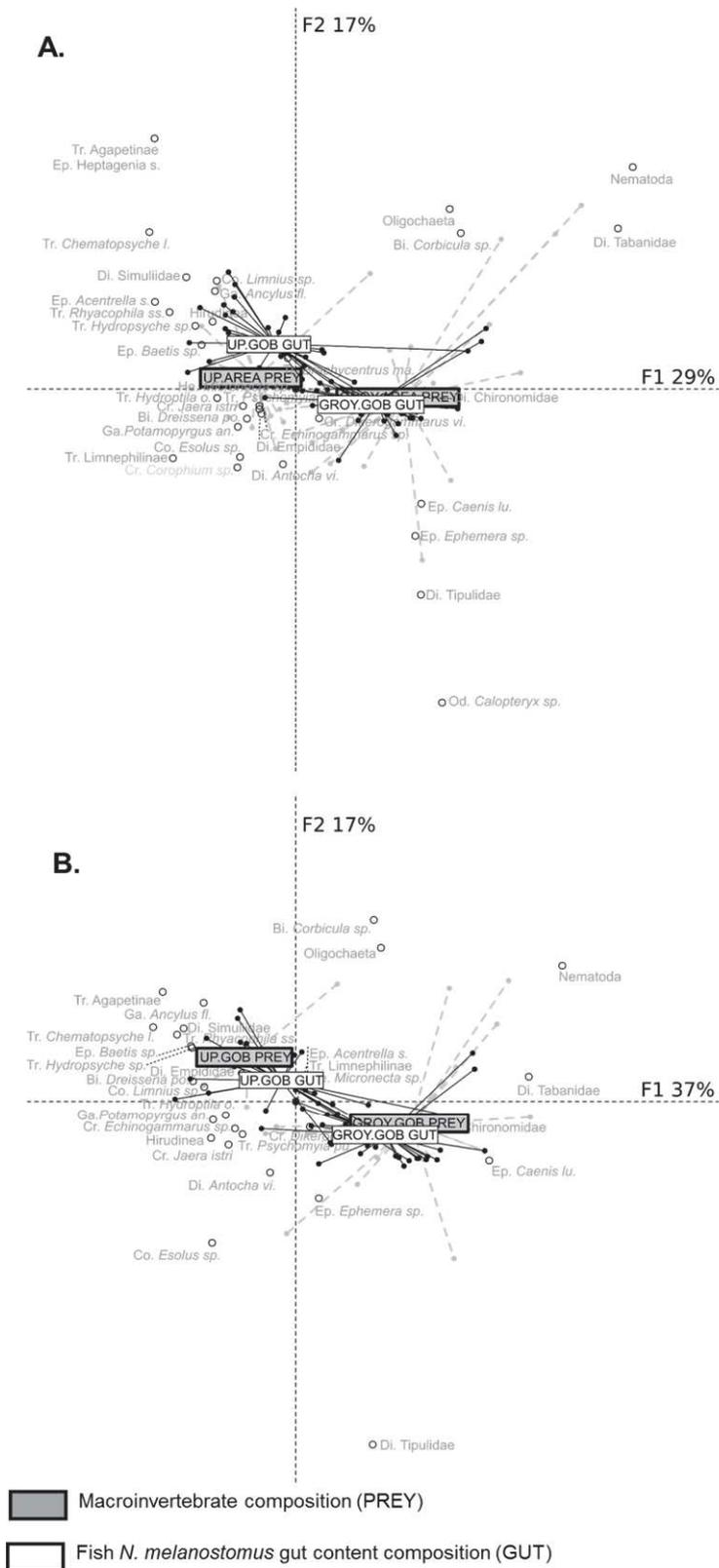


Figure 5.9: First factorial plane of the correspondence analyses (CA) and overlap between *N. melanostomus* gut content (GUT) and prey availability (PREY) **A.** performed on all macroinvertebrate sampling stations located in UP.AREA PREY (S1, S2 and S3) and all macroinvertebrate sampling stations in GROY.AREA PREY (S4 to S8), **B.** performed on strictly overlapping areas between *N. melanostomus* picking and macroinvertebrate sampling: UP.GOB PREY (S1) and stations S5 to S7 for GROY.GOB PREY.

A further analysis showed the overlapping of GUT and PREY at the fine scale, i.e. considering only macroinvertebrate sampling stations exclusively present in the fish Gobiidae picking area (Figure 5.9B). A similar overlapping was observed between fish Gobiidae diet (GROY.GOB GUT, Figure 5.9B), and both global (GROY.AREA PREY: from S4 to S8) and fine scale (GROY.GOB PREY: S5, S6 and S7) prey availabilities. A greater overlap has been observed at the fine scale than at the global scale, between fish Gobiidae diet (UP.GOB GUT) and the restricted area to a single macroinvertebrate sampling station, S1 (UP.GOB PREY, Figure 5.9B)

The UP.AREA showed a wider spectrum of prey availability than the GROY.AREA. This increase in richness is clearly due to a high number of rheophilic species in the area with the largest range of current velocities, especially Trichoptera (Figure 5.10). The location of the GROYNE.AREA group was slightly distant from the center of the two CA (Figure 5.9). This is explained by some taxa which were not seen elsewhere or in poor abundance on the study site. The invasive crustacean amphipod, *Dikerogammarus villosus* was in high relative percentage in the macroinvertebrate composition of the restored area (30% in the GROY.AREA PREY and 34% in the GROY.GOB PREY, Figure 5.10) whereas a low relative percentage was observed in fish Gobiidae gut-contents (GUT; Figure 5.10).

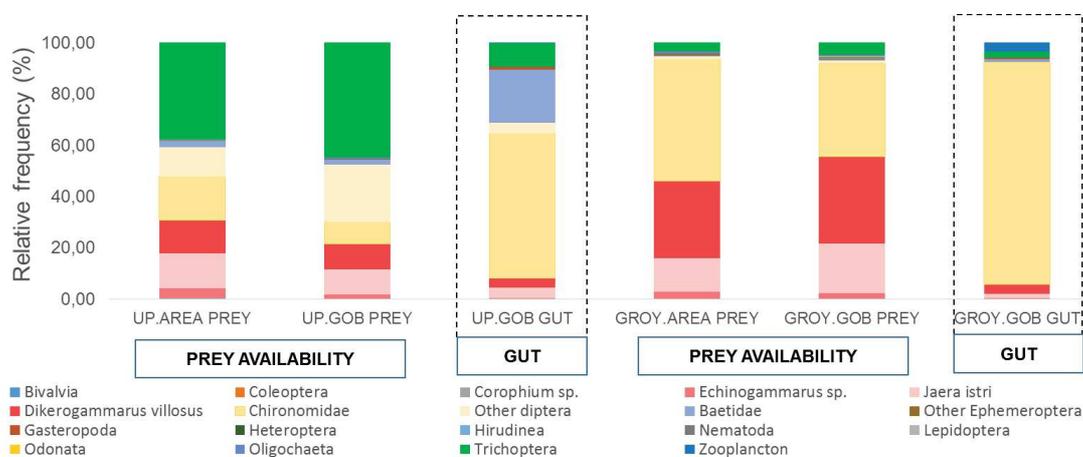


Figure 5.10: Composition of prey food items availability and their overlapping with *N. melanostomus* diet, using large- (UP.AREA PREY, GROYNE.AREA PREY) and fine-scale (UP.GOB GUT and GROY GOB GUT) macroinvertebrate datasets.

Only a few of Trichoptera was found in GUT while a high prey spectrum was available in UP.AREA PREY and UP.GOB PREY. *Agapetina* sp. was mainly observed in GUT contents, rarely observed at the macroinvertebrate sampling stations as well as zooplankton. The trend was the same for the Trichoptera present in the section restored. A high relative frequency of Baetidae (Ephemeroptera) was observed in UP.GOB GUT whereas this family was poorly represented in the

UP.AREA PREY and UP.GOB PREY. In the restored section, it appeared that *N. melanostomus* especially fed upon Diptera Chironomidae.

Table 5.3: Results of the supplementary analysis by eDNA on GTN gut contents from autumn 2015 (n=30)

Reign	Class	Order	Family	Signal	Details
Metazoa	Actinopteri	NA	NA	1761250	Fish
Metazoa	Palaeacanthocephala	Echinorhynchida	Rhadinorhynchidae	133403	Parasite
Metazoa	Turbellaria	Rhabdocoela	Polycystididae	115032	Turbellaria
Metazoa	Maxillopoda	Harpacticoida	Ameiridae	36138	Zooplankton
Metazoa	Malacostraca	Amphipoda	Gammaridae	10045	Crustacea
Metazoa	Chromadorea	Chromadorida	Chromadoridae	33948	Nematoda
Metazoa	Maxillopoda	Cyclopoida	Cyclopidae	4170	Zooplankton
Metazoa	Malacostraca	Amphipoda	NA	2927	Crustacea
Metazoa	Chromadorea	Monhysterida	Monhysteridae	2221	Nematoda
Metazoa	Enoplea	Dorylaimida	Qudsianematidae	1808	Nematoda
Metazoa	Insecta	Diptera	Chironomidae	1512	Diptera
Metazoa	Enoplea	Dorylaimida	Nordiidae	1393	Nematoda
Metazoa	Chromadorea	Ascaridida	Raphidascarididae	1255	Nematoda
Metazoa	Rhabditophora	Rhabdocoela	NA	1254	Turbellaria
Metazoa	Clitellata	Lumbriculida	Lumbriculidae	918	Oligochaeta
Metazoa	Insecta	Diptera	Empididae	824	Diptera
Metazoa	Ascidiacea	Enterogona	Didemnidae	666	Ascidies
Metazoa	Monogononta	Ploima	Brachionidae	621	Rotifera
Metazoa	Monogononta	NA	NA	572	Rotifera
Metazoa	Enoplea	Mermithida	Mermithidae	484	Nematoda
Metazoa	NA	NA	NA	371	NA
Metazoa	Gastropoda	NA	NA	340	Gastropoda
Metazoa	Maxillopoda	Harpacticoida	Dactylopusiidae	204	Zooplankton
Metazoa	Monogononta	Ploima	Trichocercidae	195	Rotifera
Metazoa	Enoplea	Triplonchida	Tobrilidae	189	Nematoda
Metazoa	Clitellata	Haplotaxida	Eudrilidae	126	Oligochaeta
Metazoa	Enoplea	Trichocephalida	Capillariidae	106	Nematoda
Metazoa	Branchiopoda	Anostraca	Artemiidae	97	Zooplankton
Metazoa	Bivalvia	Veneroida	Corbiculidae	81	Bivalvia
Metazoa	Monogononta	Ploima	Lindiidae	75	Rotifera
Metazoa	Insecta	Trichoptera	Hydropsychidae	67	Insecta
Metazoa	Malacostraca	Amphipoda	Corophiidae	65	Crustacea
Metazoa	Clitellata	Haplotaxida	Tubificidae	47	Oligochaeta
Metazoa	Mammalia	NA	NA	29	NA
Metazoa	Calcarea	NA	NA	28	Spongilidae
Metazoa	Collembola	NA	NA	18	Collembola
Metazoa	Insecta	Ephemeroptera	Baetidae	18	Insecta
Metazoa	Eutardigrada	Parachela	Macrobotidae	14	Tardigrada
Metazoa	Amphibia	Anura	NA	12	Amphibia
Metazoa	Chromadorea	Araeolaimida	Plectidae	12	Nematoda
Metazoa	Monogononta	Ploima	NA	12	Rotifera
Metazoa	Collembola	Symphyleona	Sminthuridae	11	Collembola

Concerning eDNA analyses, the strongest signal within those of Metazoa species (results represented in Table 5.3) was that from fish (Actinopteri) despite the use of a fish blocking primer. This one has not a large spectrum and is really efficient for species phylogenetically close to Gobiidae. In our results, fish remains have been observed in 9% of the GTN gut contents. In the phylum Acanthocephala, Echinorhynchida, an order of parasitic worms, also occupied the top of the eDNA ranking. They have also been observed in gut content macroscopic observations with a high occurrence; 60% of the GTN were parasitized. The eDNA results showed also a high representation of crustaceans (*Dikerogammarus villosus*, n = 12/30) in GTN gut contents and of Diptera (n=10/30) (Table 5.3). The consumption of Baetidae was confirmed by eDNA analyses but concerned only one individual on the whole. Two GTN individuals showed in the gut presence of Trichoptera *Hydropsyche* sp. Zooplankton feeding was confirmed by both molecular and macroscopic analyses.

5.2.2.5 Discussion

(i) River restoration: hydromorphological changes and prey availability

A spatial dissociation of prey availability between upstream (UP.AREA) and restored (GROY.AREA) areas has been demonstrated. The UP.AREA is proving to be a diversified area, presenting pollution-sensitive species such as Trichoptera (*Hydropsyche incognita/pellucida*, *Hydropsyche contubernalis*, *Rhyacophila sensu stricto*, Limnephillinae, *Brachycentrus subnubilus*, Agapetinae). In this area, the station 1 provide a broader range of habitats with both lentic, i.e. presence of a vegetated annex, and lotic fluvial forms, i.e. riffles (Staentzel *et al.*, submitted). The two other stations are subjected to strong hydrological conditions due to, among others, the narrowing of the central channel and thus the rise in flow velocity. The restored area has a different pattern of macroinvertebrate community composition, consisting of low trophic level species such as Chironomidae (Diptera). The restoration by controlled bank erosion and implementation of transverse artificial groynes has allowed the emergence of new fluvial forms, favoring mesohabitats with finer substrate and slower flow velocity than elsewhere on the whole study site (Staentzel *et al.*, submitted). The inter-groyne zone has become an environment protected from floods by the groynes themselves, which favored over time the development of aquatic vegetation (Staentzel *et al.*, in press), low trophic level species, fish assemblages diversity (ECOTEC, 2015) and the settlement of some remarkable species as Odonata (Buczyński *et al.*, 2017).

Both life history and tolerance of environmental changes are known to be strong predictors of invasion success in non-native fish species (Rosecchi *et al.*, 2001). The evolution curves of *N. melanostomus* and *P. kessleri* abundances at the study site were not similar. The invasion success has been only observed for *N. melanostomus*, especially on the restored area by comparison with

unrestored areas. The restoration by controlled bank erosion and groynes implementation contributed to a gain in habitat heterogeneity (Staentzel *et al.*, submitted) with the appearance of low flow velocities and a reduced water level compare to the in-channel river. These new habitats create favorable niches for *N. melanostomus*, in addition with a potential rise in temperatures within the inner-groynes area. The round goby is able to inhabit a broad range of environments, in part because of its tolerance of temperature and salinity conditions (Charlebois *et al.*, 1997). Over the coming years, the climate change would be an additional abiotic factor for consideration in assemblage rules of local biological communities. So even if no negative biotic interactions occurred (predation, parasitism, competition), a selection of only eurytherm species would led to the homogeneization of local biological communities (Rahel, 2007 ; Olden *et al.*, 2016).

(ii) Dietary overlap and potential predation effects

The variations in composition observed between the UP.AREA and GROY.AREA were similar to those observed in gut contents of fish Gobiidae caught on each one, hence illustrating an opportunistic feeding behaviour. The macroinvertebrate composition overlap between available prey and gut-contents was slight different between the two multivariate analyzes (Figure 5.9). The proximity of the two-scale analyzes (Figure 5.9 A and B) highlighted that the stations were relatively similar in terms of macroinvertebrate community composition. These two-scale multivariate analyzes made it possible to highlight a great homogeneity of the prey availability composition in the whole restored area. At the upstream zone, results on fish Gobiidae diet implies a site-specific feeding habit. We can assume that fish Gobiidae displacements are scarce in this area providing a large number of available ressources suited for their development, e.g. both food and habitats. This study does not make it possible to describe potential flux and displacement between restored and unrestored areas.

Gobiidae fish species are known as consumers of a wide variety of prey items, e.g. mussels, amphipods, chironomids, cladocerans, dragonflies, crayfish, mayflies, isopods and fish eggs (Corkum *et al.*, 2004). In our case study, the round goby diet was focused on crustaceans and low trophic level species (Chironomidae) with these species present in high abundance on the restored site. Low trophic level species constituted a primary and elementary resource for other species in the food web structure. This result illustrates a potential opportunistic behavior but it has been noticed a predation towards some pollution-sensitive species such Trichoptera or Ephemeroptera. The omnivorous feeding behavior of *N. melanostomus* does not mean that they have not any food preferences. Trichoptera species were found in high abundance at the UP.AREA, but no high predation effect was observed. Some of the Trichoptera show cases that could disadvantage gobie's predation. Following this result, further analyses would be necessary to test the similarity between

gut contents and partially attached living species around coarse particles. A high number of species with similar locomotion and substrate relation has been observed in gut contents as *Jaera istri*, or *Ancylus fluviatilis*. In its native environment, amphipods especially invasive *Dikerogammarus spp.* contributed to 2/3 to the index of GTN food importance (Brandner *et al.*, 2003).

The invasive ponto-caspian amphipod *Dikerogammarus villosus* was first observed in the Rhine River in 1995 (Bernauer & Jansen, 2006). Haas *et al.*, (2002) explained that the fast turnover in dominance of exotic species, especially amphipods and mussels in the Rhine River determines biodiversity and ecosystem functions. In our case study, the invasional history of Gobiidae reflects the *invasional meltdown concept* (Simberloff & Von Holle, 1999), assuming that a first settled invasive species can facilitate the invasion of another exotic species (Simberloff, 2006). Our results showed that *Dikerogammarus villosus* was one of the most structuring macroinvertebrate species, especially dominant in the restored area in autumn 2016 (high abundance variability in the restored area over time submitted to potential flood regulation, Staentzel *et al.*, submitted). However, a poor representation of *D. villosus* was observed in GTN gut contents while the eDNA approach confirmed the high abundance of this species in GTN gut-contents (position 5 in eDNA top-ranking).

(iii) Limits and add-on of complementary studies

The comparative analysis has been done with the autumn 2015/2016 datasets where some orders such as Odonata or Plecoptera were less represented (present in spring on the study site). No Plecoptera or Odonata were found in all GTN gut contents. Difficulties were observed during the pilot study with the high amplification of the Gobiidae fish in analyses. This disrupted the smooth running of the first analysis but led to the initiation of a blocking primer. However, it seems not enough to suppress the information related to fish (position 1 with evidences (macroscopic observations) that it corresponds to gobies in eDNA top-ranking).

The major concern of this technique concerns the dissociation between GTN fish gut content and its prey gut content. For example, we found a high abundance in zooplankton; however, such diet could belong to GTN preys. Although the semi-quantitative aspect of the eDNA approach remains, such approach has the advantage of avoiding a time of analysis and tedious observation on individuals of poor quality.

(iv) Shifts in food web structure : conclusions and prospects

Invasive species introduction can lead to some additive or non-additive effects in the food web structure (David *et al.*, 2017b), e.g. changes of interactions, propagation of effects, reweighting of

food web structure or extinctions. In our case study, a small reweighting of the food web structure (additive effect) was identified depending not only on the opportunistic Gobiidae diet, including a preferential for some pollution-sensitive species (Ephemeroptera), but also on their high abundance. Considering their abundances and their voracity, some invertebrate population dynamics are doubtless shaped by this predatory pressure. Our study is still unable to provide evidence that gobies have impeded the settlement of species of interest, but we can suppose ongoing shifts in food web structure along invaded and restored environments. Although potential predation effects were identified on low trophic levels, another result was that round gobies do not regulate their own predators. To date, no studies related that *N. melanostomus* is in part cannibal (9% of the 389 GTN gut contents). Trophic niches between the two Gobiidae species do not overlap, with in particular a fish predatory behavior only observed in *P. kessleri* and a main macroinvertebrate feeding habit for *N. melanostomus* as mentioned by Brandner *et al.* (2003). Shifts in food web structure may also modify associated cycles such as parasitic cycles. David *et al.* (2017a) showed a minimalist macroparasite diversity in the round goby reduced to an exotic acanthocephalan lineage. *Pomphorhynchus laevis* were observed in 60% of all GTN gut contents in high parasitic load which can lead to a loss of fitness in gobies predators.

The current research stressed that potential invasive fish predatory impacts in restoration programs are not clearly stated. Our findings illustrated that the habitat restoration efforts can lead to shifts in the *N. melanostomus* diet. Physical restoration-induced changes may have led to emphasize changes of interactions where turbidity and physico-chemical conditions may have favored shifts of Gobiidae feeding habits towards local community species, limiting its history-trait based predatory trophic relationship on *Dikerogammarus villosus*. Changes in the water physicochemical conditions can also favor or not the settlement of invasive species and modify biotic interactions (Gallardo *et al.*, 2016). Diggins *et al.*, (2002) demonstrated that added substrata (stones or gravel) and/or diminished visibility (turbid water or darkness) shifted round goby diet markedly towards sessile prey (dreissenids) as motile amphipods found refuge. As round gobies are more frequent in hard substrates such as typically rip-rap embankment (Jude & DeBoe, 1996; Ray & Corkum, 2001; Young *et al.*, 2010; Borcharding *et al.*, 2011), managers must be cautious in their selection of habitat modification choices and have to favor geomorphological process which creates a spatio-temporal dynamic of the river bank.

Acknowledgments

This research was funded through a CNRS-EDF partnership agreement "Management of the Old Rhine River geomorphology" (2014-2017) and managed by Laurent Schmitt (UMR 7362 CNRS Laboratoire Image, Ville, Environnement - LIVE). We would like to warmly thank Yann

Eckenschwiller, Sophie Louis, Victorien Tallet, Coralie Tarrene and Camille Berolo from the 'Fédération de pêche 68' for their contributions to data acquisition (electrofishing). We also thank Gwendoline David and Bernadette François for her helpful contribution to the data acquisition and analyses.

5.2.2.6 References

- Beisel, J.N., & Lévêque, C., (2010). Introductions d'espèces dans les milieux aquatiques. Faut-il avoir peur des invasions biologiques ? Versailles : Quae., 248 p. (Synthèses). ISBN : 978-2-7592-0844-9.
- Bernauer, D., & Jansen, W. (2006). Recent invasions of alien macroinvertebrates and loss of native species in the upper Rhine River, Germany. *Aquatic invasions*, 1(2), 55-71.
- Borcherding, J., Staas, S., Krüger, S., Ondračková, M., Šlapanský, L., & Jurajda, P. (2011). Non-native Gobiid species in the lower River Rhine (Germany): recent range extensions and densities. *Journal of Applied Ichthyology*, 27(1), 153-155.
- Borza, P., Erős, T., & Oertel, N. (2009). Food resource partitioning between two invasive gobiid species (Pisces, Gobiidae) in the littoral zone of the River Danube, Hungary. *International Review of Hydrobiology*, 94(5), 609-621.
- Brandner, J., Auerswald, K., Cerwenka, A.F., Schliwen, U.K., & Geist, J. (2013). Comparative feeding ecology of invasive Ponto-Caspian gobies. *Hydrobiologia*, 703(1), 113-131.
- Buczyński, P., Szlauer-Lukaszewska, A., Tończyk, G., & Buczyńska, E. (2017). Groynes: a factor modifying the occurrence of dragonfly larvae (Odonata) on a large lowland river. *Marine and Freshwater Research*, 68(9), 1653-1663.
- Charlebois, P.M. (1997). *The round goby, Neogobius melanostomus (Pallas): a review of European and North American literature* (Vol. 20). Illinois-Indiana Sea Grant Program.
- Charles, H., & Dukes, J.S. (2008). Impacts of invasive species on ecosystem services. In *Biological invasions* (pp. 217-237). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Clutier, A., Aelbrecht, D., El Kadi Abderrezzak, K., Die Moran, A., Pinte, K., & Barillier, A., (2012). Restauration du transport sédimentaire dans le Vieux Rhin par érosion maîtrisée des berges. (www.graie.org/ISRivers/actes/pdf2012/2B202-034CLU.pdf) International Conference on Integrative Sciences and Sustainable Development of Rivers 2012, Lyon, France.
- Corkum, L.D., Sapota, M.R., & Skora, K.E. (2004). The round goby, *Neogobius melanostomus*, a fish invader on both sides of the Atlantic Ocean. *Biological invasions*, 6(2), 173-181.
- Cristofoli, S., & Mahy, G. (2010). Restauration écologique: contexte, contraintes et indicateurs de suivi. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 14(1), 203.
- David, G.M., Staentzel, C., Schlumberger, O., Perrot-Minnot, M.J., Beisel, J.N., & Hardion, L. (2017a). A minimalist macroparasite diversity in the round goby of the Upper Rhine reduced to an exotic acanthocephalan lineage. *Parasitology*, 1-7.
- David, P., Thebault, E., Anneville, O., Duyck, P. F., Chapuis, E., & Loeuille, N. (2017b). Impacts of invasive species on food webs: a review of empirical data. In *Advances in Ecological Research* (Vol. 56, pp. 1-60). Academic Press.
- De Barba, M., Miquel, C., Boyer, F., Mercier, C., Rioux, D., Coissac, E., & Taberlet, P. (2014). DNA metabarcoding multiplexing and validation of data accuracy for diet assessment: application to omnivorous diet. *Molecular Ecology Resources*, 14(2), 306-323.
- Diggins, T.P., Kaur, J., Chakraborti, R.K., & DePinto, J.V. (2002). Diet choice by the exotic round goby (*Neogobius melanostomus*) as influenced by prey motility and environmental complexity. *Journal of Great Lakes Research*, 28(3), 411-420.
- Dudgeon, D., Arthington, A.H., Gessner, M.O., Kawabata, Z.I., Knowler, D.J., Lévêque, C., ... & Sullivan, C.A. (2006). Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological reviews*, 81(2), 163-182.
- ECOTEC (2015). Rapport d'étude. Aménagement hydroélectrique de Kembs. Suivi piscicole 2015 pour la station O3. Décembre 2015. 20 p.
- Friberg, N., Angelopoulos, N.V., Buijse, A.D., Cowx, I.G., Kail, J., Moe, T.F., ... & Wolter, C. (2016). Effective river restoration in the 21st century: from trial and error to novel evidence-based approaches. In *Advances in Ecological Research* (Vol. 55, pp. 535-611). Academic Press.

- Friberg, N. (2014). Impacts and Indicators of Change in Lotic Ecosystems. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water*. doi:10.1002/wat2.1040.
- Gallardo, B., Clavero, M., Sánchez, M.I., & Vilà, M. (2016). Global ecological impacts of invasive species in aquatic ecosystems. *Global change biology*, 22(1), 151-163.
- Garnier, A., & Barillier, A. (2015). The Kembs project: environmental integration of a large existing hydropower scheme. *La Houille Blanche*, (4), 21-28.
- Guardiola, Uriz, Taberlet, Coissac, Wangenstein, & Turon. (2015). Deep-Sea, Deep-Sequencing: Metabarcoding Extracellular DNA from Sediments of Marine Canyons. *PLOS ONE*, 10(10), e0139633. doi:10.1371/journal.pone.0139633
- Haas, G., Brunke, M., & Streit, B. (2002). Fast turnover in dominance of exotic species in the Rhine River determines biodiversity and ecosystem function: an affair between amphipods and mussels. In *Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management* (pp. 426-432). Springer, Dordrecht.
- Hyslop, E.J. (1980). Stomach contents analysis—a review of methods and their application. *Journal of fish biology*, 17(4), 411-429.
- Jude, D.J., & DeBoe, S.F. (1996). Possible impact of gobies and other introduced species on habitat restoration efforts. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53(S1), 136-141.
- Kalchhauser, I., Mutzner, P., & Burkhardt-Holm, P. (2013). Arrival of round goby *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) and bighead goby *Ponticola kessleri* (Günther, 1861) in the High Rhine (Switzerland). *BioInvasions Records*, 2.
- Kornis, M.S., Mercado-Silva, N., & Vander Zanden, M.J. (2012). Twenty years of invasion: a review of round goby *Neogobius melanostomus* biology, spread and ecological implications. *Journal of fish biology*, 80(2), 235-285.
- Lapin, K., Bernhardt, K. G., Mayer, E., Roithmayr, S., Neureiter, J., & Horvath, C. (2016). Monitoring river restoration efforts: do invasive alien plants endanger the success? A case study of the Traisen River. *Journal of Environmental Protection*, 7(06), 831.
- Lederer, A.M., Janssen, J., Reed, T., & Wolf, A. (2008). Impacts of the introduced round goby (*Apollonia melanostoma*) on dreissenids (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*) and on macroinvertebrate community between 2003 and 2006 in the littoral zone of Green Bay, Lake Michigan. *Journal of Great Lakes Research*, 34(4), 690-697.
- MacIsaac, H.J., Grigorovich, I.A., Ricciardi, A. (2001) Reassessment of species invasion concepts: the Great Lakes basin as a model. *Biological Invasions* 3, 405–416, <http://dx.doi.org/10.1023/A:1015854606465>
- Masson, L., Masson, G., Beisel, J.N., Gutowsky, L.F. G., & Fox, M.G. (2018). Consistent life history shifts along invasion routes? An examination of round goby populations invading on two continents. *Diversity and Distributions*.
- Nielsen, J.M., Clare, E.L., Hayden, B., Brett, M.T., & Kratina, P. (2017). Diet tracing in ecology: method comparison and selection. *Methods in Ecology and Evolution*.
- Olden, J.D, Comte, L., & Giam, X. (2016). *Biotic Homogenisation*. In: eLS. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester. doi:10.1002/9780470015902.a0020471.pub2
- Pinte K., Clutier A., Schmitt L., Aelbrecht D., Skunpinski G., Eschbach D., & Hubeny A. (2015). Restauration d'un fleuve court-circuité (Vieux Rhin, France) par érosion latérale maîtrisée : premiers résultats concernant la bathymétrie, la topographie, le traçage de la charge de fond et la granulométrie. *IS RIVERS 2015 Congress*.
- Poelen, J.H., Simons, J.D., & Mungall, C.J. (2014). Global biotic interactions: an open infrastructure to share and analyze species-interaction datasets. *Ecological Informatics*, 24, 148-159.
- Poff, N.L. (1997). Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society* 16:391-409.
- Rahel, F.J. (2007). Biogeographic barriers, connectivity and homogenization of freshwater faunas: it's a small world after all. *Freshwater biology*, 52(4), 696-710.
- Ray, W.J., & Corkum, L.D. (2001). Habitat and site affinity of the round goby. *Journal of Great Lakes Research*, 27(3), 329-334.
- Rees, H.C., Maddison, B.C., Middleditch, D.J., Patmore, J.R., & Gough, K.C. (2014). The detection of aquatic animal species using environmental DNA—a review of eDNA as a survey tool in ecology. *Journal of Applied Ecology*, 51(5), 1450-1459.

- Roche, K. F., Janač, M., & Jurajda, P. (2013). A review of Gobiid expansion along the Danube-Rhine corridor–geopolitical change as a driver for invasion. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, (411), 01.
- Rosecchi, E., Thomas, F., & Crivelli, A.J. (2001). Can life-history traits predict the fate of introduced species? A case study on two cyprinid fish in southern France. *Freshwater Biology*, 46(6), 845-853.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., ... & Leemans, R. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *science*, 287(5459), 1770-1774.
- SER (Society for Ecological Restoration Science and Policy Working Group). (2004). The SER primer on ecological restoration (available from <http://www.ser.org/>)
- Simberloff, D. (2006). Invasional meltdown 6 years later: important phenomenon, unfortunate metaphor, or both?. *Ecology Letters*, 9(8), 912-919.
- Simberloff, D., & Von Holle, B. (1999). Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown?. *Biological Invasions*, 1(1), 21-32.
- Smith, E.P., Orvos, D.R., & Cairns Jr, J. (1993). Impact assessment using the before-after-control-impact (BACI) model: concerns and comments. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50(3), 627-637.
- Staentzel, C., Combroux, I., Barillier, A., Grac, C. & Beisel, J.N. (submitted) Effects of a river restoration project along the Old Rhine River (France-Germany): responses of macroinvertebrate communities.
- Staentzel, C., Beisel, J.N., Gallet, S., Hardion, L., Barillier, A., & Combroux I. (in press). A multiscale assessment protocol to quantify effects of restoration works on alluvial vegetation communities. Ecological indicators.
- Steinhart, G.B., Marschall, E.A., & Stein, R.A. (2004). Round Goby Predation on Smallmouth Bass Offspring in Nests during Simulated Catch-and-Release Angling. *Transactions of the American Fisheries Society*, 133(1), 121-131.
- Števove, B., & Kováč, V. (2013). Do invasive bighead goby *Neogobius kessleri* and round goby *N. melanostomus* (Teleostei, Gobiidae) compete for food?. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, (410), 08.
- Taberlet, P., Bonin, A., Zinger, L., & Coissac, E. (2018). Environmental DNA: For Biodiversity Research and Monitoring: Oxford: Oxford University Press.
- Valentini, A., Miquel, C., Nawaz, M., Bellemain, E., Coissac, E., Pompanon, F., ... & Taberlet, P. (2009). New perspectives in diet analysis based on DNA barcoding and parallel pyrosequencing: the trnL approach. *Molecular Ecology Resources*, 9(1), 51–60. doi:10.1111/j.1755-0998.2008.02352.x
- Wiesner, C. (2005). New records of non-indigenous gobies (*Neogobius* spp.) in the Austrian Danube. *Journal of Applied Ichthyology* 21(4): 324–327, <http://dx.doi.org/10.1111/j.14390426.2005.00681.x>
- Wortley, L., Hero, J.M., & Howes, M. (2013). Evaluating ecological restoration success: a review of the literature. *Restoration Ecology*, 21(5), 537-543.
- Yoccoz, N.G. (2012). The future of environmental DNA in ecology. *Molecular Ecology*, 21(8), 2031-2038.
- Young, J.A., Marentette, J.R., Gross, C., McDonald, J.I., Verma, A., Marsh-Rollo, S.E., ... & Balshine, S. (2010). Demography and substrate affinity of the round goby (*Neogobius melanostomus*) in Hamilton Harbour. *Journal of Great Lakes Research*, 36(1), 115-122..

CHAPITRE 6

DISCUSSION ET PERSPECTIVES

RESUME DU CHAPITRE 6

Les travaux de thèse ont permis d'étudier la dynamique des communautés biologiques dans un contexte de restauration hydromorphologique par injection sédimentaire et érosion maîtrisée avec implantation d'épis transversaux artificiels. Les résultats de cette thèse constituent un important retour d'expérience sur des actions de restauration, à ce jour, très peu initiées dans le monde. Les éléments de réflexion mis à jour enrichissent le débat actuel quant à l'évaluation du « succès » de la restauration pour laquelle nous avons développé des approches et méthodes à haut potentiel de transposition à d'autres projets de restauration d'écosystèmes aquatiques et rivulaires. Dans ce présent chapitre, l'efficacité et les facteurs de durabilité de ces restaurations hydromorphologiques sont discutés. Les perspectives de cette recherche résident en (i) l'optimisation des stratégies de restauration, (ii) la création de modèles de référence, ainsi (iii) qu'en la transposabilité et prédictabilité des réponses biologiques.

6.1 Discussions

6.1.1 Effets écologiques des restaurations par injection sédimentaire et érosion maîtrisée

Le programme de restauration étudié dans ce présent manuscrit a initié dans le Vieux Rhin, la modification des formes fluviales *via* l'augmentation du débit réservé (décembre 2010) et (ii) des restaurations hydromorphologiques par injections sédimentaires (site K, octobre 2010 ; site I1, février-mars 2015 ; site I2, mars-avril 2016) et érosion maîtrisée sur un site pilote en avril 2013 (Piégay *et al.*, 2010 ; Die Moran, 2012 ; Interreg, 2012 ; Clutier *et al.*, 2012 ; Arnaud, 2012 ; Arnaud *et al.*, 2014 ; Die Moran, 2013, Garnier et Barillier, 2015 ; Pinte *et al.*, 2015 ; Staentzel *et al.*, accepté - Annexe 2 ; Barillier et Garnier, 2017 ; Arnaud *et al.*, 2017). La restauration par injection sédimentaire consiste à injecter des déblais au sein du chenal central alors que la restauration par érosion maîtrisée est la résultante d'un déroctage de la berge et d'une mise en place d'épis transversaux artificiels (**chapitre 1 et 3**). Cette dernière est une mesure unique en Europe alors que les retours d'expérience sont plus denses pour la restauration par injection sédimentaire largement initiée en Amérique du Nord (**chapitre 2**). Ces restaurations expérimentales ainsi que l'augmentation du débit réservé ont permis la manipulation des variables de contrôle de l'hétérogénéité spatiale en habitats au sein des hydrosystèmes fluviaux ; l'hydrologie et la morphodynamie (Figure 6.1).

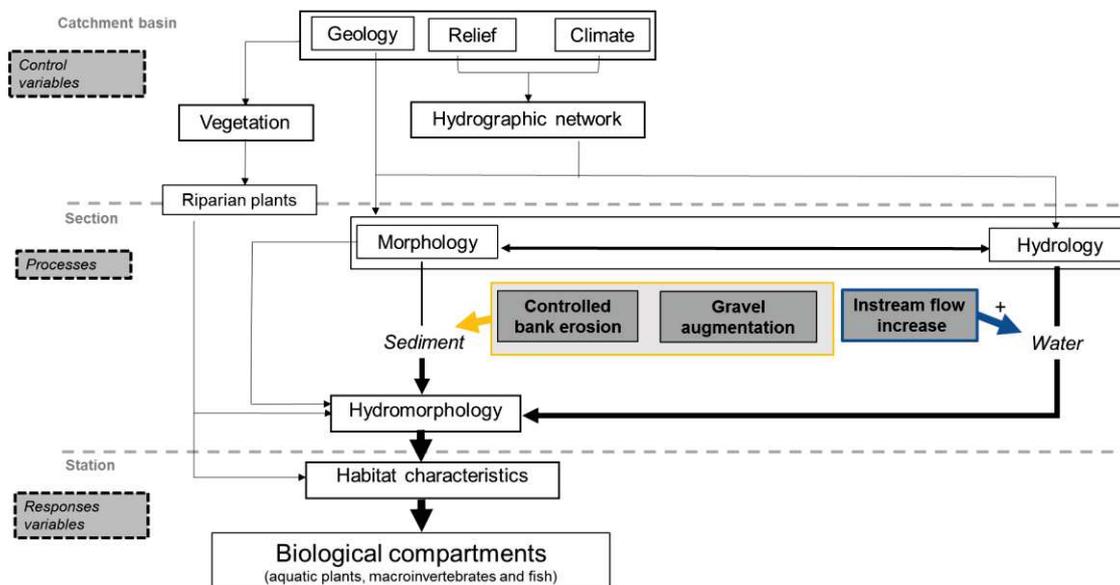


Figure 6.1 : Schéma conceptuel : influence positive des actions de restauration sur les déterminants majeurs des habitats physique et par ce biais, des communautés biologiques (figure modifiée du manuscrit A et inspirée de Souchon, 2002)

Le gain en hétérogénéité spatiale est l'un des objectifs abordé de manière récurrente au sein des autres programmes de restauration hydromorphologique (Bernhardt *et al.*, 2005 ; Palmer *et al.*, 2005, Jähnig *et al.*, 2010 ; Ock *et al.*, 2013 ; Palmer *et al.*, 2014, Wohl *et al.*, 2015). Garnier et Barillier, (2015) ont défini clairement que l'objectif de ce programme de restauration vise la diversification des habitats à partir de laquelle il est attendu des gains écologiques. Ce travail de thèse a montré une diversification structurelle et fonctionnelle des habitats à large échelle, celle du paysage et à fine échelle, celle du mésohabitat (**chapitre 4**).

