



HAL
open science

Ecologie et restauration de la Petite massette (*Typha minima* Hoppe)

Nadège Popoff

► **To cite this version:**

Nadège Popoff. Ecologie et restauration de la Petite massette (*Typha minima* Hoppe). Biotechnologies. Université Grenoble Alpes [2020-..], 2021. Français. NNT : 2021GRALS039 . tel-03660094

HAL Id: tel-03660094

<https://theses.hal.science/tel-03660094>

Submitted on 5 May 2022

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.

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ GRENOBLE ALPES

Spécialité : **MBS – Modèles, méthodes et algorithmes en
biologie, santé et environnement**

Arrêté ministériel : 25 mai 2016

Présentée par

Nadège POPOFF

Thèse dirigée par **André EVETTE**, INRAE Grenoble,
et co-encadrée par **Renaud JAUNATRE**, INRAE Grenoble, et
Caroline Le Bouteiller, INRAE Grenoble

Préparée au sein du **Laboratoire INRAE Grenoble - Laboratoire
EcoSystèmes et Sociétés En Montagne (LESSEM)**
Dans l'**École Doctorale Ingénierie pour la santé, la Cognition
et l'Environnement (EDISCE)**

Ecologie et restauration de la Petite massette (*Typha minima* Hoppe)

Thèse soutenue publiquement le 7 décembre 2021,
devant le jury composé de :

Madame Sara PUIJALON

Directrice de recherche, LEHNA CNRS, Présidente du jury

Monsieur Jean-François Dov CORENBLIT

Maître de conférence, UCA GEOLAB, Rapporteur

Monsieur Thierry DUTOIT

Directeur de recherche, IMBE CNRS, Rapporteur

Madame Alexia STOKES

Directrice de recherche, AMAP INRAE, Examinatrice

Monsieur Eric TABACCHI

Chargé de recherche, ECOLAB CNRS, Examineur

Monsieur André EVETTE

ICPEF, LESSEM INRAE, Directeur de thèse

Monsieur Renaud JAUNATRE

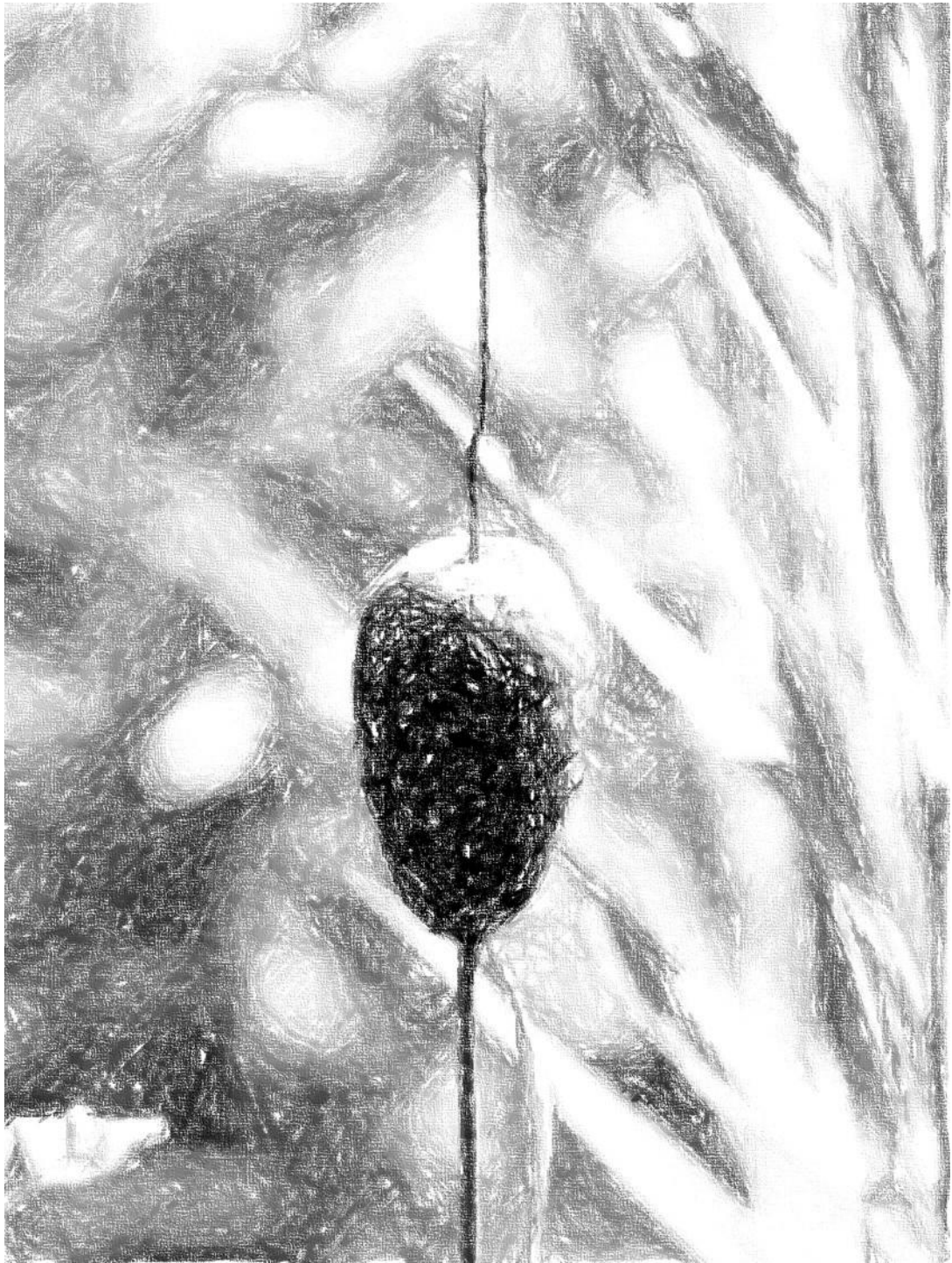
Chargé de recherche, LESSEM INRAE, Invité

Madame Caroline Le Bouteiller

IPEF, ETNA INRAE, Invitée



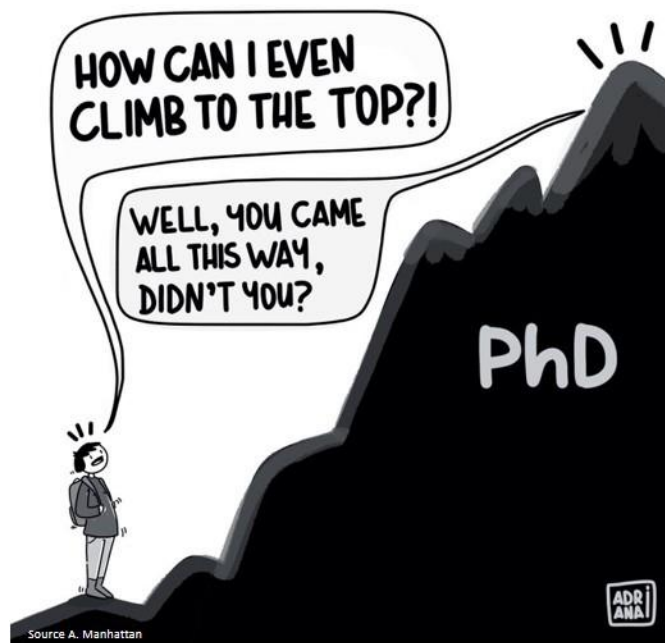




Typha minima Hoppe.

Remerciements

Il y a quelques années encore, je me refusais catégoriquement à me lancer dans la longue et douloureuse épopée que me semblait être la réalisation d'une thèse. Puis André, Renaud et Caroline sont passés par là fin 2017, me proposant de continuer avec eux la formidable aventure commencée 2 ans plus tôt. A ce stade, je remercie de tout cœur mon ancienne équipe de la Tour du Valat, spécialement Elie et Thomas, pour avoir eu confiance en moi et de m'avoir encouragé à accepter cette aventure à un moment où je doutais de mes capacités à mener un tel projet à bien. La décision fut donc prise au printemps 2018.



Automne 2021, me voilà donc arrivée à quelques semaines de la consécration de ce projet de thèse. Quelques larmes ont certes été versées, les nerfs ont par moment été mis à rude épreuve, mais je m'en suis tirée en un seul morceau. J'y suis arrivée.

Cependant, un tel accomplissement ne se réalise pas solitaire. Je tiens donc à chaleureusement remercier toute la constellation de personnes qui, de près ou d'un peu plus loin, n'ont cessé de croire en moi et ont participé à l'aboutissement de ces travaux. Et la liste est quelque peu longue...

Tout d'abord, je tiens à remercier mes encadrants André Evette, Renaud Jaunatre et Caroline Le Bouteiller, qui ont cru en moi et m'ont accompagnée tout au long de cette aventure. Leur encadrement exemplaire, autant sur le plan professionnel qu'humain, a fortement contribué à la réussite de ce projet. Ce manuscrit est le fruit d'une belle collaboration et d'un travail d'équipe, merci pour tout.

Je remercie également de tout cœur les membres de mon comité de thèse : Irène Till-Bottraud, Noémie Fort, Monique Poulin et Jacky Girel, pour leur bienveillance et leurs conseils avisés

concernant les différentes thématiques abordées dans mes travaux. Je remercie Morgane Buisson, Camille Meyer ainsi que le Syndicat Mixte des Bassins Hydrauliques de l'Isère (Symbhi) pour leur investissement humain et financier dans ce projet.

Ces trois ans de thèse ont été l'occasion d'initier et de continuer plusieurs collaborations aussi intéressantes qu'enrichissantes. Merci à Noémie Fort (CBNA), Lucile Vahe (CBNA), David Paulin (CBNA), Margaux Mistarz (MNHN), Marion Rivollet (SM3A) et Lydie Labrosse (SM3A) de m'avoir associée à vos projets, comités de pilotages et réunions. Un grand merci à toute l'équipe de la Tour du Valat et de l'OFB qui m'ont donné l'opportunité de continuer à travailler ainsi qu'à publier sur la conservation des oiseaux d'eau en méditerranée en parallèle de mes travaux de thèse.

Les données de terrain traitées dans les différents chapitres de ce manuscrit sont issues d'un travail d'équipe d'ampleur, qui a permis la réalisation d'inventaires plusieurs années de suite sur le site d'étude. Un grand merci à tous les canoéistes et les botanistes en herbe qui ont participé aux différentes campagnes de terrain et qui ont fait face aux nombreux contretemps rencontrés sur l'eau comme sur terre. Merci à : Margot Trinquier, Renaud Jaunatre, Gilles Favier, Elsa Leborgne, Vanneck Nzeta-kenne, Manon Allibe, Yoan Paillet, Camille Guilloteau, Delphine Jaymond, Gaëlle Carriere, Téó Damasio, Théophile Turco, Vincent Breton, Nathan Daumergue, Steeve Aubry, Patrick Grillas, Célia Grillas, Alexy Rosa, Laurent Borgniet, Eric Mermin, Adeline François, Marie-Anne Dusz et André Evette. Merci à toutes les personnes qui ont contribué à la mise en place et à la conduite de l'expérimentation *ex-situ* à Bois Calret : Margot Trinquier, Eric Mermin, Renaud Jaunatre, Gilles Favier, Camille Guilloteau, Laurent Martinez, Sandrine Allain, Elsa Leborgne et André Evette. Un grand merci à Eric Dedonder et les membres de l'entreprise « Arbre, Haies, Forêt » pour l'appui technique dans la mise en place des différentes expérimentations. Merci également à Christian Eymond Gris et Frederic Ousset pour l'appui technique en interne.

Je tiens à chaleureusement remercier Margot Trinquier, Alexy Rosa et Camille Guilloteau qui m'ont accompagnée au cœur de mes travaux de recherche et m'ont supportée durant les quelques mois passés à mes côtés.

Un grand merci à tous les membres du LESSEM, pour leur soutien et la richesse des échanges qui ont eu lieu au cours de ces trois ans de thèse. J'ai eu le plaisir de découvrir des personnalités extraordinairement attachantes, du plus râleur au plus révolté, qui m'ont soutenue tant professionnellement que personnellement.

Je tiens à faire une petite dédicace et à remercier mon comité « spécial » de soutien : Anaïs Degache et Yoan Paillet, qui m'ont épaulée de près durant ces trois ans. En souvenir du bon temps passé dans notre QG, à discuter et décompresser. Merci également à Laurent, Delphine et les autres personnes qui n'étaient jamais bien loin dans ces moments-là.

Je remercie également les membres du groupe « Bzzz » : Laure Vidaud, Valérie Samper, Gilles Borrel, Guillaume Evin, Sylvain Duchêne, Fanny Dommanget, Gwenola Rey, Florie Giacona et

Christian Eymond Gris, pour m'avoir initié à la merveilleuse pratique qu'est l'apiculture. Merci pour ces bons moments passés sur le rucher du laboratoire et ces instants de convivialité. Un grand merci à Laure pour avoir su partager sa passion avec une grande pédagogie. Il est désormais certain que quelques ruches fleuriront au fond de mon futur jardin.

Parce que la Camargue n'est jamais bien loin, je remercie sincèrement mes amis : Anne-Sophie, Anne-Sophie bis, Cédric, Marie, Carole et tous les autres Camarguais. Vous m'avez permis de m'évader et de me ressourcer de nombreuses fois au cours des trois années qui viennent de s'écouler.

Un grand merci à toutes les personnes liées à ma passion dévorante de l'équitation, qui fut mon exutoire durant ces trois ans. Merci de m'avoir soutenu et aidé à relativiser dans les moments difficiles que j'ai pu traverser. Merci à Magali, Phillipe, Evan, Alexandre, Candice, Anne, Manon et Sylvain du Mas PMG Farm. Merci à Camille et toute la team de l'élevage des Ptis Bourriquets. Merci à Fanou et à la Petite Cavale Drômoise. Et bien sûr, merci à ma chère Miss Glossy Gun qui fut là pour me rappeler sans cesse l'importance de l'instant présent.

Merci aux courageux bénévoles qui se sont attelés à la relecture de mon manuscrit : Anne-Marie, Kelly, Paul, Annie, Mathieu, Elsa, Anne-Sophie, Laurent, Sandra et Blandine. Merci du temps consacré à mon œuvre, celle-ci n'en ressort que meilleure grâce à vous.

Un chaleureux merci à mes amies : Charlotte, Nana, Kelly, Sandra et Constance, merci de votre soutien sans faille et de vos encouragements. Merci d'avoir trouvé les mots pour me remonter le moral et me permettre de traverser toutes ces épreuves. Sans vous, les choses auraient été bien différentes. Bien sûr, un grand merci à mes autres Drômois et Isérois : Louisa, Erwin, Clément, Ingrid, Corine, Blandine et Sophie.

Pour finir, je tiens à remercier les personnes qui sont le plus chères à mon cœur, celles qui ont été le principal moteur de ma motivation durant ces trois années. Merci de tout cœur à ma famille, mon père, ma mère et mon frère, sans qui je n'aurais pu en arriver là aujourd'hui. Comme quoi, le fait de me mettre des coups de pieds aux fesses et de m'encourager à faire des études aura porté ses fruits ! Merci également au reste de la famille Popoff et Bruant.

Merci à toutes les personnes citées et celles que ma mémoire a omise. Chacun d'entre vous a apporté sa pierre à l'édifice permettant ainsi la concrétisation de ce projet.

Résumé

La dynamique de la végétation riveraine est étroitement liée aux régimes de perturbation du cours d'eau, notamment les crues, ainsi qu'aux processus physiques et biologiques qui en découlent. L'impact des activités humaines sur les rivières comme l'endiguement, la chenalisation ou l'exploitation hydroélectrique et sédimentaire, a fortement modifié ces régimes. Cela se traduit, entre autre, par une stabilisation du milieu et une régression des stades pionniers de l'habitat riverain due au manque de rajeunissement de celui-ci par les crues. A l'échelle de l'arc alpin, *Typha minima* Hoppe (la petite massette) est une espèce herbacée clonale qui colonise les habitats pionniers des cours d'eau de piémont. Cette espèce a vu ses populations fortement décroître au cours du siècle dernier, lui valant le statut d'espèce protégée dans plusieurs pays européens. En France, de nombreuses menaces pesant sur cette espèce persistent tel que la chenalisation, la modification du régime de crue et la destruction de son habitat par des travaux menés dans le lit et sur les berges des cours d'eau. C'est notamment le cas des travaux menés depuis 2004 par le Symbhi (Syndicat Mixte des Bassins Hydrauliques de l'Isère) dans le cadre du projet « *Isère Amont* » qui ont impacté des stations de *T. minima* sur l'Isère. Des mesures de compensations en ont résulté et ont accompagné la mise en place d'un projet de restauration de l'espèce dans la zone d'emprise des travaux.

L'objectif de ce travail de thèse est de produire des connaissances sur la niche écologique et la dynamique spatiotemporelle d'une espèce clonale colonisant le stade pionnier de l'habitat riverain : la petite massette (*Typha minima* Hoppe), afin de servir de base théorique aux futurs projets de conservation et de restauration. Pour ce faire, la problématique suivante a été formulée : **Quelles sont les variables environnementales et les processus écologiques qui affectent la dynamique spatio-temporelle de *T. minima* et en quoi ces connaissances peuvent-elles être appliquées à sa restauration et sa conservation?**

i) La première étape est de déterminer quels sont les facteurs biotiques et abiotiques liés aux processus sédimentaires et de succession écologique qui affectent la dynamique locale des taches de *T. minima*. Les résultats montrent que la progression des taches de *T. minima* est liée au caractère pionnier des bancs (sédiments fins, faible altitude et couvert végétal). Le maintien et la régression des taches sont au contraire liés à la maturité de l'habitat, induits par un processus de succession écologique plus avancé, avec un développement de la végétation et une amplification du phénomène d'accrétion.

ii) Dans une seconde partie nous avons testé les effets de la compétition interspécifique avec des saules (*Salix alba*) et de l'ensevelissement par les sédiments sur la compétitivité et l'investissement dans la reproduction de *T. minima*. Bien que souvent mentionnée comme la principale cause de régression de l'espèce, la compétition interspécifique avec les saules n'affecte que peu *T. minima* alors que l'effet de l'ensevelissement par les sédiments est important.

iii) Enfin, dans le but d'améliorer les protocoles de restauration de *T. minima*, plusieurs expérimentations visant à tester l'effet de différentes biomasses initiales transplantées, hauteurs par rapport à l'eau, types de berge, formes des placettes et associations avec d'autres espèces pionnières ont été réalisées entre 2013 et 2016. Les résultats montrent que transplanter *T. minima* avec une biomasse initiale importante sous forme de placette linéaire parallèle au cours d'eau à des hauteurs comprises entre +1.00m et +1.55m est optimal.

Ces travaux caractérisent d'une part les facteurs environnementaux et les processus en jeu dans la dynamique de *T. minima* et d'autre part, optimisent les protocoles de restauration, contribuant ainsi à alimenter les futurs projets de restauration et de conservation de l'espèce.

Abstract

Riparian vegetation dynamics are linked to river disturbance regimes including floods as well as physical and biological processes. Human activities such as containment, channelization, hydroelectric dams and gravel extraction have modified this regime. The main consequences are the stabilization of environmental parameters and the regression of pioneer stage driven by a lack of habitat rejuvenation by floods. In the Alps, *Typha minima* Hoppe (dwarf bulrush) is a clonal herbaceous plant species that colonizes pioneer stage habitat of piedmont rivers. It is a threatened species in the Alps because of the drastic decrease of its population during the last century. In France, the river channelization, the modification of flood regime and the works inside riverbed and banks still threaten relict populations. The Symbhi (Syndicat Mixte des Bassins Hydrauliques de l'Isère) initiated river works in 2004 through the "Isère Amont" project, impacted *T. minima* populations along the Isère and was mandated to set up a restoration project.

The main thesis objective is to produce knowledge about the ecological niche and spatiotemporal dynamics of a clonal plant species (*T. minima*) that colonizes pioneer riparian habitat. The following question is formulated: **What are the environmental variables and ecological processes that affect the spatio-temporal dynamics of *T. minima*, and how could this knowledge be applied to its restoration and conservation?**

- i) The first step was to determine the biotic and abiotic parameters, linked to ecological succession and sediment accretion, involved in *T. minima's* local patch dynamic. The results showed that local patch progression is linked to pioneer bar characteristics (fine sediment, low elevation and low vegetation cover). Patch maintenance and regression are related to more mature bar characteristics, induced by the progress of ecological succession and the accretion process amplification.
- ii) Second, we experimented *ex-situ* the effects of interspecific competition and sediment burial on the competitive and reproduction abilities of *T. minima*. Although considered as the main cause of *T. minima* regression, we highlighted that interspecific competition with *Salix alba* L. has lower effect on *T. minima* than sediment burial.
- iii) Last, to improve the restoration methods of *T. minima* we implemented *in-situ* experiments between 2013 and 2016. The objectives were to test the effects of initial transplanted biomass, transplantation elevation related to the mean water level, bank type, plot form and association with other pioneer species. The results show that transplantation with high or medium initial biomass in linear plots parallel to the water flow between +1.00m and +1.55m optimizes *T. minima* population restoration.

This work, that characterizes the environmental factors, the processes involved in *T. minima's* local patch dynamics and that optimize the design of restoration protocols, contribute to improve future pioneer species restoration and conservation projects.

Valorisations

Articles scientifiques

Jaunatre R, Evette A, Buisson M, Fort N, Barrand C, Bourret V, Martinelli M, Pinel A, Popoff N, Favier G, Dedonder E (2018) Les populations iséroises de petite massette (*Typha minima* Hoppe) : suivis et perspectives de restauration. *Sciences Eaux et Territoires - La revue d'Irstea* Hors series 5:1-5

Popoff N, Jaunatre R, Le Bouteiller C, Paillet Y, Favier G, Buisson M, Meyer C, Dedonder E, Evette A (2021) Optimization of restoration techniques: In-situ transplantation experiment of an endangered clonal plant species (*Typha minima* Hoppe). *Ecological Engineering* 160:1–9. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2020.106130>

Popoff N, Jaunatre R, Le Bouteiller C, Trinquier M, Paillet Y, Evette A (in press) Ecological succession and fine sediment accretion influence local patch dynamics of a pioneer riparian species (*Typha minima* Hoppe). *Freshwater Biology* (accepted 5 October 2021)

Rapports scientifiques

Jaunatre R, Evette A, Popoff N, Pinel A, Favier G (2016) Amélioration des protocoles de restauration écologique et développement des méthodes de suivi scientifique des populations de petite massette dans la vallée du Grésivaudan. Rapport, Irstea Grenoble, UGA, Grenoble

Popoff N, Jaunatre R, Favier G, Trinquier M, Evette A (2019) Amélioration des protocoles de restauration écologique et développement des méthodes de suivi scientifique des populations de petite massette (*Typha minima* Hoppe) dans la vallée du Grésivaudan. Rapport, Irstea Grenoble, Grenoble

Popoff N, Jaunatre R, Favier G, Evette A (2020) Amélioration des protocoles de restauration écologique et développement des méthodes de suivi scientifique des populations de petite massette (*Typha minima* Hoppe) dans la vallée du Grésivaudan. Rapport, Inrae Grenoble, Grenoble

Communications orales et posters

Popoff N, Buisson M, Jaunatre R, Le Bouteiller C, Favier G, Paillet Y, Dedonder E, Evette A (2019) Essais de restauration de populations pionnières sur l'Isère : la petite massette (*Typha minima* Hoppe) (poster). Colloque REVER10 [19-21 mars 2021], Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris

Popoff N et Liébault F (2019) Fonctionnalités des habitats favorables à la Petite massette : identification et suivi basés sur l'hydrogéomorphologie des rivières (communication orale). Plan régional d'action Petite Massette, séminaire de finalisation [17 avril 2019], Valence

Popoff N (2019) Ecologie et Restauration de la petite massette (*Typha minima* Hoppe)

(communication orale). Journée FREE ALPES [06 Juin 2019], Fédération de Recherche en Écologie et Environnement Alpes, Barraux

Popoff N (2021) Suivi 2019 des populations naturelles et réimplantées de petite massette (*Typha minima* Hoppe) dans la vallée du Grésivaudan (communication orale). Conseil scientifique du projet Isère Amont [06 octobre 2020], Syndicat Mixte des Bassins Hydrauliques de l'Isère, Grenoble

Popoff N, Buisson M, Jaunatre R, Le bouteiller C, Favier G, Paillet Y, Dedonder E, Evette A (2021) Restauration d'annexes fluviales et optimisation de protocoles de transplantation d'une espèce protégée : la petite massette (*Typha minima* Hoppe) (communication orale). Colloque REVER11 [19 juin au 01 juillet 2021], Conservatoire Botanique National Alpin, Gap

Popoff N (2021) (communication orale). Ecologie et restauration de la Petite massette (*Typha minima* Hoppe) (communication orale). Réunion réseau Flore Sentinelle : petite massette et rivières alpines [08 mars 2021], Conservatoire Botanique National Alpin, Gap

Table des matières

I. Introduction générale	1
I.1. Mise en contexte de la thèse	2
I.1.1. L'érosion de biodiversité à l'heure de l'anthropocène	2
I.1.2. Ecologie de l'écosystème fluvial.....	4
I.1.3. La végétation riveraine et la succession écologique	7
I.1.4. La clonalité chez les végétaux	14
I.1.5. Conservation et restauration de la végétation riveraine	17
I.2. Le cas d'étude d'une espèce clonale protégée colonisant les habitats riverains pionniers: la petite massette (<i>Typha minima</i> Hoppe)	23
I.2.1. La petite massette (<i>Typha minima</i> Hoppe)	23
I.2.2. Contexte historique de l'Isère dans la vallée du Grésivaudan	33
I.3. Problématique de la thèse	38
II. Ecological succession and fine sediment accretion influence local patch dynamics of a pioneer riparian species (<i>Typha minima</i> Hoppe)	41
II.1. Introduction	44
II.2. Methods	45
II.2.1. Study site	45
II.2.2. Species description.....	46
II.2.3. Characteristics of patch boundary dynamics	47
II.2.4. Interaction between biotic and abiotic variables and <i>T. minima</i> frequency	48
II.2.5. Data analyses.....	48
II.3. Results	50
II.3.1. Abiotic factors: effect of fine sediment accretion and height above water level.....	51
II.3.2. Biotic factors: vegetation cover effect on <i>T. minima</i> patch boundary dynamics	53
II.3.3. Links between biotic and abiotic processes	54
II.4. Discussion	55
II.5. Conclusion	59
III. Sand burial has more negative impacts than does interspecific competition on a riparian pioneer plant species: the Dwarf bulrush (<i>Typha minima</i> Hoppe)	61
III.1. Introduction	64
III.2. Materials and Methods	66
III.2.1. Site description.....	66
III.2.2. Plant material	66
III.2.3. Experimental design	66

III.2.4. Functional traits and measurements	68
III.2.5. Statistical analysis.....	70
III.3. Results.....	71
III.3.1. Mortality rate	71
III.3.3. Energy storage and spatial exploration.....	74
III.3.4. Effect on investment in sexual reproduction	75
III.4. Discussion	75
III.4.1. Survival rate.....	76
III.4.2. Resource acquisition and competitiveness	76
III.4.3. Energy storage and spatial exploration.....	77
III.4.4. Investment in sexual reproduction	78
III.5. Conclusion.....	80
IV. Optimization of restoration techniques: In-situ transplantation experiment of an endangered clonal plant species (<i>Typha minima</i> Hoppe).....	81
IV.1. Introduction.....	84
IV.2. Methods.....	85
IV.2.1. Study site.....	85
IV.2.2. <i>Typha minima</i> Hoppe	86
IV.2.3. Transplanting experiments	87
IV.2.4. Data acquisition and extrapolation.....	89
IV.2.5. Statistical analyses	89
IV.3. Results.....	90
IV.3.1. Transplanting location.....	90
IV.3.2. Transplantation optimization.....	91
IV.4. Discussion.....	93
IV.4.1. Transplantation location	93
IV.4.2. Optimizing biological material	94
IV.4.3. Perspectives for <i>T. minima</i> restoration.....	95
IV.5. Conclusion.....	95
V. Discussion générale : synthèse, perspectives et conclusion	97
V.1. Synthèse des résultats	99
V.1.1. L'importance du processus d'accrétion dans la dynamique locale des taches (Chap. 1)	99
V.1.2. Une espèce plus tolérante à la compétition qu'à l'ensevelissement (Chap. 2)	100
V.1.3. Un protocole de transplantation optimisé (Chap. 3)	101
V.2. Implication pour la conservation et la restauration de <i>T. minima</i>.....	102
V.2.1. Contribution à l'écologie de <i>T. minima</i>	103

V.2.2. Contribution à la conservation et la restauration de <i>T. minima</i>	104
V.3. Contribution des travaux à la science.....	107
V.3.1. Contribution à l'écologie des espèces pionnières.....	107
V.3.2. Contribution aux sciences de la conservation et la restauration.....	108
V.4. Perspectives futures de recherche.....	109
V.4.1. Un changement d'échelle spatio-temporelle	109
V.4.2. Liens avec l'hydrologie et la géomorphologie des rivières	112
V.4.3. Pistes d'évaluation du projet de restauration	115
V.5. Conclusion	120
Références.....	121
Annexes	144

Liste des figures

Figure 1. Principaux moteurs directs ou indirects de la dégradation généralisée de la biodiversité et des différents compartiments des écosystèmes. Source : IPBES 2019.....	2
Figure 2. A - Pourcentage de dégradation de la biodiversité par type d'écosystème ou population par rapport aux données historiques (ces références varient selon les catégories, se référer à Bradshaw et al., 2021 pour plus de détails). Le rouge indique le % dégradé ou détruit par les activités humaines, le bleu indique le % resté intact. Sources : modifié d'après Bradshaw et al. 2021. B - Estimation de la régression de surface des zones humides mondiales (%) entre le 18 ^{ème} et le 21 ^{ème} siècle. Sources : modifié d'après Davidson 2014.	4
Figure 3. Représentation schématique des trois dimensions spatiales de l'écosystème fluvial et représentation des flux abiotiques de matière et d'énergie.....	5
Figure 4. Schéma d'un phénomène de perturbation d'un système suivi de la résilience de ce dernier ramenant le système à l'état d'équilibre dynamique. Source : Toubin et al. 2012.....	6
Figure 5. Représentation de la mosaïque d'habitat riverain et des différentes strates de végétation présentes le long d'un cours d'eau. Photo prise en 2019 sur l'Asse, un affluent de la Durance.	7
Figure 6. Schéma simplifié des effets de la connexion latérale des compartiments aquatiques et terrestres riverains par les processus d'érosion et d'accrétion induits par le « Flood Pulse ». Source : d'après le « Flood Pulse Concept », Junk et al. 1989.	9
Figure 7. Interaction entre les processus hydrologiques, géomorphologiques et la végétation riveraine moteur des différentes dynamiques physiques et biologiques le long du corridor riverain. Source : modifié d'après Corenblit et al. 2007.....	10
Figure 8. Représentation des différents stades de la succession écologique de l'habitat riverain au cours du temps et leur classification selon la nomenclature utilisée dans le cadre de la thèse. Source : modifié d'après Girel 2018.....	12
Figure 9. Représentation de la dégradation des processus hydrogéomorphologiques de plusieurs bassins versants et lacs européens. Source : modifié d'après Fehér et al. 2012.....	12
Figure 10. Schéma simplifié de l'architecture en réseau d'une espèce végétale clonale.....	14
Figure 11. Schéma des deux principales stratégies de croissance « phalange » et « guérilla » des espèces végétales clonales en réponse à disponibilité des ressources dans le milieu.....	15
Figure 12. Schéma du concept de « division du travail » et du concept de « foraging » décrit chez les espèces végétales clonales en réponse à la distribution hétérogène des ressources dans le milieu.....	16
Figure 13. Principales activités de conservation menées sur les cours d'eau et les habitats riverains. Source : modifié d'après González et al. 2017.	18
Figure 14. Schéma représentant la proportion des méthodes utilisées dans le cadre de projets de restauration de la végétation riveraines dans 19 pays. La taille des cercles représente le nombre de projets de restauration par pays et la couleur des parts la méthode utilisée. Source : González et al. 2015.	20
Figure 15. Schéma conducteur de la réalisation d'un projet de restauration d'une espèce cible, de son élaboration à la mise en place de suivis. Source : traduit de Lesage et al. 2020.....	21