Cette diversification des habitats a permis la réalisation des attendus écologiques du projet (Garnier et Barillier, 2015) à des degrés divers en fonction du type de restauration effectué. L'approche multi-compartiments a notamment montré (i) le retour de paysages alluviaux dynamiques, (ii) la création d'habitats potentiels pour la diversification de la végétation aquatique, (iii) l'émergence de nouvelles niches écologiques pour les peuplements de macroinvertébrés et (iv) l'amélioration des frayères piscicoles. Les effets écologiques constatés ont été étudiés au sein du **chapitre 4** dont voici les principaux résultats pour chaque attendu écologique.

6.1.1.1 Retour de paysages alluviaux dynamiques

La restauration par érosion maîtrisée a engendré une véritable transformation globale du tronçon restauré à partir d'avril 2013 (**chapitre 4, manuscrits C et D**). Le déroctage de la berge en rive gauche a contribué à l'apparition de milieux dynamiques ouverts et pionniers (notamment dominance du *Phalaridetum arundinaceae* Kopecky 1961). Cependant, à partir de 2015, ces milieux ont été fortement colonisés par un grand nombre d'espèces invasives dont *Reynoutria japonica*. Le recouvrement de cette espèce invasive terrestre n'a pas considérablement augmenté tel que cela aurait pu être attendu (Beerling *et al.*, 1994) bien qu'une fragmentation des populations initiales en plusieurs petites populations après la longue crue de 2016 ait été observée. La modification de la berge par les travaux de restauration a rendu ce tronçon plus dynamique, constamment remanié par les crues. Predick et Turner, (2008) ont montré que le régime hydrologique pouvait constituer un frein à l'invasion d'espèces de la strate arbustive au sein de la plaine inondable de la rivière Wisconsin (USA) alors qu'il peut aussi contribuer à la dispersion d'espèce invasive comme *Impatiens glandulifera* le long de cours d'eau (Čuda *et al.*, 2017). Une veille écologique pourrait être envisagée pour suivre la dynamique de ces populations de renouée. En effet, le **manuscrit E (chapitre 5)** fait état des potentiels déséquilibres qui pourraient être engendrés, tant en milieu

terrestre qu'aquatique, si cette espèce végétale invasive venait à remplacer les espèces de berge naturellement régulatrices telles que la ronce.

En raison de crues fréquentes et intenses, le banc sédimentaire injecté sur le site K en octobre 2010 n'a pas persisté suffisamment longtemps pour que la végétation pionnière s'y installe durablement (**chapitre 4, manuscrit B**). La vague sédimentaire s'est rapidement propagée, impactant successivement et au cours du temps les stations d'étude en aval (**chapitre 4, manuscrit B**).

6.1.1.2 Création d'habitats potentiels pour l'établissement de la végétation aquatique

Avant les travaux de restauration, le milieu aquatique était très pauvre en macrophytes, caractérisé surtout par une strate d'algues essentiellement filamenteuses (Interreg, 2012 ; CIPR, 2015b). L'apparition de petites annexes végétalisées sur des substrats plus fins que dans le chenal central est un des résultats positifs majeurs de **l'injection sédimentaire et de l'augmentation du débit réservé (chapitre 4, manuscrit B)**. Trois années après la restauration ont été nécessaires pour que quelques espèces végétales aquatiques colonisent le site d'érosion maîtrisée, notamment la zone située entre les deux épis transversaux artificiels (**chapitre 4, manuscrit C**) : *Potamogeton perfoliatus*, *Potamogeton crispus*, *Ranunculus fluitans*, *Fontinalis antipyretica* et *Ceratophyllum demersum*. Ces macrophytes immergés se sont implantés plus facilement dans la zone calme inter-épis présentant (i) des contraintes hydrauliques faibles avec une protection par les épis contre les crues, et (ii) un affinement granulométrique (Chardon *et al.*, 2016). L'apparition de ces espèces démontre l'émergence d'une nouvelle alliance végétale, propre à la coexistence d'une mosaïque de milieux lenticques et lotiques (*Batrachion fluitantis* Neuhäusl 1959) et ainsi une augmentation de la diversité fonctionnelle. Ces conditions ont également permis à une espèce végétale invasive, l'élodée de Nuttall (*Elodea nuttallii*), de coloniser le milieu restauré. Présente avec un fort recouvrement par exemple dans une mare déconnectée du chenal central à l'aval du tronçon restauré de 2013 à 2016, elle n'a été observée qu'avec un faible recouvrement au cours du suivi écologique 2014-2016.

6.1.1.3 Nouvelles niches écologiques pour les peuplements de macroinvertébrés

L'érosion maîtrisée a favorisé l'apparition de mésohabitats à caractère lentique, complexifiant ainsi la mosaïque fluviale. Cela a contribué à un gain d'hétérogénéité en habitats au sein du site global et à la plus-value écologique du tronçon restauré (**chapitre 4, manuscrit D**). Des

espèces remarquables telles que les Odonates ont été relevées dans ce tronçon restauré même si il s'agissait de faibles occurrences. Buczyński *et al.*, (2017) décrivent que la présence d'épis artificiels a contribué à l'augmentation de plusieurs espèces dont les Odonates. Ils soulignent aussi le caractère stabilisateur de ces structures dans le maintien de populations biologiques diversifiées. Le gain de connectivité entre les milieux de berge et le chenal central participe également à l'achèvement des cycles de développement. L'approche fonctionnelle a permis de définir un ensemble de traits écologiques et biologiques favorisés par ce type de restauration (*e.g.* espèces fouisseuses, affinité pour les substrats fins et les vitesses lentes), correspondant à un nouveau groupe fonctionnel au sein de l'assemblage local d'espèces (**manuscrit D**). Cette légère spécialisation a été aussi validée au sein des épis selon une approche proposée par Mondy et Usseglio-Polatera (2014).

Il est important de disposer de données recueillies en suivant une stratégie optimisée pour rendre compte efficacement des effets d'une restauration. Le **manuscrit A** témoigne de la difficulté à dissocier les effets entre l'augmentation du débit, la dynamique naturelle du fleuve et l'injection sédimentaire afin d'expliquer l'augmentation de richesse en macroinvertébrés notamment celle des odonates au sein de la station la plus à l'aval (station de Niffer).

6.1.1.4 Etendre les milieux favorables à la fraie des espèces piscicoles

L'injection sédimentaire et l'augmentation du débit réservé ont montré la diversification des formes alluviales à échelle locale ainsi que l'amélioration de la connectivité latérale. Cela a contribué à l'émergence d'annexes végétalisées, favorables à un grand nombre de communautés biologiques (Amoros et Bornette, 2002 ; Paillex *et al.*, 2009 ; Lyon *et al.*, 2010 ; Keruzore *et al.*, 2013). Les investigations d'Ecotec (2015) sur les communautés piscicoles attestent de la fonctionnalité du tronçon restauré par érosion maîtrisée en tant que zone de grossissement piscicole et témoigne de la forte attractivité des épis transversaux artificiels en enrochements pour les juvéniles de toutes espèces piscicoles.

Avant le relèvement du débit réservé, le peuplement piscicole inventorié comportait 21 espèces (dont 11 rhéophiles) au niveau du site d'érosion maîtrisée. Les communautés étaient dominées par des chevesnes et des barbeaux alors que les espèces patrimoniales (truite, saumon, chabot, lamproie de Planer, anguille, spirilin, brochet) et les espèces exotiques (silure, perche soleil, pseudorasbora) étaient marginales.. Aucun gobie n'y était observé (Barillier, com.pers.). En 2017, on observe 30 espèces dans les inventaires piscicoles, la plupart des nouvelles étant limnophiles et/ou exotiques. Le **manuscrit F** démontre au niveau du site

d'érosion maîtrisée (i) une prolifération importante de *N. melanostomus* (30 ind/100m²; Barillier, com.pers), comparée aux faibles densités de *Ponticola kessleri*, (ii) des variations spatiales du régime alimentaire des Gobiidae entre sites restaurés et non restaurés, ainsi (iii) qu'un effet de pression dû à la présence abondante de *N. melanostomus* est engendré sur les sites restaurés.

Au niveau des sites d'injection, la compétition avec les espèces exotiques pour l'habitat ou la ressource semble se faire au détriment des espèces les plus exigeantes (Barillier, com.pers) mais cela n'a pas été démontré dans le présent manuscrit.

6.1.1.5 Des réponses taxons-spécifique

Les approches multi-compartiments sont rares (Jähnig *et al.*, 2009; Januschke *et al.*, 2014; Kail *et al.*, 2015). Le projet REFORM est un retour d'expérience multi-compartiments majeur réalisé grâce aux suivis de restaurations par élargissement de chenal dans 20 cours d'eau européens (REFORM D4.3, 2014, Muhar *et al.*, 2016). Il en ressort que les réponses aux restaurations hydromorphologiques sont taxons-spécifiques, à l'instar de celles qui ont été décrites dans le présent manuscrit. Un effet positif généralisé des actions de restauration hydromorphologique est l'apparition de nouvelles espèces de macrophytes sur les sites restaurés (REFORM D4.3, 2014; Ecke *et al.*, 2015). Cela augmente la complexité structurelle des habitats, ce qui peut se traduire dans la plaine alluviale du Rhin par une augmentation de la diversité fonctionnelle en macroinvertébrés (Combroux et Jacek, com.pers). Cependant, l'utilisation des communautés de macroinvertébrés en tant que descripteurs structuraux, *e.g.* richesse et indices de diversité, aboutit à des réponses variables, souvent mitigées tel que cela a d'ores et déjà été démontré (Louhi *et al.*, 2011; Haase *et al.*, 2012; Verdonschot *et al.*, 2015). Les facteurs de variabilité des résultats post-restauration peuvent être nombreux : saisonnalité, nature des mésohabitats, échelle de regard, déficience du pool global régional d'espèces, étendue de la restauration, degré de connectivité entre milieux terrestres et aquatiques, régime hydrologique, débit réservé ou chimie de l'eau. Il a été notamment constaté entre l'automne 2015 et le printemps 2016, une diminution très nette de l'abondance en macroinvertébrés. Nous n'avons pas d'explications sur ce phénomène mais une hypothèse est que la qualité de l'eau pourrait être en cause. Par exemple, le plan d'avertissement du Rhin nous a permis d'identifier une pollution au naproxène ayant eu lieu en mars 2016 au pK 171 (CIPR, 2016). Des pics de micropolluants peuvent niveler le développement de populations et structurer les communautés d'invertébrés sans qu'il soit possible de dresser une relation de

causalité sans équivoque. Dans un tel contexte, les efforts de restauration ne représentent qu'une part des facteurs structurants explicatifs des observations faites sur les biocénoses.

6.1.2 Durabilité de ces effets ?

Le but ultime de la restauration est de créer un écosystème auto-suffisant et résilient au régime de perturbations sans aide extérieure (SER, 2004 ; Ruiz-Jaen et Aide, 2005). Dans notre cas d'étude, les objectifs initiaux ont été clairs quant au degré de résilience attendu et au retour d'une diversification structurelle et fonctionnelle des habitats. Cette notion de diversification en habitats est étroitement liée à celle de mosaïque fluviale dynamique (White et Pickett, 1985 ; Winemiller *et al.*, 2010). La quantification des changements au sein de la mosaïque fluviale a pu être réalisée par l'étude des transitions d'habitats, le développement d'indicateurs tels que les indices de dynamique végétale (PCI, ZCI ; **manuscrit C**) mais aussi *via* le nouvel indicateur EHMID (**manuscrit D**), développé à partir de l'indice HMID existant (Gostner *et al.*, 2013).

Les travaux de thèse rejoignent les résultats relayés dans la littérature quant aux bénéfices écologiques de l'augmentation du débit réservé et de sa modulation saisonnière, en termes d'efficacité et de durabilité (Poff, 1997 ; Arthington et Pusey, 2003 ; Arthington *et al.*, 2006). Des approches se développent d'ailleurs autour de ces notions de fluctuations de débit, notamment en faveur de la végétation riveraine (Bejarano *et al.*, 2018). *A contrario*, la durabilité des injections sédimentaires dépendent de leur répétabilité dans le temps et de la périodicité/renouvellement des ces actions d'injection sédimentaire (Ock *et al.*, 2013). En ce qui concerne l'érosion maîtrisée, le volume sédimentaire érodé est bien inférieur à celui ayant été modélisé en laboratoire par Die Moran, (2012), même si les évolutions morphologiques observées sont qualitativement en adéquation avec les évolutions modélisées (Chardon *et al.*, 2016). L'érosion future de la berge du site O3 pourrait être limitée par le pavage quasi-continu de blocs d'enrochements ainsi que l'affleurement d'alluvions cimentés de type poudingue (Chardon *et al.*, 2016). Die Moran (2012) avait émis une interrogation quant à la capacité de ce processus d'érosion à se maintenir indépendamment de toute intervention additionnelle. Le degré de diversification des formes fluviales par l'érosion maîtrisée n'est pas maximal mais permet le retour d'une dynamique de la mosaïque fluviale (**manuscrit C et D**). Il est important de prendre en compte que le maintien des épis transversaux artificiels est un critère indispensable de la durabilité des effets écologiques positifs observés notamment pour la végétation aquatique mais aussi les insectes remarquables. Les résultats de cette thèse encouragent l'usage de ce type de restauration en grands fleuves bien qu'ils mettent en

lumière (i) l'importance des épis transversaux artificiels dans le maintien des nouveaux milieux au sein du site d'érosion maîtrisée, et (ii) la sensibilité des milieux restaurés aux invasions biologiques.

6.1.3 Les invasions biologiques, des pressions supplémentaires

Les impacts environnementaux potentiels des invasions biologiques ont été étudiés au **chapitre 5**. Les **manuscrits E et F** font état des déséquilibres importants pouvant apparaître lors du remplacement des espèces natives par des espèces invasives. La modification des mécanismes de régulation des communautés végétales locales au niveau des berges a notamment été démontrée *via le manuscrit E*. Modiba *et al.* (2017) a aussi mis en évidence le potentiel impact de ces espèces végétales invasives sur les Odonates.

Les résultats du présent travail offre des pistes quant à l'interprétation de la relation restauration-réseau trophique, mise en évidence dans le **manuscrit F**. Ce manuscrit montre que les changements physiques peuvent faciliter l'installation d'espèces invasives ou la disponibilité des ressources trophiques. Il apparaît donc clairement dans ces études que les espèces invasives sont favorisées par les actions de restauration hydromorphologique. Cet impact négatif peut de fait diminuer les bénéfices écologiques attendus (Lapin *et al.*, 2016). Ces changements au sein du réseau trophique peuvent aussi induire des modifications de cycles annexes comme celui de *Pomporhyncus laevis* (dont la lignée observée est originaire du Danube ; David *et al.*, 2017a). Le gobie a été identifié dans le cycle de ce parasite comme un hôte potentiellement paraténique (stockage du parasite) et cela pourrait avoir une incidence directe sur la fitness des niveaux trophiques plus élevés.

6.1.4 Evaluation globale des actions de restauration par injection sédimentaire et érosion maîtrisée

6.1.4.1 Evaluation de l'efficacité

- Evaluation globale de l'efficacité

Nous pouvons évaluer l'efficacité globale des deux types de restauration en analysant si les attributs d'un écosystème restauré *sensu* SER (2010) sont présents dans nos cas d'étude (Table 6.1). Peu de suivis permettent une évaluation complète selon ces neuf attributs ; les retours d'expérience sur la résilience et l'« auto-suffisance » des milieux en post-restauration étant insuffisants (Hallett *et al.*, 2013). Au cours de cette étude, les effets des restaurations ont aussi été quantifiés en termes de structure et de fonctionnalité. L'intérêt de l'étude des traits

fonctionnels dans l'évaluation de l'influence des changements environnementaux sur les communautés biotiques a été souligné par plusieurs auteurs (Feld *et al.*, 2007 ; Feld *et al.*, 2009 ; Friberg, 2014). Au sein de ce manuscrit, les indices de fonctionnalité (Villégier *et al.*, 2008 ; Mouillot *et al.*, 2013) et analyses statistiques ont été utilisés pour définir les gains fonctionnels. **Cette approche structure-fonction permet d'évaluer dans son ensemble l'efficacité des restaurations menées. Il apparaît clairement que les résultats obtenus en termes d'efficacité et de durabilité de la restauration par érosion maîtrisée avec déroctage de berge et implantation d'épis transversaux sont les plus bénéfiques pour les communautés biologiques.** L'aspect transitoire des effets de l'injection sédimentaire induit par voie de conséquence un caractère éphémère aux effets écologiques associés (paragraphe 6.1.2). A la lecture de neuf critères d'évaluation du succès d'une restauration (Table 6.1), il apparaît que compte tenu de l'objectif initial, les attendus écologiques majeurs ont été réalisés. En cela, nous pouvons statuer du succès de ces restaurations.

Table 6.1 : Evaluation globale des actions de restauration via les neuf attributs que doivent montrer les écosystèmes restaurés d'après SER, (2004). Les effets ont été définis comme positifs (+), négatifs (-) ou neutre (- /+). Pour certains attributs, les résultats ont été décrits par compartiment (VEG : communautés végétales aquatiques et rivulaires ; INV : peuplements de macroinvertébrés ; POI : communautés piscicoles, Barillier, com. pers.).

Attribut de l'écosystème restauré	Injection sédimentaire (site K, manuscrit B)	Erosion maîtrisée (site O3, manuscrits C et D)
1. Contient un ensemble caractéristique d'espèces de l'écosystème de référence (spatiale positif non restauré) Structure communautaire appropriée	VEG : structure + diversifiée INV : structure – diversifiée POI : non déterminée	VEG : structure + diversifiée INV : structure - diversifiée mais présence de taxons non observés ailleurs POI : structure + diversifiée, notamment présence de juvéniles
2. Est constitué d'espèces indigènes associées à des espèces exotiques domestiquées ou rudérales non invasives	- (indigènes + invasives)	- (indigènes + invasives)
3. Tous les groupes fonctionnels nécessaires à l'évolution continue et/ou à la stabilité de l'écosystème restauré sont représentés ou, s'ils ne le sont pas, les groupes manquants ont la capacité à le coloniser naturellement	VEG et INV: + de groupes fonctionnels mais pool régional restreint POI : non déterminée	VEG : ++ de groupes fonctionnels, coexistence d'espèces à caractère lentique et lotique INV : Groupe fonctionnel dominant constitué d'espèces fouisseuses Echelle globale : Gain d'un groupe fonctionnel non présent avant Echelle locale : peu de diversité fonctionnelle POI : ++ de groupes fonctionnels
4. Son environnement physique est capable de maintenir des populations reproductrices d'espèces nécessaires à sa stabilité ou à son évolution continue le long de la trajectoire désirée	- Végétation très temporaire	+ interface berge-eau
5. Fonctionne en apparence normalement lors de sa phase écologique de développement ; signes de dysfonctionnement absents	- Poids des espèces invasives + physico-chimie	- Poids des espèces invasives + physico-chimie + diversification des habitats (EHMID, manuscrit D)
6. Intègre une matrice écologique plus large ou un paysage, avec qui il interagit par des flux et des échanges biotiques ou abiotiques	- Disparition rapide du banc sédimentaire (manuscrit B) + non- création de formes fluviales à l'aval + annexes végétalisées à substrat plus fin et + connectivité latérale en association avec l'augmentation du débit réservé	+ Dynamique paysagère multi-échelles (TMM, PCI, ZCI ; manuscrit C) + Diversification des habitats (EHMID ; manuscrit D)
7. Les menaces potentielles du paysage alentour sur la santé et l'intégrité de l'écosystème restauré ont été éliminées ou réduites autant que possible	+ augmentation du débit et réactivation du transport sédimentaire - Ne s'abstrait des problèmes de pollution et des invasions biologiques liés à la connectivité longitudinale	+ augmentation du débit et réactivation du transport sédimentaire - Ne s'abstrait des problèmes de pollution et des invasions biologiques liés à la connectivité longitudinale
8. Est suffisamment résilient pour faire face à des événements normaux de stress périodique de l'environnement local, ce qui sert à maintenir son intégrité	+ résilient face aux crues - ajout sédimentaire non durable	+ résilient face aux crues - /+ déficit sédimentaire non résolu mais action plus durable grâce à la présence des épis transversaux artificiels
9. Se maintient par lui-même au même degré que l'écosystème de référence spatiale positif, au gré des conditions environnementales changeantes	+ résilient face aux crues - ajout sédimentaire non durable ; ne se maintient pas par lui-même	+ résilient face aux crues - /+ déficit sédimentaire non résolu mais action plus durable grâce à la présence des épis transversaux artificiels

- Rôle structurant de la dynamique interne du fleuve

La diversification des formes fluviales au niveau des sites restaurés résulte de la dynamique interne du fleuve (crues morphogènes). La fréquence et l'intensité des crues ont contribué à la mise en mouvement des bancs sédimentaires injectés (i) sur le site K en octobre 2010 (Arnaud, 2012 ; Arnaud *et al.*, 2014 ; Arnaud *et al.*, 2017), et (ii) sur les sites I1 (février-mars 2015) et I2 (mars-avril 2016). Ils régissent également les processus physiques et hydrauliques au niveau du site d'érosion maîtrisée, sous la gouvernance des épis transversaux artificiels (Chardon *et al.*, 2016). Le rôle structurant des crues (selon leur intensité, leur fréquence et leur durée) sur l'assemblage des communautés biologiques peut entraîner (i) une modification des peuplements (re-setting), (ii) une homogénéisation de la structure communautaire, et (iii) une régulation/facilitation de l'installation des espèces invasives.

- Impact des invasions biologiques

Moore, (2006) décrit le potentiel structurant des espèces ingénieures en fonction de l'intensité des contraintes hydrologiques et de la disponibilité en ressources trophiques ou d'habitats (Figure 6.3). Cette notion d'espèces ingénieures peut être transposée à celles d'espèces structurantes invasives. La relation entre l'hydrologie et les espèces structurantes invasives macroinvertébrées a été soulignée dans le **manuscrit D**. La Figure 6.2 pourrait ouvrir la discussion quant au rôle structurant des espèces invasives, qui pourrait être régi par la présence de ressources permettant leur prolifération (jusqu'à un certain seuil) ainsi que par le régime hydrologique. La restauration pourrait participer à la fluctuation des ressources (Figure 6.2).

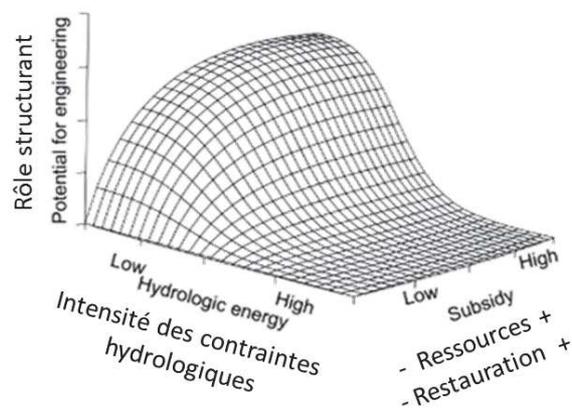


Figure 6.2 : Impact de la dynamique interne (crues) sur les espèces les plus structurantes au sein des communautés biologiques (modifié de Moore, 2006).

6.1.4.2 Limites dans l'évaluation des restaurations et alternatives proposées

- Références spatio-temporelles

Le **chapitre 3** présente les stratégies d'étude ayant permis la prise en compte de la dynamique interne des hydrosystèmes fluviaux. Des référentiels spatio-temporels ont été parfois manquants ou inadaptés. En grands milieux, le manque de références temporelles pré-restauration complexifie l'interprétation des données biologiques (paragraphe 1.2.2.). L'utilisation de références spatiales s'est révélée nécessaire pour discriminer les effets écologiques liés à l'augmentation du débit réservé de ceux liés aux actions de restauration hydromorphologique et à la dynamique interne du fleuve. Les données historiques ont joué un rôle clé dans l'intégration des études au sein du protocole du BACI 'Before-After-Control-Impact' (Smith *et al.*, 1993).

- Méthode d'échantillonnage des peuplements macroinvertébrés

La méthode d'échantillonnage par utilisation du cylindre de Hess (Hess, 1941) a permis un échantillonnage représentatif des macroinvertébrés, aucune méthode « grands milieux » n'ayant été validée et normée pour les invertébrés dans le contexte de la Directive Cadre sur l'Eau (2000/60/CE). Cependant, cette représentativité de la composition en macroinvertébrés pourrait être remise en question ; les prélèvements ont été concentrés uniquement au niveau des berges, dans la mesure de ce qui est prospectable à pied. Certains taxons tels que *Corbicula fluminea* (bivalves) ont par ailleurs pu être sous-estimés leur poids les faisant retomber rapidement au fond du cylindre.

- Recul temporel

Même s'il n'est que de trois ans, le recul temporel actuel de ces travaux est court mais il donne déjà des résultats intéressants par rapport à la temporalité de processus géodynamiques et à la résilience des compartiments suivis (paragraphe 1.2.2.). La trajectoire globale de la zone restaurée du site d'érosion maîtrisée a pu être identifiée (**manuscrit C**). Une planification des suivis post-restauration est proposée (Figure 6.3). Un suivi pendant 5 ans après la restauration par injection sédimentaire pourraient être largement suffisant vu leur aspect transitoire (6.1.2.). Cependant, dans l'objectif de suivre l'impact des facteurs externes pouvant fortement réguler les communautés biologiques, *e.g.* changement climatique, invasions biologiques, il est recommandé que le recul temporel soit plus long (Castella *et al.*, 2012). Le suivi 10 ans après restauration pourrait apporter des éléments nouveaux notamment pour le site d'érosion maîtrisée quant (i) au maintien des épis transversaux artificiels, (ii) à la persistance des

paysages alluviaux typiques en berge érodée et de la végétation aquatique dans la zone inter-épis, (iii) au gain fonctionnel écologique et (iv) à la sensibilité de l'écosystème restauré aux espèces invasives végétales et faunistiques.

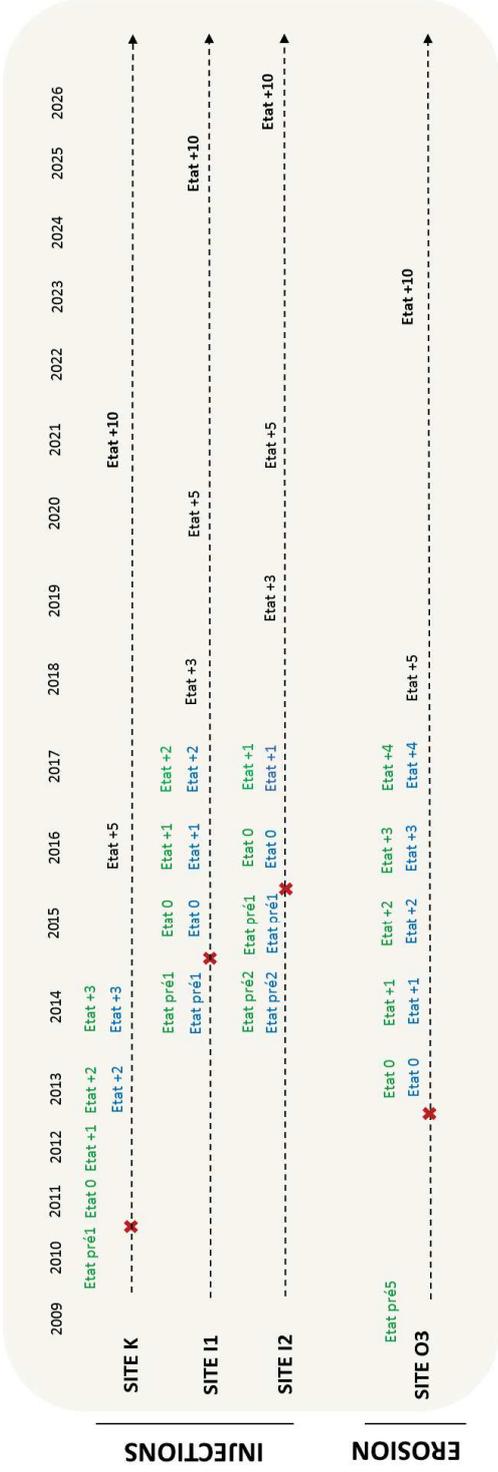


Figure 6.3 : Plan du suivi écologique par états pré- et post-restauration et proposition d'états potentiels à suivre

- Cohérence des échelles dans les approches interdisciplinaires

Comprendre les processus d'un point de vue géomorphologique a permis de nuancer l'interprétation des réponses biologiques et de formuler des hypothèses dans un cadre global de la restauration (**manuscrit A**). Cependant, ce couplage s'est montré complexe, notamment pour le site d'érosion maîtrisée (**manuscrit D**). Les échelles de suivis en géomorphologie et en écologie peuvent être différentes. Il n'est alors pas aisé d'obtenir des mesures physiques à échelle suffisamment fine, *i.e.* à l'échelle de perception de l'individu animal, alors que ce critère est primordial pour interpréter correctement les réponses des peuplements macroinvertébrés (Beisel *et al.*, 1998 ; Lepori *et al.*, 2005). Cependant, le calcul de l'indicateur EHMID (modifié de Gostner *et al.*, 2013) a offert une solution concluante. Ces travaux de thèse soulignent la nécessité de développer des indicateurs physiques à une échelle cohérente avec l'écologie, dans l'objectif d'un couplage plus aisé entre données biologiques et géomorphologiques.

6.2 Perspectives

6.2.1 Optimisation des stratégies et des évaluations de restauration

La durabilité des effets écologiques suite à une injection sédimentaire unique est limitée (6.1.4). Face à un écosystème non résilient vis-à-vis du déficit sédimentaire (Figure 6.4), il peut s'avérer nécessaire de planifier de nouvelles interventions sur le milieu physique. Ce genre d'interventions multiples suite à des évolutions environnementales périodiques est proposé dans le cadre de projets « zones humides et cours d'eau » par la norme NFX10-900. Au sein de systèmes hautement dynamiques que sont les hydrosystèmes fluviaux, la définition même de la restauration intégrant les notions de résilience et d'autosuffisance n'est alors plus considérée comme telle et nous pouvons concevoir qu'une restauration écologique est la résultante de plusieurs phases d'intervention.

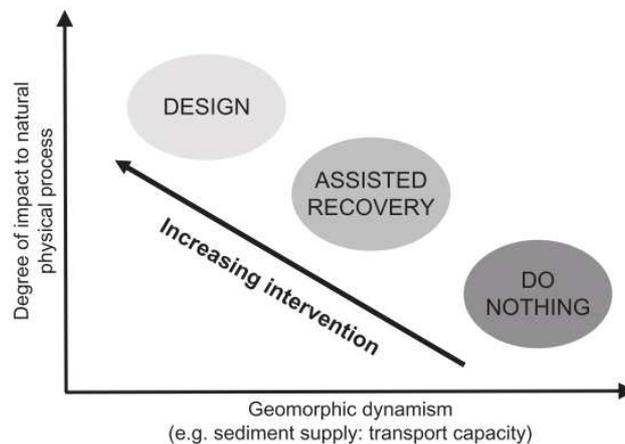


Figure 6.4 : Relation entre le degré d'activité géodynamique et le degré d'impact pour définir le niveau d'intervention de la restauration (Friberg *et al.*, 2016)

Cette notion rejoint celle de la stratégie adaptative (Roni *et al.*, 2008, Ayres *et al.*, 2014). Le management adaptatif s'inscrit dans un processus itératif ou de formation par l'apprentissage « learning by doing » (Figure 6.5), dont les premiers retours d'expérience permettront d'optimiser les problématiques des futurs programmes de restauration (Allen *et al.*, 2011 ; Speed *et al.*, 2016). Westgate *et al.* (2012) informe quant à l'utilisation de ce terme de restauration ou management adaptatif au sein de la littérature scientifique avec seulement 61 articles sur 1336 qui s'intègrent clairement dans cette démarche. Les projets concernés soulignent l'importance d'un suivi continu voire évolutif des programmes de restauration, mais qui ne peut se réaliser sans la définition claire des objectifs initiaux de la restauration (Allen *et al.*, 2011). Woolsey *et al.* (2007) énoncent précisément les objectifs concernant la

restauration de la Thur (Suisse) et ont pu déterminer que le gain en variabilité hydraulique/morphologique ou la proximité avec une diversité piscicole naturelle n'ont pas été atteints ; contrairement aux gains en connectivité latérale, verticale et valeur récréative. En effet, les dernières études ont montré que les objectifs initiaux ne sont souvent pas clairement énoncés (Jahnig *et al.*, 2010 ; Morandi *et al.*, 2014).

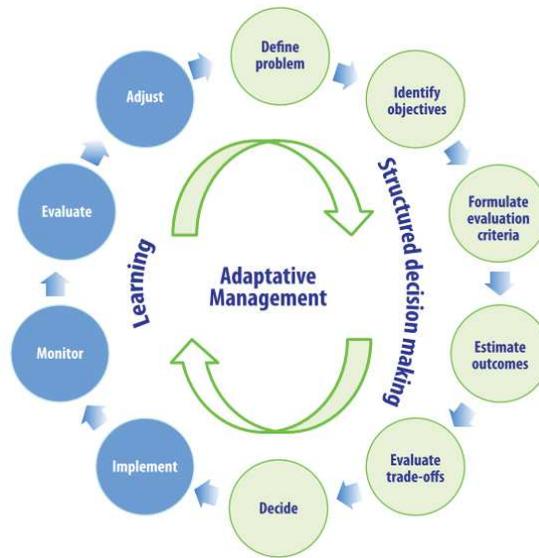


Figure 6.5 : Comparaison des démarches entre le processus initial de montage de projet et prises de décision associées avec le processus de management adaptatif (Allen *et al.*, 2011).

Ce management adaptatif pourrait être implanté notamment pour prendre en compte les potentiels pressions ou effet « retard » des pressions externes (**chapitre 5**) pouvant s'exercer comme facteur de déficience (additionnels à ceux qui sont décrits en paragraphe 1.2.2) dans l'évaluation du succès de la restauration.

L'étude de ces pressions supplémentaires s'intègrent parfaitement au sein de la vision holistique, actuellement promue par les acteurs d'un grand nombre de programmes de restauration (Jungwirth *et al.*, 2002 ; Bohn et Kershner, 2002). Friberg *et al.*, (2016) attribuent cette notion à la mise en œuvre de restaurations à grande échelle dont les effets écologiques pourront être mesurés à plusieurs échelles différentes *via* les échelles emboîtées. Ces auteurs proposent quatre principes pour améliorer les programmes de restauration futurs dans le cadre de cette approche globale : (1) cibler les causes de la dégradation ou du changement à différentes échelles d'observation pour définir au mieux les objectifs (**manuscrit C**) ; cette démarche étant couramment appelée « process-based restoration », (2) prendre en compte le contexte géographique et historique, régissant l'issue des actions de restauration (filtre

régional des théories d'assemblage des communautés), (3) définir l'échelle et l'étendue de la restauration à mener en fonction de celles de la dégradation initiale, et (4) expliquer clairement les objectifs et attendus de la restauration. Feld *et al.* (2011) met en perspective le besoin d'avoir des schémas de restaurations efficaces, soulignant le besoin de valorisation et de retour d'expérience. Par exemple, le cas de la rivière danoise Skjern démontre que la restauration à grande échelle (vision holistique) favorise le retour des fonctions écologiques et des processus géomorphologiques, qui crée une mosaïque fluviale dynamique (*e.g.* par érosion et déposition) (Pedersen *et al.*, 2007), comme démontré ici.

In fine, l'approche interdisciplinaire permet de renforcer l'évaluation du succès tel que cela a pu être démontré avec le couplage géomorphologie-écologie en **manuscrit A**. Wortley *et al.* (2013) montrent cependant qu'il existe un manque de considération des notions socio-économiques au sein des programmes de restauration. Ce volet complémentaire pourrait optimiser l'évaluation des programmes notamment dans le rapport qualité-coût des bénéfices obtenus.

6.2.2 Création d'un référentiel « Grand Milieux » via des listes faunistiques potentielles

Friberg *et al.* (2016) intègrent au sein des quatre cibles nécessaires à l'évaluation future des programmes de restauration, le filtre régional (paragraphe 6.2). Le filtre régional a été peu appréhendé au sein de ce présent manuscrit. Or, une réflexion est en cours quant à la création d'un modèle de référence en grands milieux pour prédire les changements biologiques des communautés de macroinvertébrés et sera menée à terme prochainement. Il s'agit de définir l'état écologique des milieux par rapport à un référentiel théorique, ce qui implique de définir une typologie des grands fleuves basée sur « des conditions de référence ». Il s'agit alors d'évaluer l'écart entre une situation observée et une situation théorique de référence. Aucun modèle de référence en grands milieux n'existe à ce jour ; ces modèles étant limités aux rivières (Usseglio-Polatera, 2003).

Le pool potentiel des espèces qui pourraient être présent dans le Rhin Supérieur sera appréhendé par création de listes faunistiques potentielles de deux types : (1) des listes faunistiques historiques créées suite à un travail bibliographique de recensement des données existantes sur le Rhin supérieur, et (2) des listes théoriques, modélisées à partir de bases de données sur les traits bio/écologiques des taxons ouest-européens. Ces dernières vont permettre de mettre en lumière les traits bio/écologiques permettant aux espèces de passer ou

non les différents filtres environnementaux et de constituer ainsi une communauté de référence, *i.e.* qui pourrait potentiellement s'établir sur un site donné hors impact de l'anthropisation du milieu ou de la restauration. Des comparaisons seront alors réalisées entre trois catégories de listes:

- **listes faunistiques observées** : quelles espèces sont présentes ?
- **listes faunistiques historiques** : quelles espèces étaient présentes et à quel moment ? (d'avant 1842 à aujourd'hui ; étude par séries temporelles, Figure 6.6)
- **listes faunistiques théoriques** : quelles espèces sont censées être sur la zone d'étude ?

Le recensement de données faunistiques historiques a été entamé au cours de la thèse le long du Rhin (Figure 6.6A).

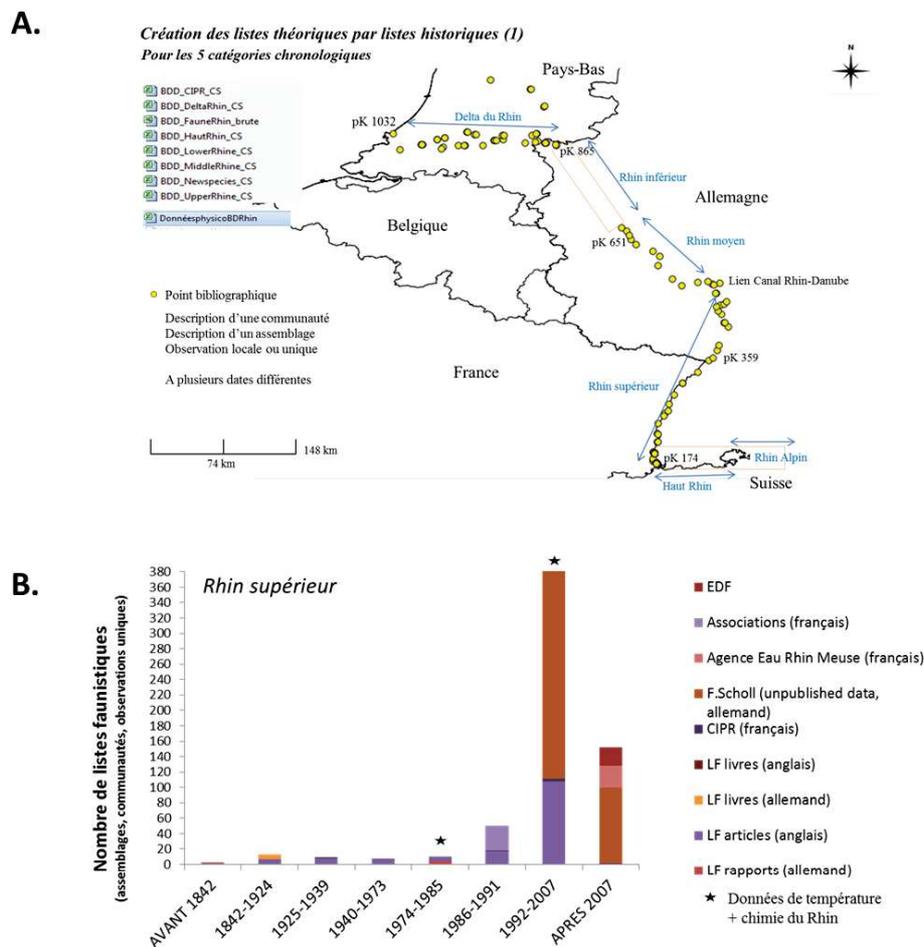


Figure 6.6 : **A.** Travail bibliographique réalisé au cours de la thèse sur l'ensemble du Rhin (listes historiques – données macroinvertébrés), **B.** Origine des données historiques 2018.