- Figure 16.** Les principales espèces de *Typha* présentes en métropole. **A** - La petite massette (*Typha minima* Hoppe), **B** - La massette de Laxmann (*Typha laxmannii* Lepech.), **C** - La massette à feuille large (*Typha latifolia* L.) et **D** - La massette à feuille étroite (*Typha angustifolia* L.). Source : <https://www.florealpes.com>24
- Figure 17.** **A** - *T. minima* en début de fructification, l'épi mâle et l'épi femelle sont visibles, tout comme la différence entre la tige fructifère et les feuilles. **B** - *T. minima* en pleine période de dissémination de ses graines par anémochorie.....24
- Figure 18.** Plusieurs milliers de germinations et de plantules de *T. minima* sur des limons fraîchement exondés aux abords d'une tache d'individus matures au mois de juillet 2019. Les flèches blanches pointent de jeunes plantules de *T. minima*.....25
- Figure 19.** **A** - Colonisation d'un banc de limon par la production de clones génétiquement identiques de proche en proche via un réseau souterrain de rhizomes (multiplication végétative) chez *T. minima*. **B** - Réseau souterrain de rhizomes interconnectant les clones de *T. minima* explorant une érodée par une crue.....26
- Figure 20.** Banc de galets recouvert de limons fraîchement déposés et découverts par la baisse estivale des eaux de l'Isère en 2016. Ce type d'habitat correspond au stade le plus jeune de l'habitat riverain pionnier auquel est affilié *T. minima*.....27
- Figure 21.** Répartition mondiale de *T. minima* connue dans les années 1990. Source : Muller et al. 1991....28
- Figure 22.** Cartographie de la régression du linéaire occupé par *T. minima* dans les 6 pays de l'arc alpin (l'Allemagne, l'Autriche, la France, l'Italie, la Slovénie et la Suisse). Le linéaire historique occupé au 19^{ème} siècle (3170 km) est représenté en blanc et le linéaire actuel (480 km) en noir. Source : Prunier et al. 2010.29
- Figure 23.** Répartition de *T. minima* en France d'après les données du Conservatoire Botanique Alpin (mise à jour de 2016). Source : Greulich 2017.30
- Figure 24.** Les trois regroupements génétiques des populations de *T. minima* sur les cours d'eau de piémont français. Source : modifié d'après Fiorese 2011.31
- Figure 25.** Evolution d'un tronçon de rivière de l'Isère dans la vallée du Grésivaudan d'un lit en tresse vers un chenal unique au fil des aménagements (secteur de Goncelin). **A** - Carte de Cassini 1745-1783. **B** - Carte de l'état-major 1820 - 1866. **C** - Carte IGN actuelle. Source : <https://www.geoportail.gouv.fr>34
- Figure 26.** Schéma des différents stades de la succession écologique théorique et du rajeunissement possible par différentes intensités des crues de la végétation pionnière riveraine le long de l'Isère.35
- Figure 27.** Gravures représentant les inondations de la crue historique du 2 novembre 1859 dans le centre-ville de Grenoble. Source : <https://archives.isere.fr>.....36
- Figure 28.** Photographie aérienne d'un tronçon de l'Isère dans la vallée du Grésivaudan à hauteur de la commune de Frogès. Plusieurs enjeux aux abords du lit de la rivière : les surfaces agricoles, une autoroute, une ligne de chemin de fer, des routes, des usines et des habitations. Source : S. Gominet, <http://www.irma-grenoble.com>.....37
- Figure 29.** Photo du site restauré de Pré Pichat prise en 2013 dans la vallée du Grésivaudan. Les travaux de restauration ont consisté en la réouverture d'un bras secondaire et d'un bras phréatique de l'Isère ainsi qu'au rajeunissement artificiel de l'habitat riverain. Source : <https://www.hydretudes.com>.....38

Figure 30. Schéma général amenant la problématique de thèse. Les flèches noires représentent les relations entre les différents compartiments physiques et biologiques de l'habitat riverain où plusieurs processus sont à l'œuvre.....	39
Figure 31. Schéma général de l'organisation des questions de recherche de la thèse.....	40
Figure 32. A - Study area on the Isère River (southeastern France) with altitude values of the main mountain peaks nearby (in white on the map). A <i>T. minima</i> patch in its vegetative state B - and fruiting state C - along the Isère River during the 2019 field surveys.	46
Figure 33. Location of the boundary measurement points and examples of patch boundary dynamics categories. The green polygon corresponds to a 2019 patch and the brown polygon to a 2016 patch. Four measurement points were surveyed in 2019 (red dots): outside and inside the patch boundary upstream; inside and outside the patch boundary downstream. Boundary measurement points were classified a posteriori into four patch boundary dynamics categories: "SA": Still Absent, "P": Progression, "M": Maintenance, "R": Regression.	47
Figure 34. Pathway diagram representing the main relationships tested in the Structural Equation Modelling (SEM). Circles with "+" (positive) or "-" (negative) signs represent the hypothesized effect between the variable (tree cover, height above mean water level, successional stage (species coordinates on axis 1 (NMDS)) and <i>T. minima</i> frequency.	50
Figure 35. Principal Component Analysis (PCA) of biotic and abiotic factors related to patch boundary dynamics on two axes ("SA" Still Absent, "P" = progression, "M"= Maintenance, "R"= Regression). Arrows represent biotic and abiotic environmental variables ("height" = height above mean water level, "herb" = herbaceous cover, "wood" = Tree and shrub cover, "silt-sand" = percentage of silt and sand substrate, "grav" = percentage of gravel, "pebb" = percentage of pebble substrate, "bare" = percentage of bare soil, "lumi" = percentage of luminosity).	51
Figure 36. Granulometry in the four categories of <i>T. minima</i> patch boundary dynamics Still Absent (SA), Progression (P), Maintenance (M) and Regression (R)): silt and sand (top), gravel (middle) and pebble percentage (bottom) contained in proportion to substrate, means with standard errors. Bars sharing a common letter are not significantly different (post-hoc Tukey test $p > 0.05$).....	52
Figure 37. Height above the mean water level with standard errors for the four categories of <i>T. minima</i> patch boundary dynamics. Still Absent (SA), Progression (P), Maintenance (M) and Regression (R)). Plot represents vegetation cover means with standard errors (whiskers). Bars sharing a common letter are not significantly different (post-hoc Tukey test $p > 0.05$).	53
Figure 38. Differences between herbaceous cover (A) and shrub cover (B) for the four categories of <i>T. minima</i> patch boundary dynamics (Still Absence (SA), Progression (P), Maintenance (M) and Regression (R)). Plot represents vegetation cover means with standard errors (whiskers). Bars sharing a common letter are not significantly different (post-hoc Tukey test $p > 0.05$).....	54
Figure 39. Pathway diagram (SEM3) illustrating the environmental factors affecting <i>T. minima</i> frequency. Grey circles show the standardized slope estimates. Dotted arrows represent non-significant links and the thick arrow represents a significant link ($p < 0.05$).....	55
Figure 40. A - Four treatments were randomly set up in a nursery pond (6.5 x 2.5 x 1m). B - Details of the four treatments with "T": <i>T. minima</i> alone, "TS": <i>T. minima</i> + <i>S. alba</i> , "TB": <i>T. minima</i> + burial (10 cm), "TSB": <i>T. minima</i> + <i>S. alba</i> + burial (10 cm).....	67
Figure 41. A - The nursery pond containing the four <i>T. minima</i> treatments: alone (control), with competition,	

buried, and buried with competition. **B** - *T. minima* inflorescence measured in June 2020.68

Figure 42. Mortality rate in the four treatments of *T. minima*. *T. minima* alone with burial ("B"), *T. minima* alone without burial ("NB"), *T. minima* in competition with *S. alba* and burial ("B"), *T. minima* in competition with *S. alba* without burial ("NB"). Plots represent the mortality rate with standard errors. Bars sharing a common letter are not significantly different.71

Figure 43. Leaf length, number of ramets and leaf dry biomass; rhizome diameter, internode length and rhizome dry matter; number and dry biomass of inflorescences in the four treatments of *T. minima*. *T. minima* alone with burial ("B"), *T. minima* alone without burial ("NB"), *T. minima* in competition with *S. alba* and burial ("B"), *T. minima* in competition with *S. alba* without burial ("NB"). Plots are represented with standard errors. Bars sharing a common letter are not significantly different.73

Figure 44. A - Map and location of the study area with transplantation sites on the Isere River (southeastern France). Average river flows and altitude values are from the downstream and upstream hydrological stations (in white on the map). **B** - Schematic protocols implemented in the study area. First, bank type effect was tested on a redesigned bare bank (B3), mixed-technique banks (G1) and riprap (R1) with bucket transplants. Then 5 heights above the water level and 2 species associations were tested on a redesigned bare bank (B3) with container transplants. Third, initial biomass effect was tested on 2 redesigned bare banks (B1 and B2) with containers, buckets and bare root transplants. Finally, plot shape effect was tested on a redesigned bare bank (B4) with direct transplantation.86

Figure 45. Effect of four transplantation heights (I2: 0.75 m, I3: 1 m, I4: 1.30 m and I5: 1.55 m above the average water level, $X^2 = 8.96$, $df = 3$, $p = 0.03$), monitoring year ($X^2 = 193.29$, $df = 1$, $p < 0.001$) and the interaction between the two ($X^2 = 8.96$, $df = 3$, $p = 0.02$) on *T. minima* clonal expansion in width monitored over 2 years (t+1, t+2) at site B3. Plot represents average width expansion and monitoring year with standard errors. Bars sharing a common letter are not significantly different ($p < 0.05$).90

Figure 46. Effect of transplanting height (I1: +0.47m, I2: +0.75m, I3: +1m, I4: +1.30 m and I5: +1.55 m above average water level) on *T. minima* survival rate (% of total) for the first monitoring year at site B3 (ANOVA, $X^2 = 3.53$, $df = 3$, $p = 0.001$). Bars sharing a common letter are not significantly different.91

Figure 47. Effect of three different amounts of initial biomass (high, medium and low, $X^2 = 47.19$, $df = 2$, $p < 0.001$), monitoring year (t+1 and t+2, $X^2 = 23.05$, $df = 1$, $p < 0.001$) and their interaction ($X^2 = 10.77$, $df = 2$, $p = 0.005$) on *T. minima* frequency at sites B1 and B2. Plot represents average frequency per initial biomass and monitoring year with standard errors. Bars sharing a common letter are not significantly different ($p < 0.05$).92

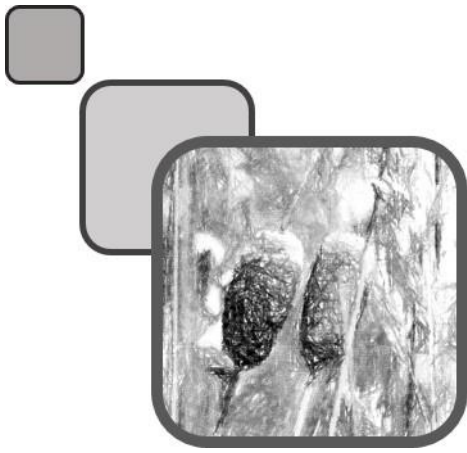
Figure 48. Effect of two different initial plot shapes (linear strip or square) ($X^2 = 5.90$, $df = 1$, $p = 0.01$), monitoring year ($X^2 = 49.22$, $df = 2$, $p < 0.001$) and their interactions ($X^2 = 24.30$, $Df = 2$, $p < 0.001$) on *T. minima* expansion in width monitored over 3 years (t+1, t+2, t+3) at site B4. Plot represents average expansion in width, per plot shape and monitoring year with standard errors. Bars sharing a common letter are not significantly different ($p < 0.05$).93

Figure 49. Schéma général illustrant les réponses aux questions de recherche tiré du schéma présenté en introduction (Fig. 31). (i) La colonisation et le maintien de *T. minima* sont liés à un habitat de type pionnier à pionnier avancé alors que l'absence de colonisation est caractérisée par un habitat pionnier jeune. (ii) La pression de compétition testée au cours de l'expérimentation affecte peu la production de biomasse aérienne et souterraine alors que l'ensevelissement est à l'origine d'une mortalité importante ainsi que d'une diminution forte de la production de biomasses. (iii) La transplantation de biomasses fortes de *T. minima* en placettes linéaires parallèles au cours d'eau et placées à des hauteurs comprises entre 1 m et 1,55 m au-dessus du module interannuel permet d'optimiser les capacités de colonisation et de reproduction de l'espèce. 102

Figure 50. Evolution spatio-temporelle des taches de <i>T. minima</i> sur le site de Pré Pichat restauré en 2014 le long de l'Isère. Modifié de Popoff et al. 2020.....	105
Figure 51. Les différentes échelles spatiales de l'habitat riverain et les facteurs qui leurs sont liés et qui affectent la dynamique de la végétation riveraine. Source : modifié d'après Poff et al. 2007 et Barendregt & Bio 2003.....	110
Figure 52. Effet de la présence d'ouvrages de génie civil de protection des berges (e.g. enrochement), issu de la cartographie des berges faite par le gestionnaire de l'Isère entre Pontcharra et Grenoble, sur l'absence et la présence de <i>T. minima</i> à l'échelle de tronçons de rivière d'une longueur de 1 km (GLM, Chisq = 9.6, Df = 1, p = 0,0019).....	111
Figure 53. Effet de l'accélération du courant au module (A, Chisq = 22,5, Df = 13, p = 0,048) et lors d'une crue décennale (Q10) (B, Chisq = 33,1, Df = 21, p = 0,046*) sur la fréquence de <i>T. minima</i> entre Pontcharra et Grenoble. L'accélération du courant est calculée entre les points du modèle hydrologique, pris deux à deux et espacés de 50m à 150m. Les données hydrologiques exploitées proviennent d'un modèle réalisé par le bureau d'étude Hydrestudes dans le cadre des études préliminaire à la réalisation du projet Isère Amont. La fréquence de <i>T. minima</i> sur chaque tronçon est extrait des données stationelles du suivi des populations réalisées par Inrae en 2016 entre Pontcharra et Grenoble. Source : Popoff 2016.....	113
Figure 54. Effet de la présence de bancs végétalisés sur la présence ou l'absence de <i>T. minima</i> (Chisq = 4.43, Df = 1, p = 0,03) et effet de la largeur du lit mineur sur la présence de bancs pionniers (Chisq = 4.88, Df = 1, p = 0,03) à l'échelle de tronçons de rivière de 1km définis sur l'Isère entre Pontcharra et Grenoble. La localisation des bancs végétalisés a été faite sur des images aériennes (Google Earth) du site d'étude datant de 2018 à l'aide d'un logiciel de géomatique (QGis). Les largeurs de lit proviennent d'un modèle hydraulique réalisé par le bureau d'étude Hydretudes dans le cadre des études préliminaires à la réalisation du projet Isère Amont.....	114
Figure 55. Exemple de roue du rétablissement (« recovery wheel ») pouvant servir d'outil à l'évaluation d'un projet de restauration à partir de plusieurs indicateurs définis au préalable par le gestionnaire, puis mesurés lors de l'état initial (avant restauration) et mesurés plusieurs années après les travaux (Gann et al. 2019).....	116
Figure 56. Proposition d'indicateurs d'évaluation de projet de restauration d'espèce clones pionnières intégrés au sein d'une roue du rétablissement. Les indicateurs sont classés en deux grandes catégories : des indicateurs « locaux » mesurés à l'échelle de la tache de <i>T. minima</i> et des indicateurs « larges » mesurés à l'échelle du tronçon de rivière ou du bassin versant.....	118
Figure 57. Analyse préliminaire (Non-Metric Multidimensional Scaling) de la trajectoire prise par la composition de la végétation des stations restaurées (flèche verte) et des stations naturelles (flèche rouge) de <i>T. minima</i> sur l'Isère entre 2016 et 2021. Les données en entrée correspondent aux relevés de végétation réalisés sur chaque tache de <i>T. minima</i> durant les campagnes de terrain 2016, 2017, 2018, 2019, 2020 et 2021) entre Pontcharra et Grenoble. Chaque coordonnée ayant permis le tracé des flèches correspond à la composition de toute les stations relevées lors d'une campagne de terrain. Source : Rosa 2021.....	119