Un grand nombre d'information est disponible pour le Rhin Supérieur et le Delta du Rhin. A ce jour, aucune information n'a été enregistrée pour le Rhin Inférieur ce qui nous a conduit à nous concentrer sur le Rhin Supérieur et à découper l'information par grands secteurs, de l'amont vers l'aval : le secteur en tresses, le secteur des anastomoses et le secteur des méandres. Les ressources et données historiques obtenues lors du recensement comprennent majoritairement les travaux de Schöll (unpublished data ; Figure 6.6B). Ces données historiques ont aussi été réparties selon des périodes de temps bien définis, notamment en fonction des évènements et pressions anthropiques. La comparaison des listes avec la communauté de référence « grands milieux » permettra (i) d'identifier les causes et effets des pressions anthropiques mais aussi (ii) sera un atout considérable dans l'évaluation des programmes de restauration.

6.2.3 Transposabilité des résultats obtenus

Les travaux de thèse intègrent un champs interdisciplinaire voué à la science des grands milieux ; à l'interface entre les sciences biologiques/écologiques, l'ingénierie et les sciences socio-politiques (Gilvear *et al.*, 2016). La valorisation associée participe notamment à la réflexion quant aux recherches récentes en écologie de la restauration au sein d'écosystèmes hautement dynamiques. Le **manuscrit C** s'intègre notamment dans la perception de Choi (2004). En environnement changeant, l'évaluation de la restauration peut être limitée si seule la trajectoire de référence est historique. Choi (2004) propose alors de définir une restauration « futuristique » intégrant de multiples trajectoires potentielles (Suding *et al.*, 2004). Les matrices de transition ont notamment montré un usage potentiel fort dans la prédiction de ces trajectoires multiples et permettraient alors d'orienter les processus de dynamique végétale par exemple en faveur d'objectifs précis de restauration comme la restauration d'habitats cibles.

Le **manuscrit D** fait référence à la loi des similitudes, très utilisée en modélisation hydraulique. Le principe considère que les modèles physiques testés à fine échelle produiront les mêmes effets à grande échelle, à condition que les paramètres physiques soit conservés (Binder et Raymond, 1973; Kline, 2012; Chanson, 2009; Heller, 2011). La mise en œuvre de déflecteurs à petite échelle semble présenter des effets hydrauliques similaires à ceux des épis, au même titre que les effets écologiques. Ce résultat montre un fort potentiel dans la prédiction écologique au sein d'un programme de restauration hydromorphologique, même en grand milieux.

Ces travaux de thèse offrent des perspectives certaines tant au niveau méthodologique qu'au niveau des résultats obtenus quant à la transposition des approches et méthodes testées à d'autres projets de restauration d'écosystèmes aquatiques et rivulaires. Les résultats acquis pourraient servir de base à la mise au point d'une approche plus prédictive des effets d'une restauration sur les compartiments biologiques dans un contexte futur où les facteurs d'influence s'intensifieront (Tockner et Stanford, 2002).

BIBLIOGRAPHIE

(Uniquement celles citées dans le corps texte du manuscrit)

- Adam, P., Debiais, N., & Malavoi, J.R. (2007). *Manuel de restauration hydromorphologique des cours d'eau*. L'Agence de l'eau Seine-Normandie, Direction de l'eau, des milieux aquatiques et de l'agriculture (DEMAA), Service eaux de surface.
- AFNOR. (2010) « Qualité de l'eau – Traitement au laboratoire d'échantillons contenant des macro-invertébrés de cours d'eau ». Norme expérimentale XP T90-388.
- Alexander, G.G., & Allan, J.D. (2007). Ecological success in stream restoration: case studies from the midwestern United States. *Environmental Management*, 40(2), 245-255.
- Allan, J.D., & Castillo, M.M. (2007). *Stream ecology: structure and function of running waters*. Springer Science & Business Media.
- Allen, C.R., Fontaine, J.J., Pope, K.L. & Garmestani, A.S. (2011). Adaptive management for a turbulent future. *Journal of Environmental Management*, 92, pp. 1339–1345.
- Amoros, C., & Bornette, G. (2002). Connectivity and Biocomplexity in Waterbodies of Riverine Floodplains. *Freshwater Biology* 47, 761–76.
- Amoros, C., & Petts, G.E. (1993). *Hydrosystèmes fluviaux* (Vol. 24). Masson.
- Amoros, C., Roux, A.L., Reygrobelle, J.L., Bravard, J.P., & Pautou, G. (1987). A method for applied ecological studies of fluvial hydrosystems. *River Research and Applications*, 1(1), 17-36.
- Aprona (2007). Indicateurs transfrontaliers pour la protection de la nappe dans le Fossé rhénan supérieur Grenzüberschreitende Indikatoren zum Schutz des Grundwassers im Oberrheingraben. Rapport final INTERREG III, 188 p.
- ARIA. Ministère chargé de l'environnement – DPPR/SEI/BARPI. 2006. Pollution du Rhin par des pesticides. Le 1^{er} novembre 1986. Schweizerhalle, Suisse. N° 5187.
- Arnaud, F., Piégay, H., Béal, D., Collery, P., Vaudor, L., & Rollet, A.J. (2017). Monitoring gravel augmentation in a large regulated river and implications for process-based restoration. *Earth Surface Processes and Landforms*, 42(13), 2147-2166.
- Arnaud, F., Piégay, H., Schmitt, L., Rollet, A. J., & Beal, D. (2014). Intérêts de la géomorphologie historique et expérimentale pour la restauration de cours d'eau: le cas du vieux Rhin en aval du barrage de Kembs (France, Allemagne). *La Houille Blanche*, (4), 5-13.
- Arnaud, F. (2012). *Approches géomorphologiques historique et expérimentale pour la restauration de la dynamique sédimentaire d'un tronçon fluvial aménagé: le cas du Vieux Rhin entre Kembs et Breisach* (France, Allemagne). Thèse, Université Lumière-Lyon II. 280 p.
- Arthington, A.H., & Pusey, B.J. (2003). Flow restoration and protection in Australian rivers. *River research and applications*, 19(5-6), 377-395.
- Arthington, A.H., Bunn, S.E., Poff, N.L., Naiman, R.J. (2006). The challenge of providing environmental flow rules to sustain river ecosystems. *Ecological Applications* 16 (4), 1311– 1318.
- Ayres, A., Goeller, B., Lago, M., & Gerdes, H. (2013). Inventory of the cost of river degradation and the socio-economic aspects and costs and benefits of river restoration. *REFORM DI*.
- Baker, W.L., & Walford, G.M. (1995). Multiple stable states and models of riparian vegetation succession on the Animas River, Colorado. *Annals of the Association of American Geographers*, 85(2), 320-338.
- Bardat, J., Bioret, F., Botineau, M., Boulet, V., Delpech, R., Géhu, G., ... & Touffet, J. (2004). *Prodrome des végétations de France*. Patrimoines naturels 61, Publications scientifiques du Museum national d'histoire naturelle, Paris, 171 p.
- Barillier, A., & Garnier, A. (2017). Improvement of the Kembs environmental project through cross-border discussions. HYDRO Séville Conference.
- Barillier, A. (2013). Cahier des charges EDF de l'étude 2013/2014 « Géomorphologie –Suivi écologique »

- Barnaud, G., & Chapuis, J.L. (2004). Ingénierie écologique et écologie de la restauration: spécificités et complémentarités. *Ingénieries EAT Spécial Ingénierie Ecologique*, 123-138.
- Bash, J.S., & Ryan, C.M. (2002). Stream restoration and enhancement projects: is anyone monitoring?. *Environmental management*, 29(6), 877-885.
- Battisacco, E., Franca, M. & Schleiss, A.J. (2015). Physical modeling of artificial river replenishment techniques to restore morphological conditions downstream of dams. In EGU General Assembly Conference Abstracts (Vol.17).
- Beechie, T., Pess, G., Roni, P., & Giannico, G. (2008). Setting river restoration priorities: a review of approaches and a general protocol for identifying and prioritizing actions. *North American Journal of Fisheries Management*, 28(3), 891-905.
- Beerling, D.J., Bailey, J.P., & Conolly, A.P. (1994), *Fallopia japonica* (Houtt.) Ronse Decraene, J. Ecol., 82, 959–979.
- Beisel, J.N, Peltre, M.C., Kaldonski, N., Hermann, A., & Muller, S. (2017). Spatiotemporal trends for exotic species in French freshwater ecosystems: where are we now?. *Hydrobiologia*, 785(1), 293-305.
- Beisel, J.N., & Lévêque, C., (2010). Introductions d'espèces dans les milieux aquatiques. Faut-il avoir peur des invasions biologiques ? Versailles : Quae,, 248 p. (Synthèses). ISBN : 978-2-7592-0844-9.
- Beisel, J. N., Usseglio-Polatera, P., Bachmann, V., & Moreteau, J. C. (2003). A comparative analysis of evenness index sensitivity. *International review of hydrobiology*, 88(1), 3-15.
- Beisel, J.N., Usseglio-Polatera, P., & Moreteau, J.C. (2000). *The spatial heterogeneity of a river bottom: a key factor determining macroinvertebrate communities*. In Assessing the Ecological Integrity of Running Waters, pp. 163-171. Springer, Dordrecht.
- Beisel, J.N, Usseglio-Polatera, P., Thomas, S., & Moreteau, J.C. (1998). Stream Community Structure in Relation to Spatial Variation: The Influence of Mesohabitat Characteristics. *Hydrobiologia* 389, 73–88.
- Bejarano, M.D., Jansson, R., & Nilsson, C. (2018). The effects of hydropeaking on riverine plants: a review. *Biological Reviews*, 93(1), 658-673.
- Bernhardt, E.S., Palmer, M.A., Allan, J.D., Alexander, G., Barnas, K., Brooks, S., ... & Galat, D. (2005). Synthesizing US river restoration efforts. *Science*, 29, 308(5722), 636-637.
- Bij de Vaate, A., Jazdzewski, K., Ketelaars, H. A., Gollasch, S., & Van der Velde, G. (2002). Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59(7), 1159-1174
- Binder, R.C., *Fluid Mechanics, Fifth Edition*, Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J., 1973.
- Bissardon, M., Guibal, L., Rameau, J.C., 1997. Corine biotopes. Types d'habitats français. Ecole nationale du génie rural, des eaux et des forêts (ENGREF), *Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN)*, Nancy, France.
- Blackburn, T.M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J.T., Duncan, R.P., Jarošík, V., ... & Richardson, D.M. (2011). A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in ecology & evolution*, 26(7), 333-339.
- Bohn, B.A., & Kershner J.L. (2002). Establishing aquatic restoration priorities using a watershed approach. *Journal of Environmental Management* 64 (4): 355–363.
- Bond, N.R., & Lake, P.S. (2003). Local habitat restoration in streams: constraints on the effectiveness of restoration for stream biota. *Ecological Management & Restoration*, 4(3), 193-198.
- Boon, P.J., Calow, P. & Petts, G.E. (1992). *River Conservation and Management*, 470 pp. (Eds) Wiley, Chichester.
- Borcherding, J., Staas, S., Krüger, S., Ondračková, M., Šlapanský, L., & Jurajda, P. (2011). Non-native Gobiid species in the lower River Rhine (Germany): recent range extensions and densities. *Journal of Applied Ichthyology*, 27(1), 153-155.
- Bornette, G., Amoros, C., & Lamouroux, N. (1998). Aquatic plant diversity in riverine wetlands: the role of connectivity. *Freshwater Biology*, 39(2), 267–283
- Bottollier-Curtet, M., Charcosset, J.Y., Planty-Tabacchi, A., & Tabacchi, E. (2011). Degradation of native and exotic riparian plant leaf litter in a floodplain pond. *Freshwater biology*, 56(9), 1798-1810.
- Bradshaw, A.D. (1997). What do we mean by restoration. *Restoration ecology and sustainable development*, 10.
- Bradshaw, AD. (1988). Alternative endpoints for reclamation. In *Rehabilitating Damaged Ecosystems, Vol. 2*, CairnsJJ (ed.). *CRC Press: Boca Raton*; 69– 85

- Bradshaw, A.D., & Chadwick, M.J. (1980). *The restoration of land: the ecology and reclamation of derelict and degraded land*. University of California Press, 317 p.
- Brandner, J., Auerswald, K., Cerwenka, A.F., Schliewen, U.K., & Geist, J. (2013). Comparative feeding ecology of invasive Ponto-Caspian gobies. *Hydrobiologia*, 703(1), 113-131.
- Branquinho, A., & Brito, D. (2016). Impact of dams on global biodiversity: A scientometric analysis. *Neotropical Biology and Conservation*, 11(2), 101.
- Braun-Blanquet, J. (1932). *Plant Sociology. Translated by Fuller, G.D. & Conrad, H. S. McGraw-Hill*, New York, USA
- Bravard, J.P. (2012). L'hydrosystème fluvial : genèse et devenir théorique et opérationnel d'un concept. Compte-rendu du séminaire Hydrosystèmes et Hydropolitiques de l'Université de Nanterre.
- Bravard, J.P., Amoros, C., & Pautou, G. (1986). Impact of civil engineering works on the successions of communities in a fluvial system: a methodological and predictive approach applied to a section of the Upper Rhône River, France. *Oikos*, 92-111
- Brudvig, L.A. (2011). The restoration of biodiversity: where has research been and where does it need to go? *American Journal of Botany*, 98(3), 549-558.
- BS Encyclopédie. www.encyclopedie.bsditions.fr (consulté de 2014 à 2018).
- Buczyński, P., Szlauer-Lukaszewska, A., Tończyk, G., & Buczyńska, E. (2017). Groynes: a factor modifying the occurrence of dragonfly larvae (Odonata) on a large lowland river. *Marine and Freshwater Research*, 68(9), 1653-1663.
- Bunn, S.E., & Arthington, A.H. (2002). Basic principles and ecological consequences of altered flow regimes for aquatic biodiversity. *Environmental management*, 30(4), 492-507 pp.
- Carbiener, R., & Trémolières, M. (2003). *La ripisylve du Rhin et ses connexions, histoire, évolution naturelle et anthropique*, 240-271 In: Piégay, H., Pautou, G., Ruffinoni, C. (eds), *Les forêts riveraines des cours d'eau : écologie, fonctions et gestion*, Institut pour le développement forestier, Paris, 461 pp.
- Castella, E., Béguin, O., Besacier-Monbertrand, A.L., Hug Peter, D., Lamouroux, N., Mayor Siméant, H., ... & Paillex, A. (2015). Realised and predicted changes in the invertebrate benthos after restoration of connectivity to the floodplain of a large river. *Freshwater Biology*, 60(6), 1131-1146.
- Castella, E., Béguin, O., Besacier, A. L., Dolédec, S., Forcellini, M., Lamouroux, N., ... & Sagnes, P. (2012, June). What have we learnt? A multi-year monitoring of invertebrates and fish in the Rhône River under restoration. In *International Conference IS. Rivers Recherches et actions au service des fleuves et grandes rivières* (pp. 3-p).
- CCME. (2011). Manuel des protocoles d'échantillonnage pour l'analyse de la qualité de l'eau au Canada. PN 1462. ISBN 978-1-896997-79-7. Rapport, 219 p.
- Chanson, H. (2009). Turbulent air-water flows in hydraulic structures: dynamic similarity and scale effects. *Environmental Fluid Mechanics*, 9(2), 125-142.
- Chardon, V., Schmitt, L., Hubeny, A., Skupinski, G., Eschbach, D, Bruckmann, F., Staentzel, C., & Houssier, J. (2016). Suivi du projet "Gestion de la géomorphologie du Vieux Rhin". Rapport d'avancement. 2013-2016. 76 pp.
- Chessel D., Dufour A.B. & Thioulouse, J. (2004). The ade4 package-I: one-table methods. *R News*, 4,5-10.
- Choi, Y.D. (2004). Theories for ecological restoration in changing environment: toward 'futuristic' restoration. *Ecological Research*, 19(1), 75-81.
- CIPR. Commission internationale pour la Protection du Rhin. (2016). Plan d'avertissement et d'Alerte Rhin-Déclaration 2016.
- CIPR. Commission internationale pour la Protection du Rhin. (2015a). Communiqué. <https://www.iksr.org/fr/documentsarchive/communique-de-presse/communiques-de-presse-presentation-individuelle/news/detail/News/2015-annee-record-pour-le-saumon-plus-de-150-saumons-adultes-ont-franchi-la-passe-diffezheim/printer.html>
- CIPR. (2015b). Commission internationale pour la Protection du Rhin. Distribution des macrophytes dans le Rhin 2012/2013. Rapport n°225. 36 p.
- CIPR. (2009). Commission internationale pour la Protection du Rhin. Programme de mesure biologique Rhin 2006/2007, partie II-D. Le macrozoobenthos du Rhin 2006/2007. Schöll, F., rapport n° 172, 41 p.
- CIPR. (2004). Commission internationale pour la Protection du Rhin. Impact des usines hydroélectriques dans les affluents du Rhin sur la dévalaison des poissons migrateurs - 70ème Assemblée plénière - 7 et 8 juillet 2004, Berne, rapport n° 140, 8 p., Coblenz.

- CIPR. (2002). Commission internationale pour la Protection du Rhin. Le macrozoobenthos du Rhin 2000. 68^{ème} Assemblée plénière – 2 et 3 juillet 2002 – Luxembourg, Schöll, F, rapport n°128-, 46 p., Coblenze.
- Clewell, A.F. & Aronson, J. (2013). *Ecological restoration: principles, values, and structure of an emerging profession*. Island Press, 216 pp. ISBN : 978-1610911689
- Clutier, A., Aelbrecht, D., El Kadi Abderrezzak, K., Die Moran, A., Pinte, K., & Barillier, A. (2012). Restauration du transport sédimentaire dans le Vieux Rhin par érosion maîtrisée des berges. In *International Conference on Integrative Sciences and Sustainable Development of Rivers*, pp. 26-28.
- Combroux, I., Bornette, G., & Amoros, C. (2002). Plant regenerative strategies after a major disturbance: the case of a riverine wetland restoration. *Wetlands*, 22(2), 234-246.
- Copp, G.H., Bianco, P.G., Bogutskaya, N.G., Erös, T., Falka, I., Ferreira, M.T., ... & Wiesner, C. (2005). To be, or not to be, a non- native freshwater fish? *Journal of Applied Ichthyology*, 21(4): 242–262
- Cristofoli, S., & Mahy, G. (2010). Restauration écologique: contexte, contraintes et indicateurs de suivi. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 14(1), 203.
- Čuda, J., Rumlerová, Z., Brůna, J., Skálová, H., & Pyšek, P. (2017). Floods affect the abundance of invasive *Impatiens glandulifera* and its spread from river corridors. *Diversity and Distributions*, 23(4), 342-354.
- David, G.M., Staentzel, C., Schlumberger, O., Perrot-Minnot, M.J., Beisel, J.N., & Hardion, L. (2017a). A minimalist macroparasite diversity in the round goby of the Upper Rhine reduced to an exotic acanthocephalan lineage. *Parasitology*, 1-7.
- David, P., Thebault, E., Anneville, O., Duyck, P.F., Chapuis, E., & Loeuille, N. (2017b). Impacts of invasive species on food webs: a review of empirical data. In *Advances in Ecological Research* (Vol. 56, pp. 1-60). Academic Press.
- De Barba, M., Miquel, C., Boyer, F., Mercier, C., Rioux, D., Coissac, E., & Taberlet, P. (2014). DNA metabarcoding multiplexing and validation of data accuracy for diet assessment: application to omnivorous diet. *Molecular Ecology Resources*, 14(2), 306-323.
- Die Moran, A, El kadi Abderrezzak, K., Mosselman, E., Habersack, H., Lebert, F., Aelbrecht, D., & Laperrousaz, E. (2013). Physical model experiments for sediment supply to the old Rhine through induced bank erosion. *International Journal of Sediment Research*, 28(4), 431-447.
- Die Moran, A. (2012). Physical and numerical modelling investigation of induced bank erosion as a sediment transport restoration strategy for trained rivers. The case of the Old Rhine (France). Thèse de Doctorat, EDF R&D – Ecole des Ponts Paris Tech, Université ParisEst, 219 p.
- Dudgeon, D., Arthington, A.H., Gessner, M.O., Kawabata, Z.I., Knowler, D.J., Lévêque, C., ... & Sullivan, C.A. (2006). Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological reviews*, 81(2), 163-182.
- Dufour, S., & Piégay, H. (2009). From the myth of a lost paradise to targeted river restoration: forget natural references and focus on human benefits. *River Research and Applications*, 25, 568–581.
- Dutoit, T. (2013). L'ingénierie écologique, nouvel oxymore ou nouveau paradigme écologique? <https://www.sfecologie.org/regard/r44-eco-ingenierie-thierry-dutoit/>
- Dutoit, T., & Rey, F. (2009). Écologie de la restauration et ingénierie écologique: enjeux, convergences, applications. *Ingénieries EAT NS*, 1-171.
- Dynesius, M., & Nilsson, C. (1994). Fragmentation and flow regulation of river systems in the northern third of the world. *Science*, 266(5186), 753-762. doi:10.1126/science.266.5186.753
- EDF. (2016). Note sur les QR en 2016. Mis à jour du 14/01/16.
- EDF. (2009). Estimation de la capacité de transport solide par charriage dans le Vieux Rhin. LNHE, Chatou, 30 p
- EDF. (2006). Etude d'impact sur l'environnement de la concession hydroélectrique de Kembs. Rapport Ecotec. 500 p. + annexes
- Ecke, F., Hellsten, S., Köhler, J., Lorenz, A. W., Rääpysjärvi, J., Scheunig, S., ... & Baattrup-Pedersen, A. (2016). The response of hydrophyte growth forms and plant strategies to river restoration. *Hydrobiologia*, 769(1), 41-54.
- ECOTEC (2015). Rapport d'étude. Aménagement hydroélectrique de Kembs. Suivi piscicole 2015 pour la station O3. Décembre 2015. 20 p.
- ECOTEC (2014a). Suivi des milieux aquatique – macroinvertébrés. Kembs 2014. 129 p.
- ECOTEC (2014b). Aménagement hydroélectrique de Kembs. Suivi piscicole 2014 sur la station O3. Rapport d'étude Février 2015. 19 p.

- ECOTEC (2013). Aménagement hydroélectrique de Kembs. Suivi écologique et piscicole 2013 en O3. Rapport d'étude Novembre 2014. 21 p.
- ECOTEC & PEDON. (2010). Etat zéro du suivi écologique de l'aménagement hydroélectrique de Kembs. Rapport final. 177 p.
- Eschbach, D. (2017). Trajectoire temporelle et monitoring hydro-morphologique d'une anastomose rhénane restaurée. Le Bauerngrundwasser dans l'île du Rohrschollen (Strasbourg, France). Thèse soutenue le 25 septembre 2017, 233 p.
- Fairchild, W. L., Swansburg, E. O., Arsenault, J. T., & Brown, S. B. (1999). Does an association between pesticide use and subsequent declines in catch of Atlantic salmon (*Salmo salar*) represent a case of endocrine disruption? *Environmental Health Perspectives*, 107(5), 349.
- Fattorini, M., & Halle, S. (2004). The dynamic environmental filter model: How do filtering effects changes in assembling communities after disturbance. *Assembly rules and restoration ecology: Bridging the gap between theory and practice*, 96-114.
- Feld, C. K., Birk, S., Bradley, D. C., Hering, D., Kail, J., Marzin, A., ... & Pont, D. (2011). From natural to degraded rivers and back again: a test of restoration ecology theory and practice. In *Advances in ecological research* (Vol. 44, pp. 119-209). Academic Press.
- Feld, C.K., Martins da Silva, P., Paulo Sousa, J., De Bello, F., Bugter, R., Grandin, U., ... & Harrison, P. (2009). Indicators of biodiversity and ecosystem services: a synthesis across ecosystems and spatial scales. *Oikos* 118:1862–1871. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17860.x>.
- Feld, C. K., & Hering, D. (2007). Community structure or function: effects of environmental stress on benthic macroinvertebrates at different spatial scales. *Freshwater Biology*, 52(7), 1380-1399.
- Friberg, N., Harrison, L., O'hare, M., & Tullos, D. (2017). Restoring rivers and floodplains: Hydrology and sediments as drivers of change. *Ecohydrology*, 10(5).
- Friberg, N., Angelopoulos, N.V., Buijse, A.D., Cowx, I.G., Kail, J., Moe, T.F., ...& Wolter, C. (2016). Effective river restoration in the 21st century: from trial and error to novel evidence-based approaches. In *Advances in Ecological Research* (Vol. 55, pp. 535-611). Academic Press.
- Friberg, N. (2014). Impacts and Indicators of Change in Lotic Ecosystems. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water*. doi:10.1002/wat2.1040.
- Friedrich, G., & Muller, D. (1984). Rhine. In *Ecology on European rivers*. Blackwell Scientific. 265-315 pp.
- Fujii, Y., Shibuya, T., Nakatani, K., Itani, T., Hiradate, S., & Parvez, M. M. (2004). Assessment method for allelopathic effect from leaf litter leachates. *Weed Biology and Management*, 4(1), 19-23.
- Gallet, S., & Sawtschuk, J. (2014). Restoration dynamics evaluation by vegetation mapping and transition matrix modelling: analysis of 20 yr of restoration and management at the megalithic site of Carnac (Brittany, France). *Applied vegetation science*, 17(2), 225-235.
- Garnier, A., & Barillier, A. (2015). The Kembs project: environmental integration of a large existing hydropower scheme. *La Houille Blanche*, (4), 21-28.
- Géoportail, IGN. <https://www.geoportail.gouv.fr>. (consulté de 2014 à 2018)
- Gilvear, D.J., Greenwood, M.T., Thoms, M.C., & Wood, P.J. (Eds.). (2016). *River science: Research and management for the 21st century*. John Wiley & Sons.
- Gilvear, D.J., Spray, C.J., & Casas-Mulet, R. (2013). River rehabilitation for the delivery of multiple ecosystem services at the river network scale. *Journal of environmental management*, 126, 30-43.
- Glöer, P., & Meier-Brook, C., (2003). Süßwassermollusken: Ein Bestimmungsschlüssel für die Bundesrepublik Deutschland, 13. neubearbeitete Auflage. Deutscher Jugendbund für Naturbeobachtung, Hamburg, Germany.
- Gostner, W., Alp, M., Schleiss, A.J., & Robinson, C.T. (2013). The hydro-morphological index of diversity: a tool for describing habitat heterogeneity in river engineering projects. *Hydrobiologia*, 712(1), 43-60.
- Guardiola, M., Uriz, M.J., Taberlet, P., Coissac, E., Wangenstein, O.S., & Turon, X. (2015). Deep-sea, deep-sequencing: metabarcoding extracellular DNA from sediments of marine canyons. *PLoS One*, 10(10), e0139633.
- Haase, P., Hering, D., Jähnig, S.C., Lorenz, A.W., & Sundermann, A. (2013). The impact of hydromorphological restoration on river ecological status: a comparison of fish, benthic invertebrates, and macrophytes. *Hydrobiologia*, 704(1), 475-488.

- Hallett, L. M., Diver, S., Eitzel, M.V., Olson, J.J., Ramage, B. S., Sardinas, H., ... & Suding, K. N. (2013). Do we practice what we preach? Goal setting for ecological restoration. *Restoration Ecology*, 21(3), 312-319.
- Heiler, G., Hein, T., & Schiemer, F. (1995). Hydrological connectivity and flood pulses as the central aspects for the integrity of a river-floodplain system. *Regulated Rivers: Research and Management*, 11, 351-361.
- Heller, V. (2011). Scale effects in physical hydraulic engineering models. *Journal of Hydraulic Research*, 49(3), 293-306.
- Hempel, M., Neukamm, R., & Thiel, R. (2016). Effects of introduced round goby (*Neogobius melanostomus*) on diet composition and growth of zander (*Sander lucioperca*), a main predator in European brackish waters. *Aquatic Invasions*, 11(2), 167-178.
- Hess, A.D. (1941). New limnological sampling equipment. *Limnological society of America*, special publication 6.
- Hobbs, R.J., Higgs, E., & Harris, J.A. (2009). Novel ecosystems: implications for conservation and restoration. *Trends in ecology & evolution*, 24(11), 599-605.
- Hobbs, R.J., & Harris, J.A. (2001). Restoration ecology: repairing the earth's ecosystems in the new millennium. *Restoration ecology*, 9(2), 239-246.
- Hobbs, R.J., & Norton, D.A. (1996). Towards a conceptual framework for restoration ecology. *Restoration ecology*, 4(2), 93-110.
- Hoff, M., 1975. Premier aperçu sur les groupements végétaux de la Petite Camargue alsacienne. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Colmar* 56: 3-26.
- Huet, M. (1949). Aperçu des relations entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes. *Schweiz. Z. Hydrol.* 11(3-4): 332-351.
- Hughes, F.M.R., Colston, A., & Mountford, J.O. (2005). Restoring riparian ecosystems: the challenge of accommodating variability and designing restoration trajectories. *Ecology and society*, 10(1).
- Hurlbert, S.H. (1971). The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology*, 52, 577-586.
- Hynes, H.B.N. (1983). Groundwater and stream ecology. *Hydrobiologia*, 100(1), 93-99.
- Hynes, H.B.N. (1970). The ecology of running waters. University of Toronto Press, Toronto, 555 p. doi: 10.4319/lo.1971.16.3.0593
- Illies, J., & Botosaneanu, L. (1963). Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes, considérées surtout du point de vue faunistique. *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*. 12: 1-57.
- Interreg, (2012). Redynamisation du Vieux Rhin. Projet Interreg 2009-2012. Rapport, 87 p. Région Alsace.
- Jackson, D.A., & Harvey, H.H. (1989). Biogeographic associations in fish assemblages: local versus regional processes. *Ecology* 70:1472-1484.
- Jähnig, S.C., Lorenz, A.W., Hering, D., Antons, C., Sundermann, A., Jedicke, E., & Haase, P. (2011). River restoration success: a question of perception. *Ecological Applications*, 21(6), 2007-2015.
- Jähnig, S. C., Brabec, K., Buffagni, A., Erba, S., Lorenz, A. W., Ofenböck, T., ... & Hering, D. (2010). A comparative analysis of restoration measures and their effects on hydromorphology and benthic invertebrates in 26 central and southern European rivers. *Journal of Applied Ecology*, 47(3), 671-680.
- Jähnig, S. C., Brunzel, S., Gacek, S., Lorenz, A. W., & Hering, D. (2009). Effects of re-braiding measures on hydromorphology, floodplain vegetation, ground beetles and benthic invertebrates in mountain rivers. *Journal of Applied Ecology*, 46(2), 406-416.
- Januschke, K., Jähnig, S. C., Lorenz, A. W., & Hering, D. (2014). Mountain river restoration measures and their success (ion): effects on river morphology, local species pool, and functional composition of three organism groups. *Ecological Indicators*, 38, 243-255.
- Jaunatre, R., Buisson, E., Muller, I., Morlon, H., Mesléard, F., & Dutoit, T. (2013). New synthetic indicators to assess community resilience and restoration success. *Ecological indicators*, 29, 468-477.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., & Shachak, M. (1997). Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, 78(7), 1946-1957.
- Jongman, R.H.G. (2002). Homogenisation and fragmentation of the European landscape: ecological consequences and solutions. *Landscape and urban planning*, 58(2-4), 211-221.

- Jude, D.J., & DeBoe, S.F. (1996). Possible impact of gobies and other introduced species on habitat restoration efforts. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53(S1), 136-141.
- Jungwirth, M., Muhar, S., & Schmutz, S. (2002). Re-establishing and assessing ecological integrity in riverine landscapes. *Freshwater Biology*, 47(4), 867-887.
- Junk, W.J., Bayley P.B., & Sparks R.E. (1989). The flood pulse concept, *Can. Spec. Fish. Aquat. Sci.*, 106, 110-127
- Kail, J., Brabec, K., Poppe, M. & Januschke, K. (2015). The effect of river restoration on fish, macroinvertebrates and macrophytes: a meta-analysis. *Ecological Indicators* 58: 311-321.
- Kalchhauser, I., Mutzner, P., & Burkhardt-Holm, P. (2013). Arrival of round goby *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) and bighead goby *Ponticola kessleri* (Günther, 1861) in the High Rhine (Switzerland). *BioInvasions Records*, 2.
- Keddy, P.A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3(2), 157-164.
- Keruzore, A.A., Willby, N.J., & Gilvear, D.J. (2013). The role of lateral connectivity in the maintenance of macrophyte diversity and production in large rivers. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 23(2), 301-315.
- Kinzelbach, R (1982). Veränderungen der Fauna im Oberrhein. In: Natur und Landschaft am Oberrhein, Versuch einer Bilanz - Ges. Förd. Wiss., Speyer (Verlag der Pfalz), pp. 66-88
- Kiss, A. (1987). "Tchernobâle" ou la pollution accidentelle du Rhin par des produits chimiques. *Annuaire français de droit international*, 33(1), 719-727.
- Kline, S.J. (2012). *Similitude and approximation theory*. Springer Science & Business Media.
- Kloppmann, W., Bourhane, A., & Schomburgk, S. (2010). *Salinisation des masses d'eaux en France métropolitaine et dans l'Outre-mer*. Rapport BRGM/RP-59496-FR, 144 p.
- Kondolf, G., Boulton, A., O'Daniel, S., Poole, G., Rahel, F., Stanley, E., ... & Huber, H. (2006). Process-based ecological river restoration: visualizing three-dimensional connectivity and dynamic vectors to recover lost linkages. *Ecology and society*, 11(2).
- Kornis, M.S., Mercado-Silva, N., & Vander Zanden, M.J. (2012). Twenty years of invasion: a review of round goby *Neogobius melanostomus* biology, spread and ecological implications. *Journal of fish biology*, 80(2), 235-285.
- Kristensen, P. (2004). The DPSIR Framework. Conference UNEP Headquarters, Nairobi, Kenya. <http://wwz.ifremer.fr/dce/content/download/69291/913220/file/DPSIR.pdf>
- Lake, P.S. (2001). On the maturing of restoration: linking ecological research and restoration. *Ecological Management & Restoration*, 2(2), 110-115.
- Lapin, K., Bernhardt, K.G., Mayer, E., Roithmayr, S., Neureiter, J., & Horvath, C. (2016). Monitoring river restoration efforts: do invasive alien plants endanger the success? A case study of the Traisen River. *Journal of Environmental Protection*, 7(06), 831.
- Lederer, A.M., Janssen, J., Reed, T., & Wolf, A. (2008). Impacts of the introduced round goby (*Apollonia melanostoma*) on dreissenids (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*) and on macroinvertebrate community between 2003 and 2006 in the littoral zone of Green Bay, Lake Michigan. *Journal of Great Lakes Research*, 34(4), 690-697.
- Le Floc'h, É., & Aronson, J. (1995). Écologie de la restauration. Définition de quelques concepts de base. *Natures Sciences Sociétés*, 3, s29-s35.
- Lepori, F., Palm, D., Brännäs, E., & Malmqvist, B. (2005). Does restoration of structural heterogeneity in streams enhance fish and macroinvertebrate diversity?. *Ecological Applications*, 15(6), 2060-2071.
- Leuven, R.S., van der Velde, G., Baijens, I., Snijders, J., van der Zwart, C., Lenders, H.R., & bij de Vaate, A. (2009). The river Rhine: a global highway for dispersal of aquatic invasive species. *Biological invasions*, 11(9), 1989.
- Lortie, C.J., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F.I., & Callaway, R.M. (2004). Rethinking plant community theory. *Oikos*, 107(2), 433-438.
- Louhi, P., Mykrä, H., Paavola, R., Huusko, A., Vehanen, T., Mäki-Petäys, A., & Muotka, T. (2011). Twenty years of stream restoration in Finland: little response by benthic macroinvertebrate communities. *Ecological Applications*, 21(6), 1950-1961.

- Louvel, J., Gaudillat, V., Poncet, L. (2013). EUNIS, European Nature Information System, Système d'information européen sur la nature. Classification des habitats. Traduction française. Habitats terrestres et d'eau douce. *Muséum national d'Histoire naturelle – Service du patrimoine naturel*, Paris, France, 289 p.
- Lyon, J., Stuart, I., Ramsey, D., & O'Mahony, J. (2010). The effect of water level on lateral movements of fish between river and off-channel habitats and implications for management. *Marine and Freshwater Research*, 61(3), 271-278.
- McGarigal, K., Cushman, S.A., & Ene, E. (2012). FRAGSTATS v4: spatial pattern analysis program for categorical and continuous maps. University of Massachusetts, Amherst, Massachusetts, USA. <http://www.umass.edu/geo/gis/aAEbMk>.
- Mahlum, S., Cote, D., Wiersma, Y. F., Pennell, C., & Adams, B. (2017). Does restoration work? It depends on how we measure success. *Restoration Ecology*.
- Maire, G. (1997). *Evolution des objectifs d'aménagement du Rhin et de ses espaces riverains en Alsace, aux XIX^e et XX^e*. In Racine P Fleuves, rivières et canaux dans l'Europe occidentale et médiane (Actes du colloque des 1-2 décembre 1995. Association Interuniversitaire de l'Est et C.R.D.P. de Nancy), 445–454.
- Malavoi, J.R., & Adam, P. (2007). La restauration hydromorphologique des cours d'eau: concepts et principes de mise en œuvre. *Ingénieries-EAT*, 50, 49-61.
- Manuscrit A : Staentzel, C., Kondolf, M., Combroux, I., Barillier, A. & Beisel, J.N. (en prep.). Gravel augmentation and controlled bank erosion, a review of large-river restoration.
- Manuscrit B : Staentzel, C., Arnaud, F., Combroux, I., Schmitt, L., Trémolières, M., Grac, C., Piégay, H., Barillier, A., Chardon, V. & Beisel, J. N. (2018). How do instream flow increase and gravel augmentation impact biological communities in large rivers: A case study on the Upper Rhine River. *River Research and Applications*, 34(2) 153-164.
- Manuscrit C : Staentzel, C., Beisel, J. N., Gallet, S., Hardion, L., Barillier, A., & Combroux I. (accepté) A multiscale assessment protocol to quantify effects of restoration works on alluvial vegetation communities.
- Manuscrit D : Staentzel, C., Combroux, I., Barillier, A., Grac, C. & Beisel, J.N. (soumis) Effects of a river restoration project along the Old Rhine River (France-Germany): responses of macroinvertebrate communities.
- Manuscrit E : Staentzel, C., Rouifed S., Beisel, J.N. & Combroux, I. (en prep.) Environmental impacts of exotic riparian plants in alluvial floodplain: a case study of *Reynoutria japonica* leaf litter
- Manuscrit F : Staentzel, C., Schlumberger, O., Barillier, A., Valentini, A. & Beisel, J.N. (en prep.) Invasion of Gobiidae and river restoration in the Rhine River: what consequences for local biological communities
- Marchal, M., & Delmas, G., (1959). L'aménagement du Rhin à courant libre du Bâle à Lauterbourg. *La Houille Blanche*, pp. 177–202. doi:10.1051/lhb/1959032
- Masson, L., Masson, G., Beisel, J. N., Gutowsky, L. F. G., & Fox, M. G. (2018). Consistent life history shifts along invasion routes? An examination of round goby populations invading on two continents. *Diversity and Distributions*.
- McDonald, T., & Williams, J. (2009). A perspective on the evolving science and practice of ecological restoration in Australia. *Ecological Management & Restoration*, 10(2), 113-125.
- McNeill, J.R. (2014). *Du nouveau sous le soleil: Une histoire de l'environnement mondial au XX^e siècle*. Editions Champ Vallon. ISBN: 9782876735309, 517 p.
- Meyer, A., Combroux, I., Schmitt, L., & Trémolières, M. (2013). Vegetation dynamics in side-channels reconnected to the Rhine River: what are the main factors controlling communities trajectories after restoration?. *Hydrobiologia*, 714(1), 35-47.
- Mikl, L., Adámek, Z., Roche, K., Všeticková, L., Šlapanský, L., & Jurajda, P. (2017). Invasive Ponto-Caspian gobies in the diet of piscivorous fish in a European lowland river. *Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie*, 190(2), 157-171.
- Millenium Ecosystem Assessment (2005). Biodiversity. *Ecosystems and Human Well-being: Current State and Trends: Findings of the Condition and Trends Working Group*. Island Press, Washington, 77-122 pp.
- Miller, J.R., & Hobbs, R.J. (2007). Habitat restoration—Do we know what we're doing?. *Restoration Ecology*, 15(3), 382-390.