Liste des annexes

- Annexe 1.** Number of points available per patch dynamics categories ("SA"= Still Absent areas, "P"=patch progression areas, "M"=patch maintenance areas, "R"= patch regression areas) implemented in LMM and GLMM (2016 – 2019)..... 144
- Annexe 2.** Details of Linear Mixed Models and Generalized Linear Mixed Models implemented per explanatory variables. Frequency = T. minima frequency measured on each patch.. 144
- Annexe 3.** Two-dimensional nonmetric multidimensional scaling (NMDS) ordination of T. minima patches based on vegetation data monitored in 2019 along the Isère River (France) (stress value = 0.27). 145
- Annexe 4.** Metamodel representing all hypotheses before correlated data suppression. Circled "+" (positive) or "-" (negative) represent the hypothesized effect between variable (tree cover, shrub cover, beaver presence, height above the mean water level, succession stage (species coordinates on axis 1 (NMDS), silty sand cover, patch age and T. minima frequency).. 145
- Annexe 5.** Standardized estimated coefficients issued from structural equation models for T. minima frequency analyses. We implemented the NULL model (SEM0, AIC=53.16) and three other models (SEM1, SEM2, SEM3) to explain T. minima frequency. SE: standard errors of the mean; ***p<0.001; **p<0.01; *p<0.05; (*) p<0.1, ns: non-significant result..... 146
- Annexe 6.** Database implemented in the linear mixed and generalized mixed models. Several traits related to T. minima competitive and reproduction abilities are measured : "ini_bourg" = initial number of bud, "ini_long" = initial rhizome length, "ini_biom" = initial rhizome biomass, "H_feui" = leaf length, "Nb_ramet" = ramet number, "Biom_aer" = above ground biomass, "Mortal" = mortality rate, "Diam_rhiz" = rhizome diameter, "Long_entre" = internode length, "Bio_rhiz" = rhizome biomass, "Nb_inflo" = inflorescence number, "Nb_inflo_mal" = male inflorescence number alone, "H_inflo" = inflorescence length, "H_fem" = female inflorescence length, "H_mal" = male inflorescence length, "H_fem/mal" = female/male inflorescence length ratio, "Bio_fem_tot" = total biomass of female inflorescence, "Bio_fem_ind" = Individual biomass of female inflorescence, "Shoot_root" = shoot/root ration. Initial traits ("ini_bourg", "ini_long" and "ini_biom") are measured on T. minima rhizomes before their transplantation. Final traits ("H_feui", "Nb_ramet", "Biom_aer" and others) are monitored at the end of the experiments..... 147
- Annexe 7.** Linear models (LM) and generalized models (GLM) implemented on the data. Model parameters are specified for each explanatory variable..... 149
- Annexe 8.** Summary of the number of observations available per experiment and monitoring year. "Protocol": initial biomass transplanted (low biomass (lb), medium biomass (mb), high biomass (hb), high biomass with species association, Salicaceae species (hbs) or Poaceae species (hbp)); transplantation height in comparison with the average water level of the river; linear strip plot (li) or square plot (sq). "Monitoring year": data available 1 year (t+1), 2 years (t+2) or 3 years (t+3) after transplantation. "Frequency": T. minima frequency obtained by the pinpoint contact method. "Internode length": average rhizome length between two ramets (n=10). "Plot width": the plot dimension perpendicular to the river; "Plot length": the plot dimension parallel to the river. "Inflorescence": number of inflorescences counted per plot. "Area": plot area calculated through plot width and length. "Expansion": clonal expansion calculated from plot dimension... 150
- Annexe 9.** Linear mixed models (LMM) and generalized mixed models (GLMM) implemented on the data. Model parameters are specified for each explanatory variable.. 151
- Annexe 10.** Liste des espèces végétales relevées sur l'Isère 152



Chapitre 1

I. Introduction générale



©Nadège Popoff

« Le commencement de toutes les sciences, c'est l'étonnement de ce que les choses sont ce qu'elles sont. »

Aristote

I.1. Mise en contexte de la thèse

I.1.1. L'érosion de biodiversité à l'heure de l'anthropocène

I.1.1.1. Un constat global et des chiffres alarmants

Au cours des cinquante dernières années, la population humaine mondiale a été multipliée par deux, impactant lourdement les habitats naturels. Les conséquences sont nombreuses, tel que l'augmentation de l'exploitation des ressources naturelles, de la pollution, de l'introduction d'espèces exotiques, des changements d'occupation du sol, et des modifications globales du climat (Fig. 1) (IPBES 2019).

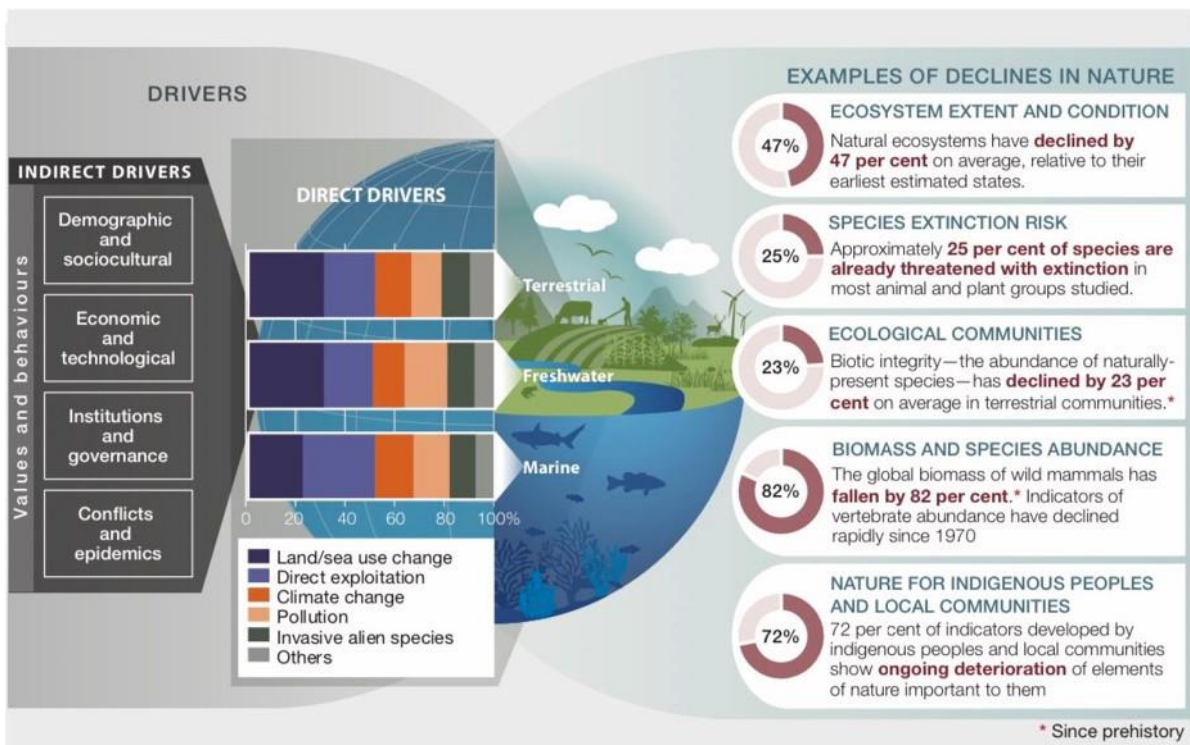


Figure 1. Principaux moteurs directs ou indirects de la dégradation généralisée de la biodiversité et des différents compartiments des écosystèmes. Source : IPBES 2019.

En effet, les activités humaines sont à l'origine d'un déclin global de la biodiversité et des services écosystémiques (IPBES 2019). L'effet combiné des changements d'occupation du sol (liés à l'agriculture et l'urbanisation), de la surexploitation des ressources naturelles, de l'introduction d'espèces invasives, des divers intrants et du changement climatique sont les principaux facteurs en cause dans la destruction des habitats naturels et de la biodiversité (Scanes 2018; IPBES 2019). La quantification exacte de cette régression du vivant reste difficile à évaluer malgré les nombreuses études existantes sur le sujet. Néanmoins toutes tendent vers la même conclusion : l'Anthropocène marque l'une des plus grandes crises biologiques jamais enregistrée sur terre qui se traduit par une régression généralisée de la biodiversité (Pievani 2014). Le taux d'extinction des espèces sauvages est si élevé que ce phénomène est qualifié de crise biologique et correspond à la 6^{ème} extinction de masse connue sur terre. En effet, le taux d'extinction des espèces sauvages est actuellement 10 à 100

fois plus élevé qu'un taux « naturel », c'est-à-dire en l'absence de l'homme (Ceballos et al. 2015). A l'échelle mondiale, les écosystèmes les plus impactés ont perdu en moyenne 76% de leur richesse spécifique et près de 40% de l'abondance des espèces qu'ils abritaient initialement (Newbold et al. 2015). Parmi ces écosystèmes figurent les prairies tempérées qui occupent actuellement près de 8% de la surface du globe (IUCN 2013). D'après les estimations, 70% de celles-ci auraient été altérées ou dégradées depuis la moitié du 20^{ème} siècle et 14% de plus jusqu'à nos jours (Hassan et al. 2005). Même constat pour les zones humides, dont la surface mondiale a régressé de près de 85% à cause des activités humaines (IPBES 2019). Les chiffres divergent fortement en fonction des habitats car leur dégradation dépend de l'usage et des pressions anthropiques auxquelles ils sont soumis. De plus, la majorité des connaissances produites sur le sujet portent sur les espèces animales. De graves lacunes persistent donc sur les causes et les processus impliqués dans la régression et la disparition des espèces végétales, dont plus de 20% seraient actuellement menacées d'extinction (Brummitt et al. 2015).

I.1.1.2. Le lourd tribut payé par les zones humides

D'après l'article I de la convention Ramsar, les zones humides sont définies ainsi : "*areas of marsh, fen, peatland or water, whether natural or artificial, permanent or temporary, with water that is static or flowing, fresh, brackish or salt, including areas of marine water the depth of which at low tide does not exceed six meters*" (Ramsar 2016). Les zones humides couvrent une surface totale estimée à 12.1 million km² dont 93% de celle-ci correspond à des zones humides intérieures (*e.g.* tourbières, lacs, plaines d'inondation, ripisylves) et 7% à des zones humides côtières (*e.g.* lagunes, prés salées, deltas) (Gardner & Finlayson 2018). Les études estiment qu'entre 85% et 87% de la surface occupée par ces habitats a disparu depuis le 18^{ème} siècle, période d'essor de l'activité industrielle et de l'intensification agricole (Davidson 2014; IPBES 2019). Quant au siècle dernier, il cumule à lui seul 70% de la régression totale des zones humides (Davidson 2014). Les habitats d'eau douce sont parmi les plus menacés et dégradés (Fig. 2-A) (Bradshaw et al. 2021) et leur détérioration et destruction s'accélèrent (Fig. 2-B) (Davidson 2014). La fragmentation et la régression de ces habitats a provoqué le déclin des espèces animales et végétales qui en dépendent. Ce déclin a de nombreuses conséquences sur les activités humaines, telles que la dégradation des services d'approvisionnement (en eau, bois et nourriture), de régulation des crues ou encore des services culturels et récréatifs (Gardner & Finlayson 2018; MWO 2018). Le coût total lié à la dégradation des services écosystémiques rendus par les zones humides est estimé à plus de 20 trillions de dollars américains par an (Gardner & Finlayson 2018).

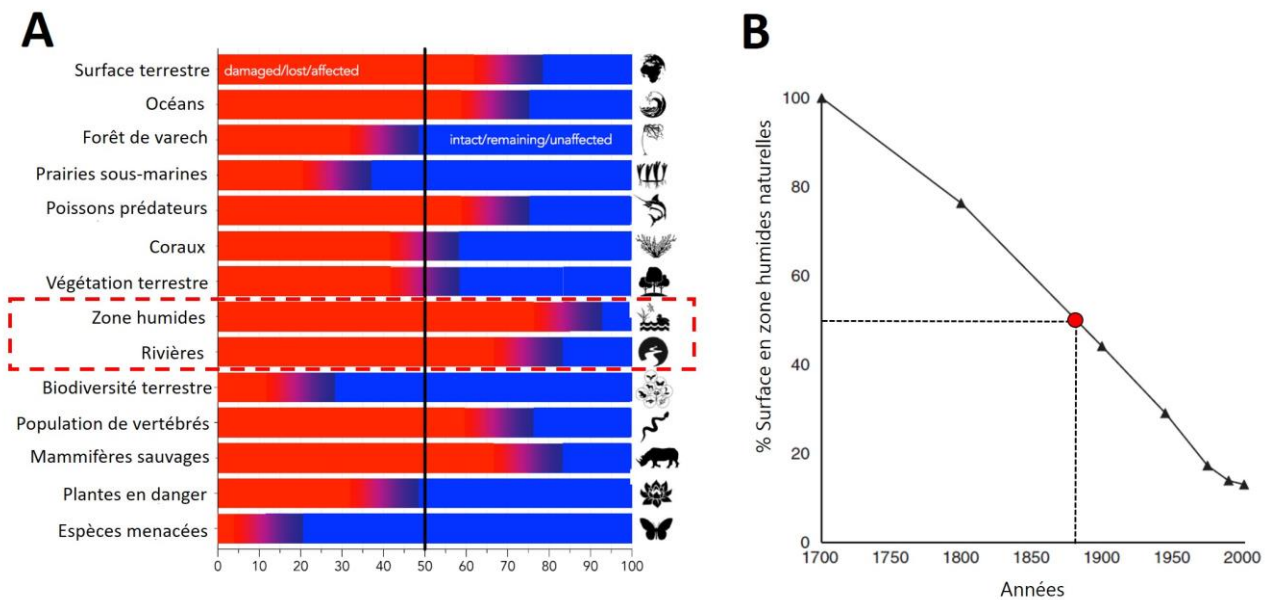


Figure 2. A - Pourcentage de dégradation de la biodiversité par type d'écosystème ou population par rapport aux données historiques (ces références varient selon les catégories, se référer à Bradshaw et al., 2021 pour plus de détails). Le rouge indique le % dégradé ou détruit par les activités humaines, le bleu indique le % resté intact. Sources : modifié d'après Bradshaw et al. 2021. **B** - Estimation de la régression de surface des zones humides mondiales (%) entre le 18^{ème} et le 21^{ème} siècle. Sources : modifié d'après Davidson 2014.

Parmi les zones humides intérieures d'eau douce les plus menacées et impactées par les activités humaines figurent les cours d'eau et l'habitat riverain (Fig. 2-A) (IUCN 2016). En effet, il est estimé que seulement 37% des grandes rivières (plus de 1000km) s'écoulent « librement » de nos jours et possèdent encore une bonne connectivité longitudinale, latérale, verticale et temporelle (Grill et al. 2019). L'expansion urbaine et agricole, le drainage de la plaine alluviale, l'endiguement, la chenalisation et l'exploitation des rivières (sédimentaire et électrique) sont les principales causes de destruction des habitats riverains (IUCN 2016). En plus d'une perte importante de biodiversité, l'amoindrissement des services de régulation des crues, d'épuration des eaux et d'approvisionnement en eau potable entraîne de lourdes conséquences économiques et sociales (Riis et al. 2020).

1.1.2. Ecologie de l'écosystème fluvial

1.1.2.1. L'écosystème fluvial, caractérisation et processus en jeu

L'écosystème fluvial, également appelé hydrosystème, est composé d'une mosaïque d'habitats riverains connectés entre eux par des flux de matières (eau et sédiments) et d'énergies libérés par leurs écoulements dans les trois dimensions de l'espace (Fig. 3) (Amoros & Petts 1993; Girel 2018).