- Modiba, R.V., Joseph, G. S., Seymour, C. L., Fouché, P., & Foord, S. H. 2017. Restoration of riparian systems through clearing of invasive plant species improves functional diversity of Odonate assemblages. *Biological Conservation*, 214, 46-54.
- Mondy, C.P., & Usseglio-Polatera, P. (2014). Using fuzzy-coded traits to elucidate the non-random role of anthropogenic stress in the functional homogenisation of invertebrate assemblages. *Freshwater Biology*, 59(3), 584-600.
- Moorhouse, T.P., & Macdonald, D.W. (2015). Are invasives worse in freshwater than terrestrial ecosystems?. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water*, 2(1), 1-8.
- Moore, J.W. (2006). Animal ecosystem engineers in streams. *AIBS Bulletin*, 56(3), 237-246.
- Morandi, B., & Piégay, H. (2017). Restauration de cours d'eau en France: comment les définitions et les pratiques ont-elles évolué dans le temps et dans l'espace, quelles pistes d'action pour le futur. *Collection Comprendre pour agir*.
- Morandi, B., Piégay, H., Lamouroux, N., Vaudor, L. (2014). How is success or failure in river restoration projects evaluated? Feedback from French restoration projects. *Journal of Environmental Management*, 137, 178-188.
- Moravcová L, Pyšek P, Jarošík V, & Zákavský P. (2011). Potential phytotoxic and shading effects of invasive *Fallopia* (Polygonaceae) taxa on the germination of native dominant species. *NeoBiota* 9, 31–47. doi: 10.3897/neobiota.9.1266
- Mouillot, D., Graham, N.A., Villéger, S., Mason, N.W., & Bellwood, D.R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in ecology & evolution*, 28(3), 167-177.
- Moyle, P.B. (2014). Novel aquatic ecosystems: the new reality for streams in California and other Mediterranean climate regions. *River Research and Applications*, 30(10), 1335-1344.
- Muhar, S., Januschke, K., Kail, J., Poppe, M., Schmutz, S., Hering, D., & Buijse, A.D. (2016). Evaluating good-practice cases for river restoration across Europe: context, methodological framework, selected results and recommendations. *Hydrobiologia*, 769(1), 3-19.
- Muhar, S., & Jungwirth, M. (1998). Habitat integrity of running waters—assessment criteria and their biological relevance. *Hydrobiologia*, 386(1-3), 195.
- Müller A., Legendre T., Lemaître V., & Darses O. (2017). La séquence « éviter, réduire et compenser », un dispositif consolidé. Commissaire général au développement durable, Ministère de l'environnement de l'énergie et de la mer, en charge des relations internationales sur le climat.
- Naiman, R.J. (2013). Socio-ecological complexity and the restoration of river ecosystems. *Inland Waters*, 3(4), 391-410.
- Newbold, J.D., Elwood, J. W., O'Neill, R.V., & Winkle, W.V. (1981). Measuring nutrient spiralling in streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 38(7), 860-863.
- Newson, M., & Large, A.R. (2006). 'Natural' rivers, 'hydromorphological quality' and river restoration: a challenging new agenda for applied fluvial geomorphology. *Earth Surface Processes and Landforms*, 31(13), 1606-1624.
- Nilsson, C., Aradottir, A.L., Hagen, D., Halldórsson, G., Høegh, K., Mitchell, R.J., ... & Wilson, S.D. (2016). Evaluating the process of ecological restoration. doi: dx.doi.org/10.5751/ES-08289-210141
- Nilsson, C., Polvi, L.E., Gardeström, J., Hasselquist, E.M., Lind, L., & Sarneel, J.M. (2015). Riparian and in-stream restoration of boreal streams and rivers: success or failure?. *Ecohydrology*, 8(5), 753-764.
- Nilsson, C., Reidy, C.A., Dynesius, M., & Revenga, C. (2005). Fragmentation and flow regulation of the world's large river systems. *Science*, 308(5720), 405-408.
- Nilsson, A. (Ed.). (1997). *Aquatic insects of North Europe: a taxonomic handbook*. Apollo Books.
- Nilsson, A. (Ed.). (1996). *Aquatic Insects of North Europe: A Taxonomic Handbook.. Volume 1- Ephemeroptera-Plecoptera-Heteroptera- Neuroptera-Megaloptera-Coleoptera-Trichoptera- Lepidoptera*. Apollo Books.
- Ock, G., Sumi, T., & Takemon, Y. (2013). Sediment replenishment to downstream reaches below dams: implementation perspectives. *Hydrological Research Letters*, 7(3), 54-59.
- O'Connor, J.E., Duda, J.J., & Grant, G.E. (2015). 1000 dams down and counting. *Science*, 348(6234), 496-497.

- Odum, H. T., & Odum, B. (2003). Concepts and methods of ecological engineering. *Ecological Engineering*, 20(5), 339-361.
- Olden, J.D, Comte, L., & Giam, X. (2016). *Biotic Homogenisation*. In: eLS. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester.doi:10.1002/9780470015902.a0020471.pub2
- Oliveira, A.G., Baumgartner, M.T., Gomes, L.C., Dias, R.M., & Agostinho, A.A. (2018). Long-term effects of flow regulation by dams simplify fish functional diversity. *Freshwater Biology*, 63(3), 293-305.
- Paillex, A., Dolédec, S., Castella, E., & Mérigoux, S. (2009). Large river floodplain restoration: predicting species richness and trait responses to the restoration of hydrological connectivity. *Journal of Applied Ecology*, 46(1), 250-258.
- Pajuluoma, S. (2010). Is the restoration of rivers and streams sustainable? Sustainable Water Management 2010 - Uppsala University, Sweden
- Palmer, M.A., Hondula, K.L., & Koch, B.J. (2014). Ecological restoration of streams and rivers: shifting strategies and shifting goals. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45, 247-269.
- Palmer, M.A., Menninger, H.L., & Bernhardt, E. (2010). River restoration, habitat heterogeneity and biodiversity: a failure of theory or practice?. *Freshwater biology*, 55(s1), 205-222.
- Palmer, M., Allan, J.D., Meyer, J., & Bernhardt, E.S. (2007). River restoration in the twenty-first century: data and experiential knowledge to inform future efforts. *Restoration Ecology*, 15(3), 472-481.
- Palmer, M.A., & Allan, J.D. (2006). Restoring rivers. *Issues in Science and Technology*, 22(2), 40-48.
- Palmer, M.A., Bernhardt, E.S., Allan, J.D., Lake, P.S., Alexander, G., Brooks, S., ... & Galat, D.L. (2005). Standards for ecologically successful river restoration. *Journal of applied ecology*, 42(2), 208-217.
- Pander, J., & Geist, J. (2013). Ecological indicators for stream restoration success. *Ecological indicators*, 30, 106-118.
- Pedersen, M.L., Andersen, J.M., Nielsen, K., & Linnemann, M. (2007). Restoration of Skjern River and its valley: Project description and general ecological changes in the project area. *Ecological engineering*, 30(2), 131-144.
- PEDON. (2011). Suivi écologique du Rhin au droit de la centrale de Kembs – caractérisation du milieu biologique aquatique. Macroinvertébrés benthiques. Campagnes printanière et estivale. 137 p.
- Peiry, J.L. (2003). Expertise géomorphologique dans le cadre du renouvellement de la concession du barrage de Kembs. Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand. 6 p.
- Petts, G.E., & Gurnell, A.M. (2005). Dams and geomorphology: research progress and future directions. *Geomorphology*, 71(1-2), 27-47.
- Petts, G.E., & Amoros, C. (1996). The fluvial hydrosystem. In *The Fluvial Hydrosystems* (pp. 1-12). Springer, Dordrecht.
- Petts, G.E., Moeller, H., & Roux, A.L. (1989). Historical change of large alluvial rivers: Western Europe, ISBN 0-471-92163-7, 355 p.
- Piégay, H., Aelbrecht, D., Béal, D., Alonso, C., Armbruster, J., Arnaud, F., ... & Brousse, G. (2010). Restauration morpho-dynamique et redynamisation de la section court-circuitée du Rhin en aval du barrage de Kembs (projet INTERREG/EDF). In *Congrès SHF: "Environnement et Hydro-électricité"* (8 p.).
- Piégay, H., Pautou, G., & Ruffinoni, C. (2003). *Les Forêts riveraines des cours d'eau: écologie, fonctions et gestion*. Forêt privée française.
- Pielou, E.C., (1966). The measurement of diversity in different types of biological collections. *J. Theor. Biol.* 13, 131-144.
- Pinte, K., Clutier, A., Schmitt, L., Aelbrecht, D., Skunpinski, G., Eschbach, D., & Hubeny, A. (2015). Restauration d'un fleuve court-circuité (Vieux Rhin, France) par érosion latérale maîtrisée : premiers résultats concernant la bathymétrie, la topographie, le traçage de la charge de fond et la granulométrie. *IS RIVERS 2015 Congress*.
- Piscart, C., & Bollache, L. (2012). *Crustacés amphipodes de surface: gammares d'eau douce*. Association française de limnologie. 122 p.
- Poff, N.L., & Zimmerman, J., (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., Allan, J.D., Bain, M.B., Karr, J.R., Prestegard, K.L., Richter, B.D., Sparks, R.E., & Stromberg, J.C. (1997). The natural flow regime. *BioScience* 47(11), 769–784.
- Poff, N.L. (1997). Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society* 16, 391-409.
- Postel, S., & Richter, B. (2012). *Rivers for life: managing water for people and nature*. Island Press. ISBN: 9781559634441. 220 p.
- Predick, K.I., & Turner, M.G. (2008). Landscape configuration and flood frequency influence invasive shrubs in floodplain forests of the Wisconsin River (USA). *Journal of Ecology*, 96(1), 91-102.
- Pyšek, P., Richardson, D. M., Pergl, J., Jarošík, V., Sixtova, Z., & Weber, E. (2008). Geographical and taxonomic biases in invasion ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(5), 237-244.
- R Core Team. (2017). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from <https://www.R-project.org/>
- Rahel, F.J. (2007). Biogeographic barriers, connectivity and homogenization of freshwater faunas: it's a small world after all. *Freshwater biology*, 52(4), 696-710.
- Ramakrishnan, P.S. & Vitousek, P.M. (1989) Ecosystem level processes and the consequences of biological invasions. In: Biological invasions: a global perspective. SCOPE 37. J. A. Drake, H. A. Mooney, F. di Castri, R. H. Groves, F. J. Kruger, M. Rejmanek and M. Williamson (Eds). John Wiley and Sons, Chichester, pp. 281–300.
- Rees, H.C., Maddison, B.C., Middleditch, D.J., Patmore, J.R., & Gough, K.C. (2014). The detection of aquatic animal species using environmental DNA—a review of eDNA as a survey tool in ecology. *Journal of Applied Ecology*, 51(5), 1450-1459.
- REFORM D4.3. (2014). REstoring rivers FOR Effective Catchment Management (REFORM). Effects of large- and small- scale river restoration on hydromorphology and ecology. Deliverable D4.3 - Environment (Including Climate Change) - ENV.2011.2.1.2–1, Nov. 1, 2011 – October 31, 2015, 240 p.
- Rey, F., Gosselin, F., & Doré, A. (2014). *Ingénierie écologique: Action par et/ou pour le vivant?*. Editions Quae. ISBN: 9782759221356
- Roche, K.F., Janač, M., & Jurajda, P. (2013). A review of Gobiid expansion along the Danube-Rhine corridor—geopolitical change as a driver for invasion. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, (411), 01.
- Rollet, A.J., Piégay, H., Dufour, S., Bornette, G., & Persat, H. (2014). Assessment of Consequences of Sediment Deficit on a Gravel River Bed Downstream of Dams in Restoration Perspectives: Application of a Multicriteria, Hierarchical and Spatially Explicit Diagnosis. *River Research and Applications*. doi:10.1002/rra.2689.
- Roni, P., Hanson, K., & Beechie, T. (2008). Global review of the physical and biological effectiveness of stream habitat rehabilitation techniques. *North American Journal of Fisheries Management*, 28(3), 856-890.
- Roni, P., Beechie, T.J., Bilby, R.E., Leonetti, F.E., Pollock, M.M., & Pess, G.R. (2002). A review of stream restoration techniques and a hierarchical strategy for prioritizing restoration in Pacific Northwest watersheds. *North American Journal of Fisheries Management*, 22(1), 1-20.
- Roux, A.L. 1982. Le Haut-Rhône français: lieu privilégié d'une recherche interdisciplinaire sur la gestion écologique des ressources en eau. *Revue de géographie de Lyon*, 57(1), 5-6.
- Ruiz-Jaen, M.C., & Aide, T. M. (2005). Restoration success: how is it being measured? *Restoration ecology*, 13(3), 569-577.
- Sapota, M.R. (2004). The round goby (*Neogobius melanostomus*) in the Gulf of Gdańsk – a species introduction into the Baltic Sea. *Hydrobiologia* 514, pp. 219-224.
- Schmitt, L., Hubeny, A., Skupinski, G., Eschbach, D., Bruckmann, F., Ouellet, M., & Staentzel, C. (2014). Etude géomorphologique du Vieux-Rhin. Site d'érosion maîtrisée O3. Suivi des traceurs (pit-tags) du charriage et de la granulométrie. Juin 2013 - juillet 2014. Laboratoire image ville environnement UMR 7362, Université de Strasbourg, CNRS, ENGEES, 30 p.

- Schmitt, L., Lebeau, M., Trémolières, M., Defraeye, S., Coli, C., Denny, E., ... & Gueidan, A. (2009). Le «Polder» d’Fierstein: objectifs, aménagements et retour d’expérience sur cinq ans de fonctionnement et de suivi scientifique environnemental (Rhin, France). *Ingénieries Eau-Agriculture-Territoires*, 67-84 pp.
- Schneider, J. (2009). Analyse ichtyo-écologique globale et évaluation de l’efficacité des mesures en cours et des mesures envisagées dans le bassin du Rhin pour réintroduire les poissons migrateurs. Etude réalisée pour le compte de la Commission Internationale pour la Protection du Rhin (CIPR).
- Schneider, M., Giesecke, F., Zollner, F. & Kerle, F. (2001). CASiMiR – Hikfsmittel zyr Mindestwasserfestlegung unter Berücksichtigung von Ökologie und Ökonomie. *Wasserwirtschaft*. 91(H.10): 486-490
- Schneider-Binder, E. (2009). Floodplain forests along the lower Danube. *Transylvanian Review of Systematical and Ecological Research*, (8), 113.
- Schnitzler-Lenoble, A., & Carbiener, R. (2007) *Forêts alluviales d'Europe: écologie, biogéographie, valeur intrinsèque*. Lavoisier, 387 p.
- Schumm, S.A. (1981). Evolution and response of the fluvial system, sedimentologic implications.
- SER (Society for Ecological Restoration Science and Policy Working Group). (2004). The SER primer on ecological restoration (available from <http://www.ser.org/>)
- Shannon, C.E. & Weaver, W. (1963). *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press
- Siegdaler, C.M. (1997). Le Rhin sous influences. (eds) Coprur. ISBN : 9782842080211, 84 p.
- Simpson, E.H. (1949). Measurement of diversity. *Nature* 163:688.
- Smith, E.P., Orvos, D.R., & Cairns Jr, J. (1993). Impact assessment using the before-after-control-impact (BACI) model: concerns and comments. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50(3), 627-637.
- Smith, C.L., & Powell, C.R. (1971). The summer fish communities of Brier Creek, Marshall County, Oklahoma. *American Museum novitates*; no. 2458.
- Souchon, Y., & Malavoi, J.R. (2012). Le démantèlement des seuils en rivière, une mesure de restauration en vogue: état des lieux et des connaissances, aperçu international des bénéfices physiques et écologiques potentiels. Rapport de synthèse, Pôle Hydroécologie des cours d'eau Onema-Irstea Lyon, MAEP-LHQ, 92 p.
- Souchon, Y. (2002). L’habitat des cours d’eau dans tous ses états. Habilitation à diriger des recherches (HDR, dissertation), 141 p.
- Speed, R., Tickner, D., Naiman, R., Gang, L., Sayers, P., Yu, W., Yuanyuan, L., Houjian, H., Jianting, C., Lili, Y., Zhongnan, Z. (2016). *River Restoration - A strategic approach to planning and management*, Modern Water Resources Engineering.
- Staentzel, C., Combroux, I., Barillier, A., Schmitt, L., Chardon, V., Garnier, A., Beisel, J.N. (accepté). Réponses des communautés biologiques à des actions de restauration de grands fleuves (Vieux Rhin, France). *La Houille Blanche*.
- Števove, B., & Kováč, V. (2013). Do invasive bighead goby *Neogobius kessleri* and round goby *N. melanostomus* (Teleostei, Gobiidae) compete for food?. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, (410), 08.
- Suding, K.N. (2011). Toward an era of restoration in ecology: successes, failures, and opportunities ahead. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 42:465–487.
- Suding, K.N., Gross, K.L., Houseman, G.R. 2004. Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends in ecology & evolution*, 19(1), 46-53.
- Taberlet, P., Bonin, A., Zinger, L., & Coissac, E. (2018). *Environmental DNA: For Biodiversity Research and Monitoring*: Oxford: Oxford University Press.
- Tachet, H., Richoux, P., Bournard, M., & Usseglio-Polatera, P. (2010). *Invertébrés d’eau douce: systématique, biologie, écologie* Paris: CNRS éditions.
- Temperton, V.M. (2004). *Assembly rules and restoration ecology: bridging the gap between theory and practice* (Vol. 5). (Eds.) Island Press.
- Tittizer, T., & Krebs, F. (2013). *Ökosystemforschung: der Rhein und seine Auen: eine Bilanz*. (Eds.). Springer-Verlag. ISBN: 978-3-642-79556-5
- Tittizer, T., Schöll, F., & Dommermuth, M. (1994). The development of the macrozoobenthos in the river Rhine in Germany during the 20th century. *Water Science and Technology*, 29(3), 21-28.

- Tockner, K., & Stanford, J.A. (2002). Riverine flood plains: present state and future trends. *Environmental conservation*, 29(3), 308-330.
- Tockner, K., Ward, J. V., Arscott, D. B., Edwards, P. J., Kollmann, J., Gurnell, A. M., ... & Maiolini, B. (2003). The Tagliamento River: a model ecosystem of European importance. *Aquatic Sciences*, 65(3), 239-253.
- Tonn, W.M., Magnuson, J.J., Rask, M., & Toivonen, J. (1990). Intercontinental comparison of small-lake fish assemblages: the balance between local and regional processes. *The American Naturalist*, 136(3), 345-375.
- Trémolières, M., Schnitzler, A., Carbiener, D., (2002). Quel système de référence pour la restauration des systèmes alluviaux rhénans? In *Revue Écologie (Terre Vie)* 9, 131–145.
- Trémolières, M., Carbiener, R., Ortscheit, A., Klein, J.-P., 1994. Changes in aquatic vegetation in Rhine floodplain streams in Alsace in relation to disturbance. In *Journal of Vegetation Science* 5, 169– 178.
- Tricart, J., & Bravard, J.P. (1991). *L'aménagement des trois plus grands fleuves européens : Rhin, Rhône et Danube. Problèmes et méfaits*. Annales de Géographie. t. 100, n°561-562. Numéro du Centenaire. pp. 668-713.
- Uehlinger, U., Wantzen, K.M., Leuven, R.S.E.W., & Arndt, H. (2009). *The Rhine river basin*, in: Tockner K. (Ed), *Rivers of Europe*. Academic Press, Amsterdam; London, pp. 199–245
- Urbanska, K.M., Webb, N.R., & Edwards, P.J. (Eds.). (1997). *Restoration ecology and sustainable development*. Cambridge University Press.
- Usseglio-Polatera P. (2003). Nouveaux outils d'évaluation de la qualité biologique des cours d'eau basés sur les traits de vie des macroinvertébrés benthiques. Conférence Professionnelle, Douai, 4 mars 2003. Agence de l'eau Artois-Picardie.
- Valentini, A., Miquel, C., Nawaz, M., Bellemain, E., Coissac, E., Pompanon, F., ... & Taberlet, P. (2009a). New perspectives in diet analysis based on DNA barcoding and parallel pyrosequencing: the trnL approach. *Molecular Ecology Resources*, 9(1), 51–60. doi:10.1111/j.1755-0998.2008.02352.x
- Valentini, A., Pompanon, F., & Taberlet, P. (2009b). DNA barcoding for ecologists. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(2), 110-117.
- van Andel, J., & Aronson, J. (2012). *Restoration ecology: the new frontier*. (Eds.) John Wiley & Sons, ISBN: 978-1-444-33635-1, 400 p.
- Vannote, R.L., Minshall, G.W., Cummins, K.W., Sedell, J.R., & Cushing, C.E. (1980). The river continuum concept. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 37(1), 130-137.
- Verdonschot, R., Kail, J., McKie, B.G. & Verdonschot, P.F.M. (2015). The role of benthic microhabitats in determining the effects of hydromorphological river restoration on macroinvertebrates. *Hydrobiologia*. doi: 10.1007/s10750-015-2575-8
- Veyret, Y., & Laganier, R. (2013). *Atlas des risques en France. Prévenir les catastrophes naturelles et technologiques*. (Eds) Autrement, collection Atlas/Monde, ISBN : 978-2-7467-3431-9, 96 p.
- Villéger, S., Mason, N.W., & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8), 2290-2301.
- Vischer, D. (2003). *Die Geschichte des Hochwasserschutzes in der Schweiz. Von den Anfängen bis ins 19. Jahrhundert*, Bern: Berichte des BWG, Serie Wasser 5.
- Vörösmarty, C.J., McIntyre, P.B., Gessner, M.O., Dudgeon, D., Prusevich, A., Green, P., ... & Davies, P. M. (2010). Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature*, 467(7315), 555.
- Wainwright, C.E., Staples, T.L., Charles, L.S., Flanagan, T.C., Lai, H.R., Loy, X., ... & Mayfield, M.M. (2017). Links between community ecology theory and ecological restoration are on the rise. *Journal of Applied Ecology*.
- Wantzen, K.M., Ballouche, A., Longuet, I., Bao, I., Bocoum, H., Cisse, L., ... & Marchese, M.R. (2016). River Culture: an eco-social approach to mitigate the biological and cultural diversity crisis in riverscapes. *Ecohydrology & Hydrobiology*, 16(1), 7-18.
- Ward, J.V., & Stanford, J.A. (1995). The serial discontinuity concept: extending the model to floodplain rivers. *River Research and Applications*, 10(2-4), 159-168.

- Ward, J.V. (1989). The Four-Dimensional Nature of Lotic Ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society* 8: 2–8.
- Waringer, J., & Graf, W. (2011). *Atlas der mitteleuropäischen Köcherfliegenlarven*. Mauch.
- Westgate, M.J., Likens, G.E. & Lindenmayer, D.B. (2012). Adaptive management of biological systems: A review. *Biological Conservation*, 158, pp. 128–139.
- White, P.S., & Pickett, S.T.A. (1985). Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. In: Pickett, S.T.A., White, P.S. (Eds). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York & London, USA, 3–13.
- White, P.S., & Walker, J.L. (1997). Approximating nature's variation: selecting and using reference information in restoration ecology. *Restoration Ecology*, 5(4), 338-349.
- Whiteway, S.L., Biron, P.M., Zimmermann, A., Venter, O., & Grant, J.W. (2010). Do in-stream restoration structures enhance salmonid abundance? A meta-analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 67(5), 831-841.
- Winemiller, K.O., Flecker, A.S., & Hoeinghaus, D.J. (2010). Patch dynamics and environmental heterogeneity in lotic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*, 29(1), 84-99.
- Wohl, E., Bledsoe, B.P., Jacobson, R.B., Poff, N.L., Rathburn, S.L., Walters, D.M., & Wilcox, A.C. (2015). The natural sediment regime in rivers: broadening the foundation for ecosystem management. *BioScience*, 65(4), 358-371.
- Wohl, E. 2012. Identifying and mitigating dam-induced declines in river health: Three case studies from the western United States. *International Journal of Sediment Research*, 27(3): 271-287.
- Wohl, E., Angermeier, P.L., Bledsoe, B., Kondolf, G.M., MacDonall, L., Merrit, D.M., Palmer, M.A., ... & Tarboton, D. (2005). River restoration. *Water Resour. Res.* 41, 1–12
- Woolsey, S., Capelli, F., Gonser, T.O.M., Hoehn, E., Hostmann, M., Junker, B., ... Tockner, K. (2007). A strategy to assess river restoration success. *Freshwater Biology*, 52(4), 752-769.
- Wortley, L., Hero, J.M., & Howes, M. (2013). Evaluating ecological restoration success: a review of the literature. *Restoration Ecology*, 21(5), 537-543.
- Zarfl, C., Lumsdon, A.E., Berlekamp, J., Tydecks, L., & Tockner, K. (2015). A global boom in hydropower dam construction. *Aquatic Sciences*, 77(1), 161-170.
- Zwick, P. (2004). Key to the West Palaearctic genera of stoneflies (Plecoptera) in the larval stage. *Limnologica-Ecology and Management of Inland Waters*, 34(4), 315-348.

ANNEXES

Annexe 1 : A minimalist macroparasite diversity in the roung goby of the Upper Rhine reduced to an exotic acanthocephalan lineage (David <i>et al.</i> , 2017a)	270
Annexe 2 : Réponses des communautés biologiques à des actions de restauration de grands fleuves (Vieux Rhin, France). (Staentzel <i>et al.</i> , accepté dans la Houille Blanche).....	277
Annexe 3 : Les gobies, des poissons envahisseurs dans le Rhin (Schlumberger <i>et al.</i> , 2018).	289
Annexe 4 : Vue globale du projet cartographique – disponibilité des données biologiques sur couches SIG	297
Annexe 5 : Localisation et description des stations de prélèvement de macroinvertébrés.....	302
Annexe 6 : Supporting file – manuscrit B	305
Annexe 7 : Supporting files – manuscrit C.....	307
Annexe 8 : Supporting files – manuscrit D.....	309
Annexe 9 : Supporting file – manuscrit F.....	313

Annexe 1 : A minimalist macroparasite diversity in the round goby of the Upper Rhine reduced to an exotic acanthocephalan lineage (David et al., 2017a)

Parasitology

cambridge.org/par

Research Article

Cite this article: David GM, Staentzel C, Schlumberger O, Perrot-Minnot M-J, Beisel J-N, Hardion L. A minimalist macroparasite diversity in the round goby of the Upper Rhine reduced to an exotic acanthocephalan lineage. *Parasitology* <https://doi.org/10.1017/S0031182017002177>

Received: 7 June 2017
Revised: 31 October 2017
Accepted: 1 November 2017

Keywords:

Exotic parasite; Invasive species; *Neogobius melanostomus*; *Pomphorhynchus laevis*; Rhine–Main–Danube corridor

Author for correspondence:

Gwendoline M. David, E-mail: gwendoline.david@u-psud.fr

A minimalist macroparasite diversity in the round goby of the Upper Rhine reduced to an exotic acanthocephalan lineage

Gwendoline M. David^{1,2}, Cybill Staentzel¹, Olivier Schlumberger^{1,3}, Marie-Jeanne Perrot-Minnot⁴, Jean-Nicolas Beisel^{1,3} and Laurent Hardion¹

¹Université de Strasbourg, CNRS, LIVE UMR 7362, F-67000 Strasbourg, France; ²Université de Paris-Sud, CNRS, ESE UMR 8079, F-91405 Orsay, France; ³École Nationale du Génie de l'Eau et de l'Environnement de Strasbourg (ENGEE), F-67070 Strasbourg, France and ⁴Université de Bourgogne Franche-Comté, CNRS, Biogéosciences UMR 6282, F-21000 Dijon, France

Abstract

The round goby, *Neogobius melanostomus*, is a Ponto-Caspian fish considered as an invasive species in a wide range of aquatic ecosystems. To understand the role that parasites may play in its successful invasion across Western Europe, we investigated the parasitic diversity of the round goby along its invasion corridor, from the Danube to the Upper Rhine rivers, using data from literature and a molecular barcoding approach, respectively. Among 1666 parasites extracted from 179 gobies of the Upper Rhine, all of the 248 parasites barcoded on the *c* oxidase subunit I gene were identified as *Pomphorhynchus laevis*. This lack of macroparasite diversity was interpreted as a loss of parasites along its invasion corridor without spillback compensation. The genetic diversity of *P. laevis* was represented by 33 haplotypes corresponding to a haplotype diversity of 0.65 ± 0.032 , but a weak nucleotide diversity of 0.0018 ± 0.00015 . Eight of these haplotypes were found in 88.4% of the 248 parasites. These haplotypes belong to a single lineage so far restricted to the Danube, Vistula and Volga rivers (Eastern Europe). This result underlines the exotic status of this Ponto-Caspian lineage in the Upper Rhine, putatively disseminated by the round goby along its invasion corridor.

Introduction

Freshwater ecosystems have been especially affected by the unintentional introduction of exotic species (Sala *et al.* 2000; Gherardi, 2007; Havel *et al.* 2015). The analysis of the mechanisms underlying successful invasions contributes to the protection of aquatic ecosystems against the impacts of future invaders (Nunes *et al.* 2015). Among these mechanisms, parasitic interactions could play a critical role in the invasion success of an exotic host, through their impact on both exotic and native species (Dunn and Hatcher, 2015). Since the review of Torchin *et al.* (2003) and subsequent studies (Torchin and Mitchell, 2004; Gendron *et al.* 2012; Paterson *et al.* 2012), it is suggested that invasive species are released from their enemies as they occupy new areas – a phenomenon named the 'enemy release hypothesis' (Williamson, 1996); but some exotic parasites may also be introduced with the exotic host. In this case, they can colonize native communities and decrease their performance, giving a competitive advantage to their initial exotic host (Gendron *et al.* 2012). On the other hand, introduced species can be then colonized by non-specific native parasites from their new environment (Poulin and Mouillot, 2003; Gendron *et al.* 2012). These spillover–spillback phenomena, i.e. the transfer of parasites from invasive hosts to native ones (spillover), and from native hosts to invasive ones (spillback), can lead to the partial substitution of the parasite community in an invasive host along its invasive pathway (Kelly *et al.* 2009).

The round goby, *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814), is a Ponto-Caspian species that spread only recently in Western Europe (Roche *et al.* 2013). Until the 1980s, its uppermost distribution range was limited to the northeast of Bulgaria along the Danube River (Francová *et al.* 2011). The Danube and the Rhine rivers have been connected after the construction of the Rhine–Main–Danube corridor in 1992 (Leuven *et al.* 2009). The round goby was recorded downstream of the Vienna hydropower dam (Austrian stretch of the Danube) in 2000 and soon after in the Dutch Rhine Delta in 2004 (Van Beek, 2006). First records in the Upper Rhine date back to 2011 and 2012 in the Gamsheim fishway and several places along the French–German border, i.e. the unchannelled part of the Upper Rhine (Manne *et al.* 2013). The round goby is now widespread along the Rhine River and its abundance during an electrofishing can reach 84% of the total catch (Manne *et al.* 2013), with an estimated density ranging from 2 to 8 individuals m^{-2} . The geographic expansion of *N. melanostomus* is still in progress, since it was observed for the first time in the Seine Basin in 2015, within the Rouen harbour (Agence Française de la Biodiversité, personal communication). Its flexible trophic diet, with a majority of crustaceans and insects (Brandner *et al.* 2013), and its aggressive behaviour are considered as the main reasons for its invasion success in introduced aquatic communities (Steinhart *et al.* 2004; Borza *et al.* 2009; Stevove and Kovac, 2013).

© Cambridge University Press 2017

CAMBRIDGE
UNIVERSITY PRESS



The aim of our study is to document the parasite assemblage of the round goby *N. melanostomus* in populations recently established in the Upper Rhine (French–German border), and compare it to the parasite assemblages reported from populations closest from its native area. We hypothesized that the round goby has a poor macroparasite assemblage in the newly invaded area compared with the native one. Depending on the phenomenon driving the changes in its parasite community, the parasite assemblage of the round goby from the Old Rhine should be more similar to the Danube ones or to local ones (spillback phenomenon; Kelly *et al.* 2009). To test these hypotheses, we first documented the potential changes in the parasite assemblage reported from the round goby throughout its European invasive pathway along the Rhine–Main–Danube corridor through a literature review. We also collected a large number of *N. melanostomus* from the Upper Rhine (and some native fishes) to establish parasite assemblage in the newly invaded area. We expected the acanthocephalan *Pomphorhynchus laevis* to be one of the most abundant parasite of the round goby (Francová *et al.* 2011), and we therefore focused on this species to better address the changes in parasite diversity driven by invasion. With a wide geographical distribution across Europe, *P. laevis* is one of the most common acanthocephalan parasites of freshwater fishes (Perrot-Minnot *et al.* in press, and references therein). This intestinal parasite of freshwater fish uses several amphipod species as intermediate hosts. It uses a broad range of freshwater and brackish-water fish species as final hosts, mainly Cyprinidae, the largest family of freshwater fish, but also Salmonidae (Médoc *et al.* 2011; Perrot-Minnot *et al.* in press). *Pomphorhynchus laevis* has occasionally and locally integrated in its life cycle an additional fish species as paratenic host, i.e. a facultative host used for the completion of the life cycle but in which no development occurs (Médoc *et al.* 2011).

The biogeographic history of *P. laevis* has been recently reconstructed, and reveals the existence of two lineages genetically and geographically distinct in the Danubian system, one in the

Danube, Volga and Vistula rivers, and the other in its tributaries (Perrot-Minnot *et al.* in press). We therefore analysed the genetic diversity of *P. laevis* in our samples based on the mitochondrial DNA *c* oxidase subunit I (COI) gene, and used this sequence information to identify the geographic origin of the Upper Rhine lineages of *P. laevis* and propose a scenario for its introduction.

Material and methods

Literature review

A literature review was performed on Web of Science (up to July 2017) to make a census of papers focusing on round goby parasites along the Rhine–Main–Danube corridor. The main keywords used were '*Neogobius melanostomus*', 'parasite' and 'European freshwater'. The references in each paper have also been checked to decrease the chance of missed studies. A total of 13 papers were found, covering 20 locations along the invasion corridor (Fig. 1). The presence and the prevalence of each parasite species were recorded for each location (Table 1).

Host sampling

Fish were collected in three sites of the Upper Rhine River located near Ottmarsheim (Grand Est, France), 20 km downstream of Basel, along the left bank. Two samplings were collected, one in February and one in May 2016, e.g. before the spring flood of the Rhine River. The sites are located on a relic of the uppermost stretch of the Upper Rhine, called the Old Rhine, a 50 km long by-passed single-bed channel located downstream of the Kembs dam. Fish were sampled from the three sites (A, B, C hereafter) that are quite close from each other. These locations belong to a morphodynamic restoration programme of controlled bank erosion conducted by Electricité de France (EDF) (Garnier and Barillier,



Fig. 1. Location of the scientific studies published on *Neogobius melanostomus* and its parasites along the Rhine–Main–Danube corridor. [a, b] Kvach and Skóra (2007); [c, s] Kvach *et al.* (2014); [d, g, i] Francová *et al.* (2011); [e, j] Ondračková *et al.* (2010); [f] Košuthová *et al.* (2009); [h] Ondračková *et al.* (2005); [l, k] Mühlegger (2008); [i, n] Emde *et al.* (2014); [m] sampling location for the present study (vicinity of Ottmarsheim, Upper Rhine); [o] Emde *et al.* (2012); [p] Ondračková *et al.* (2015); [q] Kvach and Winkler (2011); [r] Kvach and Skóra (2007); [t] Rolbiecki (2006); [u] Herlevi *et al.* (2017).

Table 1. Data from a literature review of parasite assemblages in *Neogobius melanostomus* along the Rhine–Main–Danube corridor, restricted to the three main macroparasites reported

Parasite taxa	Years	Danube						
		Black Sea ^{a, b, c}	Native ^{d, e}	Non-native ^{f, g, h, i, j, k}	Main ^l	Upper Rhine ^m	Rhine ^{n, o, p}	Baltic Sea ^{q, r, s, t, u}
		2005 2010–2012	2004–2005 2005–2006	2003 2004 2004–2005 2005–2006 2007	2011	2016	2009–2011 2011 2012	2006 2010 2010–2012 2015
All	Number of sites	3	3	8	1	3	4	5
	Number of fishes	848	112	381	175	179	316	914
	Richness	20	14	18	2	1	6	20
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	Number of sites	0	3	5	1	3	4	5
	Prevalence	0	97.7	70.8	46.8	60.9	87.8	7.6
	Mean abundance	0	54.4	21.5	1.4	9.3	14.4	0.14
<i>Raphidascaris acus</i>	Number of sites	1	2	4	1	0	4	0
	Prevalence	0.3	16.2	83.3	84.6	0	39.1	0
	Mean abundance	0.003	0.56	13.2	4.3	0	2.1	0
<i>Diplostomus</i> spp.	Number of sites	1	2	5	0	0	0	3
	Prevalence	88.9	18.2	36.7	0	0	0	28
	Mean abundance	7.8	0.22	2.62	0	0	0	4.9

Richness: total number of parasite species found in the study; prevalence: the percentage of fishes parasitized; mean abundance: mean number of parasites found in all individual fishes sampled; native area: lower part of the Danube River (Francová *et al.* 2011); non-native area: area where the round goby is considered as an invasive fish. [a, b] Kvach and Skóra (2007); [c, s] Kvach *et al.* (2014); [d, g, i] Francová *et al.* (2011); [e, j] Ondračková *et al.* (2010); [f] Kešuthová *et al.* (2009); [h] Ondračková *et al.* (2005); [i, k] Mühlegger (2008); [l, n] Emde *et al.* (2014); [m] sampling location for the present study (vicinity of Ottmsheim, Upper Rhine); [o] Emde *et al.* (2012); [p] Ondračková *et al.* (2015); [q] Kvach and Winkler (2011); [r] Kvach and Skóra (2007); [t] Rolbiecki (2006); [u] Herlevi *et al.* (2017).