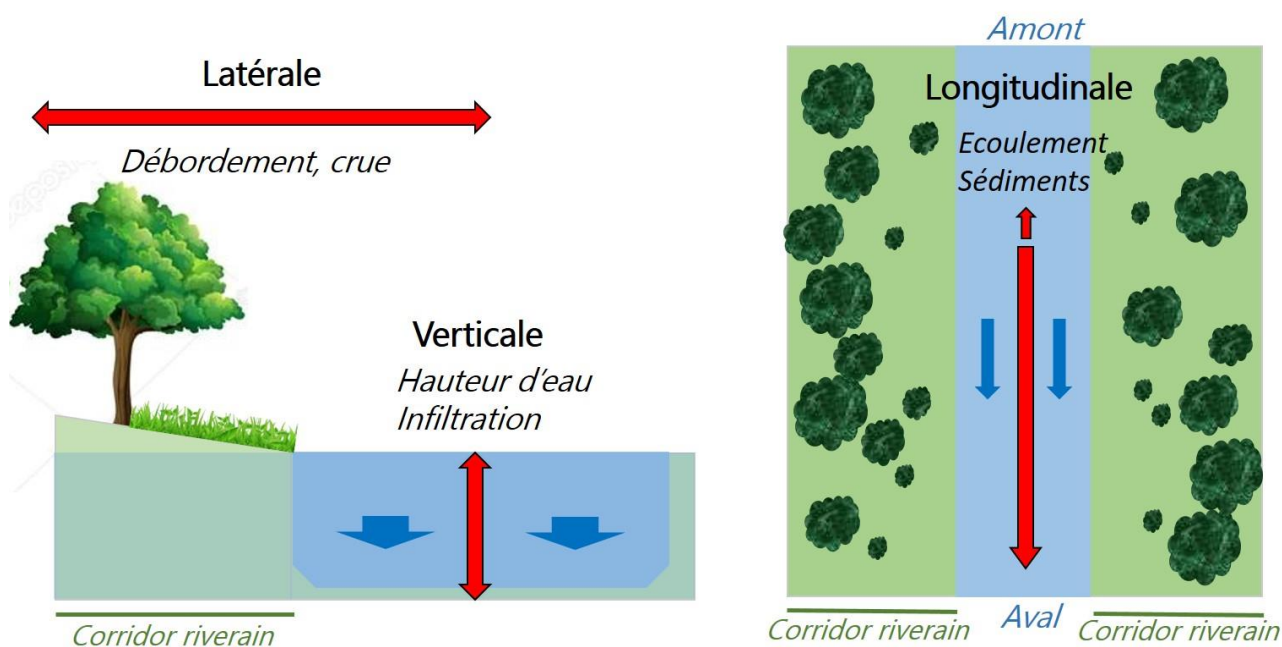


Figure 3. Représentation schématique des trois dimensions spatiales de l'écosystème fluvial et représentation des flux abiotiques de matière et d'énergie.

La dimension longitudinale est définie par un flux d'énergie et de matière majoritairement unidirectionnel s'écoulant de l'amont vers l'aval du cours d'eau (Fig. 3). Elle s'étend de la tête de bassin versant jusqu'à l'embouchure du cours d'eau et est caractérisée par des gradients discontinus d'énergie et de matière étroitement liés à la typologie du lit (ex : pente, granulométrie, sinuosité) (Poff & Ward 1989; Amoros & Petts 1993). En effet, la granulométrie du substrat ainsi que la pente du lit décroissent de l'amont vers l'aval, tandis que la sinuosité du chenal augmente, ce qui définit ainsi plusieurs types de lit distincts : encaissé, sinueux, méandrique, tressé et anabranché en fonction de l'activité latérale (Rinaldi et al. 2016). Une exception existe concernant les estuaires où ce flux longitudinal s'écoule périodiquement de l'aval vers l'amont sous l'influence des marées. La dimension latérale est quant à elle positionnée selon un axe transversal au chenal et fait l'objet d'échanges bidirectionnels d'énergie et de matière. Ces échanges s'opèrent lors des crues ou des variations saisonnières du niveau d'eau liées aux précipitations ou encore à la fonte des neiges, entre le lit mineur, le lit majeur et la plaine alluviale (Fig. 3). Cette dimension est caractérisée par une connexion cyclique des habitats riverains au lit principal du cours d'eau, ce qui apporte et transfère les sédiments, les nutriments et la matière organique essentielles au développement de la végétation (Junk et al. 1989; Maiolini & Bruno 2007). Enfin, la dimension verticale est définie par des transferts d'eau entre le lit mineur, l'aquifère et la zone hyporhéique ainsi que par les variations du niveau de la nappe phréatique (Fig. 3) (Maiolini & Bruno 2007; Datry et al. 2008; Girel 2018). Une quatrième dimension est également à mentionner : la dimension temporelle. Celle-ci joue un rôle majeur dans la cyclicité des échanges qui déterminent la trajectoire des habitats riverains (Maiolini & Bruno 2007).

La variabilité spatiale et temporelle des flux d'énergies et de matières dépend du régime de perturbation, caractérisé par des phénomènes cycliques de crues qui connectent transversalement et de manière ponctuelle les compartiments aquatiques et terrestre de l'écosystème fluvial (« Flood

Pulse Concept», (Junk et al. 1989)). Ce concept relie les dynamiques écologiques et hydrologiques au sein de l'écosystème en intégrant la notion de connectivité ponctuelle des habitats par les crues et de maintien en un équilibre dynamique (Junk et al. 1989). Les crues, définies par leur intensité, fréquence et durée, modifient ponctuellement les paramètres physicochimiques du milieu, ce qui affecte la trajectoire écologique des habitats riverains (Resh et al. 1988; Junk et al. 1989). De par leur cyclicité, elle constituent un régime de perturbation qui est le principal moteur de la dynamique (évolution spatiale et temporelle) naturelle de la végétation riveraine (Formann et al. 2014). Une perturbation correspond à un évènement ponctuel qui induit des variations dans les conditions abiotiques du milieu et cause la destruction partielle ou totale de celui-ci. Elle est définie par plusieurs paramètres : sa fréquence, sa distribution, sa magnitude et sa sévérité (White & Pickett 1985). La perturbation est suivie ou non d'un phénomène de résilience permettant un retour à l'état initial du système (Fig. 4) (Resh et al. 1988; Ponge 2012). La cyclicité des évènements de colonisation, d'extinction et de remplacement est l'essence même des systèmes écologiques dynamiques tel que décrite par White et Pickett (1985). La distribution des taches de végétation dans le temps et l'espace fluctue en réponse à ces évènements de perturbation, ce qui permet le maintien des espèces au cours du temps (Fig. 7) (White & Jentsch 2001). Parmi les espèces végétales présentes dans les systèmes perturbés, certaines qui sont minoritaires ou absentes lorsque les conditions sont stables, peuvent en revanche dominer après une perturbation, maintenant les fonctionnalités de l'habitat grâce à leur meilleure résilience face aux perturbations (Fig. 4) (Walker et al. 1999). Néanmoins, les activités humaines ont fortement impacté la capacité de résilience des habitats face aux perturbations, et la compréhension des effets de telles modifications semble impérative pour conserver au mieux les habitats et les espèces les plus affectées (Chambers et al. 2019).

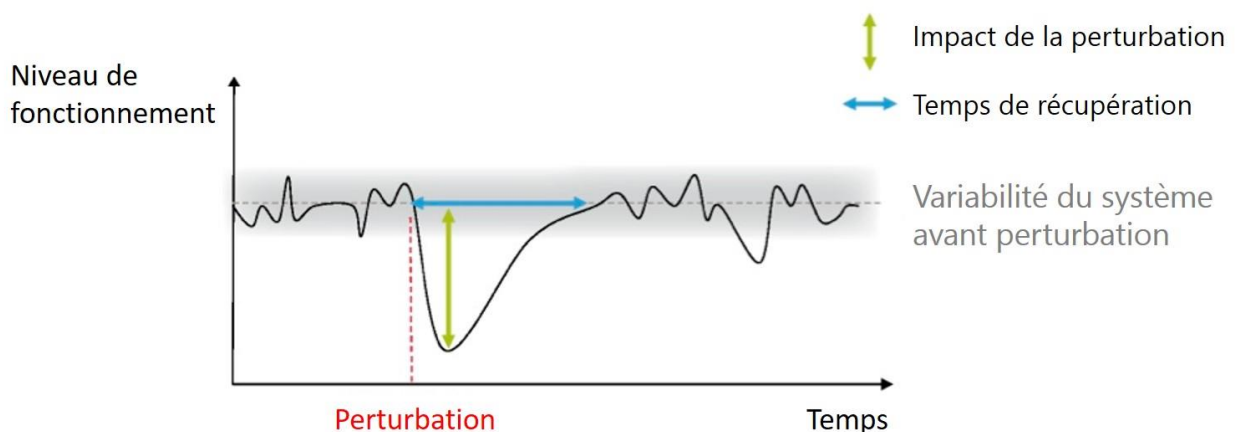


Figure 4. Schéma d'un phénomène de perturbation d'un système suivi de la résilience de ce dernier ramenant le système à l'état d'équilibre dynamique. Source : Toubin et al. 2012.

La connexion ponctuelle des compartiments aquatiques et terrestres par les crues et les variations saisonnières du niveau d'eau est le moteur des processus géomorphologiques de dépôt, d'érosion, d'abrasion ainsi que des processus chimiques tel que la décomposition, la dilution et la transformation de la matière organique (Naiman and & Décamps 1997; Von Schiller et al. 2017).

I.1.3. La végétation riveraine et la succession écologique

I.1.3.1. L'habitat riverain

L'habitat riverain est localisé à l'interface entre le compartiment aquatique et terrestre et se présente sous la forme d'une bande de végétation (Fig. 5), parallèle au cours d'eau, régulièrement perturbée par les crues et les variations saisonnières du niveau d'eau (Naiman et al. 1998; Dufour & Rodríguez-González 2019). Celui-ci est en réalité composé d'une multitude d'habitats qui, par définition, sont localisés entre les niveaux de basses et hautes eaux d'un cours d'eau, intégrant le lit mineur et les habitats terrestres qui dépendent des variations du niveau de la nappe (Naiman and & Décamps 1997). De par sa localisation, la dynamique de la végétation (établissement, colonisation, extinction) dépend de la variation des paramètres physiques, chimiques et biologiques induite par le régime de perturbation (Naiman and & Décamps 1997). C'est cette variabilité des paramètres qui est à l'origine de la grande diversité spécifique présente au sein des habitats riverains (Naiman and & Décamps 1997; Naiman et al. 2005). Ces habitats prodiguent également de nombreux services écosystémiques à l'homme tel que les services d'approvisionnement (ex : bois et eau), de régulation (ex : atténuation des crues, protection contre l'érosion), d'épuration (ex : filtration des polluants) ou encore récréatif (Riis et al. 2020).

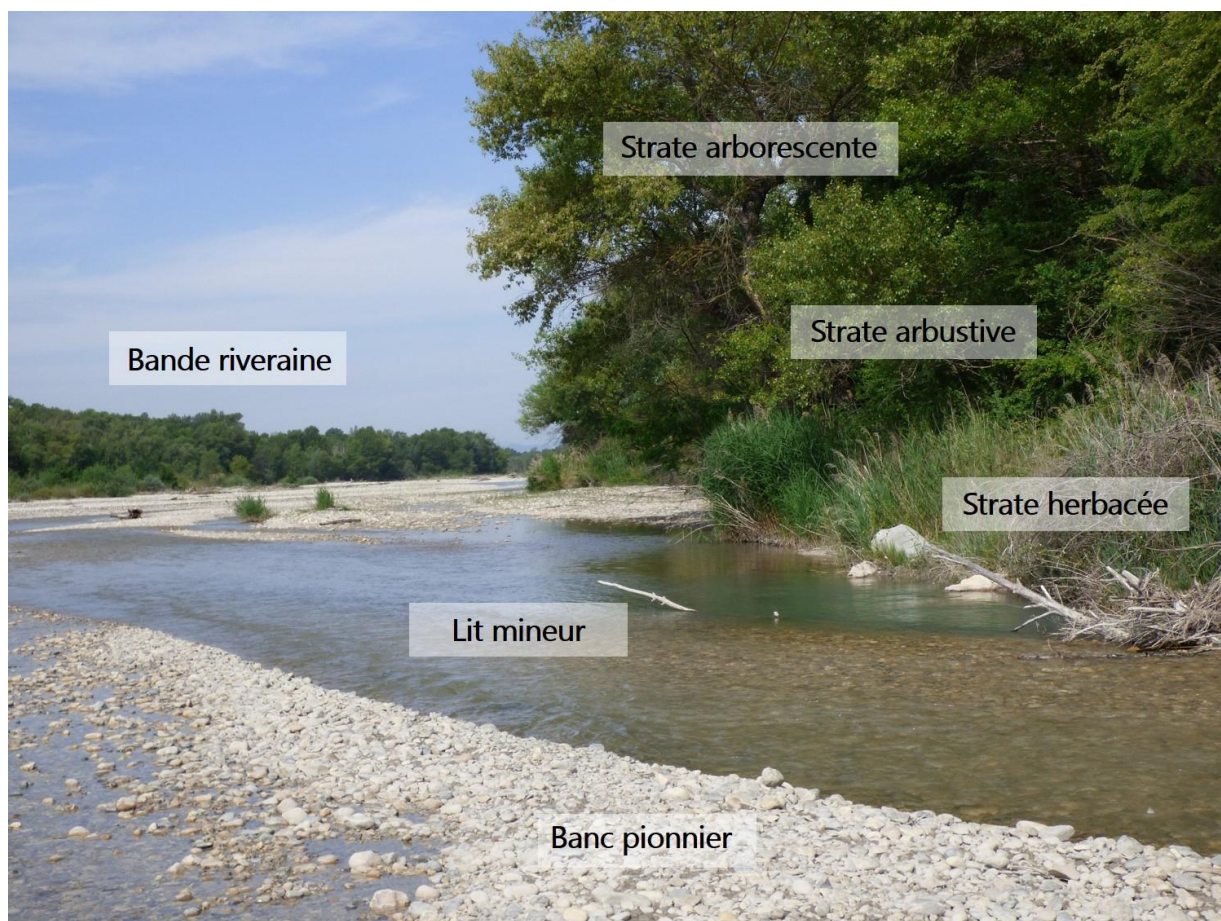


Figure 5. Représentation de la mosaïque d'habitat riverain et des différentes strates de végétation présentes le long d'un cours d'eau. Photo prise en 2019 sur l'Asse, un affluent de la Durance.

I.1.3.2. Focus sur la végétation riveraine

Les espèces végétales qui colonisent l'habitat riverain sont soumises à de nombreux stress et perturbations tels que l'inondation, l'érosion, l'ensevelissement et la compétition (García & Jáuregui 2020). La différence entre un stress est une perturbation affectant un système se définit, entre autre, par la fréquence de l'évènement et son impact sur l'équilibre du système (Borics et al. 2013). En effet, si l'évènement permet au système de retrouver son état d'équilibre avant la survenue d'un nouvel évènement alors celui-ci correspond à une perturbation (Borics et al. 2013). Si l'état d'équilibre du système n'est pas atteint entre chaque évènement et que la trajectoire de celui-ci est modifiée alors l'évènement peut être qualifié de stress (Borics et al. 2013). A titre d'exemple, l'*hydropeacking* qui correspond à la variation artificielle des niveaux d'eau à l'aval des ouvrages hydroélectriques est considéré comme un stress pour la végétation riveraine et notamment celle peu tolérante à l'inondation (Bejarano et al. 2018, 2020). Les crues saisonnières, quant à elles de fréquence prévisible, sont qualifiées de perturbations et régénèrent ponctuellement la végétation riveraine dont le cycle biologique dépend de ces évènements (Gurnell et al. 2016). Parmi les perturbations, le transport sédimentaire lors des crues par des phénomènes d'érosion puis de dépôt successifs participe à l'équilibre dynamique des habitats riverains les rendant favorables à l'implantation de la végétation par l'apport de sédiments, de nutriments, de matière organique mais aussi par la dispersion des propagules (Fig. 6) (Amoros & Petts 1993; von Schiller et al. 2017). La zone de pied de berge, la plus exposée au régime de perturbation, est l'objet d'importantes contraintes verticales et latérales à l'origine d'une succession cyclique d'évènements de colonisation et de destruction de la végétation riveraine qui permet le maintien des stades pionniers (« *Shifting Habitat Concept* », Stanford et al. 2005).

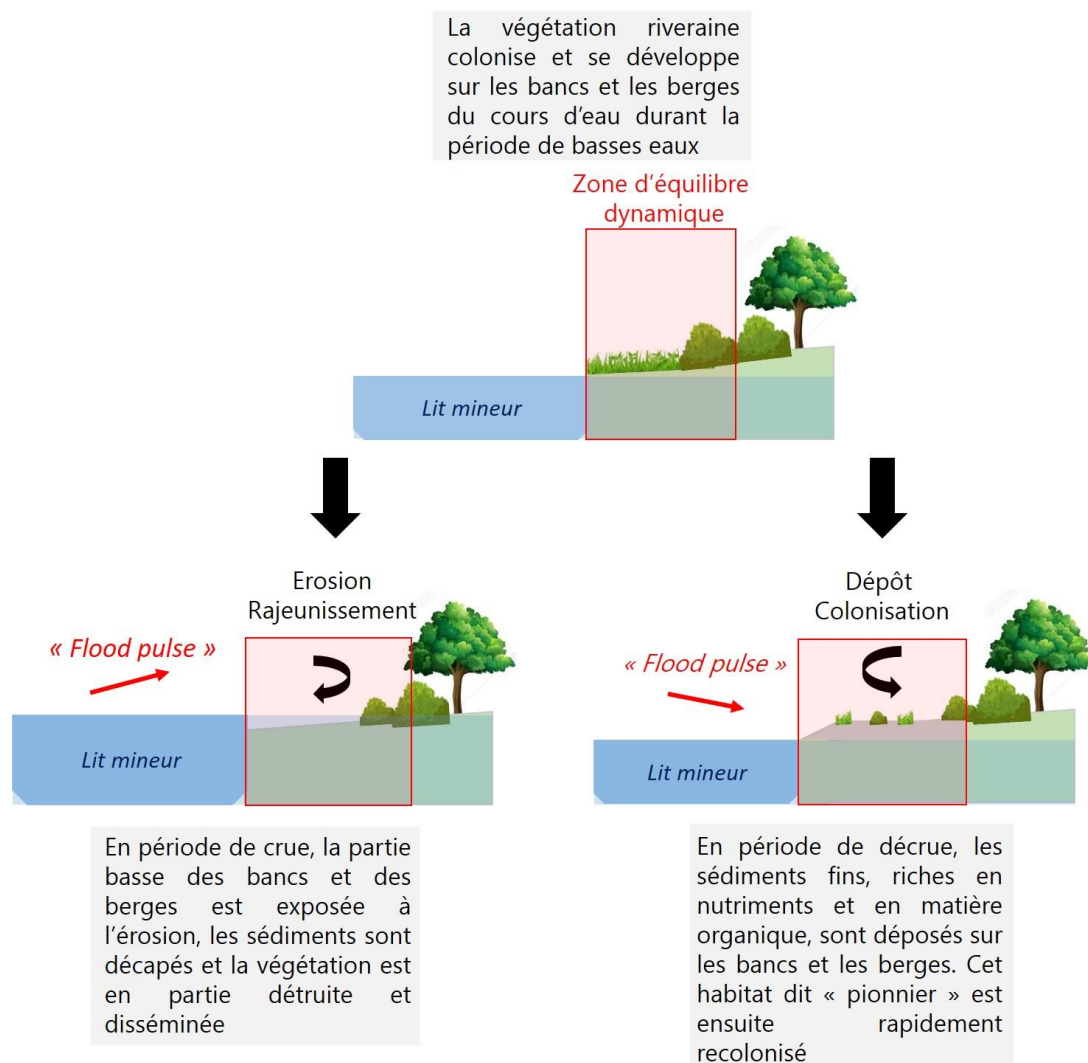


Figure 6. Schéma simplifié des effets de la connexion latérale des compartiments aquatiques et terrestres riverains par les processus d'érosion et d'accrétion induits par le « Flood Pulse ». Source : d'après le « Flood Pulse Concept », Junk et al. 1989.

De ce fait, les espèces pérennes ont développé des caractéristiques qui leur permettent de s'établir, se maintenir et de se reproduire dans un habitat instable régulièrement perturbé. Elles sont résilientes, c'est-à-dire capable d'un retour à l'état initial après perturbation notamment grâce à leur plasticité morphologique, telle que leur capacité à modifier l'activité des méristèmes, leur développement et leur différenciation, en fonction des paramètres de l'habitat (García & Jáuregui 2020). Par exemple, une immersion prolongée entraîne une croissance plus importante des tiges ce qui permet aux feuilles de refaire surface et de capter de nouveau l'oxygène et l'énergie lumineuse nécessaire à la survie (Garssen et al. 2015). Un autre exemple concerne la en réponse au processus d'érosion et d'arrachement : certaines espèces de Salicacées ont développé la capacité de bouturer rapidement par la différenciation des méristèmes foliaires en méristèmes racinaires (Randall 2015). De nombreuses autres adaptations en réponse au régime de perturbation existent, tel que la capacité à résister à aux sécheresses ponctuelles, à l'ensevelissement, aux conditions anoxiques du milieu, ainsi que la capacité à se développer rapidement lorsque les conditions du milieu deviennent favorables (Naiman and & Décamps 1997; Gurnell et al. 2012; Vesipa et al. 2017). Les espèces riveraines sont donc parfaitement adaptées à leur habitat, leur cycle biologique et leur dynamique

spatiale et temporelle dépend entièrement des processus physiques, chimiques et biologiques en jeu le long des cours d'eau (Stanford et al. 2005).

1.1.3.3. Les processus physiques en jeu et les interactions

La trajectoire des communautés riveraines et des paysages alluviaux dépend du régime de perturbation, qui modifie de manière cyclique les paramètres biotiques et abiotiques du milieu (Naiman and Décamps 1997; Thorp et al. 2006). Les processus physiques d'érosion et d'accrétion jouent un rôle majeur dans la dynamique de la végétation et les interactions biotiques entre espèces en créant des zones d'habitats favorables à leur établissement par l'apport de sédiments fins chargés en nutriments et en matière organique (Ward et al. 2002; Bornette et al. 2008). Le processus d'érosion va détruire la végétation et décaper les sédiments initialement présents tout en participant à la dissémination des propagules et en favorisant l'installation des espèces pionnières (Stanford et al. 2005; Egger et al. 2015; Vesipa et al. 2017). L'immersion intermittente va quant à elle bénéficier aux espèces riveraines hydrophiles tout en excluant les espèces intolérantes à l'inondation (Gilvear et al. 2007; Rood et al. 2008). Néanmoins, la relation entre la végétation et les processus hydrogéomorphologiques s'avère bien plus complexe du fait des rétroactions de la végétation sur les processus hydrogéomorphologiques en jeu le long des cours d'eau (érosion, accrétion, atterrissement) qui participent ainsi aux transformations de l'habitat riverain (Fig. 7) (Corenblit et al. 2007; Gurnell et al. 2016). La végétation riveraine et plus particulièrement la végétation herbacée pionnière a la capacité de capter les sédiments fins et de stabiliser les bancs pionniers lors des premiers stades de la succession écologique, accélérant ainsi les processus d'accrétion et de colonisation du milieu par d'autres espèces (Corenblit et al. 2009; Gurnell et al. 2012). Certaines espèces, tel que les Salicacées (Politti et al. 2018), sont appelées espèces ingénieures car elles ont la capacité de modifier les conditions du milieu pour le rendre plus favorable à leur propre développement mais également celui des autres espèces appartenant à leur niche écologique (Tabacchi et al. 1998; Ward et al. 2002; Gurnell et al. 2012). Le terme de construction de niche est d'ailleurs utilisé dans ce contexte pour parler de cette relation entre végétation et processus hydrogéomorphologiques (Hortobágyi et al. 2018).

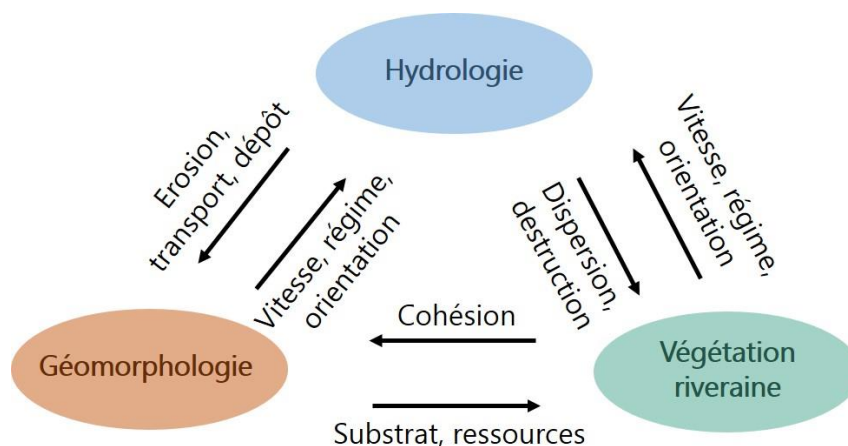


Figure 7. Interaction entre les processus hydrologiques, géomorphologiques et la végétation riveraine moteur des différentes dynamiques physiques et biologiques le long du corridor riverain. Source : modifié d'après Corenblit et al. 2007.

I.1.3.4. La succession écologique et les interactions biotiques

Le concept de succession écologique (Clements 1917) modélise l'évolution théorique de la succession des espèces au cours du temps dans un habitat donné et en l'absence de perturbation du milieu. D'après ce concept, les espèces colonisent théoriquement un habitat dans un ordre donné défini selon leur exigence écologique et l'évolution des conditions biotiques et abiotiques du milieu au cours du temps (Vanandel et al. 1993). Les premières à s'établir seraient les espèces dites pionnières, affiliées à un habitat jeune récemment perturbé et pauvre en matière organique (Clements 1917; Vanandel et al. 1993). Au fil de l'avancement de la succession, les conditions du milieu se stabiliseraient et ces espèces seraient graduellement remplacées par des espèces dites matures, affiliées à des habitats plus stables et enrichis en matière organique (Connell & Slatyer 1977). Néanmoins, la réalité peut parfois être assez éloignée de ce cadre théorique à cause du caractère contingent et aléatoire de la pression de propagules, pouvant introduire des espèces affiliées aux stades de succession plus matures au sein de stades pionniers et inversement (Nilsson et al. 2010).

Au sein de l'habitat riverain, en l'absence de nouvelle perturbation majeure (crue décennale par exemple), les communautés végétales évoluent au fil du temps en fonction de plusieurs gradients induits par l'atterrissement du milieu : altitudinal, hydrique, de compétition, de fertilité et d'exposition aux perturbations (Picco et al. 2016; Girel 2018).

Le stade pionnier de l'habitat riverain des rivières de climat tempéré est principalement dominé par des espèces herbacées et de jeunes individus d'espèces de bois tendre (ex : *Salicaceae*), éparses puis plus denses, qui sont relativement tolérantes à l'instabilité du milieu et qui se développent rapidement (Fig. 8) (Garófano-Gómez et al. 2017; Caponi et al. 2019). Ce stade pionnier est ensuite remplacé par un stade post-pionnier dominé par des espèces de bois tendre (*Salix* spp., *Alnus* spp., *Populus* spp.) plus âgées et formant un couvert assez dense à l'origine d'une plus grande pression de compétition excluant une partie des espèces herbacées (Fig. 8) (Kollmann et al. 1999; Picco et al. 2014). Le stade plus mature est quant à lui dominé par la strate arborescente de ces mêmes espèces (Fig. 8). Des conditions un peu plus stables dans le temps permettent l'installation et le développement des espèces de bois dur (*Fraxinus excelsior*, *Quercus* spp., *Fagus sylvatica*) (Fig. 8) (Vesipa et al. 2017). La pression de propagules, ainsi que les interactions biotiques de compétition et de facilitation, en lien avec la disponibilité des ressources, régissent les transitions entre les différents stades de cette succession écologique théorique (Camporeale et al. 2013; Vesipa et al. 2017). L'utilisation des termes de « *stade pionnier jeune* », « *stade pionnier* » et « *stade pionnier avancé* » sont spécifiques aux travaux présentés dans cette thèse (Fig. 8) et ne correspondent pas aux critères appliqués en sylviculture.

L'habitat riverain a la particularité d'être soumis à de fréquentes perturbations dont le moteur est le régime de crue saisonnier qui peut être lié à la fonte des neiges ou à des précipitations abondantes. C'est cette perturbation cyclique qui permet le maintien d'une mosaïque spatio-temporelle des différents stades de succession de la végétation riveraine en un équilibre dynamique (Stanford et al. 2005). Néanmoins, ces processus physiques et biologiques sont fortement altérés par les activités et les modifications d'origine anthropique apportées au cours d'eau.

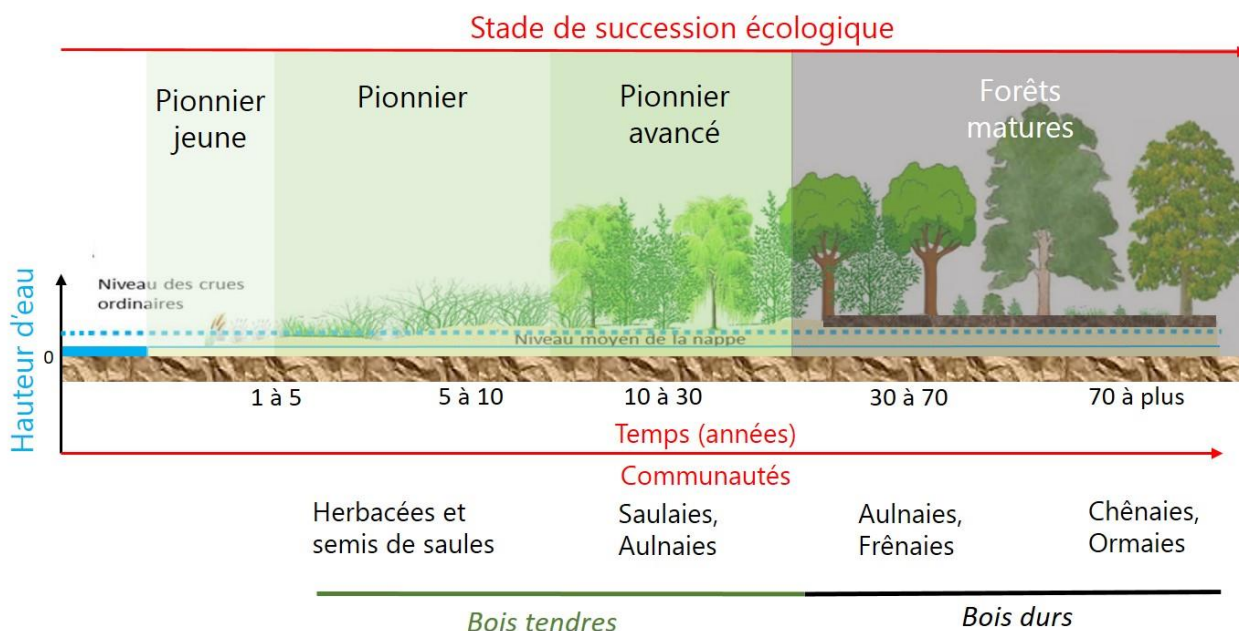


Figure 8. Représentation des différents stades de la succession écologique de l'habitat riverain au cours du temps et leur classification selon la nomenclature utilisée dans le cadre de la thèse. Source : modifié d'après Girel 2018.

1.1.3.5. Impact des activités humaines sur les dynamiques fluviales et l'habitat riverain

Au fil des siècles, l'homme a considérablement modifié le fonctionnement et la typologie des cours d'eau dans le but d'étendre les terres arables et urbanisées, de maîtriser les crues et de s'en protéger, de rendre les cours d'eau navigables, de produire de l'énergie ou encore d'exploiter les ressources sédimentaires (Fig. 9) (Decamps et al. 1988; Nilsson et al. 2005; Malavoi & Phillippe Adam 2007). Les grands fleuves européens ne font pas exception à la règle et la quasi-totalité de ceux-ci, tel que le Rhin, le Rhône, le Pô et le Danube, ainsi que leurs affluents ont été modifiés par la main de l'homme (Girel & Manneville 1998). Les processus hydrologiques, géomorphologiques et biologiques décrits dans les précédents paragraphes ont donc été fortement altérés sur ces cours d'eau.