2015). Site A is the upstream site (47°44'51.87"N, 7°32'38.72"E) and can be considered as a positive control where geomorphic units and microhabitats are varied. Site B (47°44'43.95"N, 7°32'38.72"E) is 400 m downstream and has been the subject of an ecological restoration, with controlled bank erosion and artificial groynes implementation. The project was initiated by EDF. These actions are aimed at using the natural erosion capacity of floods to supply the Old Rhine River with aggregates, and to diversify the river mosaic thus allowing a potential gain in the biodiversity of alluvial environments. Site C (47°46'03.15"N, 7°31'54.84"E) is 2 km downstream of site B and can be considered as a negative control with a low diversity of habitats and a bank mostly composed of big rocks and a concrete area.

Electrofishing was used to collect the dominant fish species at each site. On completion of sampling, a total of 179 *N. melanostomus* were collected, 63 in site A, 57 in site B and 59 in site C. We also collected 18 barbels, *Barbus barbus* (L., 1758), and 11 chubs, *Leuciscus cephalus* (L., 1758) at the same time. To comply with animal welfare rules, fish were anaesthetized with precise doses of clove oil to cause death before transportation. The length (± 1 mm) and the weight (± 0.01 g) of each fish were determined before the dissection with aseptic precautions. During dissections, fish were sexed based on gonadal structure. For each individual, the eight gill arches were dissected off, and observed under a Leica $\times 40$ binocular microscope. Macroparasites were also collected in the body cavity, and within the gut dissected under a binocular microscope. All parasites collected were stored separately in 99% ethanol.

DNA extraction, sequencing and phylogenetic analyses

Most of the parasites collected were surrounded by a membranous layer, which could represent a major host–parasite interface containing host haemocytes (Dezfuli *et al.* 2008). In order to limit contamination with host DNA during the extraction of parasite

DNA, this membranous layer was systematically removed with sterile material. Each parasite was then placed in 99% ethanol. The DNA extraction was made on a selected number of *P. laevis* of each *N. melanostomus*, between one and three parasites in each sampled organ of each fish.

Individual parasite samples were incubated during 90 min at 55 °C in 700 μ L of proteinase K 1 mg/mL (Euromedex, Souffelweyersheim, France) in 1% SDS, 500 mM NaCl, 10 mM TrisHCl, 50 mM EDTA. Then, the samples were mixed with 700 μ L of phenol:chloroform:isoamyl alcohol (25:24:1; Euromedex). After centrifugation, the supernatant was collected and mixed with an equal volume of NaAc:ethanol and placed at -20 °C overnight for DNA precipitation. After centrifugation and washing with 70% EtOH, the dried pellets were suspended in 50 μ L of Tris-EDTA with RNase solution (6 μ L of RNase, 594 μ L of TE) at 55 °C for 60 min.

The first sequencing trials of cytochrome COI using universal primers (Folmer *et al.* 1994) systematically led to the amplification of COI from the host *N. melanostomus*. After having tested several alternatives including blocking primers, we chose to design new primers with limited hybridization to *N. melanostomus*: the forward primer 5'-TGTATGTTTGGTTGGTGTGTGAGG and the reverse primer 5'-GGTGCTGATACAAAATA GGTGAACC (synthesized by Eurofins Scientific, Luxembourg). The condition of PCR amplification followed Perrot-Minnot (2004): 1 \times reaction buffer, 1.5 mM of MgCl₂, 0.1 μ M of each primer, 0.1 mM of dNTP, 0.5 unit of GoTaqG2 polymerase (Promega, Madison, Wisconsin, USA) and 5 μ L of DNA diluted at 50 ng/ μ L. The thermal cycling was programmed as 94 °C for 2 min, followed by 40 cycles with 20 s at 94 °C, 20 s at 50 °C and 50 s at 65 °C, with a final elongation of 5 min at 65 °C. PCR products were checked on 1.5% agarose gel and sequenced by Eurofins.

The DNA sequences and electropherograms were visualized, checked and aligned using MEGA6 (Tamura *et al.* 2013) and the haplotype reduction of the whole alignment was led on the

FaBox web interface (<http://users-birc.au.dk/biopv/php/fabox/>). The haplotype network was generated using *pegas* R-package (Paradis, 2010) in R v.3.2 (R Core Team, 2017). In order to identify the lineages occurring in the Upper Rhine, we compared these sequences to recently released sequences of *P. laevis* from the Western Europe (Perrot-Minnot et al. in press) (Genbank accessions MF563495–MF563527). For this purpose, the neighbouring phonetic tree was built in MEGA.

Results

Variation of the parasite assemblage of *N. melanostomus* along its invasion corridor

The bibliographical study along the corridor Rhine–Main–Danube revealed the presence of 37 different macroparasite species. Their presence and their prevalence vary depending on the site and on the river considered (Fig. 2). Three locations have been investigated in the Black Sea (Kvach and Skóra, 2007; Kvach et al. 2014) revealing a total of 20 different macroparasites, five of them being found in the three locations. In the Danube, studies showed a decrease of parasite diversity compared with the Black Sea (Ondračková et al. 2005, 2010; Mühlegger, 2008; Košuthová et al. 2009; Francová et al. 2011). Eighteen parasite species were reported in eight locations, with a mean diversity of 4.8 species per location. Eight parasite species found in the Danube samples have already been reported from the Black Sea. Only one study focuses on the parasites of *N. melanostomus* in the Main River (Emde et al. 2014). The two main parasites observed in the round goby were the nematode *Raphidascaris acus* (Bloch, 1779), already reported in the Black Sea, and *P. laevis*, already reported in the downstream stretch of the Danube but not in the Black Sea. In the Baltic Sea, five studies conducted on the parasite community of the round goby reported a total of 20 species, including five species that had never been reported in the other hydrosystems (Rolbiecki, 2006; Kvach and Skóra, 2007; Kvach and Winkler, 2011; Kvach et al. 2014; Herlevi et al. 2017). In the Rhine, three studies focus on three locations, but only in the lower (and middle) part of the river, downstream of the confluence of the Main–Danube canal (Emde et al. 2012, 2014; Ondračková et al. 2015). One location has been surveyed in two periods of the year, autumn

and spring (Ondračková et al. 2015). Only six species have been reported, including one which had never been observed before in the Main, the Danube or the Black Sea, the nematode *Paracuarina adunca* (Emde et al. 2012).

The present overview of parasite diversity along the Rhine–Main–Danube corridor therefore revealed three dominant parasite species in most sites along the corridor, with a high prevalence (Table 1): the acanthocephalan *P. laevis*, the nematode *R. acus* and the digenean trematode *Diplostomum* spp. In this study, we only observed *P. laevis* parasites in the 179 round goby collected in the Upper Rhine River.

Lack of parasite diversity in the Upper Rhine River

Out of the 179 round gobies sampled, 109 were parasitized, which represents a prevalence of 60.9%. We collected 1666 parasites in the body cavity, the gut, the liver or the gonads, all of which belonging to *Pomphorhynchus* species based on visual inspection. The parasites were enveloped in a membranous layer, at the larval stage called cystacanth. Once this layer was removed, the parasites presented diverse morphologies: invaginated proboscis or not, large and short body or small and thin body, proboscis with spines or not. Their identification according to their morphology was therefore difficult. The intensity, i.e. the mean number of parasite per infected fish was 15.3, with a minimum of one parasite (mean length of the fishes: 7.1 cm) and a maximum of 120 parasites (length of the fish: 15 cm). Fifty per cent of the goby harboured between one and five parasites, and only 8.3% carried more than 40 parasites. Out of the 18 barbels sampled, four were parasitized. The 21 parasites from barbels were all collected inside the gut. They were all at the adult stage, with their proboscis attached to the inner side of the intestine wall. Out of the 11 chub collected, only one was parasitized, with one parasite. This parasite was also at the adult stage, inside the gut of the fish. A total of 242 *Pomphorhynchus* parasite samples from 109 round gobies were identified using molecular method, plus 10 parasites from four barbels and one parasite from one chub. The molecular barcoding approach on the mtDNA COI assigned all the 253 partial sequences to *P. laevis*.

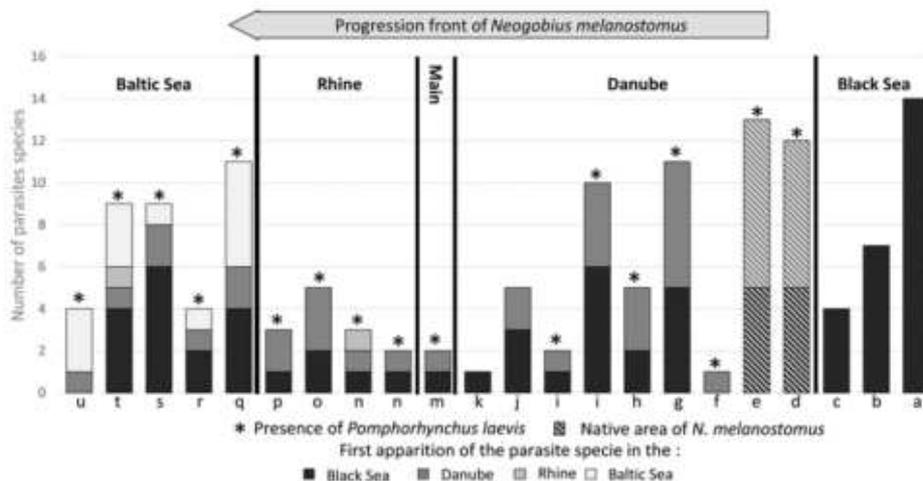


Fig. 2. Parasitic diversity along the Rhine–Main–Danube corridor. Each column represents one site except for the Rhine River, where the first two columns correspond to the same site surveyed at two different periods of the year (references in Fig. 1).

Table 2. Distribution of the eight most common haplotypes of *Pomphorhynchus laevis* recorded in the Upper Rhine River

Haplotype	Number of parasites	Number of parasites in hosts			Number of host fishes	Parasite location in hosts				Presence in study sites		
		Barbel	Chub	Goby		Cavity	Liver	Gut	Gonads	A	B	C
A	145	6	0	139	76	87	49	6	3	Yes	Yes	Yes
B	35	1	0	34	31	27	7	1	0	Yes	Yes	Yes
C	12	0	0	12	12	6	6	0	0	Yes	Yes	Yes
D	4	0	0	4	4	4	0	0	0	Yes	No	No
E	9	0	0	9	8	9	0	0	0	Yes	Yes	Yes
F	6	1	0	5	6	3	2	1	0	Yes	Yes	Yes
G	6	0	0	6	5	5	0	0	1	Yes	Yes	Yes
H	4	0	0	4	3	3	1	0	0	No	Yes	No

Genetic diversity of the *P. laevis* in the Upper Rhine River

Using the specific primers designed for this study, we obtained partial COI sequences of 557 bp length from the 253 parasites. This dataset included 33 haplotypes (Genbank accessions: MF563495–MF563527) representing a haplotype diversity of 0.65 ± 0.032 , despite a weak nucleotide diversity of 0.0018 ± 0.0015 . Eight of the 33 haplotypes represented the majority (87.4%) of the samples (Table 2), the remaining haplotypes being represented by only one or two samples. The haplotypes A and B represented 145 and 35 samples, respectively. The median-joining network showed a radial structure centred on the haplotype A (Fig. 3). This radial unimodal shape is accentuated by the poor representation of the other haplotypes. The highest divergence between two haplotypes is brought by seven mutations, and the distance between two neighbour haplotypes does not exceed two mutations. There was no evidence for structuring in the haplotype network driven by spatial location, nor by fish hosts, nor by location within the host (viscera or body cavity).

Phylogenetic position of the Upper Rhine populations in the phylogeography of *P. laevis*

In order to establish the native or exotic status of the lineage of *P. laevis* found in the Upper Rhine, we placed these haplotypes in a phylogenetic tree comprising published sequences of *P. laevis* from Europe (Fig. 4). All samples from the Upper Rhine are clustering with haplotypes from the Danube and the Vistula rivers.

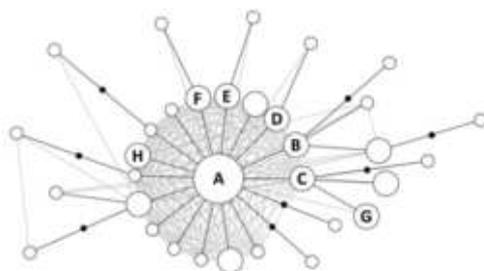


Fig. 3. Median-joining network comprising the 33 COI haplotypes of *Pomphorhynchus laevis* from the Upper Rhine River. Each circle represents a haplotype and its size is proportional to the haplotype frequency. Haplotype A gathers 145 individuals, haplotype B gathers 35 individuals, other median circle dots gather from 12 to 2 individuals. Small white circles were found in only one individual. Line lengths in the network corresponds to the number of mutational changes between haplotypes, and grey lines represent other equivalent loops between close haplotypes. Black dots represent haplotypes missing in the study sampling.

They are therefore gathered in a lineage distinct from the Western Europe lineage comprising samples from France (Rhône and Loire drainages, and Meuse River; Fig. 4).

Discussion

In the Upper Rhine, the invasive *N. melanostomus* is parasitized only by the acanthocephalan *P. laevis*. However, *N. melanostomus* is infected by a diversity of macroparasites along the Rhine–Main–Danube corridor (Molnar, 2006; Emde *et al.* 2012). Some macroparasites are specific to an area [e.g. the nematode *Cosmocephalus obvelatus* (Creplin, 1825), in the Baltic Sea (Kvach and Winkler, 2011; Kvach *et al.* 2014), while others are present at several locations along the corridor (e.g. the nematode *R. acus*)]. Torchin *et al.* (2003) proposed that at the beginning of invasion process, the newly introduced host loses a part of its parasite community. The differences in the parasite community between the native and the invasive populations would vanish after several

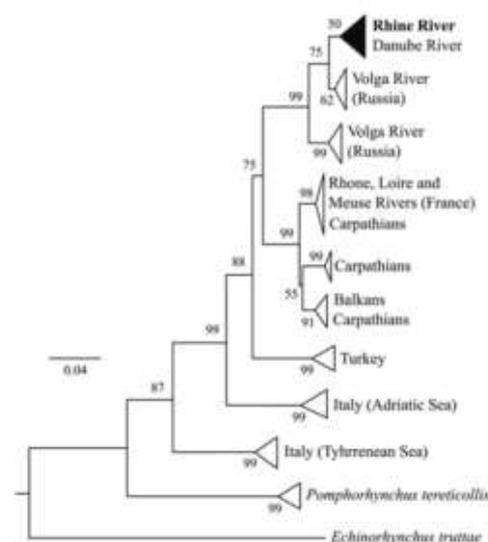


Fig. 4. Neighbour-joining phenetic tree of the lineage of *Pomphorhynchus laevis* in Europe, based on 45 European haplotypes from a previous study, and the 33 haplotypes identified in the present study. The numbers correspond to bootstrap values supported by each node. The phylogenetic tree has been built using two acanthocephalans species close to *P. laevis* as external groups, *Pomphorhynchus tereticollis* ($n = 5$) and *Echinorhynchus truttae*.

years, once the invasive population is well settled (Gendron et al. 2012). If the parasite community of *N. melanostomus* shows a large diversity along its invasive pathway, it is yet reduced to one species in the Upper Rhine River. Indeed, we did not find in the Upper Rhine the parasites associated to *N. melanostomus* in its native range (Kvach and Skóra, 2007; Kvach et al. 2014). This loss of parasites is in agreement with the 'enemy release hypothesis' (Williamson, 1996), which states that exotic species arrive almost without any parasite. In addition, the mtDNA COI sequences of *P. laevis* from the Upper Rhine clearly fit within a phylogenetic lineage described in the Danube and the Vistula rivers (Perrot-Minnot et al. in press). This lineage could have been transported by *N. melanostomus* from the Danube to the Rhine, as a 'hitchhiker' parasite. Associated with the 'enemy release' phenomenon (i.e. the loss of initial parasites), the Danubian *P. laevis* found in *N. melanostomus* could testify a previous spillback event during the passing of the round goby along the Danube River. Our additional fishing of two well-known definitive hosts of *P. laevis*, the barbel, *B. barbus* and the chub, *L. cephalus* (Sures and Siddall, 1999; Thielen et al. 2004) demonstrate that *P. laevis* from the Danube uses these native fish to complete its life cycle in the Upper Rhine. This is in agreement with the fish hosts from which this lineage was recorded in the Danube (barbels and gobies, Perrot-Minnot et al. in press). This result could testify to a spillover event with the transfer of *P. laevis* from an exotic host (*N. melanostomus*) to a native one. Concomitantly with our study, the introduction of *P. laevis* in the Rhine River (Germany, Switzerland) from the Ponto-Caspian region has been recently reported, although the precise genetic lineage of *P. laevis* was not identified (Hohenadler et al. 2017). Interestingly, the introduction of Ponto-Caspian *P. laevis* was accompanied by the displacement of *Pomphorhynchus tereticollis* within about a decade, as evidenced based on historical sampling of *Pomphorhynchus* from eels (Hohenadler et al. 2017). From our data, we cannot conclude that *N. melanostomus* is the only dispersal vector of *P. laevis*, and other intermediate hosts could have played a role in this dispersal. For instance, a Ponto-Caspian amphipod, *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894), is an intermediate host for *P. laevis* (Rewicz et al. 2014), and it has become an invasive species westward, including the Upper Rhine (Bollache et al. 2004). It is therefore a likely candidate for *P. laevis* introduction (Hohenadler et al. 2017), together with other species from the Ponto-Caspian region such as the gobies. In addition, other transfers of parasites, led by spillover and spillback phenomena, have probably occurred all along the corridor, resulting in a large diversity of parasite communities of the round goby.

With this study, we revealed some gaps in the knowledge of the life cycle of *P. laevis* in the Upper Rhine River. More specifically, most parasites found in the round goby were non-mature and found outside the intestinal tract (where sexual reproduction takes place), which indicates that the round goby is probably not a definitive host for *P. laevis*. The significance of this host as a paratenic host or as a dead-end for *P. laevis* still needs to be established. In the former case, predatory fish of the goby could act as definitive hosts and allow the parasite to resume its cycle. For instance, some large barbels could feed on *N. melanostomus* (Emde et al. 2012). This hypothesis awaits further investigations, for instance by testing the viability of the cystacanths found in the body cavity of the round goby (Médoc et al. 2011). According to Kennedy (2006), *N. melanostomus* could be a paratenic host for *P. laevis* only if the cystacanths can resume their development once they are transferred to a definitive host. In this case, parateny could have a positive effect on the life cycle of *P. laevis*: the concentration of parasites in the paratenic host allows a delayed and massive contamination of the definitive host (Kennedy, 2006). If the round goby is a dead-end host, the *P. laevis* in the round goby cannot resume their cycle at all,

which leads to a decrease of the parasite population. To test this hypothesis, the prevalence and intensity of the parasite in several hosts over time should be studied, in order to detect a dilution effect in the *P. laevis* community (Emde et al. 2012). The ecological consequences in the Upper Rhine River could be multiple, for instance a disappearance of the parasite and a lack of regulation of the round goby population, this latter already constituting a worrying percentage of fish abundance in the Upper Rhine.

Acknowledgements. This study was undertaken under the auspices of Electricité de France (EDF). We thank Yann Eckenschwiller, Sophie Louis, Victorien Tallet, Coralie Tarrene and Camille Berolo from the 'Fédération de pêche 68' for their contributions to data acquisition (electrofishing).

Financial Support. This research received no specific grant from any funding agency, commercial or not-for-profit sectors.

References

- Bollache L, Devin S, Wattier R, Chovet M, Beisel JN, Moreteau JC and Rigaud T (2004) Rapid range extension of the Ponto-Caspian amphipod *Dikerogammarus villosus* in France: potential consequences. *Archiv für Hydrobiologie* **160**(1), 57–66.
- Borza P, Eros T and Oertel N (2009) Food resource partitioning between two invasive gobiid species (Pisces, Gobiidae) in the littoral zone of the River Danube, Hungary. *International Review of Hydrobiology* **94**, 609–621.
- Brandner J, Auerswald K, Cerwenka AE, Schliwien UK and Geist J (2013) Comparative feeding ecology of invasive Ponto-Caspian gobies. *Hydrobiologia* **703**, 113–131.
- Creplin FCH (1825) Observations de entozois. *Gryphismulliae* **86**, 1.
- Dezfuli BS, Simoni E, Duclos L and Rossetti E (2008) Crustacean-acanthocephalan interaction and host cell-mediated immunity: parasite encapsulation and melanization. *Folia Parasitologica* **55**, 53–59.
- Dunn AM and Hatcher MJ (2015) Parasites and biological invasions: parallels, interactions, and control. *Trends in Parasitology* **31**, 189–199.
- Emde S, Rueckert S, Palm HW and Klimpel S (2012) Invasive Ponto-Caspian amphipods and fish increase the distribution range of the acanthocephalan *Pomphorhynchus tereticollis* in the River Rhine. *PLoS ONE* **7**, e53218.
- Emde S, Kochmann J, Kuhn T, Plath M and Klimpel S (2014) Getting what is served? Feeding ecology influencing parasite-host interactions in invasive round goby *Neogobius melanostomus*. *PLoS ONE* **9**, e109971.
- Folmer O, Black M, Hoeh W, Lutz R and Vrijenhoek R (1994) DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology* **3**, 294–299.
- Frančová K, Ondračková M, Polačik M and Jurajda P (2011) Parasite fauna of native and non-native populations of *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) (Gobiidae) in the longitudinal profile of the Danube River. *Journal of Applied Ichthyology* **27**, 879–886.
- Garnier A and Barillier A (2015) The Kembs project: environmental integration of a large existing hydropower scheme. *La Houille Blanche* **4**, 21–28.
- Gendron AD, Marcogliese DJ and Thomas M (2012) Invasive species are less parasitized than native competitors, but for how long? The case of the round goby in the Great Lakes-St. Lawrence Basin. *Biological Invasions* **14**, 367–384.
- Gherardi F. (2007). Biological invasions in inland waters: an overview. In Gherardi F (ed.), *Biological Invaders in Inland Waters: Profiles, Distribution, and Threats*. Dordrecht: Springer, pp. 3–25.
- Havel JE, Kovalenko KE, Thomaz SM, Amalfitano S and Kats LB (2015) Aquatic invasive species: challenges for the future. *Hydrobiologia* **750**, 147–170.
- Herlevi H, Puntilla R, Knosa H and Fagerholm H-P (2017) Infection rates and prevalence of metazoan parasites of the non-native round goby (*Neogobius melanostomus*) in the Baltic Sea. *Hydrobiologia* **792**, 265–282.
- Hohenadler MAA, Nachev M, Thielen F, Taraschewski H, Grabner D and Sures B (2017) *Pomphorhynchus laevis*: an invasive species in the river Rhine? *Biological Invasions*, 1–11. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1527-9>
- Kelly DW, Paterson RA, Townsend CR, Poulin P and Tompkins DM (2009) Parasite spillback: a neglected concept in invasion ecology? *Ecology* **90**, 2047–2056.
- Kennedy CR (2006). *Ecology of the Acanthocephala*. Cambridge: Cambridge University Press.

- Košuthová L, Košco J, Letková V, Košuth P and Manko P (2009) New records of endoparasitic helminths in alien invasive fishes from the Carpathian region. *Biologia* **64**, 776–780.
- Kvach Y and Skóra KE (2007) Metazoan parasites of the invasive round goby *Apollonia melanostoma* (*Neogobius melanostomus*) (Pallas) (Gobiidae: Osteichthyes) in the Gulf of Gdansk, Baltic Sea, Poland: a comparison with the Black Sea. *Parasitology Research* **100**, 767–774.
- Kvach Y and Winkler HM (2011) The colonization of the invasive round goby *Neogobius melanostomus* by parasites in new localities in the southwestern Baltic Sea. *Parasitology Research* **109**, 769–780.
- Kvach Y, Kornychuk Y, Mierzejewska K, Rubtsova N, Yurakhno V, Grabowska J and Ovcharenko M (2014) Parasitization of invasive gobiids in the eastern part of the Central trans-European corridor of invasion of Ponto-Caspian hydrobionts. *Parasitology Research* **113**, 1605–1624.
- Leuven RSEW, van der Velde G, Baijens I, Snijders J, van der Zwart C, Lenders HJR and bij de Vaate A (2009) The river Rhine: a global highway for dispersal of aquatic invasive species. *Biological Invasions* **11**, 1989–2008.
- Manne S, Poulet N and Dembski S (2013) Colonization of the Rhine basin by non-native gobiids: an update of the situation in France. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* **411**, 2.
- Médoc V, Rigaud T, Motreuil S, Perrot-Minnot M-J and Bollache L (2011) Paratenic hosts as regular transmission route in the acanthocephalan *Pomphorhynchus laevis*: potential implications for food webs. *Naturwissenschaften* **98**, 825–835.
- Molnar K (2006) Some remarks on parasitic infections of the invasive *Neogobius* spp. (Pisces) in the Hungarian reaches of the Danube River, with a description of *Goussia szekelyi* sp. n. (Apicomplexa: Eimeriidae). *Journal of Applied Ichthyology* **22**, 395–400.
- Mühlegger JM (2008). *Parasites of Apollonia melanostoma* (Pallas, 1814) and *Neogobius kessleri* (Guenther, 1861) (Osteichthyes, Gobiidae) from the Danube River in Austria. Diplomarbeit, Wien University, p. 47.
- Nunes AL, Tricarico E, Panov VE, Cardoso AC and Katsanevakis S (2015) Pathways and gateways of freshwater invasions in Europe. *Aquatic Invasions* **10**, 359–370.
- Ondračková M, Dávidová M, Pečinková M, Blažek R, Gelnar M, Valová Z, Černý J and Jurajda P (2005) Metazoan parasites of *Neogobius* fishes in the Slovak section of the River Danube. *Journal of Applied Ichthyology* **21**, 345–349.
- Ondračková M, Francová K, Dávidová M, Polačík M and Jurajda P (2010) Condition status and parasite infection of *Neogobius kessleri* and *N. melanostomus* (Gobiidae) in their native and non-native area of distribution of the Danube River. *Ecological Research* **25**, 857–866.
- Ondračková M, Valová Z, Hudcová I, Micháľková V, Šimková A, Borchherding J and Jurajda P (2015) Temporal effects on host-parasite associations in four naturalized goby species living in sympatry. *Hydrobiologia* **746**, 233–243.
- Paradis E (2010) Pegas: an R package for population genetics with an integrated-modular approach. *Bioinformatics* **26**, 419–420.
- Paterson RA, Townsend CR, Tompkins DM and Poulin R (2012) Ecological determinants of parasite acquisition by exotic fish species. *Oikos* **121**, 1889–1895.
- Perrot-Minnot M-J (2004) Larval morphology, genetic divergence, and contrasting levels of host manipulation between forms of *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephala). *International Journal for Parasitology* **34**, 45–54.
- Perrot-Minnot M-J, Špakulová M, Wattier R, Kotlík P, Düsen S, Aydogdu A and Tougaard C. Contrasting phylogeography of two Western Palaearctic fish parasites despite similar life cycles. *The Journal of Biogeography*, in press. DOI: 10.1111/jbi.13118.
- Poulin R and Moullot D (2003) Parasite specialization from a phylogenetic perspective: a new index of host specificity. *Parasitology* **126**, 473–480.
- Rewicz T, Grabowski M, MacNeil C and Bacela-Spychalska K (2014) The profile of a 'perfect' invader – the case of killer shrimp, *Dikerogammarus villosus*. *Aquatic Invasions* **9**, 267–288.
- Roche KF, Janac M and Jurajda P (2013) A review of Gobiid expansion along the Danube-Rhine corridor – geopolitical change as a driver for invasion. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* **411**, 01.
- Rołbiecki I (2006) Parasites of the round goby, *Neogobius melanostomus* (Pallas 1811), an invasive species in the Polish fauna of the Vistula Lagoon ecosystem. *Oceanologia* **48**, 545–561.
- R Core Team (2017). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Sala OE, Chapin FS III, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A, Leemans R, Lodge DM, Mooney HA, Oesterheld M, Poff NL, Sykes MT, Walker BH, Walker M and Wall DH (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* **287**, 1770–1774.
- Steinhart GB, Marschall EA and Stein RA (2004) Round goby predation of small-mouth bass offspring in nests during simulated catch-and-release angling. *Transaction of the American Fisheries Society* **133**, 121–131.
- Stevove B. and Kovac V (2013). Do invasive bighead goby *Neogobius kessleri* and round goby *N. melanostomus* (Teleostei, Gobiidae) compete for food? *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* **410**, 8.
- Sures B and Siddall R (1999) *Pomphorhynchus laevis*: the intestinal acanthocephalan as a lead sink for its fish host, chub (*Leuciscus cephalus*). *Experimental Parasitology* **93**, 66–72.
- Tamura K, Stecher G, Peterson D, Filipiński A and Kumar S (2013) MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Molecular Biology and Evolution* **30**, 2725–2729.
- Thielen F, Zimmermann S, Baska F, Taraschewski H and Sures B (2004) The intestinal parasite *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephala) from barbel as a bioindicator for metal pollution in the Danube River near Budapest. Hungary. *Environmental Pollution* **129**, 421–429.
- Torchin ME and Mitchell CE (2004) Parasites, pathogens, and invasions by plants and animals. *Frontiers in Ecology and the Environment* **2**, 183–190.
- Torchin ME, Lafferty KD, Dobson AP, McKenzie VJ and Kuris AM (2003) Introduced species and their missing parasites. *Nature* **421**, 628–630.
- Van Beek GCW (2006) The round goby *Neogobius melanostomus* first recorded in the Netherlands. *Aquatic Invasions* **1**, 42–43.
- Williamson M (1996) *Biological Invasions*. London: Chapman & Hall.

Réponses des communautés biologiques à des actions de restauration de grands fleuves (Vieux Rhin, France)

Cybill STAENTZEL¹, Isabelle COMBROUX¹, Agnès BARILLIER², Laurent SCHMITT¹, Valentin CHARDON¹, Alain GARNIER³, Jean-Nicolas BEISEL^{1,4}

⁽¹⁾Université de Strasbourg, CNRS, LIVE UMR 7362, F-67000 Strasbourg- e-mail : cybill.staentzel@live-cnrs.unistra.fr

⁽²⁾Centre d'ingénierie hydraulique, Electricité de France (CIH EDF), Savoie Technolac, F-73373 Le Bourget du lac, e-mail : agnes.barillier@edf.fr

⁽³⁾EDF UP Est, F- 68050 Mulhouse - e-mail: alain-l.garnier@edf.fr

⁽⁴⁾Ecole Nationale du Génie de l'Eau et de l'Environnement (ENGEES), F-67070, Strasbourg, e-mail : jn.beisel@engees.unistra.fr

RESUME. – Au cours des deux derniers siècles, l'hydrosystème du Rhin Supérieur a été soumis à des travaux hydrauliques importants. Ces aménagements ont entraîné des pertes de fonctionnalité écologique notamment dans le Vieux Rhin, un tronçon résiduel rectifié de 50 km localisé en aval du barrage de Kembs. Pour pallier ces déficits fonctionnels, plusieurs actions de restauration ont été menées: (i) une augmentation du débit réservé, (ii) des injections sédimentaires, et (iii) une érosion maîtrisée avec implantation d'épis transversaux artificiels. L'érosion maîtrisée a consisté à favoriser l'érosion naturelle de la berge afin d'augmenter le transport solide et diversifier les habitats naturels. L'objectif de l'étude a été de caractériser sur trois ans les réponses de la végétation alluviale et des macro-invertébrés à ce type de restauration. Les résultats obtenus *via* une analyse des zones témoins *versus* restaurées, montrent (i) un gain en hétérogénéité d'habitats naturels, (ii) un retour des milieux pionniers, et (iii) une augmentation de la richesse en espèces floristiques/faunistiques inféodées à des substrats fins. Le rôle majeur des crues, à l'origine du transport solide et de la dynamique des habitats restaurés, a aussi été mis en évidence. Afin d'évaluer au mieux les réponses biologiques, il est important de considérer que le fonctionnement de l'hydrosystème résulte de la combinaison des effets de la restauration avec d'autres déterminants tels que les invasions biologiques. En effet, les nouvelles niches écologiques peuvent favoriser l'installation d'espèces invasives dont l'impact peut être structurant (réseau trophique) sur la biodiversité nouvellement créée.

MOTS CLEFS : biodiversité, érosion maîtrisée de berge, espèces invasives, restauration écologique, Vieux Rhin

Responses of biological communities to restoration actions in large rivers (Old Rhine, France)

ABSTRACT. - Over the last two centuries, the Upper Rhine River was subjected to important hydraulic engineering works which have severely damaged its functioning. This concerned especially the Old Rhine River, a 50-km long bypassed single bed paved and incised channel, located downstream the Kembs dam. Given these functional deficits, restoration actions were initiated *via* (i) instream flow increase, (ii) experimental gravel augmentation and (iii) controlled bank erosion associated to the implementation of artificial transverse groynes. The controlled bank erosion consisted of rip rap protection removing to induce lateral erosion, to feed the main channel in bedload and diversify the fluvial mosaic. The objective of the study was to characterize responses of selected aquatic-riparian compartments (riparian plants, macrophytes and macroinvertebrates) to this type of restoration, thanks to a three years monitoring program. A control-impact analysis of the dynamics of these biological communities allowed to identify both physical and ecological functional changes, and the relationships between them. Results showed (i) an increase in the habitat heterogeneity, (ii) a recovery of riparian biocenosis and (iii) a higher richness of fauna (Odonata) and flora (aquatic plants) species adapted to finer substrate in newly created habitat. Results also stressed the major role of floods which control bedload transport and the habitat dynamics. To better assess how biology responds to restoration actions, it should be considered that the functioning of the fluvial hydrosystem results from the combined effects of restoration actions and other drivers as the arrival of invasive species. Indeed, the new ecological niches created can favor the settlement of invasive species, with a more or less structuring impact (food web changes) on the newly created biodiversity.

KEY WORDS: biodiversity, controlled bank erosion, ecological restoration, invasive species, Old Rhine

I INTRODUCTION

L'étendue et la gravité des dégradations d'origine anthropique sur les hydrosystèmes fluviaux et leurs biocénoses sont décrites par un grand nombre d'auteurs [Friberg, 2014] : perte d'espèces spécialistes, colonisation par les espèces invasives, perte de l'intégrité de l'écosystème, changement dans la distribution des fréquences d'espèces végétales [Clewell et Aronson, 2013]. Depuis les années 1960-1970, la possibilité de « corriger » ces interventions et, par ce biais, de restaurer ou réhabiliter la fonctionnalité de l'hydrosystème, a suscité un intérêt croissant [Brookes et Shields, 1996 ; Bernhardt *et al.*, 2005]. De nouvelles initiatives ont vu le jour afin de faciliter le retour de processus hydro-morphologiques naturels. Ces programmes intègrent des actions de restauration très variées telles que les recharges sédimentaires, la suppression ou l'arasement de digues, l'implantation de déflecteurs de courant (type épis), le rétablissement de zones inondables ou l'introduction d'espèces végétales [Schanze *et al.*, 2004]. La littérature scientifique offre un nombre important de retours d'expériences quant à ces projets de restauration physique des milieux aquatiques [Schanze *et al.*, 2004], mais peu décrivent l'évolution des biocénoses en réponse à ces actions [Buijse *et al.*, 2002]. La durée souvent trop courte des suivis post-restauration, voire leur absence, mais aussi les difficultés de statuer sur le succès (ou non) d'une restauration, expliquent souvent les incertitudes quant à l'efficacité et la durabilité de tels aménagements [Bernhardt *et al.*, 2005 ; Kondolf *et al.*, 2006]. La complexité de la dynamique des hydrosystèmes fluviaux [Darby et Sear, 2008] ajoute au challenge de répondre à des problématiques récurrentes telles que (i) le manque de connaissances sur les effets biologiques des restaurations, (ii) la sensibilité des systèmes restaurés aux invasions biologiques et (iii) le développement d'indicateurs robustes dans l'évaluation de l'efficacité et de la durabilité des restaurations.

Le Rhin Supérieur a subi d'importants aménagements au cours des deux derniers siècles pour réduire les inondations, favoriser la navigation et l'agriculture, et produire de l'hydroélectricité [Maire, 1997]. Ces aménagements ont entraîné des pertes de fonctionnalité écologique, notamment dans le Vieux Rhin, tronçon résiduel rectifié du fleuve, parallèle au Grand Canal d'Alsace (GCA). Pour pallier ces déficits fonctionnels importants, des actions de restauration par injection sédimentaire et érosion maîtrisée avec implantation d'épis transversaux artificiels ont été menées en aval du barrage de Kembs [Garnier et Barillier, 2015]. Cet article est spécifiquement dévolu aux réponses des compartiments biologiques obtenues au niveau du site d'érosion maîtrisée (site O3), pour lequel le recul temporel est le plus important. Afin d'analyser les effets écologiques de ce type de restauration, la végétation aquatique/rivulaire et les communautés de macro-invertébrés ont été suivies. Cette approche interdisciplinaire et multi-compartiments a pour objectif de répondre aux questionnements suivants : (i) cette restauration permet-elle de rétablir les processus naturels du fleuve ? (ii) quelles sont les réponses des compartiments biologiques ? (iii) quel est le poids relatif de facteurs externes à la restauration tels que les invasions biologiques dans l'évolution des communautés ? Dans cet article, nous privilégions un retour sur l'étude des réponses des compartiments biologiques et ne présentons pas dans le détail les données physiques exploitées par ailleurs [Schmitt *et al.*, 2014 ; Pinte *et al.*, 2015].

II METHODOLOGIE

II.1 Site d'étude et éléments de contexte

Au siècle dernier, la construction du GCA a court-circuité le Rhin corrigé sur un linéaire de 50 km, créant un tronçon résiduel rectifié, le Vieux Rhin (figure 1A). Ces modifications ont engendré d'importantes altérations hydro-morphologiques impactant la biodiversité et la fonctionnalité de l'ensemble de l'hydrosystème fluvial [Arnaud, 2012]. Au droit du barrage de dérivation de Kembs, la majorité du débit est dirigé vers le GCA, dont la capacité maximale est de 1400 m³/s. Au-delà, le surplus est déversé dans le Vieux Rhin. En-deçà de ce seuil, le Vieux Rhin était alimenté jusqu'en décembre 2010 par un débit réservé de 20 à 30 m³/s. Jugé insuffisant pour satisfaire les besoins

écologiques du milieu, ce débit a été augmenté à partir de décembre 2010. Le débit a varié au cours de l'étude avec une modulation saisonnière entre 52 m³/s et 115 m³/s (tableau 1).

Tableau I : Descriptif des travaux de restauration menés depuis 2010 sur le site O3 (Vieux Rhin). La localisation du site est renseignée sur la figure 1A.