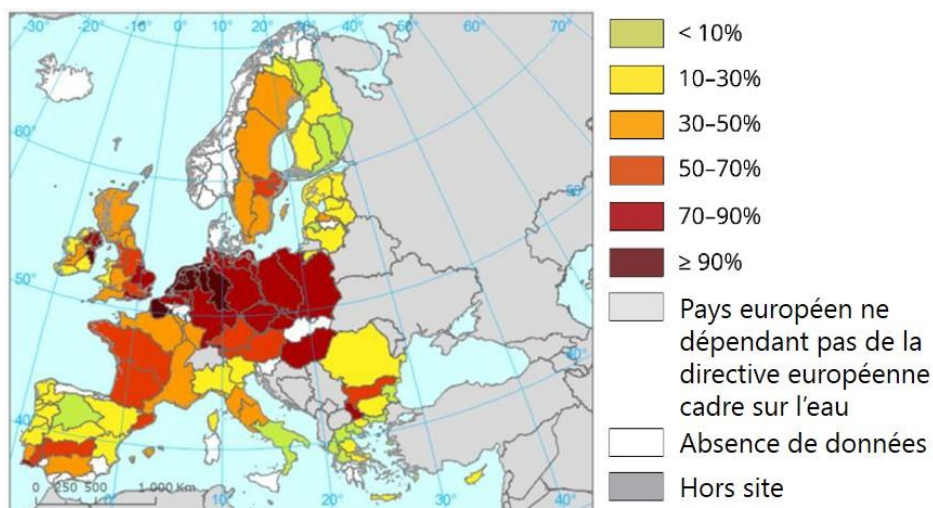


Figure 9. Représentation de la dégradation des processus hydrogéomorphologiques de plusieurs bassins versants et lacs européens. Source : modifié d'après Fehér et al. 2012.

L'endiguement et la chenalisation des cours d'eau alpins a considérablement modifié la typologie du lit des rivières en tresses (Girel & Manneville 1998), en déconnectant les annexes fluviales et les chenaux secondaires du régime de perturbation et en contraignant l'écoulement dans un chenal unique (Rinaldi et al. 2016; Scorpio et al. 2018; Arnaud et al. 2019). Les conséquences sont nombreuses, tel que l'homogénéisation des paramètres d'écoulement (vitesse, débit, et fréquence des crues), l'incision du lit majeur et l'abaissement de la nappe alluviale (Malavoi & Phillippe Adam 2007). De plus, l'exploitation sédimentaire et hydroélectrique des cours d'eau a participé à l'incision du lit et la diminution de la charge sédimentaire par l'extraction de substrat directement dans le lit majeur ou par leur rétention à l'amont des retenues d'eau et des barrages (Decamps et al. 1988; Malavoi & Phillippe Adam 2007). La mise en place d'obstacles à l'écoulement (barrage, retenue) est également à l'origine d'une artificialisation du régime des crues, ayant diminué leur fréquence, leur intensité et leur durée, qui sont le moteur principal de la dynamique hydrogéomorphologique (Serlet et al. 2018) dont dépend étroitement les espèces riveraines (Stanford et al. 2005; Dickson et al. 2012).

L'une des conséquences de la dégradation du régime de perturbation est la stabilisation des conditions abiotiques du milieu qui induit l'homogénéisation, la banalisation et la fragmentation de la végétation riveraine (Poff et al. 2007; Serlet et al. 2018). En effet, la diminution de la fréquence et de l'intensité des crues ainsi que la déconnexion des habitats riverains du régime de perturbation conduit à une accréation continue qui rend impossible le rajeunissement des habitats, et la succession écologique suit indéniablement son cours vers des forêts matures (Tabacchi et al. 2019; Janssen et al. 2020). Le stade pionnier de l'habitat riverain a fortement régressé sur la majorité des cours d'eau à cause de la progression des stades écologiques plus matures (Decamps et al. 1988; Czortek et al. 2020). De ce fait, une grande partie des espèces affiliées au stade pionnier de l'habitat riverain a fortement régressé le long des rivières alpines de piémont (Bertoldi et al. 2014; Caponi et al. 2019). En plus des changements dans la composition de la végétation, s'ajoute l'arrivée des espèces exotiques envahissantes qui est également favorisée par les changements globaux (Tabacchi 1995; Poff et al. 2007).

En réponse à la dégradation des cours d'eau et de leur biodiversité, un important cadre réglementaire s'est construit en Europe, dont l'objectif est de préserver et de restaurer cet écosystème fragile. La directive cadre sur l'eau (Directive 2000/60/CE, <https://eur-lex.europa.eu>), votée en 2000 au parlement européen, a pour objectif d'atteindre le bon état physico-chimique des cours d'eau et des habitats annexes (Commission Européenne, 2014). La DCE se décline en France sous la forme de plusieurs lois élaborées entre 2004 et 2016 touchant aux thématiques de la pollution des eaux, de la protection des milieux aquatiques (Loi n° 2006-1772 du 30 décembre 2006, <https://www.legifrance.gouv.fr>), de la conservation des milieux marins et de la problématique des espèces exotiques envahissantes (<https://www.eaufrance.fr>). Les différents textes de lois et règlements sont complétés par les SDAGE (Schéma Directeur d'Aménagement et de Gestion des Eaux) et les SAGE (Schéma d'Aménagement et de Gestion de l'Eau) qui cadrent les applications concrètes à l'échelle des bassins versants.

Face à l'urgence de la situation, il apparaît nécessaire de mettre en place des actions concrètes, en complément du cadre réglementaire établi, afin de conserver et de restaurer au mieux ces habitats riverains et la biodiversité qu'ils renferment.

I.1.4. La clonalité chez les végétaux

I.1.4.1. Définition de la clonalité

La clonalité chez les végétaux correspond à une capacité à « produire de nouveaux descendants génétiquement identiques (ramets) qui ont le potentiel de devenir indépendant de l'organisme mère » (Klimes et al. 1997). De ce fait, les espèces clonales présentent une architecture particulière et des organes spécialisés. Les rhizomes connectent entre eux les clones (ramets) et les nœuds par des entrenœuds plus ou moins longs qui servent également d'organes de réserve où sont stockés les hydrates de carbonés (Fig. 10) (Klimes et al. 1997).

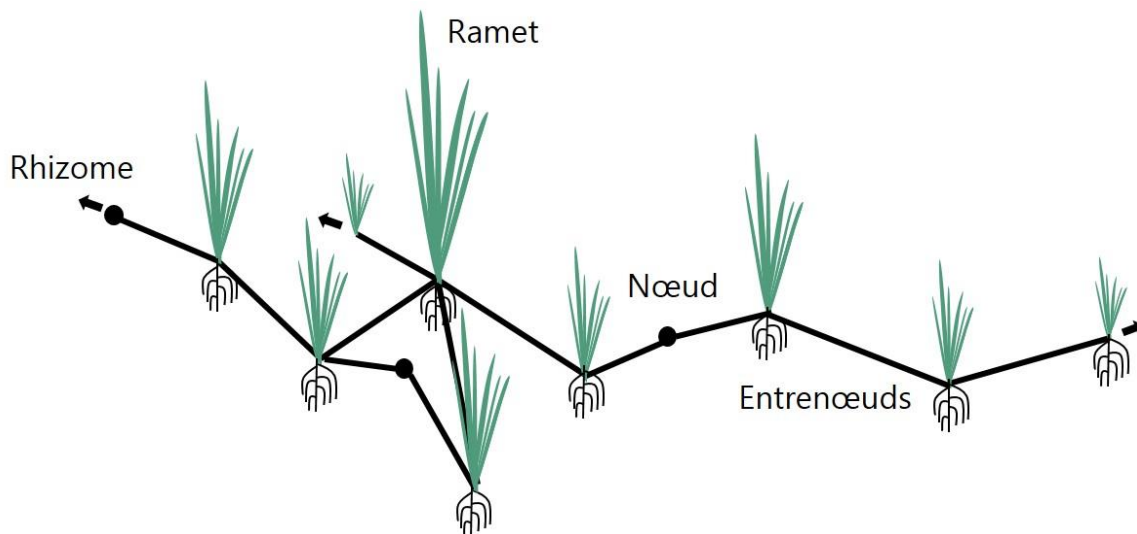


Figure 10. Schéma simplifié de l'architecture en réseau d'une espèce végétale clonale.

Cette multiplication par la production de clones est appelée reproduction végétative et la connexion des individus entre eux par les rhizomes leur permet d'échanger des informations et des éléments essentiels à leur croissance (Van Groenendael et al. 1996; Stuefer 1998). La reproduction sexuée est également présente chez certaines plantes clonales mais la balance entre les deux modes de reproduction dépend des conditions du milieu telles que la pression de compétition et la disponibilité des ressources (Atwater et al. 2017; Shen et al. 2020). La clonalité chez les végétaux est présente partout sur le globe mais celle-ci domine dans les habitats où les conditions abiotiques sont difficiles. Elle serait une réponse évolutive à des milieux contraints par le froid, l'humidité, l'indisponibilité des ressources ou encore soumis à des perturbations (Klimes et al. 1997; Price & Marshall 1999). En effet, l'architecture en réseau de clones et la capacité de ces derniers à communiquer entre eux permet aux espèces clonales de moduler leur croissance en réponse aux paramètres environnementaux.

I.1.4.2. Spécificités physiologiques et morphologiques des espèces végétales clonales

« L'intégration clonale » est présente chez certaines plantes clonales, cela correspond à la capacité qu'ont les clones à communiquer et échanger des informations et des ressources entre eux via les rhizomes et leur architecture en réseau (De Kroon et al. 1996; Liu et al. 2016). Ainsi, des éléments essentiels (nutriments, eaux, sucres) peuvent circuler d'un clone à l'autre pour compenser la distribution hétérogène des ressources dans le milieu (Stuefer et al. 1994, 1996). La clonalité permet également de maximiser l'acquisition des ressources par la ségrégation racinaire, caractérisée par un développement des organes souterrains de manière à ne pas générer de compétition entre les clones d'un même individu (De Kroon et al. 1996; Holzapfel & Alpert 2003).

En réponse à la distribution hétérogène des ressources dans le milieu, les espèces clonales peuvent faire preuve de « plasticité morphologique ». Elle correspond à la capacité des individus à moduler leur croissance et leur expansion dans l'espace en fonction de la disponibilité des ressources dans le milieu (De Kroons & Hutchings 1995). Il en découle deux principales stratégies de croissance : la première dite en « *phalange* » correspond à une augmentation locale de la densité de l'espèce, ce qui se traduit par des entrenœuds courts, en réponse à la disponibilité importante des ressources (Fig. 11) (Lovett-Doust 1981; Winkler & Fischer 2002). Cette stratégie permet à l'espèce de monopoliser une ressource qui est abondante dans le milieu. La seconde stratégie nommée « *guérilla* », correspond à une augmentation de l'exploration spatiale de l'habitat par les clones, au travers de l'élongation des entrenœuds, lorsque la disponibilité des ressources est faible dans le milieu (Fig. 11) (Lovett-Doust 1981; Winkler & Fischer 2002). La mise en place de cette stratégie permet aux clones d'un même individu de ne pas rentrer en compétition pour une ressource limitée.

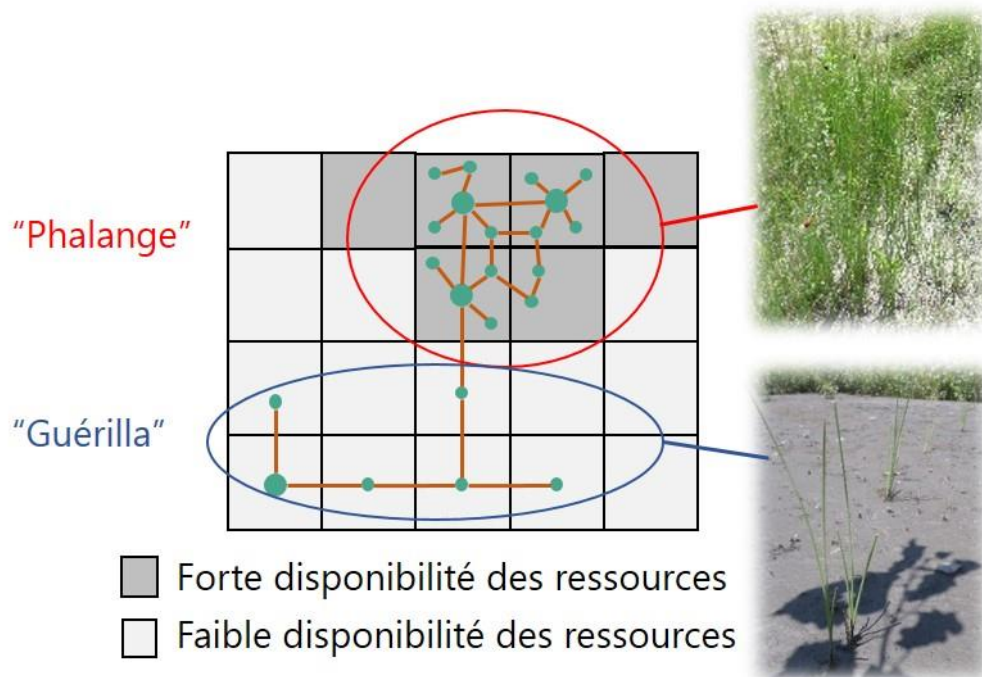


Figure 11. Schéma des deux principales stratégies de croissance « phalange » et « guérilla » des espèces végétales clonales en réponse à disponibilité des ressources dans le milieu.

Certains clones se spécialisent dans l'acquisition d'une ressource en fonction de sa disponibilité dans le milieu, ce phénomène a été décrit dans le concept de « division du travail » (Fig. 12) (Holzapfel & Alpert 2003). Ceci est rendu possible grâce à la modulation de l'activité des méristèmes qui conduit à la spécialisation des organes aériens et souterrains (Stuefer et al. 1994; Stuefer et al. 1996). On parle également de « *foraging* » (Sutherland & Stillman 1988; De Kroons & Hutchings 1995) quand la disponibilité locale d'une ressource va induire chez le clone un surdéveloppement des organes spécialisés dans son acquisition (Fig. 12). A titre d'exemple, le « *foraging* » peut se traduire par la densification du système racinaire de certains clones dans des zones riches en ressources souterraines (Hutchings & Wijesinghe 1997).

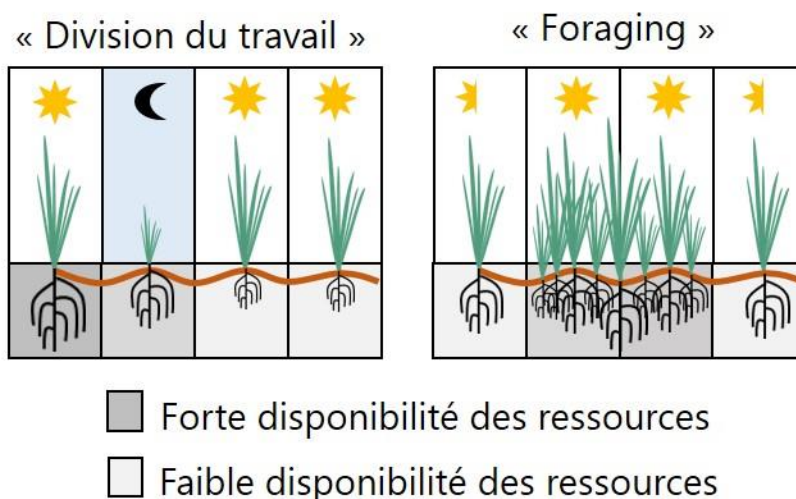


Figure 12. Schéma du concept de « division du travail » et du concept de « *foraging* » décrit chez les espèces végétales clonales en réponse à la distribution hétérogène des ressources dans le milieu.

1.1.4.3. La clonalité, un avantage en milieu contraint

La capacité d'adaptation morphologique des espèces clonales en réponse aux conditions de leur environnement les avantage en milieu contraint en leur conférant une bonne capacité de résilience face aux perturbations (*e.g.* érosion, arrachement) et aux stress (*e.g.* sécheresse ponctuelle, compétition) (Dong 1999; Liu et al. 2006). En effet, la clonalité peut diminuer le risque de mortalité d'une espèce clonale par rapport à une espèce non clonale en cas de perturbation (inondation, herbivorie, érosion) en augmentant l'investissement dans le stockage de réserve ce qui permet une meilleure reprise des individus (Martínková et al. 2020). Cela leur donne également un avantage pour coloniser ses habitats soumis à des perturbations (Hutchings & Wijesinghe 1997; Klimes et al. 1997; Price & Marshall 1999) ou à des stress (Peltzer 2002).