<i>Secteur concerné</i>	<i>Type de restauration</i>	<i>Objectif</i>	<i>Date de mise en œuvre</i>	<i>Aspects techniques (pK : point kilométrique)</i>	<i>Attendus écologiques</i> [Garnier et Barillier, 2015]
Secteur du Vieux Rhin	Augmentation du débit réservé	Compenser partiellement la dérivation d'une partie du débit dans le GCA	Fin décembre 2010	Passage de 20-30 m ³ /s à 52-115 m ³ /s Modulation saisonnière de mai à septembre	<ol style="list-style-type: none"> 1. Accroître les milieux de frayères pour les poissons. 2. Maintenir la dynamique de paysages alluviaux typiques (saulaies) 3. Etendre des annexes hydrauliques pour la végétation aquatique et des insectes.
Site O3	Travaux d'érosion maîtrisée	Provoquer une érosion maîtrisée de la berge gauche pendant les crues et diversifier la mosaïque alluviale et réactiver des processus morphodynamiques	Avril-Mai 2013	Démantèlement local de digue submersible de Tulla [Pinte <i>et al.</i> , 2015] et implantation de deux épis transversaux artificiels - pK 191,2 à 191,6 [Die Moran, 2012]	<ol style="list-style-type: none"> 1. Favoriser la croissance et la reproduction des poissons 2. Permettre l'installation d'une végétation pionnière 3. Gagner en hétérogénéité d'habitats pour favoriser les autres organismes aquatiques 4. Rétablir la fonctionnalité écologique initiale

Le projet d'érosion maîtrisée et d'implantation d'épis transversaux artificiels, mis en œuvre en avril-mai 2013 entre les PK 191.3 et 191.6, a consisté à favoriser l'érosion naturelle de la berge gauche (française) pour permettre un apport sédimentaire au chenal principal afin de diversifier les habitats naturels [Garnier et Barillier, 2015]. Des modélisations physiques et numériques des itinéraires techniques possibles ont été menées au Laboratoire National d'Hydraulique et d'Environnement – LNHE – EDF [Die Moran, 2012 ; Clutier *et al.*, 2012]. Sur la base de ces modèles, l'ensemble de la berge gauche du site O3 a été dérocté et défriché, à l'exception de quelques arbres. Trois épis datant des aménagements du début du XX^{ème} siècle ont été remaniés : les deux plus éloignés ont été remodelés et celui en position intermédiaire a été arasé. L'objectif de la présente étude est de montrer si les attendus écologiques de la restauration ont été atteints (tableau 1) *via* un suivi post-restauration de la végétation aquatique/rivulaire et des communautés de macro-invertébrés. Les résultats d'un suivi piscicole mené par ailleurs [Ecotec, 2016], ont été pris en compte dans la discussion.

II.2 Suivi écologique

La végétation aquatique et rivulaire a été suivie en réalisant une cartographie des habitats du site O3 au 1/1000^{ème} de 2013 à 2016. Cette cartographie a été complétée par 7 transects transversaux (relevés de végétation - coefficients de Braun-Blanquet pour la végétation rivulaire et pourcentages de recouvrement pour la végétation aquatique). Onze stations d'étude des macro-invertébrés ont été définies (20 mètres de linéaire de berge sur 30 à 50 mètres vers le chenal central) pour leur représentativité en termes de combinaisons HVS (hauteur d'eau, vitesse et substrat). Les macro-invertébrés ont été échantillonnés au printemps et en automne de 2014 à 2016, à l'aide d'un cylindre de Hess (filet avec un vide de maille et un embout de précision de 500 µm) [Hess, 1941]. Chaque point d'échantillonnage des macro-invertébrés a été caractérisé : géolocalisation, mesures physiques

(hauteur d'eau, vitesse, substrat) et physico-chimiques (température, oxygène, conductivité ; sonde multi-paramètres WTW). Les réponses des compartiments biologiques ont été étudiées selon un plan d'échantillonnage comparant stations témoins *versus* stations restaurées [Smith *et al.*, 1993]. Trois grandes zones d'étude ont été définies : (i) zone 'Aval' : stations/transects situés à l'aval de la zone d'érosion maîtrisée – linéaire témoin non restauré à mosaïque hétérogène et à faciès lotique dominant, (ii) zone des 'Epis' : stations/transects au niveau de la zone d'érosion maîtrisée – linéaire restauré - et (iii) zone 'Aval' : stations/transects à l'aval de la zone d'érosion maîtrisée – linéaire à mosaïque monotone, témoin du linéaire pavé et incisé du Vieux Rhin. La figure 1B présente les stations d'étude des macro-invertébrés et les profils transversaux de végétation associés à chaque zone.

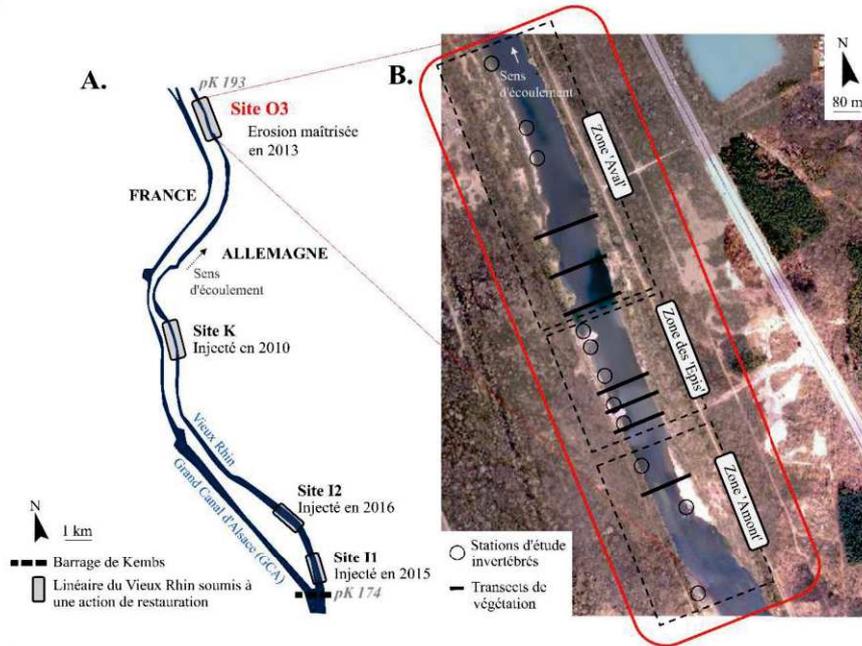


Figure 1 : A. Localisation des sites de recharges sédimentaires (site K, octobre 2010 ; site I1, Février-Mars 2015 ; site I2, Janvier 2016) et d'érosion maîtrisée avec implantation d'épis transversaux artificiels (site O3), B. Focus sur le site O3 avec la localisation des stations d'étude des macro-invertébrés et les profils transversaux de végétation associés à chaque zone.

Un suivi géomorphologique a permis de caractériser l'évolution morphologique de la zone des 'Epis' et de définir les gains physiques potentiels de la restauration *via* (i) le traçage sédimentaire des matériaux érodés de la berge et charriés par le fleuve, (ii) un suivi granulométrique fin par prélèvement manuel et par photographie du fond du chenal (profils tous les 10m), (iii) un suivi topographique de la berge par LiDAR terrestre et du chenal par bathymétrie mono-faisceau et par LiDAR topo-bathymétrique [Schmitt *et al.*, 2014].

III RESULTATS

III.1 Evolution du milieu physique et définition des effets

Le lit du Vieux Rhin pré-restauration (avant 2010) présentait des écoulements très homogènes et une faible diversité des unités morphodynamiques. La comparaison des orthophotographies pré- (avril 2011) et post-érosion maîtrisée (mars 2016 ; 3 ans après la restauration) met en évidence une

modification de la mosaïque fluviale (figure 2A). Le suivi topographique et bathymétrique au profil transversal situé en aval de l'épi amont (PT10), confirme et complète les observations faites à partir des orthophotographies (figure 2B).

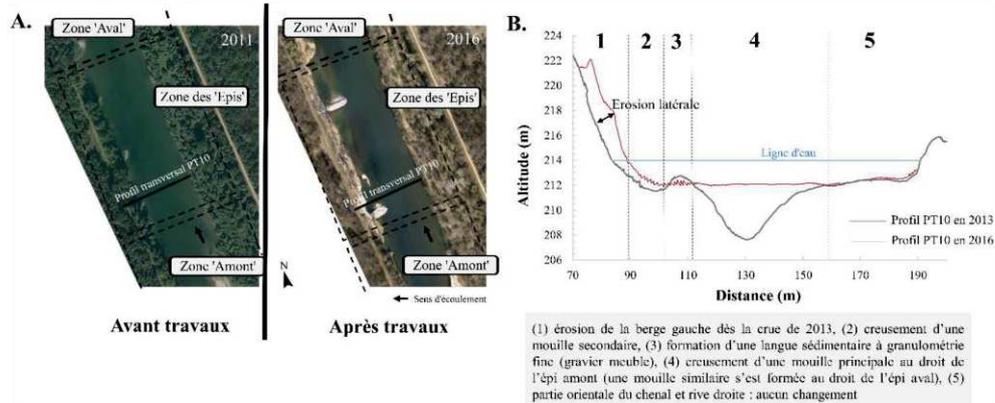


Figure 2 : A. Orthophotographies 2011 et 2016 de la zone des 'Epis' et localisation du profil transversal 10 (PT10, situé à faible distance en aval de l'épi amont) avant et après les travaux d'érosion maîtrisée. B. Evolution topographique/bathymétrique entre 2013 (avant érosion maîtrisée) et 2016 (après érosion maîtrisée) au droit du PT10. La ligne d'eau a été modélisée pour un débit de 52 m³/s.

Après la restauration par érosion maîtrisée (avril-mai 2013) et une crue Q₁₅ de période de retour de 15 ans (juin 2013 – Q_{max_Bâle} = 3456 m³/s), d'importantes évolutions morphologiques ont été observées, notamment (i) une érosion de berge, majoritairement au droit de l'épi amont sous la forme d'une encoche d'érosion (volume total érodé de la berge = 1500 m³ / encoche d'érosion = 1070 m³) et (ii) la formation de deux langues sédimentaires à l'aval des épis transversaux (dépôts compris entre 0,1 m et 3 m d'épaisseur) avec un affinement granulométrique estimé de 30 mm [Schmitt *et al.*, 2014]. Les évolutions morphologiques ont été moins contrastées entre 2014 et 2016, avec de légères remobilisations partielles des langues sédimentaires qui se sont globalement érodées en aval immédiat des épis (de quelques dizaines de cm et jusqu'à 1 m localement), et au contraire de faibles dépôts dans les deux mouilles principales (quelques dizaines de cm dans les deux cas). La construction des épis transversaux a ainsi entraîné la création de nouvelles formes fluviales, pour lesquels une dynamique subsiste même après la crue importante de 2013.

III.2 Réponses des compartiments biologiques

Les peuplements de macro-invertébrés étaient dominés en abondances par des crustacés et/ou des diptères tout au long de l'étude. L'analyse factorielle du tableau faunistique montre une composition des communautés sensiblement différente selon les grandes zones d'étude : 'Amont', 'Epis' et 'Aval' (figure 3A). Cette analyse révèle que les compositions automnales en macro-invertébrés des trois zones ont évolué selon une même trajectoire au cours du temps, mais avec une légère différenciation. La zone 'Amont', témoin à mosaïque hétérogène et faciès lotique dominant, était ainsi dominée par des taxons rhéophiles (surtout des Trichoptères) typiques des milieux lotiques. La zone des 'Epis' était caractérisée par des communautés de macro-invertébrés retrouvées préférentiellement au sein de substrats de sédimentation (figure 3B), ce qui a entraîné une hausse de l'abondance (i) de taxons peu polluo-sensibles et fousseurs et (ii) de taxons remarquables (Odonates). Ces résultats sont en cohérence avec les changements du milieu physique et l'apparition de nouveaux habitats à substrat fin (e.g. graviers, sables) au sein de la zone d'érosion maîtrisée.

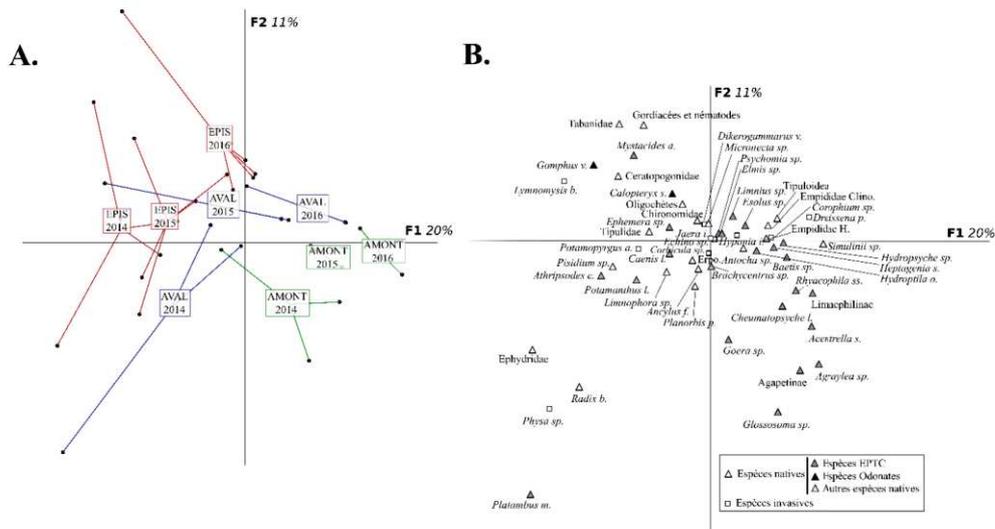


Figure 3 : Résultats de l'analyse factorielle des correspondances (plan F1 x F2) basée sur des données d'abondances d'automne 2014, 2015 et 2016 par station (11 stations) - transformées en $\text{Log}_2(x+1)$ et après élimination des espèces rares (*i.e.* dont l'abondance est égale à 1). Plans factoriels (A) des stations/dates (trajectoires), (B) des taxons de macro-invertébrés.

Le tableau II montre que la zone des 'Epis' a contribué à une augmentation de la richesse spécifique en végétation aquatique. Un gain de 6 espèces végétales a été constaté entre 2014 et 2016 (tableau 2). Les communautés végétales aquatiques ont évolué d'un groupement à algues filamenteuses (2013-2014) vers des tapis localisés à fort recouvrement de *Myriophyllum spicatum* (à partir de 2015). De nouveaux taxons tels que *Nitella sp.* et *Stuckenia pectinata*, ont été nouvellement recensés en zone 'Aval' à partir de 2016 (tableau 2).

Tableau II : Composition spécifique des communautés macrophytiques au niveau des trois zones d'étude 'Amont', 'Epis' et 'Aval' en 2014 et 2016.

	AMONT 2014	AMONT 2016	EPI 2014	EPI 2016	AVAL 2014	AVAL 2016
Algues filamenteuses	X	X	X	X	X	X
<i>Ceratophyllum demersum</i>				X		
<i>Elodea nuttallii</i>				X	X	X
<i>Fontinalis antipyretica</i>	X	X		X	X	X
<i>Lemna minor</i>						X
<i>Myriophyllum spicatum</i>			X	X	X	X
<i>Nitella sp.</i>						X
<i>Potamogeton crispus</i>				X		
<i>Stuckenia pectinata</i>				X		X
<i>Potamogeton perfoliatus</i>				X		
<i>Ranunculus circinatus</i>				X		
<i>Ranunculus fluitans</i>				X		
Nombre de taxons présents	2	2	2	10	4	7

La restauration par érosion maîtrisée a également favorisé la colonisation des berges par des communautés herbacées pionnières, dominées par *Phalaris arundinacea*. Les langues sédimentaires en aval des épis transversaux artificiels, bancs nus à leur formation, se sont végétalisées au cours du

temps. Les germinations de saules (*Salix sp.*) et de peupliers (*Populus sp.*) n'ont pas supporté les contraintes hydrauliques du Rhin, cédant ainsi l'espace nu à une communauté herbacée identique à celle de la berge érodée ainsi qu'à quelques espèces invasives (e.g. *Reynoutria japonica*, *Coniza canadensis*). La dynamique végétale a été semblable au niveau des épis transversaux artificiels. Les zones 'Amont' et 'Aval' n'ont pas montré de changements notables au sein des communautés végétales. Les anciens épis de régularisation du lit corrigé y sont caractérisés par des saulaies (*Salix sp.*) créant des milieux quasi-monospécifiques.

III.3 Invasions biologiques

Le fonctionnement de l'hydrosystème fluvial résulte des effets combinés des actions de restauration avec d'autres déterminants tels que l'arrivée ou la variation de densités des espèces invasives. Au cours du suivi écologique, les assemblages faunistiques de macro-invertébrés étaient composés d'une part importante d'espèces invasives (figure 4) dont des bivalves (*Corbicula fluminea*, *Dreissena polymorpha*), des crustacés (*Chelicorophium curvispinum*, *C. robustum*, *Dikerogammarus villosus*, *Echinogammarus ischnus*, *E. trichiatus*, *Gammarus roeselii*, *Jaera istri*, *Limnomysis benedeni*) et des gastéropodes (*Potamopyrgus antipodarum*, *Physa acuta*). Le crustacé amphipode *Dikerogammarus villosus* a dominé en partie les peuplements et sa présence dans pratiquement tous les échantillons a démontré son caractère ubiquiste (figure 4). La zone 'Aval' était dominée par des espèces invasives, contrairement à la zone 'Amont', plus favorable à l'installation d'espèces natives et plutôt pollu-sensibles. La proportion d'espèces invasives était très légèrement plus faible dans la zone des 'Epis' que dans la zone 'Aval'. *In fine*, il est à noter qu'en 2016, la fréquence relative des espèces invasives était bien inférieure aux fréquences observées en 2014 et 2015.

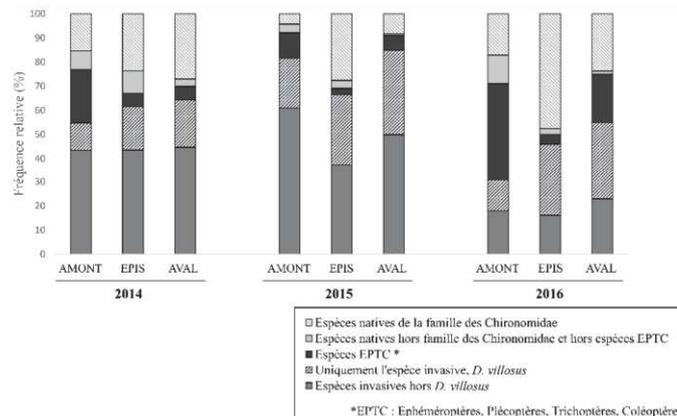


Figure 4 : Fréquences relatives en automne 2014, 2015 et 2016 des espèces de macro-invertébrés invasives, EPTC et natives (hors EPTC) selon le regroupement spatial en zones 'Amont', 'Epis' et 'Aval'. La part de l'espèce dominante invasive *Dikerogammarus villosus* a été ajoutée ainsi que celle de la famille Chironomidae (taxon natif de Diptères).

Six espèces végétales invasives dont cinq terrestres (la renouée du Japon - *Reynoutria japonica*, le robinier faux-acacia - *Robinia pseudoacacia*, le solidage géant - *Solidago gigantea*, l'érable negundo - *Acer negundo*, l'érigéron du Canada - *Conyza canadensis*) et une aquatique (l'élodée de Nuttall - *Elodea nuttallii*) ont été relevées sur le site O3 de 2013 à 2016. L'espèce végétale invasive *R. japonica* a été relevée en faible recouvrement sur les épis transversaux artificiels, mais celui-ci n'a pas évolué au cours du temps. Les relevés de végétation aquatique, sur cette même période, ont montré un fort recouvrement d'*E. nuttallii* (> 80%) dans une petite mare latérale localisée en zone 'Aval'. Cette

espèce a été quasi-absente du chenal principal jusqu'en 2015 (<0.01%). Le pourcentage de recouvrement a légèrement augmenté (environ 1 %) en 2016.

IV DISCUSSION

Le suivi des milieux après l'initiation d'un processus d'érosion maîtrisée avec implantation d'épis transversaux artificiels montre une augmentation de l'hétérogénéité et de la dynamique des unités hydro-morphologiques. Le panel des niches écologiques disponibles s'y est globalement élargi du fait des apports sédimentaires par érosion latérale et de la présence des épis, ces derniers ayant induit le dépôt des deux langues sédimentaires constituées de sédiments relativement fins. Le suivi des macro-invertébrés a été réalisé avec une méthode d'échantillonnage originale, aucune norme française respectant la Directive Cadre sur l'Eau et utilisant les macro-invertébrés n'étant adaptée aux grands cours d'eau. L'utilisation du cylindre de Hess s'est avérée pertinente au sein du lit dynamique du Vieux Rhin, présentant l'avantage de pouvoir échantillonner des substrats grossiers y compris dans des zones de fortes vitesses de courant. La méthode utilisée a permis d'évaluer peu de temps après la restauration, des densités plus fortes d'espèces faunistiques et floristiques inféodées spécifiquement à des milieux de sédimentation. L'implantation des épis transversaux artificiels semble avoir favorisé les populations de certaines espèces, notamment des odonates comme cela a déjà été observé en République Tchèque [Buczyński *et al.*, 2017]. De nouvelles espèces de macrophytes sont aussi apparues, alors que le secteur étudié près de Bâle a été évalué en 2013 par la Commission Internationale pour la Protection du Rhin (CIPR) comme présentant des déficits macrophytiques marqués [CIPR, 2015]. Cette conclusion est issue d'une évaluation récente basée sur le jugement d'experts à partir de données collectées sur des sites de prélèvement situés sur le cours du Vieux Rhin. Quatre critères ont été utilisés pour définir un indicateur global : (1) le nombre de formes de croissance, (2) le nombre d'espèces de macrophytes, (3) le nombre d'espèces indicatrices de qualité et (4) le pourcentage de surface occupée par les macrophytes [CIPR, 2015]. L'application de cette méthode sur les données de 2016 oriente ce même secteur vers un statut plus favorable, *i.e.* présentant de légers déficits. L'apparition de milieux nouveaux contribue à maintenir la dynamique des paysages alluviaux et favorise l'installation dans le lit mineur et sur les berges d'espèces végétales pionnières (*Phalaris arundinacea*). Les langues sédimentaires, situées à l'aval direct des épis, favorisent la germination de *Salix sp.*, dont la croissance est cependant entravée par les crues [Karrenberg *et al.*, 2002]. Le suivi piscicole a permis de mettre en évidence les effets positifs des épis transversaux artificiels : une augmentation du nombre de frayères et de juvéniles. Or, il est aussi à noter la prolifération rapide de poissons invasifs d'origine ponto-caspienne sur le site d'étude : le gobie à tache noire (GTN) et le gobie de Kessler (GKS). Les effectifs des gobies capturés sur le site O3 ont été multipliés par 9,3, passant de 3,6% à 33,4% de l'effectif total des poissons capturés entre 2014 et 2016 [Ecotec, 2016]. Sa prédation importante sur les macro-invertébrés natifs [Lederer *et al.*, 2008] et son comportement agressif [Kornis *et al.*, 2012] peuvent influencer le devenir des communautés en place. Des études complémentaires sur le réseau trophique sont actuellement en cours afin d'évaluer l'impact potentiel de ces espèces invasives sur l'interprétation des effets de la restauration [Staentzel *et al.*, en prep.].

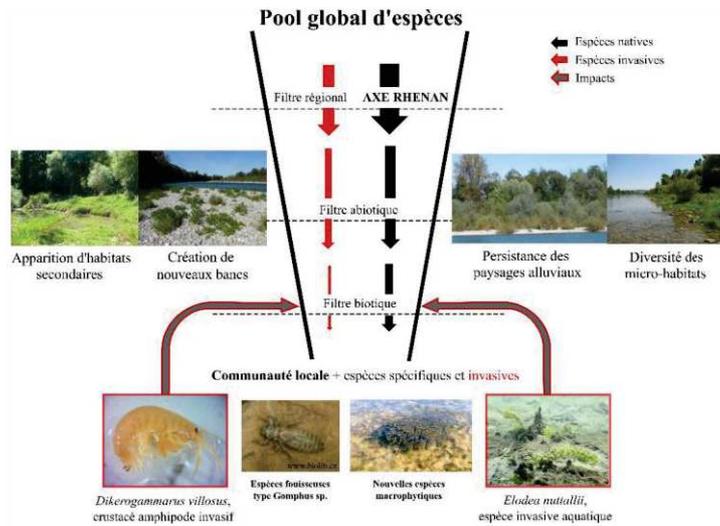


Figure 5 : Schéma résumant la contribution écologique des actions de restauration à la constitution d'une communauté locale nouvelle.

Les secteurs aval des grands fleuves sont fortement impactés par des espèces invasives désormais intégrées dans le pool régional d'espèces [Beisel, 2001 ; Beisel *et al.*, 2017]. La présence ou l'introduction d'espèces invasives dans un milieu restauré représente un déterminant important dans l'évolution de la composition de la communauté locale et interfère inévitablement sur l'interprétation des effets de la restauration (figure 5). Le maintien des populations natives peut être menacé [Leuven *et al.*, 2009]. Les nouveaux habitats issus de l'action de restauration sont situés en bordure de chenal et peuvent faciliter l'installation d'espèces végétales invasives [Combroux *et al.*, 2002]. Plusieurs espèces végétales à caractère invasif ont effectivement été observées mais avec de faibles surfaces de recouvrement. L'élodée de Nuttall, seule espèce végétale strictement aquatique qui ait été observée, n'a pas montré de caractère proliférant à ce stade. La colonisation du linéaire du Vieux Rhin lui a été difficile, sans doute du fait d'une granulométrie grossière et de la stabilité latérale du lit. Les nouveaux habitats à granulométrie fine pourraient être des niches potentielles pour l'expansion de l'Elodée de Nuttall. Le crustacé amphipode *Dikerogammarus villosus*, connu pour présenter un comportement agressif et vorace [Van Riel *et al.*, 2006 ; Koester *et al.*, 2016], pourrait contribuer aux changements de communautés sur le site O3 malgré un effet de prédation évalué comme faible sur des sites envahis [Koester *et al.*, 2016]. La proportion en espèces invasives de macro-invertébrés a globalement diminué entre 2015 et 2016. Un réarrangement des communautés en place a pu survenir suite à des événements pouvant être liés à des facteurs environnementaux comme des événements hydrologiques (crue moyennement intense et particulièrement longue en 2016 : $Q_{\max_B\grave{a}le} = 3021 \text{ m}^3/\text{s}$, déversement dans le Vieux Rhin durant trois mois).

Dans un contexte de restauration écologique, de nombreux auteurs décrivent la nécessité de coupler l'analyse de l'évolution physique à celle de la réponse biologique [Elosegi *et al.*, 2010 ; Grabowski et Gurnell, 2016], mais aussi d'intégrer des concepts d'écologie théorique [Lake *et al.*, 2007] et fonctionnelle [Mouillot *et al.*, 2013]. Les règles d'assemblages des communautés locales, décrites dans les années 1980-1990 [Tonn, 1990 ; Keddy *et al.*, 1992], et unifiées pour l'ensemble des communautés biologiques [Lortie *et al.*, 2004 ; Friberg *et al.*, 2016], intègrent plusieurs types de filtres, notamment le filtre environnemental (figure 5). Les conditions de passage de ce filtre par une espèce dépendent des variables hydrauliques et granulométriques des habitats. Cette étude a mis en évidence la pertinence de l'échelle la plus fine de mesure de ces variables, qui doit correspondre au

paysage de l'espèce étudiée afin d'évaluer au mieux les réponses biologiques [Beisel *et al.*, 2000]. *In fine*, la restauration écologique par érosion maîtrisée et implantation d'épis transversaux artificiels contribue à rendre ce filtre environnemental plus perméable au pool global d'espèces natives et invasives (figure 5). La durabilité de la diversification des habitats et des effets écologiques associés est clairement dépendante du maintien des épis transversaux artificiels.

V CONCLUSIONS

L'action de restauration décrite dans cet article, une érosion maîtrisée de berge avec implantation d'épis transversaux artificiels sur un grand cours d'eau, est inédite. Il s'agit par conséquent d'une approche expérimentale pour laquelle le retour d'expérience est important. L'analyse des résultats issus de ces suivis est à la fois exploratoire tout en s'inscrivant en partie dans une démarche hypothético-déductive, dans la mesure où un certain nombre de prédictions des changements de biodiversité ont pu être éprouvées. L'étude interdisciplinaire de ces restaurations est primordiale pour mettre en évidence les trajectoires hydro-morphologiques post-restauration du milieu [Arnaud, 2014] et comprendre la réponse des compartiments biologiques associées [Staentzel *et al.*, soumis]. Le suivi écologique est prévu jusqu'en 2017. Les perspectives de cette étude sont (i) d'affiner les résultats en se focalisant sur le gain en diversité fonctionnelle, (ii) de développer des outils/indicateurs d'évaluation d'une restauration écologique et (iii) de proposer une étude comparative avec les réponses biologiques observées suite à des recharges sédimentaires.

VI REFERENCES

- Arnaud F. (2012). - Approches géomorphologiques historique et expérimentale pour la restauration de la dynamique sédimentaire d'un tronçon fluvial aménagé : le cas du Vieux Rhin entre Kembs et Breisach (France, Allemagne). *Thèse de Doctorat, Université de Lyon*. 280 p.
- Arnaud F., Piégay H., Schmitt L., Rollet A.J., Beal D. (2014). - Intérêts de la géomorphologie historique et expérimentale pour la restauration de cours d'eau : le cas du Vieux-Rhin en aval du barrage de Kembs (France, Allemagne). *La Houille Blanche*, **(4)**: 5-13.
- Beisel J.N., Usseglio-Polatera P., Moreteau J. (2000). - The spatial heterogeneity of a river bottom: a key factor determining macroinvertebrate communities. *Hydrobiologia*, **422/423**: 163-171.
- Beisel J.N. (2001). - The elusive model of a biological invasion process: time to take differences among aquatic and terrestrial ecosystems into account? *Ethology, Ecology and Evolution*, **13**: 193-195.
- Beisel J.N., Peltre M.C., Kaldonski N., Hermann A., Muller S. (2017). - Spatiotemporal trends for exotic species in French freshwater ecosystems: where are we now? *Hydrobiologia*, **785(1)**, 293-305.
- Bernhardt E., Palmer M.A., Allan J.D., Alexander G., Barnas K., Brooks S., Carr J., Clayton S., Dahm C., Follstad-Shah J., Galat D., Gloss S., Goodwin P., Hart D., Hassett B., Jenkinson R., Katz S., Kondolf G.M., Lake P.S., Lave R., Meyer J.L., O'Donnell T.K., Pagano L., Powell B., Sudduth E. (2005). - Synthesizing U.S. river restoration efforts. *Science*, **308**: 636-637
- Brookes A., Shields F.D. (1996). - *River Channel Restoration: Guiding Principles for Sustainable Projects*. John Wiley and Sons: Chichester, UK, 433 pp.
- Buczyński P., Szlauer-Lukaszewska A., Tończyk G., Buczyńska E. (2017). - Groynes: A Factor Modifying the Occurrence of Dragonfly Larvae (Odonata) on a Large Lowland River. *Marine and Freshwater Research*, **68(9)**, 1653-1663.
- Buijse A.D., Coops H., Staras M., Jans L.H., Vangeest G.J., Grift R.E., Ibelings B.W., Oosterberg W., Roozen F.C.J.M. (2002). - Restoration strategies for river floodplains along large lowland rivers in Europe. *Freshwater Biology*, **47**: 889-907.
- Combroux I., Gudrun B., Amoros C. (2002). - Plant regenerative strategies after a major disturbance: the case of a riverine wetland restoration. *Wetlands*, **22(2)**: 234-246.

- Commission internationale pour la Protection du Rhin (CIPR). (2015). - *Distribution des macrophytes dans le Rhin 2012/2013*. Rapport n°225. 36 p.
- Clewell, A.F., & Aronson, J. (2013). - *Ecological restoration: principles, values, and structure of an emerging profession*. Island Press.
- Clutier A., Aelbrecht D., El Kadi Abderrezzak K., Die Moran A., Pinte K., Barillier A. (2012). - *Restauration du transport sédimentaire dans le Vieux Rhin par érosion maîtrisée des berges*. International Conference on Integrative Sciences and Sustainable Development of Rivers, 26-28 pp.
- Darby S., Sear D. (2008). - *River restoration: managing the uncertainty in restoring physical habitat*. John Wiley & Sons.
- Die Moran A. (2012). - Physical and numerical modelling investigation of induced bank erosion as a sediment transport restoration strategy for trained rivers. The case of the Old Rhine (France). *Thèse de Doctorat, EDF R&D, Université Paris-Est*, 219 p.
- Ecotec (2016). - *Rapport d'étude Aménagement hydroélectrique de Kembs, suivi piscicole 2016 pour la station O3*. 23 p.
- Elosegi A., Diez J., Mutz M. (2010). - Effects of hydromorphological integrity on biodiversity and functioning of river ecosystems. *Hydrobiologia*, **657**: 199-215.
- Friberg, N. (2014). - Impacts and Indicators of Change in Lotic Ecosystems. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water*. doi:10.1002/wat2.1040.
- Friberg N., Angelopoulos N.V., Buijse A. D., Cowx I.G., Kail J., Moe T.F., Moir H., O'Hare M.T., Verdonschot P.F.M., Wolter C. (2016). - Chapter Eleven-Effective River Restoration in the 21st Century: From Trial and Error to Novel Evidence-Based Approaches. *Advances in Ecological Research*, **55**, 535-611.
- Garnier A., Barillier A. (2015). - The Kembs project: environmental integration of a large existing hydropower scheme. *La Houille Blanche*, (4): 21-28.
- Grabowski R.C., Gurnell A.M. (2016). - Hydrogeomorphology-Ecology interactions in river systems *River Res. Applic.*, **32**: 139-141.
- Hess A.D. (1941). - New limnological sampling equipment. *Limnological society of America*, special publication **6**.
- Karrenberg S., Edwards P.J., Kollmann J. (2002). - The life history of Salicaceae living in the active zone of floodplains. *Freshwater Biology*, **47**(4): 733-748.
- Keddy P.A. (1992). - Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, **3**:157-164.
- Koester M., Bayer B., Gergs R. (2016). - Is *Dikerogammarus villosus* (Crustacea, Gammaridae) a 'killer shrimp' in the River Rhine system? *Hydrobiologia*, **768**: 299-313.
- Kondolf G.M., Boulton A.J., O'Daniel S., Poole G.C., Rachel F.J., Stanley E.H., Wohl E., Bang A., Carlstrom J., Cristoni C., Huber H., Koljonen S., Louhi P., Nakamura K. (2006). - Process-based ecological river restoration: visualizing three-dimensional connectivity and dynamic vectors to recover lost linkages. *Ecology and Society*, **11**, **5**. [online]
- Kornis M.S., Mercado-Silva N., Vander Zanden M.J. (2012). - Twenty years of invasion: a review of round goby *Neogobius melanostomus* biology, spread and ecological implications. *Journal of fish biology*, **80**(2): 235-285.
- Lake P.S., Bond N., Reich P. (2007). - Linking ecological theory with stream restoration. *Freshwater biology*, **52**: 597-615.
- Lederer A.M., Janssen J., Reed T., Wolf A. (2008). - Impacts of the introduced round goby (*Apollonia melanostoma*) on dreissenids (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*) and on macroinvertebrate community between 2003 and 2006 in the littoral zone of Green Bay, Lake Michigan. *Journal of Great Lakes Research*, **34**(4): 690-697.

- Leuven R.S.E.W., Van der Velde G., Baijens I., Snijders J., Van der Zwart C., Lenders R.H.J., Bij de Vaate A. (2009). - The river Rhine: a global highway for dispersal of aquatic invasive species. *Biological Invasions*, **11(9)**: 1989-2008.
- Lortie C.J., Brooker R.W., Choler P., Kikvidze Z., Michalet R., Pugnaire F.I., Callaway R.M. (2004). - Rethinking plant community theory. *Oikos*, **107(2)**: 433-438.
- Maire G. (1997). - *Evolution des objectifs d'aménagement du Rhin et de ses espaces riverains aux XIXème et XXème siècles*. Racine P. press, colloque « Fleuves, rivières et canaux dans l'Europe occidentale et médiane », 1-2 décembre 1995, Association Interuniversitaire de l'Est et C.R.D.P. de Nancy, 445-454.
- Mouillot D., Graham N.A., Villéger S., Mason N.W., Bellwood D.R. (2013). - A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, **28(3)**: 167-177.
- Pinte K., Clutier A., Schmitt L., Aelbrecht D., Skupinski G., Eschbach D., Hubeny A. (2015). - Restauration d'un fleuve court-circuité (Vieux Rhin, France) par érosion latérale maîtrisée : premiers résultats concernant la bathymétrie, la topographie, le traçage de la charge de fond et la granulométrie. *IS RIVERS 2015 Congress*.
- Schanze J., Olfert A., Tourbier J.T., Gersdorf I., Schwager T. (2004). - Existing urban river rehabilitation schemes. *WP2 Final Report. Urban River Basin Enhancement Methods. RUBEM EU FP5 Project*.
- Schmitt L., Hubeny A., Skupinski G., Eschbach D., Bruckmann F., Ouellet M., Staentzel C., 2014. - *Etude géomorphologique du Vieux-Rhin. Site d'érosion maîtrisée O3. Suivi des traceurs (pit-tags) du charriage et de la granulométrie*. Juin 2013 - juillet 2014. Laboratoire image ville environnement UMR 7362, Université de Strasbourg, CNRS, ENGEEES, 30 p.
- Smith E.P., Orvos D.R., Cairns J. (1993). - Impact assessment using the Before-After-Control-Impact (BACI) model: concerns and comments. *Can.J.Fish.Aquat.Sci.*, **50**: 627-637.
- Staentzel C., Arnaud F., Combroux I., Schmitt L., Trémolières M., Grac C., Piégay H., Barillier A., Chardon V., Beisel J.N. - How do instream flow increase and gravel augmentation impact biological communities in large rivers: A case study on the Upper Rhine River. *River Research and Applications*.
- Staentzel, C., Schlumberger, O., Barillier A., Beisel, J.N. (en prep.) - Invasion of Gobiidae and river restoration: what consequences for local biological communities?
- Tonn W.M. (1990). - Climate change and fish communities: a conceptual framework. *Transactions of the American Fisheries Society*, **119(2)**: 337-352.
- Van Riel M.C., Van der Velde G., Rajagopal S., Marguillier S., Dehairs F., Bij de Vaate A. (2006). - Trophic relationships in the Rhine food web during and after establishment of the Ponto Caspian invader *Dikerogammarus villosus*. *Living Rivers: Trends and Challenges in Science and Management* 39-58 pp.

dossier



Les gobies

Des poissons envahisseurs dans le Rhin

Olivier Schlumberger

Enseignant-chercheur en écologie piscicole

Cybill Staentzel

Doctorante

Couriel : cybill.staentzel@live.cnrs.unistra.fr

Jean-Nicolas Beisel

Professeur d'hydro-écologie

Couriel : jn.beisel@engees.unistra.fr

École nationale du génie de l'eau et de l'environnement de Strasbourg (EN GEES) & Laboratoire image ville environnement (LIVE)

Photos : Olivier Schlumberger

Photo ci-dessus : Gobie de Kessler adulte (13 cm). La position du poisson montre la « ventouse » ventrale formée par la fusion des deux nageoires pelviennes, et la position typique des nageoires pectorales, en éventail.

Les invasions d'organismes exotiques sont perçues à la fois comme la cause et la conséquence de la dégradation des milieux d'eau douce. Le Rhin, intensivement utilisé comme voie de navigation fluviale vers l'Europe centrale, a permis la progression de nombreuses espèces aquatiques. C'est par ces voies que sont arrivés des gobies, poissons qui suscitent une attention particulière en raison de leur surabondance actuelle et de leur comportement au sein de sites en cours de restauration et des réserves naturelles le long du Rhin franco-allemand. Les études que nous réalisons permettent de mieux connaître le cycle de vie et l'écologie de ces espèces et d'évaluer plus précisément leur impact potentiel.

Les gobies

Les poissons de la famille des gobiidés étaient jusqu'à présent surtout connus pour leurs représentants en milieu marin et dans les eaux côtières saumâtres. Il s'agit de la famille de poissons la plus diversifiée dans le monde avec près de 1 800 espèces connues. Du littoral de la mer Baltique jusqu'à la façade atlantique et le long du littoral méditerranéen, on trouve le gobie tacheté (*Potamoschistus microps*) et le gobie buhotte (*Potamoschistus minutus*), tous deux menacés à l'échelle européenne¹. Des gobies d'eau douce sont observés depuis seulement une dizaine d'années dans les eaux intérieures d'Europe occidentale. Originaires de la région pontocaspienne (de la mer Noire à la mer Caspienne), ils ont colonisé progressivement toutes les voies navigables d'Europe centrale et occidentale jusqu'à arriver en France par le Rhin et la Moselle (ouverture du canal Rhin-Main-Danube en 1992).

Le mode de dispersion de ces poissons, mauvais nageurs, se fait par transport passif des pontes et des juvéniles par les navires et leurs eaux de ballast. Cela explique que la colonisation du milieu se fasse surtout de manière saltatoire, de port à port, suivie d'une diffusion locale. Le gobie demi-lune est observé depuis 2007 dans le secteur du Rhin franco-allemand ; puis, à partir de 2010, on a signalé le gobie de Kessler, et enfin, en 2011, le gobie à tache noire. Ce dernier est aujourd'hui l'espèce prédominante dans ce secteur. L'ampleur sans précédent de la colonisation apparaît dans les résultats de pêches de contrôle réalisées à 12 ans d'intervalle pour la Commission internationale pour la protection du Rhin (CIPR). En effet, en 2000, plus de la moitié des captures était composée de gardons (*Rutilus rutilus*), d'ablettes (*Alburnus*

alburnus), de chevaines (*Squalius cephalus*) et d'anguilles (*Anguilla anguilla*) en l'absence de tout gobie. En 2011-2012, les gobies à tache noire et les gobies de Kessler constituaient la moitié du nombre de poissons récupérés². Il s'est donc produit une profonde transformation du peuplement piscicole sur une courte période. En Alsace, les gobies colonisent progressivement des cours d'eau affluents du Rhin ainsi que les canaux connectés au Rhin autour de Strasbourg, de Colmar, et de Mulhouse.

Des poissons résistants et opportunistes

Le gobie à tache noire et le gobie de Kessler sont considérés comme des espèces particulièrement tolérantes à la pollution (turbidité, sous-oxygénation). Le champ des habitats possibles est vaste, et surtout déterminé par la présence d'abris et de caches dans le milieu. Ils supportent une large gamme de températures (de 3-4 °C jusqu'à plus de 25 °C^{2,3}). Leurs populations, même peu de temps après les premières observations, peuvent atteindre localement des densités élevées⁴ de l'ordre de 10 individus/m². Ces deux espèces ont un comportement territorial assez agressif tant vis-à-vis de leurs congénères que des poissons indigènes. Les chabots (*Cottus* spp.) qui occupent le même type d'habitats que les gobies (abris sous gros galets et blocs) sont particulièrement vulnérables face à ces espèces exotiques ; nous en avons cependant observé en **sympatrie** dans les secteurs du Rhin que nous suivons.

Quatre espèces de gobies d'eau douce dans le Rhin

Les gobies présentent un corps cylindrique recouvert d'écaillés et une tête volumineuse avec les yeux situés vers le dessus. Ils ont deux nageoires dorsales, la seconde plus longue que la première. Les nageoires pectorales très développées sont en forme d'éventail. Les nageoires pelviennes sont fusionnées et forment ventralement une « ventouse », ou disque pelvien caractéristique de la famille. N'ayant pas de vessie gazeuse favorisant la flottabilité, ils ont un comportement benthophile (restant à proximité du fond) et nagent sur de courtes distances. Leur pigmentation peut varier suivant les sites, la luminosité, la coloration générale du substrat. Dans le bassin du Rhin, on en trouve quatre espèces.

Le gobie demi-lune (*Proterorhinus semilunaris*) présente un corps gris avec des bandes plus sombres, verticales ou obliques, sur les flancs. Sa bouche, à l'ouverture

inclinée vers le bas, est surmontée de deux nannes permettant l'entrée d'eau vers des capteurs sensoriels.

Le gobie de Kessler (*Ponticola kessleri*) est plus massif que les autres espèces. L'ouverture de sa bouche est orientée vers le haut. Ses nageoires pectorales sont barrées verticalement de gris et jaune pâle.

Le gobie à tache noire (*Neogobius melanostomus*) se caractérise par une tache noire bien visible sur la première nageoire dorsale. L'ouverture de la bouche est orientée vers le bas.

Le gobie fuvatile (*Neogobius fuvialis*), de petite taille, avec lui aussi une bouche orientée vers le bas, présente généralement des reflets bleutés sur les flancs. Il n'est pas signalé dans le Rhin franco-allemand et n'est signalé en France que sur le bassin de la Moselle. Cette espèce ne sera pas discutée dans cet article.

« Un nid de gobie peut contenir de 200 à plus de 1 000 œufs »



Gobie demi-lune adulte (8 cm). On distingue les narines tubulaires dirigées vers l'avant ainsi que la bande sombre caractéristique, qui part de l'arrière de la tête jusqu'à la mandibule.

Les gobies ont une alimentation très diversifiée et opportuniste. Le régime des adultes comprend une part importante de proies animales capturées sur le fond ou à proximité (régime benthophage à tendance carnivore). Nos premiers résultats n'ont pas pu confirmer une prédation sur des œufs ou des alevins de poissons. Toutefois, une fraction de la population des gobies à tache noire, juvéniles et adultes, a un régime partiellement piscivore aux dépens de leurs congénères, ce qui n'avait jamais été signalé. Le gobie de Kessler est le seul à consommer régulièrement des poissons (cyprinidés, gobies) en plus des invertébrés. Nous avons par exemple retrouvé dans le tube digestif d'un individu trois gobies à divers stades de digestion. Contrairement à ce qui se produit chez d'autres espèces, les basses températures (eau à 4 °C) ne ralentissent pas la recherche de nourriture.

Un comportement reproducteur redoutablement efficace

Comme les chabots, les gobies pondent généralement dans une cavité (reproduction spéléophile)⁵. Le mâle dégage le site de ponte dans une anfractuosité où il attire des femelles. Les œufs sont fixés sur le « plafond » de la cavité. Un « nid » peut contenir de 200 à plus de 1 000 œufs, déposés par une

Lexique

Sympatrie : désigne la coexistence de deux espèces voisines d'un point de vue évolutif dans une même aire de distribution géographique et dans les mêmes habitats à l'intérieur de cette dernière.



Ponte de gobies. Les œufs très nombreux accrochés au substrat sont protégés pendant la durée d'incubation par le mâle.

Les gobies



Les œufs de gobie demi-lune mesurent environ 3,5 mm. L'embryon est encore plaqué sur le vitellus, seule la queue est libre et mobile.



La forme piriforme des œufs et les yeux noirs visibles indiquent que ces alevins sont à un stade proche de l'éclosion.

ou plusieurs femelles. Pendant l'incubation (environ 15 jours à 18-22 °C d'après nos résultats), les œufs sont gardés et protégés par le mâle. D'après les observations faites dans le Danube, le mâle occupé à entretenir et défendre le nid ne se nourrit pas pendant la période de reproduction, et mourrait en fin de saison ; mais nos observations montrent que ce jeûne est assez relatif. Les femelles des trois espèces, dès l'âge de 12 mois, effectuent dans le Rhin plusieurs pontes espacées de 2 à 3 semaines, contre une seule ponte par saison pour le gobie de Kessler, par exemple, dans sa région d'origine. L'investissement reproducteur des femelles est important : la masse des gonades représente jusqu'à 20 % de la masse corporelle. Curieusement, certaines des pontes collectées comprennent à la fois des œufs de gobie demi-lune et des œufs de gobie à tache noire à des stades de développement différents. Cela pourrait s'expliquer par le comportement interspécifique territorial des mâles avec l'expulsion du premier occupant, ou sa disparition par prédation. Des femelles de l'espèce du nouvel occupant viendraient alors ajouter leurs œufs aux précédents.

Les alevins de gobies ne passent pas par une phase larvaire, contrairement aux espèces indigènes. Dès l'éclosion, leurs nageoires sont formées et parfaitement fonctionnelles, ce qui leur assure une vitesse de nage très élevée (sur de courtes distances), associée à un comportement de recherche d'abri (gravier, petits galets) comme nous l'avons vérifié. Cela leur assure un avantage pour fuir un prédateur. La taille des alevins à l'éclosion est en rapport avec le volume du vitellus. Les alevins des trois espèces du Rhin mesurent entre 6 et 7 mm. L'examen des marques de croissance sur les écailles permet d'évaluer la durée de vie des gobies : moins de 4-5 ans. Chez certains individus de grande taille (15 à 18 cm), les écailles ne portent aucune marque d'arrêt de croissance. Une étude du site en

imagerie infra-rouge a montré l'existence de résurgences d'eau d'origine phréatique moins froide que celle du fleuve en hiver. Certains individus passeraient la saison hivernale dans ces zones de résurgence où leur métabolisme ne serait pas ralenti.

Les caractéristiques du parfait colonisateur

En résumé, ces poissons de petite taille, avec une durée de vie brève compensée par une maturité sexuelle précoce, avec plusieurs pontes par saison, une fécondité élevée, la protection des œufs par un adulte, font preuve d'une stratégie biodémographique facilitant la colonisation rapide d'un milieu avec des densités d'individus élevées et d'un comportement agressif. Plus encore, sur le front de colonisation d'un milieu, plusieurs de ces caractéristiques sont exacerbées (précocité accrue de la maturité sexuelle, multiplicité des pontes par cycle annuel). Ce pourrait être la conséquence soit d'un phénomène de plasticité phénotypique sous l'influence d'un nouvel environnement, soit le fait d'individus ayant un caractère colonisateur plus affirmé au sein de la population.

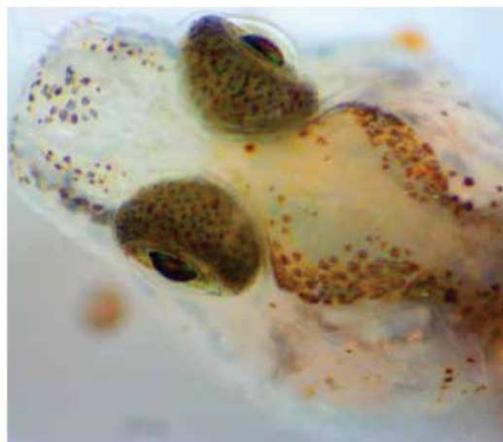
S'ajoutent à cela une grande tolérance vis-à-vis de la qualité du milieu, un comportement benthophile, colonisateur, des

Lexique

Vitellus : réserve alimentaire sur la face ventrale des alevins de nombreuses espèces de poissons, dont la résorption progressive assure leur nourriture jusqu'au moment où ils sont, en principe, devenus capables de capturer des proies.



Éclosion d'alevins de gobie à tache noire. Ne subissant pas de phase larvaire, les petits éclosent avec des nageoires déjà formées.



Alevin de gobie demi-lune âgé de 60 jours. À ce stade, la pigmentation est parfaitement visible.

alevins très actifs dès leur éclosion, avec un comportement de recherche d'abris. Aucune espèce de poisson indigène ne cumule autant de particularités. Ces différences écomorphologiques assurent aux gobies un avantage concurrentiel et une forte dynamique démographique, qu'ils ont mis à profit dans le Rhin.

Dans le Rhin, la place et l'opportunité

Malgré d'ambitieux programmes de restauration, le Rhin reste un écosystème fortement anthropisé. Ses caractéristiques hydromorphologiques ont été façonnées dans l'objectif de faciliter le trafic fluvial et l'agriculture, ainsi que de protéger les populations contre les crues et de produire de l'électricité. Le lit mineur originel, avec de nombreux chenaux latéraux, d'une largeur de 3 km dans le secteur d'étude, a été transformé en un chenal stabilisé et réduit à une largeur de 200 m après sa rectification débutée dans les années 1840.

Même si le Rhin n'est plus l'égoût de l'Europe, comme le prouve désormais la présence d'espèces d'insectes sensibles à la pollution (mais 40 % des espèces originelles ont disparu) et la présence régulière de saumons (*Salmo salar*) adultes, il n'a pas retrouvé la diversité des populations aquatiques qu'il hébergeait il y a un siècle¹. Les crustacés comprennent désormais plus de 10 espèces nouvelles d'origine ponto-caspienne (principalement *Dikerogammarus*), alors que les *Gammarus* indigènes ont disparu des inventaires biologiques. Les crustacés envahissants constituent souvent plus de 50 % des organismes qui sont récoltés sur le substrat.

L'ouverture de nouvelles voies de navigation crée des interconnexions entre des bassins hydrographiques qui étaient géographiquement indépendants. La liaison à grand gabarit entre le bassin du Danube et celui du Rhin (inaugurée en 1992) s'inscrit dans un cadre plus vaste qui englobe l'Europe centrale et la Russie, traversées par des canaux qui font communiquer la région ponto-caspienne avec la mer Baltique et la mer du Nord. Au niveau européen, 80 % du transport fluvial passe par le Rhin, qui comprend également les grands ports marchands. Ces bateaux de provenances variées peuvent profiter à des espèces voyageant sur la coque ou dans les eaux des ballasts. La technique de protection des berges par l'enrochement, mise en œuvre le long du cours du fleuve, constitue un continuum d'habitats favorables à l'extension des gobies, car peu exploité par les espèces de poissons indigènes.

On estime que la diversité biologique originelle, avec toutes ses relations interspécifiques et trophiques, constitue un frein face à une invasion. Mais l'histoire de l'écosystème et ses caractéristiques actuelles peuvent offrir des opportunités d'implantation à des espèces nouvelles, certaines d'entre elles ayant un potentiel envahissant. Effet rémanent des glaciations sur les réseaux hydrographiques d'Europe, la richesse spécifique des poissons d'eau douce diminue naturellement selon un gradient de l'Est vers l'Ouest. Il en résulte que les communautés piscicoles d'Europe occidentale ne sont pas saturées, même indépendamment des altérations du milieu par l'homme. Cette vacuité de niches potentielles (habitats, qualité et quantité des ressources alimentaires) est modulée par la perte de la diversité des habitats disponibles, aggravée par la dégradation de la qualité de l'eau au cours du siècle dernier. Les aménagements favorisant les enrochements pour la protection des berges forment un continuum d'habitats nouveaux plutôt favorables à l'extension

Les gobies



Vieux Rhin à Ottrmarsheim. Site d'étude et de capture des gobies sur fond de galets et de blocs. Vue vers l'aval ; la rive allemande est en face. Février 2016.

des gobies et peu exploités par les espèces de poissons indigènes. L'invasion du crustacé *Dikerogammarus villosus*, lui aussi d'origine ponto-caspienne, qui constitue désormais une part importante du régime alimentaire des gobies, a précédé celle de ses consommateurs... Tout était finalement en place pour que les gobies amenés par bateau trouvent dans le Rhin très facilement à la fois le gîte et le couvert.

Impacts et moyens de lutte

Les gobies sont considérés comme des espèces exotiques envahissantes suivant les critères de l'UICN (le gobie à tache noire est d'ailleurs cité dans la liste des 100 espèces exotiques les plus envahissantes dans le projet européen DAISIE^a en 2009) car susceptibles de constituer une menace sur les habitats ou les espèces indigènes, avec des conséquences d'ordre écologique, économique ou sanitaire. Leur impact dépend surtout de leur densité : quand leur population reste limitée, les espèces locales peuvent subsister. Faute de connaître précisément les abondances relatives antérieures des espèces, on ne peut affirmer avec certitude que l'arrivée des gobies soit responsable de la régression d'espèces locales dans le Rhin, comme les chabots. Mais on peut craindre que toutes les espèces consommant des invertébrés sur le fond et celles déposant leurs œufs sur un substrat dur subissent les conséquences de la présence des gobies par concurrence alimentaire et pression de prédation. L'impact économique

des gobies n'est pas avéré dans le Rhin. Les pêcheurs professionnels envisagent la valorisation de cette nouvelle ressource. Ils sont aussi des proies pour des espèces piscivores d'intérêt halieutique comme le sandre (*Sander lucioperca*), dont la croissance est plus importante depuis l'invasion des gobies. Mais une étude prospective^a a montré que la présence du gobie à tache noire dans le lac de Zurich (Suisse) aurait des conséquences économiques graves sur la rentabilité de la pêche professionnelle et amateur.

Faute d'être capables d'éliminer les gobies du Rhin, on peut au mieux limiter leurs effectifs en augmentant la pression de prédation dans le milieu par des aménagements favorisant les poissons indigènes piscivores (zones végétalisées, substrat à granulométrie fine). D'éventuels prélèvements pour une consommation humaine n'auraient un effet démographique que s'ils excédaient la production, ce qui est irréaliste. Compte tenu de la difficulté à les réguler, il s'agit de prendre des mesures pour éviter leur propagation. Les pêcheurs doivent éviter de les disperser. Réglementairement, les gobies n'ont pas de statut spécifique en France, mais ils ne doivent pas être introduits, ni utilisés comme

Note

a- Liste des espèces envahissantes en Europe, « Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe » : www.europe-aliens.org

« Les gobies sont considérés comme des espèces exotiques envahissantes »

appâts vivants pour la pêche. Les actions d'information et de prévention contre la dissémination, volontaire ou non, de ces espèces exotiques méritent d'être très fortement amplifiées. Les coques des embarcations de plaisance, un vecteur de dissémination connu, devraient faire l'objet d'un nettoyage obligatoire avant toute mise à l'eau. Pour limiter leur extension vers des cours d'eau secondaires, l'installation de seuils (barrages de faible hauteur) a pu être évoquée mais cette option probablement peu efficace est de toute façon contraire à l'objectif de rétablissement de la continuité longitudinale des cours d'eau.

Conclusion

Les gobies présentent un ensemble de caractéristiques éco-biologiques et comportementales qui n'a pas d'équivalent au sein des espèces natives des eaux douces françaises. Cela confère aux trois espèces présentes dans le Rhin entre Bâle et Strasbourg une dynamique facilitant leur implantation dans un milieu dégradé tant au niveau de son hydromorphologie que de



Épuisettes et salopettes étanches (wadders) sont de rigueur pour les séances de capture des gobies. Oltmarsheim, 2016.



Gobie à tache noire adulte. On peut remarquer sa ventouse pelvienne et sa proximité du fond de l'aquarium, caractéristiques typiques des gobies.

Les gobies

Chabot ou gobie ? Les critères de différenciation

Les chabots (*Cottus* spp.), espèces indigènes, ressemblent aux gobies par leur morphologie générale, leur comportement, leur habitat préférentiel, leur régime alimentaire et leur mode de reproduction. Ce sont des espèces caractéristiques des cours d'eau à truite. Le principal critère pour différencier les gobies des chabots repose sur la présence d'écaille sur le corps (peau lisse non écaillée chez les chabots), et la soudure des nageoires pelviennes formant une « ventouse » ventrale, visible dès les stades juvéniles des gobies. L'examen de pontes collées à des supports durs montre que les œufs des gobies ont la particularité d'être piriformes, alors que ceux des chabots sont sphériques.

Avec le grossissement d'une loupe, des critères permettent de différencier de manière précoce les gobies demilune, à tache noire et de Kessler, confirmés par une identification basée sur leur ADN. Les œufs des trois espèces ont la même taille (environ 3,5 mm de long), tous piriformes, mais le volume du vitellus par rapport à l'œuf est très différent. Chez les alevins de gobies à tache noire, la tache sur la première nageoire dorsale devient bien visible 10 à 12 jours après leur éclosion. Très précocement, l'alevin du gobie demilune présente une zone sombre allant de l'arrière du crâne passant à travers la zone de l'œil et se terminant sur le côté de la mandibule. Nous n'avons pas observé de pigmentation particulière chez les alevins de gobie de Kessler.

sa biocénose. Si les moyens de lutte sont limités, cela n'empêche pas de mettre en place des mesures préventives pour éviter la dispersion de ces gobies vers d'autres réseaux hydrographiques. Pour l'écologie, cette présence nouvelle interroge : les gobies sont-ils des passagers ou des acteurs dans les transformations de la biocénose rhénane ? L'arrivée préalable de leur proie préférentielle, un crustacé envahissant, a-t-elle joué un rôle facilitateur ? Vers quel réseau trophique le peuplement piscicole du Rhin continuera-t-il à se structurer en présence des gobies ? Les programmes de restauration et de gestion des milieux rhénans doivent-ils envisager de créer une hydro-morphologie peu favorable à l'installation des gobies (suppression des milieux offrant des caches) ? Mais avec quelles conséquences pour les espèces natives ? Des approches d'ingénierie écologique (restauration d'anciens bras morts, suppression des enrochements) bénéficiant en priorité aux espèces indigènes pourraient-elles rééquilibrer la composition du peuplement piscicole ? Autant de questions ouvertes et de projets potentiels à différentes échelles spatiales et temporelles. ■

Pour en savoir plus

- Keith P., Persat H., Feunten E. & Allardi J. (coords). 2011. Les Poissons d'eau douce de France. 552 pages.
- Manné S., Poulet N. & Dembski S. 2013. Colonisation of the Rhine basin by non-native Gobiidae: an up-date of the situation in France. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 411(02).
- Roche K.F., Janac M. & Jurajda P. 2013. A review of Gobiid expansion along the Danube-Rhine corridor-geopolitical change as driver for invasion. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 411(01).

Lexique

Biocénose : ensemble des êtres vivant dans un milieu donné.

Biblio

- 1- Commission Internationale pour la protection du Rhin-CIPR : www.iksr.org/fr (rubrique « documents-archives », puis « rapports »). Rapport n° 127 (Faune Piscicole, 2002), *Rapport n° 172* (Programme de mesure biologique du Rhin 2006-2007-Le macro-zoobenthos, 2009), *Rapport n° 228* (La faune piscicole du Rhin, 2015).
- 2- Kornis M.S., Mercado-Silva N. & Vander Zanden M.J. 2012. Twenty years of invasion: a review of Round goby *Neogobius melanostomus* biology, spread and ecological implications. *J. Fish Biol.* 80: 235-285.
- 3- Manné S. 2017. *Les gobies d'origine Ponto-Caspienne en France : détermination, biologie-écologie, répartition, expansion, impact écologique et éléments de gestion. Synthèse des connaissances 10 ans après les premières observations dans les rivières du nord-est de la France.* Rapport AFB, 65 pages.
- 4- Kalchauer I., Mutzner P., Hirsch P. E. & Burkhardt-Holm P. 2013. Arrival of Round goby (*Neogobius melanostomus* Pallas 1814) and Bighead goby (*Ponticola kessleri*, Günther 1891) in the high Rhine (Switzerland). *Biol. Invasions Records* 2: 79-83.
- 5- Gertzen S., Fidler A., Weische F., Kwabek L., Schwaborn V. & Borcherding J. 2016. Reproduction strategies of three invasive Gobiidae co-occurring in the lower Rhine (Germany). *Limnologia* 56: 39-48.
- 6 – Flämig S. 2014. *Freizeitboote als Vektoren für invasive Grundeln in der Schweiz.* Travail de Master de l'Université de Bâle.

Annexe 4 : Vue globale du projet cartographique – disponibilité des données biologiques sur couches SIG

Dossier cartographique

Objet : Création d'un projet cartographique : couches SIG à partir des données du suivi biologique LIVE

Utilisation du logiciel ArcGis 10.3

• Suivi des macrophytes

Demandé : (détermination des espèces et estimation du recouvrement)

Réalisé : suivi des macrophytes (détermination des espèces et estimation du recouvrement)

• Suivi de la végétation riveraine

Demandé : (cartographie des habitats semi-naturels 1/2000^e sur les linéaires suivis, détermination des espèces et recouvrement suivant les transects)

Réalisé : Cartographie des habitats semi-naturels 1/1200^e sur les linéaires suivis, détermination des espèces et estimation du recouvrement suivant les transects de végétation)

• Suivi des macroinvertébrés aquatiques

Demandé : (détermination des taxons vs caractérisation des substrats, groupes indicateurs polluo-sensibles, proportions de taxons rhéophiles)

Réalisé : coordonnées géographiques des points de prélèvement, données physiques/chimiques, abondances par taxa, métriques (proportions de taxons bio-indicateurs/rhéophiles, invasifs, odonates, abondance totale, richesse)

Les couches sont en RGF_1993_Lambert_93. Comme demandé, les points ont été transformés et listés en WGS84 et Lambert II Etendu.

Communautés végétales

Définition de surfaces délimitées

RGF_1993_Lambert_93

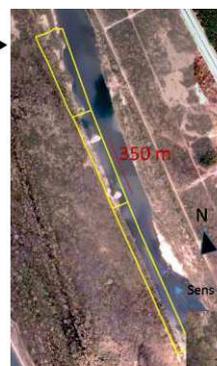
(données utilisées pour les analyses du manuscrit C)

- Zone d'étude AMONT (Fichier shapefile « Zone d'étude MatriceAMONT »)
Délimitation de la zone cartographiée à l'amont de l'érosion maîtrisée (190,8 à 191,3)
Surface de la zone : 2,36 ha
- Zone d'étude EPIS (Fichier shapefile « Zone d'étude Matrice »)
Délimitation de la zone de la zone d'érosion maîtrisée (191,3 à 191,6)
Surface de la zone : 1,72 ha
- Zone d'étude AVAL (Fichier shapefile « Zone d'étude MatriceAVAL »)
Délimitation de la zone cartographiée à l'aval de l'érosion maîtrisée (191,6 à 191,88)
Surface de la zone : 2,06 ha
- Transects de végétation de TO3A à TO3G (Fichier shapefile « TransectVeg »)
Total : 7 transects dont 1 en zone AMONT, 3 en zone des EPIS et 3 en zone AVAL

Dossier PROJET CARTOGRAPHIE EDF > BDD > REPERES

Un fichier lyr est associé à chacune de ces couches pour la gestion des couleurs

Pré-visualisation
Délimitation des zones



Pré-visualisation
Transects TO3A à TO3G



Communautés végétales

Cartographie des habitats semi-naturels 2009

Basée sur les données Cabinet Waechter - *NTF_Lambert_II_étendu*
(données utilisées pour les analyses du manuscrit C)

- Habitats semi-naturels 2009 AMONT
(Fichier shapefile « Veg2009RG_Amont_Matrice ») + fichier lyr. (sympologie)
- Habitats semi-naturels 2009 EPIS
(Fichier shapefile « Veg2009RG_Epis_Matrice ») + fichier lyr. (sympologie)
- Habitats semi-naturels 2009 AVAL
(Fichier shapefile « Veg2009RG_Aval_Matrice ») + fichier lyr. (sympologie)

Dossier PROJET CARTOGRAPHIE EDF > BDD > VEGETATION > 2009

Prévisualisation ►



Communautés végétales

Cartographie des habitats semi-naturels 2013

RGF_1993_Lambert_93
(données utilisées pour les analyses du manuscrit C)

- Habitats semi-naturels 2013 AMONT
(Fichier shapefile « Veg2013RG_Amont_Matrice ») + fichier lyr. (sympologie)
- Habitats semi-naturels 2013 EPIS
(Fichier shapefile « Veg2013RG_Epis_Matrice ») + fichier lyr. (sympologie)
- Habitats semi-naturels 2013 AVAL
(Fichier shapefile « Veg2013RG_Aval_Matrice ») + fichier lyr. (sympologie)

Dossier PROJET CARTOGRAPHIE EDF > BDD > VEGETATION > 2013

Prévisualisation ►



Communautés végétales

Cartographie des habitats semi-naturels 2014

RGF_1993_Lambert_93

(données utilisées pour les analyses du manuscrit C)

- Habitats semi-naturels 2014 AMONT
(Fichier shapefile « Veg2014RG_Amont_Matrice ») + fichier lyr. (symbiologie)
- Habitats semi-naturels 2014 EPIS
(Fichier shapefile « Veg2014RG_Epis_Matrice ») + fichier lyr. (symbiologie)
- Habitats semi-naturels 2014 AVAL
(Fichier shapefile « Veg2014RG_Aval_Matrice ») + fichier lyr. (symbiologie)

Dossier PROJET CARTOGRAPHIE EDF > BDD > VEGETATION > 2014

Prévisualisation ►



Communautés végétales

Cartographie des habitats semi-naturels 2015

RGF_1993_Lambert_93

(données utilisées pour les analyses du manuscrit C)

- Habitats semi-naturels 2015 AMONT
(Fichier shapefile « Veg2015RG_Amont_Matrice ») + fichier lyr. (symbiologie)
- Habitats semi-naturels 2015 EPIS
(Fichier shapefile « Veg2015RG_Epis_Matrice ») + fichier lyr. (symbiologie)
- Habitats semi-naturels 2015 AVAL
(Fichier shapefile « Veg2015RG_Aval_Matrice ») + fichier lyr. (symbiologie)

Dossier PROJET CARTOGRAPHIE EDF > BDD > VEGETATION > 2015

Prévisualisation ►



Communautés végétales

Cartographie des habitats semi-naturels 2016

RGF_1993_Lambert_93

(données utilisées pour les analyses du manuscrit C)

- Habitats semi-naturels 2016 AMONT
(Fichier shapefile « Veg2016RG_Amont_Matrice ») + fichier lyr. (symbiologie)
- Habitats semi-naturels 2016 EPIS
(Fichier shapefile « Veg2016RG_Epis_Matrice ») + fichier lyr. (symbiologie)
- Habitats semi-naturels 2016 AVAL
(Fichier shapefile « Veg2016RG_Aval_Matrice ») + fichier lyr. (symbiologie)

Dossier PROJET CARTOGRAPHIE EDF > BDD > VEGETATION > 2016

Prévisualisation



Orthophotographie EDF 2016

Communautés végétales

Relevés de végétation

RGF_1993_Lambert_93

(données utilisées pour les analyses du manuscrit C)

- Relevés de végétation 2013
(Fichier shapefile « RELVEG2013 ») + fichier lyr. (symbiologie)
- Relevés de végétation 2014
(Fichier shapefile « RELVEG2014 ») + fichier lyr. (symbiologie)
- Relevés de végétation 2015
(Fichier shapefile « RELVEG2015 ») + fichier lyr. (symbiologie)
- Relevés de végétation 2016
(Fichier shapefile « RELVEG2016 ») + fichier lyr. (symbiologie)

Veg2013RG_Relevés(points)

ID	Shape	TRANSECT	Libellé_2013	Class phytosocio	Habitats	Type relev	X L93	Y L93	X WGS84	Y WGS84	X LIE	Y LIE	Rpsa	Fiaa	Soin	Enur	Anoa	Listerouse	
1	Point	TO3A	1-210813	Potentillon anserinae Tuxen 1947	Pelouses à Agrostide sto. - Fétuque fauxro	Terrestre	1040177	6748456	7° 32' 53.2	47° 44' 50.5	990084.97	2318358.62							
2	Point	TO3A	2-210813	Carci abae-Tilium cordatae (Islier) 1924	Tilae à Lachie blanche	Terrestre	1040171	6748450	7° 32' 53.8	47° 44' 50.2	990079.02	2318352.56							
3	Point	Relevé SUPP	3-210813	Berberidion vulgaris Br.-Bl. 1950	Fruticées à Prunelliers (Prunus spinosa) et R	Terrestre	1040158	6748403	7° 32' 51.5	47° 44' 87.7	990056.42	2318305.42							
4	Point	TO3A	4-220813	Potentillon anserinae Tuxen 1947	Pelouses à Agrostide sto. - Fétuque fauxro	Terrestre	1040162	6748468	7° 32' 52.3	47° 44' 92.3	990059.69	2318390.51							
5	Point	TO3A	5-220813	Eau et algues filamenteuses	Eau et algues filamenteuses	Aquatique	1040167	6748493	7° 32' 52.7	47° 44' 92.5	990074.64	2318395.56							
6	Point	TO3B	6-220813	Phalaridum arundinaceae (Koch) 1926	Li	Terrestre	1040107	6748602	7° 32' 48.4	47° 44' 98.6	990013.65	2318504.11							
7	Point	TO3B	7-220813	Phalaridum arundinaceae (Koch) 1926	Li	Terrestre	1040113	6748597	7° 32' 48.8	47° 44' 98.3	990019.7	2318499.16							
8	Point	Relevé SUPP	8-220813	Eau et algues filamenteuses	Eau et algues filamenteuses	Aquatique	1040116	6748604	7° 32' 49.1	47° 44' 98.7	990022.64	2318506.19							
9	Point	TO3C	9-220813	Carci abae-Tilium cordatae (Islier) 1924	Tilae à Lachie blanche	Terrestre	1040070	6748454	7° 32' 45.4	47° 44' 58.7	989976.63	2318503.79							
10	Point	TO3C	10-220813	Charietum vulgaris Krause 1969	Végétation immergée à Chara vulgaris	Aquatique	1040092	6748646	7° 32' 47.4	47° 45' 01.0	989998.26	2318548.01							
11	Point	TO3D	11-220813	Phalaridum arundinaceae (Koch) 1926	Li	Terrestre	1040085	6748644	7° 32' 46.8	47° 45' 00.9	989997.27	2318545.95							
12	Point	TO3D	12-220813	Potametum pectinatif Carlsenaen 1955	Végétation immergée à Potamogeton sp.	Aquatique	1040072	6748693	7° 32' 46.0	47° 45' 03.6	989977.84	2318594.87							
13	Point	Relevé SUPP	13-220813	Potametum pectinatif Carlsenaen 1955	Végétation immergée à Potamogeton sp.	Aquatique	1040078	6748694	7° 32' 46.3	47° 45' 03.6	989981.83	2318595.91							
14	Point	TO3E	14-220813	Phalaridum arundinaceae (Koch) 1926	Li	Terrestre	1040039	6748625	7° 32' 44.9	47° 45' 10.8	989943.66	2318726.66							
15	Point	TO3E	15-220813	Phalaridum arundinaceae (Koch) 1926	Li	Terrestre	1039998	6748583	7° 32' 40.7	47° 45' 13.3	989905.26	2318769.33							
16	Point	Relevé SUPP	16-220813	Potametum pectinatif Carlsenaen 1955	Végétation immergée à Potamogeton sp.	Aquatique	1040001	6748668	7° 32' 41.1	47° 45' 13.2	989905.26	2318769.37							
17	Point	Relevé SUPP	17-220813	Carci abae-Tilium cordatae (Islier) 1924	Tilae à Lachie blanche	Terrestre	1039967	6748308	7° 32' 38.1	47° 45' 10.1	989871.76	2318709.04							
18	Point	TO3F	18-220813	Arrhenatheron elatior Koch 1926	Prairies mésophiles	Terrestre	1040013	6748762	7° 32' 41.6	47° 45' 07.5	989916.19	2318663.4							Allym carnatum
19	Point	TO3F	19-220813	Urtica minor Oberdorfer 1963	Forêts mées de chênes, d'ormes et de frén	Terrestre	1039959	6748943	7° 32' 38.1	47° 45' 17.4	989865.58	2318844.06							
20	Point	TO3F	20-220813	Phalaridum arundinaceae (Koch) 1926	Li	Terrestre	1039968	6748960	7° 32' 38.9	47° 45' 18.3	989871.44	2318861.15							
				Eau et algues filamenteuses	Eau et algues filamenteuses	Aquatique	1039970	6748960	7° 32' 39.1	47° 45' 18.3	989873.44	2318861.15							

Macroinvertébrés

Suivi des macroinvertébrés

Données LIVE - RGF_1993_Lambert_93
(données utilisées pour les analyses du manuscrit D)

- Suivi des macro-invertébrés **PRINTEMPS 2014**
(Fichier shapefile « PRINT2014INV.shp ») + fichier lyr. (symbiologie)
- Suivi des macro-invertébrés **AUTOMNE 2014**
(Fichier shapefile « AUT2014INV.shp ») + fichier lyr. (symbiologie)
- Suivi des macro-invertébrés **AUTOMNE 2015**
(Fichier shapefile « AUT2015INV.shp ») + fichier lyr. (symbiologie)
- Suivi des macro-invertébrés **PRINTEMPS 2016**
(Fichier shapefile « PRINT2016INV.shp ») + fichier lyr. (symbiologie)
- Suivi des macro-invertébrés **AUTOMNE 2016**
(Fichier shapefile « AUT2016INV.shp ») + fichier lyr. (symbiologie)

Shapefiles ZT x

Création de zones de précision (diamètre = 3 m ; précision du GPS et prise en compte du parcours « prélèvement Hess ») cercles blancs (cf. fichier lyr.)

Dossier PROJET CARTOGRAPHIE EDF > BDD > INVERTEBRES

Prévisualisation ▶



Macroinvertébrés

Exemple Données AUTOMNE 2016

Modèle des tables attributaires

Code	Projections (WGS84, LIIE, L93)				Données de terrain (météo, date, débit, plages horaires)				Données physiques 1/2				Données chimiques						
FD	Shape*	FIELD 1	X_L93	Y_L93	X_WGS84	Y_WGS84	X_LAMRHE	Y_LAMRHE	DATE	DEBIT	HEURE	METEO	FACIES	MOYHAUT	MOYVIT	TEMP	OXYG	OXYG2	COND
0	Point	O3S1A_P2016	1040299,031	6748206,845	7,543518	47,746118	990199,252	2318112,253	28/04/2016	54-80 m3/s	10h-12h	Nuageux	Plat lentique	0,25	0,263333	10,2	11,5	100,8	454
1	Point	O3S1B_P2016	1040294,49	6748206,22	7,543559	47,746111	990204,72	2318109,69	28/04/2016	54-80 m3/s	10h-12h	Soleil	Plat lotique	0,2	0,6	10,2	11,6	106	350
2	Point	O3S1C_P2016	1040287,31	6748213,6	7,54355	47,74618	990197,47	2318109,69	28/04/2016	54-80 m3/s	10h-12h	Soleil	Plat lentique	0,416667	0,133333	10,2	10,35	95,9	461
3	Point	O3S1D_P2016	1040293,66	6748220,64	7,543559	47,74624	990203,76	2318124,11	28/04/2016	54-80 m3/s	10h-12h	Nuageux	Radier léger	0,2	0,6	9,8	11,65	105,8	462
4	Point	O3S1E_P2016	1040287,12	6748216,93	7,54355	47,74621	990197,25	2318120,34	28/04/2016	54-80 m3/s	10h-12h	Nuageux	Stagnant	0,4	0,001	10,4	11,6	106	455

Données physiques 2/2

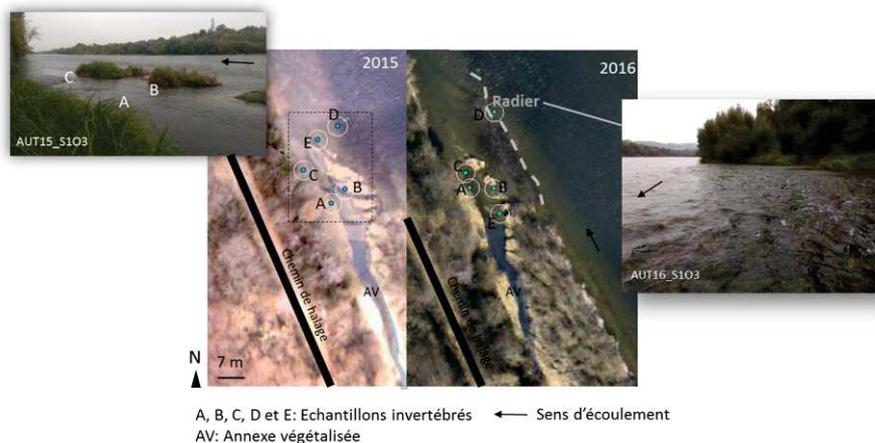
Métriques de structure/ composition

COLMSPID		COLMITEP	PAVAGE	VEG	ALGUES	PERLITHON	LI	VA	SA	GRAV	PC	GC	PIERRES	BLOCS	S_TAXONO	ODONATES	EPTC	ARON	INV	ARON	AUTRES	SP	AR	ARON	TOT	BVI	COLEO1	COLEO2	COLEO3	
0	1	0	NON	NON	0	0	0	0	10	20	60	0	23	0	103	441	391	1435	1	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	2	0	NON	NON	0	0	0	0	10	20	70	0	18	0	223	53	242	510	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	2	ENROUICHEMENT	F. ant	NON	0	0	0	0	10	20	70	0	18	0	30	56	200	286	8	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	TULAGE	NON	NON	0	0	0	0	10	20	70	0	14	0	51	568	152	772	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	NON	NON	0	70	10	0	5	5	10	0	8	0	3	11	42	56	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	TULAGE	NON	NON	2	0	0	0	10	20	70	0	12	0	64	267	474	605	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	3	TULAGE	NON	NON	4	0	0	0	10	10	80	0	13	0	25	110	1700	1530	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	TULAGE	NON	NON	1	0	0	0	0	10	20	70	0	13	0	226	42	230	500	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	ENROUICHEMENT	NON	NON	1	0	0	0	10	10	80	0	14	0	209	160	622	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	ENROUICHEMENT	Rapides	NON	2	0	0	0	0	0	30	70	12	0	12	81	80	173	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	ENROUICHEMENT	Rapides	NON	0	0	100	0	10	10	30	40	9	0	4	26	88	118	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	1	ENROUICHEMENT	Rapides	NON	1	0	0	0	10	20	30	40	11	0	10	109	66	185	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
2	2	ENROUICHEMENT	Rapides	NON	2	0	0	0	0	10	60	30	8	0	3	37	56	98	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	ENROUICHEMENT	F. ant	NON	1	0	0	0	5	5	30	0	60	11	0	15	258	311	584	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	1	0	M. sp1	NON	4	0	0	0	10	10	80	0	11	0	12	54	246	312	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	1	1	NON	NON	2	0	0	0	10	10	80	0	4	0	2	49	44	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	3	1	NON	NON	2	0	5	0	5	10	80	0	10	0	4	61	436	501	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	3	1	NON	NON	2	0	0	0	10	10	80	0	10	0	12	45	101	158	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	M. sp1, sp2	NON	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	4	30	84	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

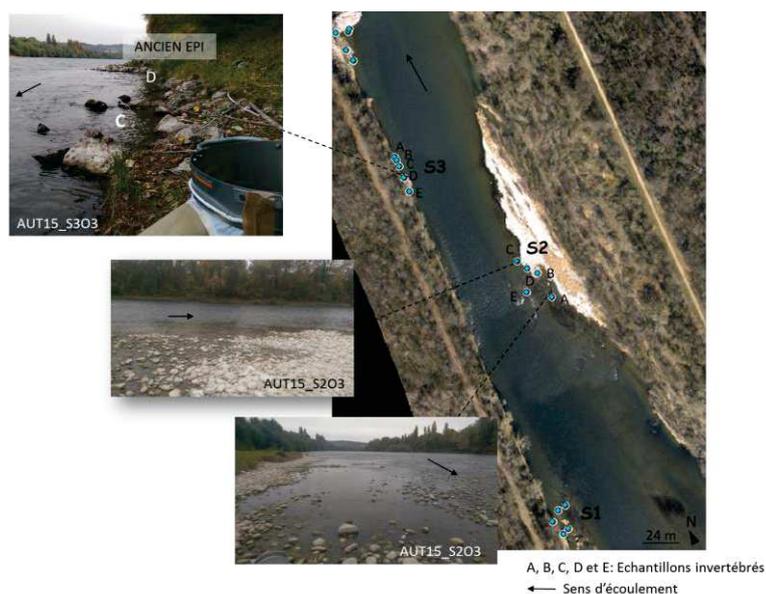
Effectifs bruts par taxons

Annexe 5 : Localisation et description des stations de prélèvement de macroinvertébrés

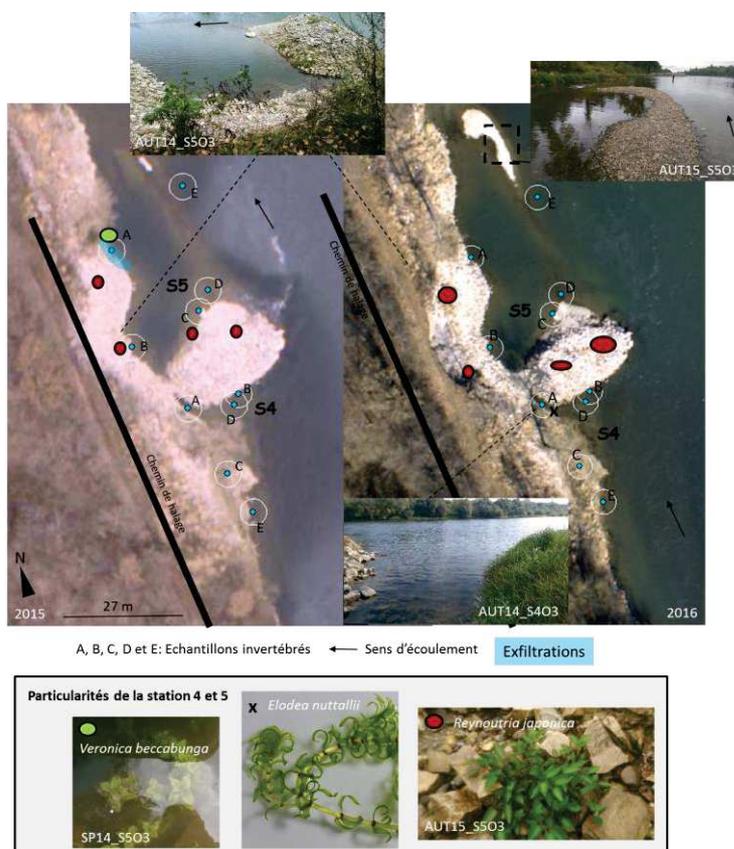
Localisation et description de la station S1 (orthophotographies EDF 2015, 2016). Les échantillons A, B, C, D et E sont représentés par des points bleus et les cercles blancs sont représentatifs de la zone de précision GPS (3m) et de la zone de prélèvement (incluant 5 cylindres de Hess).



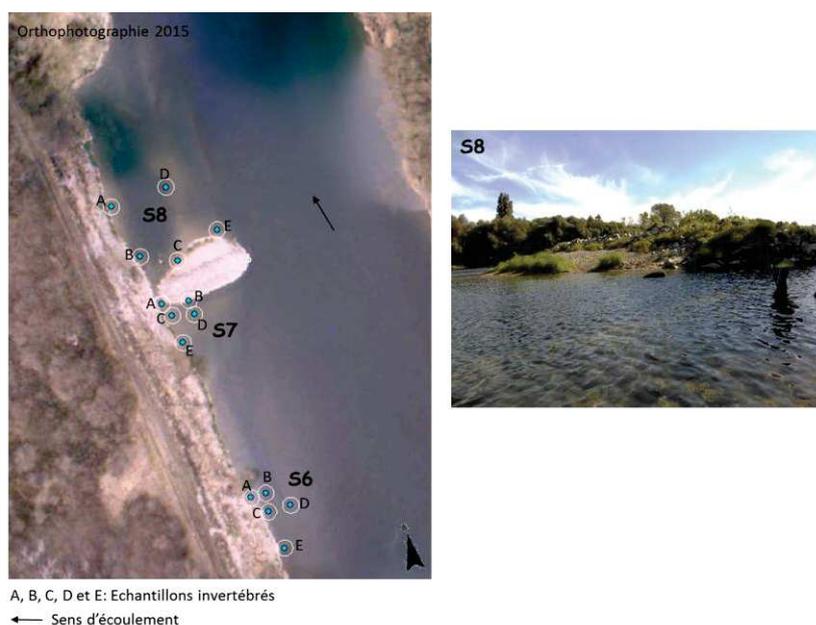
Localisation et description des stations S2 et S3 (rive droite ; orthophotographie EDF 2016). Les échantillons A, B, C, D et E sont représentés par des points bleus et les cercles blancs sont représentatifs de la zone de précision GPS (3m) et de la zone de prélèvement (incluant 5 cylindres de Hess).



Localisation et description des stations S4 et S5 (rive gauche ; orthophotographie EDF 2015, 2016). Les échantillons A, B, C, D et E sont représentés par des points bleus et les cercles blancs sont représentatifs de la zone de précision GPS (3m) et de la zone de prélèvement (incluant 5 cylindres de Hess).



Localisation et description des stations S6, S7 et S8. Les échantillons A, B, C, D et E sont représentés par des points bleus et les cercles blancs sont représentatifs de la zone de précision GPS (3m) et de la zone de prélèvement (incluant 5 cylindres de Hess).



Localisation et description des stations S9, S10 et S11. Les échantillons A, B, C, D et E sont représentés par des points bleus et les cercles blancs sont représentatifs de la zone de précision GPS (3m) et de la zone de prélèvement (incluant 5 cylindres de Hess).



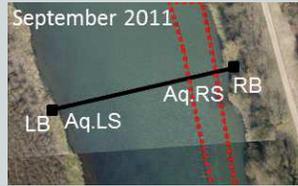
Annexe 6 : Supporting file – manuscrit B

*Single-supporting file: Vertical aerial photos of cross sections at the four sites showing the relevé locations: left bank (LB), aquatic left side (Aq.LS), aquatic right side (Aq.RS), right bank (RB) and, if present, bar formation (Bar). The table beneath presents survey data on the vegetative cover (%), diversity scores and presence of notable species, including the dominant and invasive species (underlined) found in each area (Algae: *Cladophora*, *Hildenbrandia rivularis*, *Spirogyra*; *A.sto*: *Agrostis stolonifera*; *C.can*: *Conyza canadensis*; *C.obt*: *Callitriche obtusangula*; *E.nut*: *Elodea nuttallii*; *R.jap*: *Reynoutria japonica*; *G.flu*: *Glyceria fluitans*; *I.gla*: *Impatiens glandulifera*; *M.sco*: *Myosotis scorpioides*; *N.off*: *Nasturtium officinale*; *P.aru*: *Phalaris arundinacea*; *P.mit*: *Polygonum mite*; *R.flu*: *Ranunculus fluitans*; *S.alb*: *Salix alba*; *S.gig*: *Solidago gigantea*; *V.ana*: *Veronica anagallis*).*

(Tableau en page suivante)



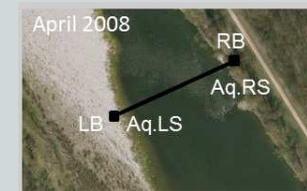
S1



S2



S3



S4

		LB	Aq.LS	Aq.RS	RB	LB	Aq.LS	Aq.RS	RB	LB	Aq.LS	Bar	Aq.RS	RB	LB	Aq.LS	Aq.RS	RB	
PB	2010	Cover (%)	95	50	0	80	100	0.5	0	80	95	50	-	0	80	20	0.1	0	95
	Richness	14	80	0	5	6	6	0	5	11	12	-	0	10	16	1	0	5	
	H index	0.89	0.41	-	0.13	0.68	1.79	-	0.12	1.3	0.13	-	-	0.78	1.61	-	-	0.84	
	J' index	0.34	0.20	-	0.08	0.38	1	-	0.07	0.54	0.05	-	-	0.34	0.58	-	-	0.52	
	Notable species	<i>P.aru</i> (70%), <i>S.gig</i> (0.1%)	Algae (50%)	-	<i>P.aru</i> (80%)	<i>P.aru</i> (80%)	<i>M. sco</i> (0.1%), <i>M. spi</i> (0.1%), <i>N. off</i> (0.1%), <i>P.aru</i> (0.1%), <i>R. flu</i> (0.1%)	-	<i>P.aru</i> (80%)	<i>P.aru</i> (30%)	Algae (50%) <i>E.nut</i> (0.1%)	-	-	<i>A.sto</i> (50%) <i>S.gig</i> (0.1%)	<i>P.aru</i> (10%) <i>C.can</i> (0.1%) <i>R.jap</i> (1%) <i>S.gig</i> (0.1%)	Algae (0.1%)	-	<i>P.aru</i> (50%)	
P1	2011	Cover (%)	100	30	5	80	100	0.5	0	90	100	4	5 (12 m ²)	0	100	40	0.5	0	90
	Richness	13	9	2	10	9	6	0	8	8	12	8	0	3	9	3	0	12	
	H index	0.7	0.12	-	1.23	1.39	1.44	-	0.74	1.25	1.85	1.78	-	1.06	0.5	0.52	-	1.14	
	J' index	0.27	0.05	-	0.59	0.63	0.8	-	0.35	0.60	0.75	0.85	-	0.96	0.23	0.48	-	0.46	
	Notable species	<i>P.aru</i> (80%) <i>S.gig</i> (0.1%) <i>l.gla</i> (0.01%)	Algae (30%) <i>E.nut</i> (0.01%)	Algae (5%), <i>E.nut</i> (0.01%)	<i>P.aru</i> (60%) <i>l.gla</i> (0.1%)	<i>P.aru</i> (40%) <i>l.gla</i> (0.5%)	Algae (0.5%) <i>P.aru</i> (0.5%) <i>E.nut</i> (0.5%)	-	<i>P.aru</i> (40%) <i>l.gla</i> (0.01%)	<i>P.aru</i> (40%)	Algae (1%) <i>C.obt</i> (1%) <i>E.nut</i> (1%)	<i>V.ana</i> (1%) <i>G.flu</i> (1%) <i>P.mit</i> (1%) <i>l.gla</i> (0.1%)	-	<i>P.aru</i> (60%)	<i>P.aru</i> (30%) <i>R.jap</i> (0.5%) <i>S.gig</i> (0.1%)	Algae (0.5%)	-	<i>Rubus sp.</i> (40%)	
	2012	Cover (%)	90	5	5	90	100	0	0	90	100	30	13 (4 m ²)	0	90	30	0	0	100
	Richness	12	5	2	12	12	0	0	13	10	9	11	0	4	13	0	0	10	
	H index	0.61	0.37	-	1.55	1.22	-	-	0.54	1.11	1.21	1.95	-	0.86	1.40	-	-	1.76	
	J' index	0.25	0.23	-	0.62	0.49	-	-	0.21	0.48	0.55	0.81	-	0.62	0.55	-	-	0.77	
	Notable species	<i>P.aru</i> (80%) <i>l.gla</i> (0.01%)	Algae (5%)	Algae (5%), <i>E.nut</i> (0.01%)	<i>P.aru</i> (60%) <i>l.gla</i> (5%)	<i>P.aru</i> (70%) <i>l.gla</i> (15%)	-	-	<i>Rubus sp.</i> (60%)	<i>P.aru</i> (70%) <i>l.gla</i> (2%)	<i>C.obt</i> (20%) <i>E.nut</i> (10%)	<i>N.off</i> (3%)	-	<i>Rubus sp.</i> (50%) <i>l.gla</i> (0.01%)	<i>P.aru</i> (10%) <i>l.gla</i> (0.5%) <i>S.gig</i> (0.1%)	-	-	<i>Rubus sp.</i> (30%)	
P2	2013	Cover (%)	95	70	70	70	60	0.2	0	65	80	1	-	0	80	10	80	0	90
	Richness	7	1	2	10	12	2	0	5	4	5	-	0	5	6	1	0	8	
	H index	0.57	0	0	1.08	0.99	0.69	-	1.02	0.72	0.67	-	-	0.48	1.36	-	-	1.63	
	J' index	0.30	0	0	0.47	0.4	1	-	0.64	0.52	0.41	-	-	0.30	0.76	-	-	0.78	
	Notable species	<i>P.aru</i> (75%)	Algae (70%)	Algae (70%)	<i>P.aru</i> (60%)	<i>P.aru</i> (50%) <i>S.gig</i> (0.01%)	<i>P.aru</i> (0.1%)	-	<i>Rubus sp.</i> (30%)	<i>P.aru</i> (50%)	<i>C.obt</i> (0.5%)	-	-	<i>Rubus sp.</i> (70%)	<i>P.aru</i> (0.5%) <i>S.alb</i> (0.5%)	Algae (80%)	-	<i>Rubus sp.</i> (40%)	
	2014	Cover (%)	95	50	0	60	90	6	0	60	80	5	-	0	90	10	80	0	100
	Richness	3	3	0	7	4	2	0	5	6	7	-	0	5	6	1	0	6	
H index	0.59	0.03	-	1.27	0.36	0.45	-	1.04	0.65	0.24	-	-	1.38	0.99	-	-	1.37		
J' index	0.54	0.16	-	0.65	0.26	0.65	-	0.65	0.36	0.12	-	-	0.86	0.71	-	-	0.76		
Notable species	<i>P.aru</i> (80%)	Algae (50%)	-	<i>P.aru</i> (40%)	<i>P.aru</i> (80%)	Algae (5%)	-	<i>Rubus sp.</i> (25%)	<i>P.aru</i> (60%)	<i>C.obt</i> (5%)	-	-	<i>R.jap</i> (30%)	<i>S.alb</i> (5%)	Algae (80%)	-	<i>A.sto</i> (40%)		

Annexe 7 : Supporting files – manuscript C

Supporting file 1: Habitat types characteristics of the study site with phytosociological syntaxa.

Phytosociological nomenclature *: Natura 2000 habitat type (Directive 92/43/EEC) Δ: invasive group	Habitat name standardization (Corine Biotope - EUNIS classifications)	Habitat characteristics and dominant species (Bissardon et al. 1997; EUNIS 2013)
River gravel banks		
	Unvegetated river gravel banks (2.42.1-C3.62)	Unvegetated deposit beds of streams formed of pebbles, gravels, boulders or a mixture of gravels and finer sediments, occupying the edges of the stream, forming islands in the channel.
	Sparsely vegetated river gravel banks (2.42.2-C3.65)	Vascular plant communities occupying gravel deposits of rivers, including pioneer vegetation and subsequent stages in the colonization sequence. Vegetation communities with the most typical species <i>Phalaris arundinacea</i> , often associated with <i>Salix</i> and <i>Populus</i> spp. germinations.
Aquatic and semi-aquatic vegetation		
CHARETEA FRAGILIS Fukarek ex Krausch 1964 <i>Charetrum vulgaris</i> Krause 1969 * 3140	Submerged carpets of stoneworts in dystrophic waterbodies (22.441 - C1.44)	Charophyte (genera <i>Chara</i> , <i>Najas</i>), algal carpets of the bottom of unpolluted, oligotrophic to mesotrophic lakes and pools.
POTAMETEIA PECTINATA Klika in Klika et Novak 1941 <i>Batrachion fluitans</i> Neuhäusl 1959 * 3260 <i>Potamion pectinatum</i> (Koch) Libbert 1931 * 3260 <i>Potametum pectinatum</i> Carstensen 1956 * 3150	Eutrophic vegetation of slow-flowing rivers (2.4.4-C2.34) Rooted submerged vegetation of mesotrophic waterbodies (22.42-C1.23)	Euhydrophyte communities of Palaearctic streams rich in nutrients, characterized in particular by <i>Ranunculus fluitans</i> , <i>Ranunculus circinatus</i> , <i>Zannichellia palustris</i> , <i>Potamogeton pectinatus</i> , <i>Potamogeton crispus</i> , the moss <i>Fontinalis antipyretica</i> and an invasive species <i>Elodea nuttallii</i> . Formations of water bodies constituted by submerged, rooted, perennial phanerogams with often emerging flower spikes, in particular entirely immersed pondweeds of genus <i>Potamogeton</i> sp.
<i>Myriophyllum spicatum</i> Soó 1927 * 3150		Formations of water bodies constituted by submerged, rooted, perennial phanerogams with often emerging flower spikes, dominated by <i>Myriophyllum spicatum</i> .
<i>Elodea nuttallii</i> group Δ		Formations of water bodies constituted by a monospecific group of <i>Elodea nuttallii</i> (invasive species).
GLYCERO FLUITANTIS – NASTURTIETEA OFFICINALIS Géhu et Géhu- Franck 1987	Watercress (82.42-C3.46)	Inundated or inundatable fields used for the cultivation of forbs, in particular, watercress (<i>Nasturtium officinale</i> , <i>Rorippa nasturtium-aquaticum</i>). Low-growing communities, at maximum 20 cm tall, which may be open or closed.
Willow shrubs		
SALICETEIA PURPUREA Moor 1958 <i>Salicion albae</i> Soó 1930 * 91E0	Middle European white willow forests (44.1-G1.11)	Arborescent galleries of tall <i>Salix alba</i> , <i>Salix fragilis</i> , <i>Salix viminalis</i> , <i>Populus nigra</i> and <i>Populus alba</i> developed on ground submitted to a regular regime of inundation.
<i>Rubus caesii – Populus nigrae</i> Passarge 1985 * 92A0	Willow galleries shrubs (44.1412-G1.112)	Arborescent willow formations bordering watercourse with willow-dominated belt or facies of the poplar-ash-elm forests. Main species: <i>Salix</i> sp., <i>Populus nigra</i> , <i>Populus alba</i> , <i>Rubus</i> spp., <i>Amaranthus retroflexus</i> , <i>Artemisia</i> spp. Some species are invasive such as <i>Solidago gigantea</i> , <i>Robinia pseudoacacia</i> , <i>Stenactis annua</i> and <i>Reynoutria japonica</i> .
Pioneer habitats		
PHRAGMITO AUSTRALIS – MAGNOCARICETEIA ELATAE Klika in Klika et Novak 1951 <i>Phalaridetum arundinaceae</i> (Koch 1926) Libbert 1931	Reed canary-grass beds (53.16-C3.26)	Communities of the margins of rivers dominated by <i>Phalaris arundinacea</i> , pure or mixed with <i>Carex acutiformis</i> very tolerant of drying, pollution and perturbation.
ARTEMISIA VULGARIS Lohmeyer, Preising and Tuxen ex von Rochow 1951 <i>Daucos carotae – Melilotion albi</i> Gors 1966	Weed communities of recently abandoned rural constructions (87.2-E5.13)	Communities of pioneering, introduced or nitrophilous plants colonising waste places, disturbed natural or semi-natural areas, roadsides and other interstitial spaces or disturbed ground.
Flood sward		
AGROSTIETEA STOLONIFERA Muller and Gors 1969 <i>Potentillon anserinae</i> Tuxen 1947	Flood swards and related communities (37.242-E3.44)	Grasslands of occasionally flooded river banks, of depressions where rain water collects and of disturbed humid areas, constituted by <i>Agrostietaea stolonifera</i> , <i>Phalaris arundinacea</i> , <i>Carex</i> sp., <i>Ranunculus repens</i> , <i>Rumex obtusifolius</i> , <i>Potentilla</i> sp., <i>Equisetum</i> sp. and <i>Poa trivialis</i> .
Forests		
QUERCO ROBORIS – FAGETEIA SYLVATICAE Br.-Bl. et Vieger in Vieger 1937 <i>Carpino betuli – Fagenalia sylvaticae</i> Rameau (1881) 1980 <i>Carpini albae-Tiliae cordatae</i> (Isler 1924-1925) Müller & Gors 1958 * 9170	Sub-continental oak - hornbeam forests (41.262-G1.A16)	Forests richer in <i>Tilia cordata</i> , associated with <i>Quercus robur</i> , <i>Acer platanoides</i> , <i>Carpinus betulus</i> .
<i>Populetaea albae</i> Br.-Bl. ex Tchou 1949 <i>Ulmion m. inoris</i> Oberdorfer 1953 * 91F0	Mixed oak - elm-ash woodland of great rivers (44.4-G1.22)	Diverse riparian forests of the middle courses of great rivers, inundated only by large floods. Hardwood trees with dominant <i>Fraxinus</i> , <i>Ulmus</i> or <i>Quercus</i> spp. with a very typical spring herb aspect (high specific diversity).
Plantations		
	False acacia plantations (83.321-G1.C3)	Plantations and spontaneous formations of <i>Robinia pseudoacacia</i> .
	Poplar plantations (83.324-G1.C1)	Plantations of species, hybrids or cultivars of the deciduous genus <i>Populus</i> .

Supporting file 2: Aquatic plant traits database with traits modalities (MOD) for each aquatic species (SPE) present on the study site along the ecological suivi (ALGAE : *Cladophora* sp.; CER.DEM: *Ceratophyllum demersum*; CHA.VUL.: *Chara vulgaris*; ELO.NUT: *Elodea nuttallii*; FON.ANT: *Fontinalis antipyretica*; MYR.SPI: *Myriophyllum spicatum*; POT.CRI: *Potamogeton crispus*; POT.PEC: *Potamogeton pectinatus*; POT.PER: *Potamogeton perfoliatus*; RAN.CIR: *Ranunculus circinatus*; RAN.FLU: *Ranunculus fluitans*; ZAN.PAL: *Zanichellia palustris*.

TRAITS	Size	Growing form	Flexibility Robustness	Phenology	Flowering	Vegetative reproduction	Reproduction period	Dispersion	Drying tolerance	Fine-sediment adaptation	Trophy	Organic matter tolerance	Flow variation tolerance
MOD.	Small size Medium size Large size Big size	Not rooted Rooted and submerged	Low flexibility Medium flexibility High flexibility	Over the year In the growing season	Yes No	Turbens/ bulbs Rhizomes/stolons Apex/bulbils No specialized pieces	March-May June-July August-September October	High dispersion Medium dispersion Low dispersion	No tolerance Low tolerance Medium tolerance High tolerance	No adaptation Low adaptation High adaptation	Mesotrophe Eutrophe Hypereutrophe	Low tolerance Medium tolerance High tolerance	No tolerance Medium tolerance High tolerance
SPE.													
ALGAE	1 1 1 1 0	1	0 1 2	0 2	0 1	0 0 0 2	2 1 0 0	2 0 0	2 1 0 0	0 1 2 0	2 1 0	0 1 2	2 1 0
CER.DEM	0 0 2 2 2	0	0 0 2	0 2	0 2	0 0 2 2	0 2 2 0	0 2 1	2 0 0 0	1 0 2 0	1 1 1	2 2 2	2 1 0
CHA.VUL	0 2 2 0 0	2	2 2 0	1 0	1 0	0 0 1 0	1 2 2 2	0 1 0	0 2 0 0	1 2 2 1	0 0 2	2 1 2	0 1
ELO.NUT	0 2 2 1 0	2	0 1 2	2 0	2 0	0 0 1 2	0 2 2 1	0 1 2	2 0 0 0	2 2 1 0	2 1 2	2 1 2	1 0
FON.ANT	0 2 2 0 0	2	2 2 0	2 0	0 2	0 0 0 2	2 2 2 2	0 2 0	0 0 0 1	0 0 2 1	1 0 2	2 2 2	2 2 2
MYR.SPI	0 2 2 2 0	2	0 0 2	1 0	1 0	0 2 1 2	0 2 2 0	1 2 0	2 0 0 0	2 0 2 0	2 1 2	2 1 2	2 1
POT.CRI	0 0 2 0 0	2	0 0 2	0 2	2 0	0 2 2 1	2 2 2 2	2 1 0	2 0 0 0	1 1 2 1	2 0 2	2 1 2	1 0
POT.PEC	0 0 1 2 0	2	0 0 2	1 2	1 2	2 2 0 2	2 2 2 0	2 1 0	2 0 0 0	1 1 2 0	1 1 2	2 1 2	2 1
POT.PER	0 0 1 2 0	2	0 2 1	0 2	0 2	0 2 0 1	0 2 2 1	2 0 2	0 0 0 0	1 1 2 1	2 0 2	2 1 2	2 0
RAN.CIR	0 1 2 2 0	2	0 0 2	1 2	1 0	0 0 0 2	0 2 2 0	2 0 0	0 2 0 0	1 1 2 1	1 0 1	2 2 2	2 0
RAN.FLU	0 1 2 2 0	2	0 0 2	1 2	2 1	0 0 0 2	1 2 2 0	0 2 0	0 0 1 1	0 0 1 0	1 1 1	0 1 1	2 2 1
ZAN.PAL	0 2 1 0 0	2	0 2 1	0 2	2 0	0 2 0 1	0 2 2 0	1 2 0	2 0 0 0	0 0 1 0	0 1 1	2 2 1	2 2 1

Supporting file 1: Traits table [87 modalites for 15 traits x 52 species]

Traits	Modalities
<p>Maximum potential size (MPS) <i>Biological trait</i></p>	<p>MPS1: ≤ 0.25 cm MPS2: > 0.25-$.5$ cm MPS3: > 0.5-1 cm MPS4: > 1-2 cm MPS5: > 2-4 cm MPS6: > 4-8 cm MPS7: > 8 cm</p>
<p>Potential number of cycles per year (PNCPY) <i>Biological trait</i></p>	<p>PNCPY1: < 1 PNCPY2: 1 PNCPY3: > 1</p>
<p>Aquatic stages (AQS) <i>Biological trait</i></p>	<p>AQS1: egg AQS2: larva AQS3: nymph AQS4: adult</p>
<p>Reproduction (REPRO) <i>Biological trait</i></p>	<p>REPRO1: ovoviviparity REPRO2: isolated eggs, free REPRO3: isolated eggs, cemented REPRO4: clutches, cemented or fixed REPRO5: clutches, free REPRO6: clutches, in vegetation REPRO7: clutches, terrestrial REPRO8: asexual reproduction</p>
<p>Dispersal (DISP) <i>Biological trait</i></p>	<p>DISP1: aquatic passive DISP2: aquatic active DISP3: aerial passive DISP4: aerial active</p>
<p>Resistance forms (RF) <i>Biological trait</i></p>	<p>RF1: eggs, statoblasts RF2: cocoons RF3: housings against desiccation RF4: diapause or dormancy RF5: none</p>
<p>Respiration (RESP)</p>	<p>RESP1: tegument</p>

<p><i>Biological trait</i></p>	<p>RESP2: gill RESP3: plastron RESP4: spiracle</p>
<p>Locomotion (LOCOM) <i>Biological trait</i></p>	<p>LOCOM1: flier LOCOM2: surface swimmer LOCOM3: full water swimmer LOCOM4: crawler LOCOM5: burrower LOCOM6: interstitial LOCOM7: temporarily attached LOCOM8: permanently attached</p>
<p>Food (FOOD) <i>Biological trait</i></p>	<p>FOOD1: microorganisms FOOD2: detritus < 1mm FOOD3: dead plant >= 1mm FOOD4: living microphytes FOOD5: living macrophytes FOOD6: dead animal >= 1mm FOOD7: living microinvertebrates FOOD8: living macroinvertebrates FOOD9: vertebrates</p>
<p>Feeding habits (FEED) <i>Biological trait</i></p>	<p>FEED1: absorber FEED2: deposit feeder FEED3: shredder FEED4: scraper FEED5: filter-feeder FEED6: piercer FEED7: predator FEED8: parasite</p>
<p>Longitudinal distribution (LONDI) <i>Ecological trait</i></p>	<p>LONDI1 : crenon LONDI2 : epirithron LONDI3 : metarithron LONDI4 : hyporithron LONDI5 : epipotamon LONDI6 : metapotamon LONDI7 : estuary LONDI8 : outside river system</p>

<p>Altitude (ALT) <i>Ecological trait</i></p>	<p>ALT1: lowlands ALT2: piedmont level ALT3: alpine level</p>
<p>Substrate (SUBS) <i>Ecological trait</i></p>	<p>SUBS1: flags/boulders/cobbles/pebbles SUBS2: gravel SUBS3: sand SUBS4: silt SUBS5: macrophytes SUBS6: microphytes SUBS7: twigs/roots SUBS8 : organic detritus/litter SUBS9: mud</p>
<p>Velocity (VEL) <i>Ecological trait</i></p>	<p>VEL1: null VEL2: slow VEL3 : medium VEL4: fast</p>
<p>Temperature (TEMP) <i>Ecological trait</i></p>	<p>TEMP1: psychrophilic TEMP2: thermophilic TEMP3: eurythermic</p>

Supporting file 2: Coding species

N_SPECIES	Species	N_SPECIES	Species
1	<i>Corbicula</i> sp.	30	<i>Planorbis planorbis</i>
2	<i>Dreissena polymorpha</i>	31	<i>Potamopyrgus antipodarum</i>
3	<i>Pisidium</i> sp.	32	<i>Radix balthica</i>
4	<i>Limnius</i> .sp	33	<i>Physa</i> l.s.
5	<i>Elmis</i> .sp	34	<i>Micronecta</i> .sp
6	<i>Esolus</i> .sp	35	<i>Erpobdellidae</i>
7	<i>Platambus maculatus</i>	36	<i>Gomphus vulgatissimus</i>
8	<i>Corophium</i> sp.	37	<i>Calopteryx splendens</i>
9	<i>Echinogammarus</i> sp.	38	<i>Hypania invalida</i>
10	<i>Jaera istri</i>	39	Oligochètes
11	<i>Lymnomysis benedenii</i>	40	<i>Brachycentrus</i> .sp
12	<i>Dikerogammarus villosus</i>	41	<i>Glossosoma</i> sp.
13	<i>Limnophora</i> .sp	42	<i>Agapetinae</i>
14	<i>Ceratopogonidae</i>	43	<i>Goeridae</i>
15	<i>Chironomidae</i>	44	<i>Chematopsyche lepida</i>
16	<i>Empididae Hemerodromiinae sF.</i>	45	<i>Hydropsyche</i> sp.
17	<i>Empididae Clinocerinae sF.</i>	46	<i>Hydroptila occulta</i>
18	<i>Antocha vitripennis</i>	47	<i>Agraylea sexmaculata</i>
19	<i>Simulini</i> .sp	48	<i>Mystacides azurea</i>
20	<i>Tabanidae</i>	49	<i>Athripsodes cinereus</i>
21	<i>Tipulidae</i>	50	<i>Limnephilidae</i>
22	<i>Ephydriidae</i>	51	<i>Psychomia pusilla</i>
23	<i>Acentrella sinaica</i>	52	<i>Rhyacophila sensu stricto</i>
24	<i>Baetis</i> sp.		
25	<i>Caenis luctuosa</i>		
26	<i>Ephemera</i> sp.		
27	<i>Heptagenia sulphurea</i>		
28	<i>Potamanthus luteus</i>		
29	<i>Ancylus fluviatilis</i>		

Annexe 9 : Supporting file – manuscrit F

Single-supporting file: Fish assemblages on the site O3 from 2013 to 2016

Cyprinidae		
<i>Leuciscus cephalus</i>	CHE	Chevaine
<i>Telestes souffia</i> (Risso, 1827)	BLA	Blageon
<i>Barbus barbus</i> ^{DH}	BAF	Barbeau fluviatile
<i>Phoxinus phoxinus</i>	VAI	Vairon
<i>Chondrostoma nasus</i> ^{BC}	HOT	Hotu
<i>Rutilus rutilus</i>	GAR	Garson
<i>Alburnus alburnus</i>	ABL	Ablette
<i>Alburnus bipunctatus</i> ^{BC}	SPI	Spirilin
<i>Gobio gobio</i>	GOU	Goujon
<i>Cyprinus carpio</i> ^{RL VU}	CCO	Carpe commune
<i>Leuciscus souffia</i>	BLN	Blageon
<i>Rhodeus amarus</i>	BOU	Bouvière
<i>Tinca tinca</i>	TAN	Tanche
Cobitidae		
<i>Cobitis taenia</i>	LOR	Loche épineuse
Centrarchidae		
<i>Lepomis gibbosus</i>	PES	Perche-soleil
Nemacheilidae		
<i>Barbatula barbatula</i>	LOF	Loche franche
Gobiidae		
<i>Ponticola kessleri</i>	GKS	Gobie de Kessler
<i>Neogobius melanostomus</i> ^{INV}	GTN	Gobie à tache noire
Petromyzontidae		
<i>Lampetra planeri</i> (Bloch, 1784) ^{PL}	LAP	Lamproie
Anguillidae		
<i>Anguilla anguilla</i> ^{RL CR}	ANG	Anguille européenne
Salmonidae		
<i>Salmo salar</i>	SAT	Saumon
<i>Salmo trutta fario</i> ^{PL}	TRF	Truite
Gasterosteidae		
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	EPI	Epinoche
Percidae		
<i>Perca fluviatilis</i>	PER	Perche
<i>Stizostedion (Sander) lucioperca</i>	SAN	Sandre
Cottidae		
<i>Cottus gobio</i> ^{DH}	CHA	Chabot
Siluridae		
<i>Silurus glanis</i> ^{BC}	SIL	Silure
Esocidae		
<i>Esox lucius</i>	BRO	Brochet

Dynamique des communautés biologiques dans un contexte de restauration par injection sédimentaire et érosion maîtrisée : cas du Vieux Rhin, France

Résumé

Le Rhin a subi d'importantes modifications qui ont altéré la biodiversité de l'ensemble de la plaine alluviale. Des actions de restauration ont été initiées pour lui redonner une part de son fonctionnement hydromorphologique naturel. Le travail de thèse a consisté à évaluer les effets de ces restaurations et à mettre en évidence les processus mis en jeu dans les changements de la biocénose des milieux restaurés. Les résultats ont démontré que les communautés biologiques sont non seulement gouvernées par les modifications physiques post-restauration mais aussi par l'influence discrète de déterminants externes à la restauration tels que les invasions biologiques ou la dynamique interne du fleuve. L'aspect transitoire des bénéfices obtenus a été souligné comme la principale limite de l'injection sédimentaire alors que les épis transversaux artificiels mis en place dans le cadre d'un essai d'érosion maîtrisée se sont révélés être les facteurs de durabilité des effets écologiques.

Mots-clés : grands fleuves, fonctionnalité, hydrosystèmes fluviaux, invasions biologiques, macroinvertébrés, restauration écologique, végétation aquatique et riveraine, transposabilité

Résumé en anglais

The Rhine River has undergone major engineering works that led to severe alterations which helped to alter the biodiversity of the entire floodplain. Restoration actions have been initiated to give it back a part of its natural hydro morphological functioning. The thesis consisted in evaluating the effects of these restorations and in highlighting the mechanisms and processes involved in biocoenosis changes of the restored environments. The results also showed that the post-restoration biological community is not only defined by post-restoration physical changes but also by the discrete influence of external determinants of restoration such as biological invasions or the internal dynamics of the river. The transitional aspect of the benefits incurred has been identified as the main limit of the gravel augmentation, while the implementation of transverse artificial groynes in the controlled bank erosion has proved to be factors of sustainability of the ecological effects.

Mots-clés : large rivers, functionality, fluvial hydrosystems, biological invasions, macroinvertebrates, ecological restoration, aquatic and riparian vegetation, transposability