Par exemple, la clonalité favorise la régénération des populations de *Populus sp.* par multiplication végétative au sein de l'habitat riverain (Gom & Rood 1999). Cette dernière favorise également l'émergence d'espèces exotiques envahissantes le long des cours d'eau conférant à ces espèces un potentiel invasif d'autant plus important (Kui et al. 2013). Les différentes stratégies de croissance adoptées par les espèces clonales favorisent leur installation et leur développement dans des milieux où la disponibilité des ressources est hétérogène par une meilleure capacité à réquisitionner les

ressources (Price & Marshall 1999). De ce fait, la clonalité est une caractéristique courante chez les espèces qui colonisent les premiers stades de la succession écologique exposés aux perturbations grâce à leur mobilité et leurs stratégies de croissance (Zobel et al. 2010; Janovský & Herben 2020).

I.1.5. Conservation et restauration de la végétation riveraine

I.1.5.1. Les sciences de la conservation et de la restauration, des outils pour freiner la perte de biodiversité

C'est là qu'entrent en jeu deux disciplines étroitement liées : la conservation et la restauration écologique. Celles-ci apparaissent comme indissociables l'une de l'autre de par leur objectif commun : celui de limiter la dégradation des habitats naturels et la perte de biodiversité.

La biologie de la conservation est la partie appliquée des sciences de la conservation tel que les a définies Soulé (1985) en réponse à l'urgence de protéger la biodiversité mondiale. Elle consiste, à partir de l'étude des organismes vivants, à créer des méthodes et des outils ayant pour but d'améliorer la survie des espèces (Dick & Markus 2013). Sauvegarder la biodiversité passe avant tout par une phase de compréhension des interactions et des processus en jeu à l'échelle des communautés et des individus (Walsh et al. 2015). Plusieurs guides et ouvrages ont d'ailleurs été élaborés afin de définir les principaux standards de cette science : accéder, planifier, mettre en œuvre, analyser, s'adapter et partager, afin de cadrer au mieux les activités de conservation (Macdonald & Service 2007; Stewart 2020). En ce sens la première convention internationale pour la conservation du vivant ("*Convention on Biological Diversity*") a été proposée puis signée en 1992 par 150 pays (Stock 1992). Après l'échec de l'atteinte des objectifs fixés pour 2020, 21 nouveaux grands objectifs de conservation ont été proposés avec pour échéance 2030 (<https://www.cbd.int>).

Appliquées aux rivières et aux habitats riverains les mesures de conservation consistent principalement à manipuler le compartiment biotique, ses composantes (de l'espèce à la communauté) et les processus physiques (Fig. 13) (Gurnell & Grabowski 2016; González et al. 2017). Néanmoins, la conservation d'une espèce ou d'un habitat donné passe également par la communication et l'intégration des différents acteurs socioéconomiques présents sur site (Fig. 13) (González et al. 2017). Des mesures de restauration peuvent également être envisagées si l'espèce ou l'habitat cible sont fortement dégradés (Fig. 13).

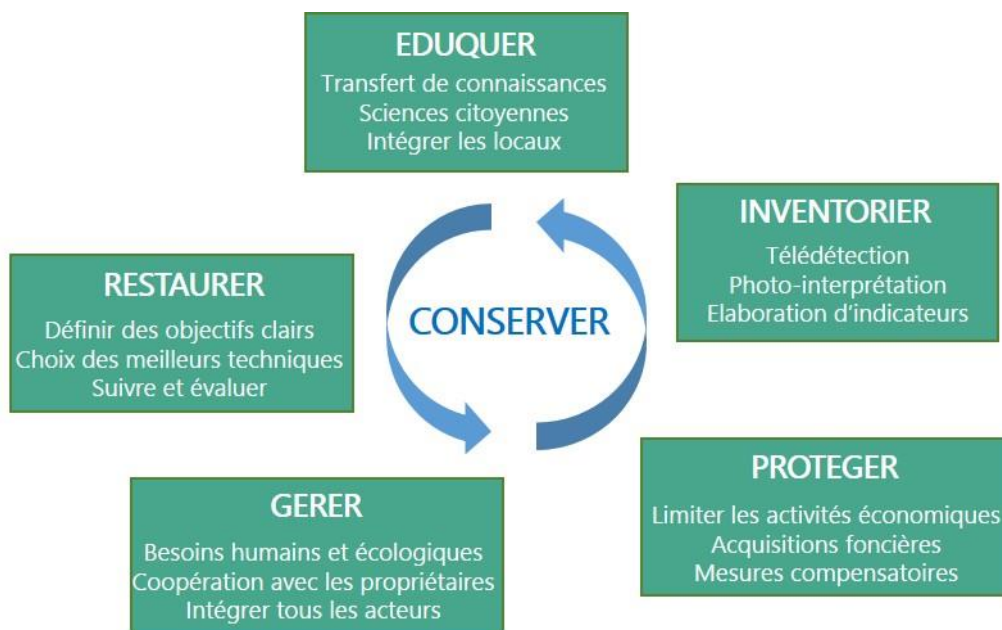


Figure 13. Principales activités de conservation menées sur les cours d'eau et les habitats riverains. Source : modifié d'après González et al. 2017.

1.1.5.2. Restaurer les habitats riverains

Parmi les outils de conservation des habitats et des espèces riveraines figurent les techniques de restauration écologique, étudiées par une discipline jeune en plein essor au cours de ces dernières décennies : l'écologie de la restauration (Dufour & Piégay 2009). Par définition, la restauration écologique correspond au « procédé qui accompagne le rétablissement d'un écosystème dégradé, endommagé ou détruit », définition donnée par la *Society for Ecological Restoration* (Gann et al. 2019). Les activités de restauration incluent plusieurs approches telles que la réhabilitation, l'atténuation et l'ingénierie écologique (SER 2004). Cette pratique vise donc à ramener de manière passive ou active, un habitat ou une population se trouvant dans un état dégradé vers un état appelé écosystème de référence, qui sert à la fois d'objectif et d'étalon pour l'évaluation du succès de la restauration (Bradshaw 1984).

La restauration de la végétation riveraine est possible de manière passive ou active et selon plusieurs méthodes. La restauration passive des habitats riverains se base sur leur capacité de résilience une fois les facteurs de dégradation supprimés ou amoindris par des interventions plus ou moins lourdes (Boon et al. 1992). L'objectif est de réhabiliter les flux de matière et d'énergie dans les trois dimensions du cours d'eau afin de permettre la reconnexion des habitats riverains et la recolonisation spontanée de la végétation. Parmi les interventions passives, plusieurs sont possibles : la suppression de seuil, l'effacement ou le recul des digues ou encore le relargage sédimentaire (Malavoi & Philippe Adam 2007; Tisserant 2020). L'effet de ces actions de restauration est souvent immédiat sur l'écoulement et le transport sédimentaire mais la recolonisation par la végétation riveraine peut prendre du temps car celle-ci dépend étroitement du pool d'espèces présent à proximité du site (Malavoi & Philippe Adam 2007). Ainsi, la mise en place de mesures de restauration active tel que la transplantation d'espèces cibles est souvent complémentaire de ces actions passives afin d'accélérer le processus de restauration.

La restauration active des cours d'eau et des habitats s'applique quant à elle aux systèmes ayant perdu une grande partie de leur dynamique hydrogéomorphologique et de leur diversité spécifique, elle implique donc des interventions humaines multiples et de plus grandes ampleurs technique et financière (Malavoi & Philippe Adam 2007). Parmi ces techniques de restauration actives on trouve : la création et la reconnexion de chenaux, le défrichement et l'essartement des bancs, ainsi que la réintroduction d'espèces (Boon et al. 1992; Garrouj 2019). Cette dernière intervient notamment lorsque la colonisation spontanée des espèces cibles n'est pas possible (Nowak et al. 2015).

L'approche la plus courante mise en place afin de favoriser la végétation riveraine est la restauration des processus hydrologiques et sédimentaires (Fig. 14) parmi laquelle on retrouve la restauration du régime de crue, la restauration de la dynamique des bancs de galets, la reconnexion des annexes fluviales ou encore la suppression d'ouvrages (González et al., 2015 ; Malavoi & Adam 2007a). En restaurant le régime de perturbation du cours d'eau, notamment la fréquence, l'intensité et la durée des crues (Poff et al. 1997; Stromberg 2001), ou en réhabilitant le transport sédimentaire d'un cours d'eau (Gostner et al. 2017; Vargas-Luna et al. 2018) il est possible de restaurer les flux d'énergie et de matière essentiels au maintien de l'équilibre dynamique de la végétation riveraine. La seconde action de restauration la plus courante sur les cours d'eau est la réintroduction d'espèces cibles ou la reconstitution de communautés cibles par des semis ou des transplantations d'individus adultes (Fig. 14) (González et al. 2015). Il est aussi possible de restaurer une espèce cible soit parce que celle-ci est en danger et nécessite une actions directe (Guerrant Jr & Kaye 2007) soit parce que celle-ci joue un rôle structurant au sein de l'habitat et permet d'accélérer sa construction et la colonisation d'autres espèces, on parle alors d'espèce ingénieure (Byers et al. 2006). Une autre catégorie d'espèce appelée « parapluie » peut faire l'objet de transplantation. En effet, en axant les efforts de restauration et de conservation sur cette unique espèce cela permet de protéger un panel d'espèces affiliées à la même niche que cette dernière (Roberge & Angelstam 2004; Lesage et al. 2020).

La restauration d'espèces ou de communautés est souvent combinée à d'autres actions, notamment la suppression des causes de dégradation de la végétation telles que le surpâturage, les maladies et les espèces exotiques envahissantes (Fig. 14) (Malavoi & Philippe Adam 2007; González et al. 2015).

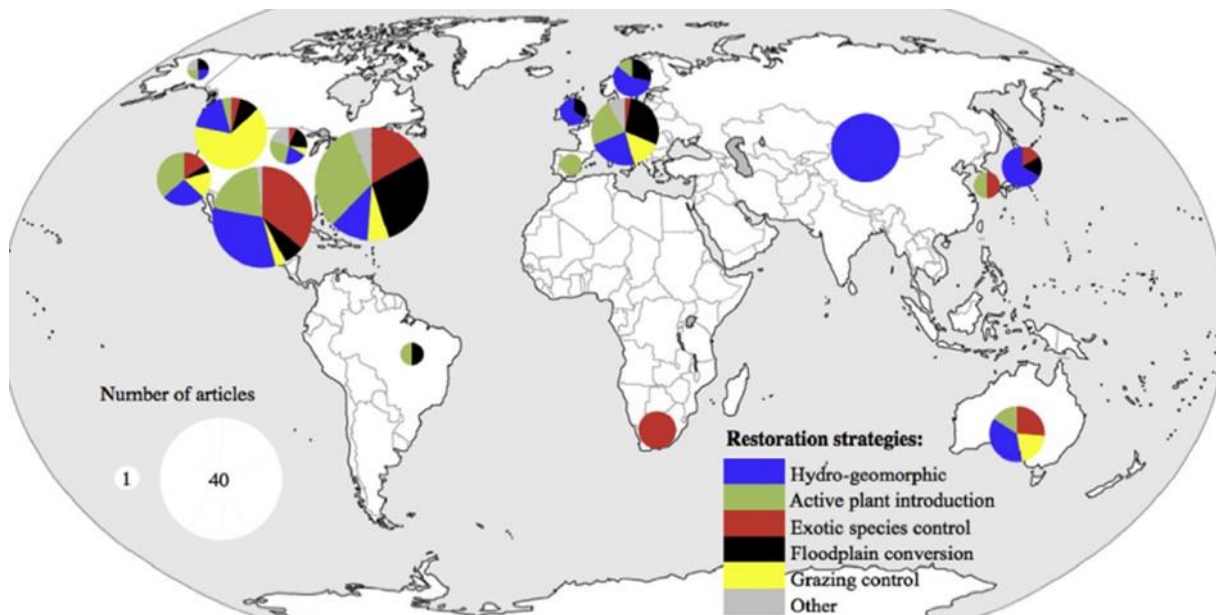


Figure 14. Schéma représentant la proportion des méthodes utilisées dans le cadre de projets de restauration de la végétation riveraines dans 19 pays. La taille des cercles représente le nombre de projets de restauration par pays et la couleur des parts la méthode utilisée. Source : González et al. 2015.

Dans le cadre de la réintroduction d'une espèce cible il est préconisé de passer par plusieurs étapes afin d'optimiser les chances de réussite du projet. Dans un premier temps, l'étude des paramètres de la niche écologique et des facteurs en cause dans la régression de l'espèce cible est essentielle (Fig. 15) (Lesage et al. 2020). En effet, de nombreux projets de réintroduction finissent par un échec à cause d'un manque de connaissances concernant les conditions favorables au développement de l'espèce cible (Godefroid et al. 2011). Dans un second temps, la mise en place d'expérimentations visant à déterminer la meilleure technique de restauration ainsi que l'identification des sites les plus appropriés à la mise en place de celle-ci est fortement encouragée (Fig. 15) (SER 2004 ; Lesage et al. 2020). Cette phase expérimentale, basée sur les connaissances de l'écologie de l'espèce et sur des hypothèses précises, permet d'optimiser significativement les chances de réussites du projet de restauration (Falk et al. 1996 ; Gellie et al. 2018).

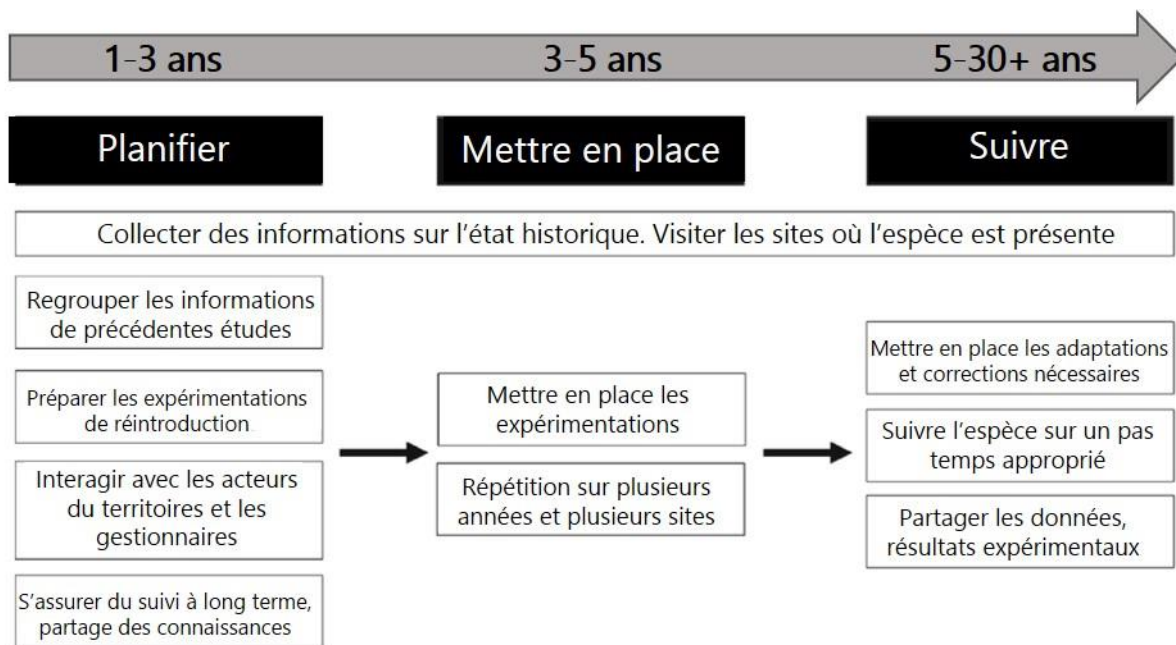


Figure 15. Schéma conducteur de la réalisation d'un projet de restauration d'une espèce cible, de son élaboration à la mise en place de suivis. Source : traduit de Lesage et al. 2020.

L'évaluation des actions de restauration de la végétation riveraine se fait par des mesures de survie, d'abondance, de densité et de composition de la végétation riveraine (González et al. 2015). Mais généralement sur un pas de temps court (moins de six ans) et à l'échelle locale alors que les processus géomorphologiques et biologiques sont à l'œuvre sur de plus larges échelles spatiales et temporelles (González et al. 2015; Constança Aguiar et al. 2011). Le succès des projets de restauration de la végétation riveraines est plus élevé dans le cadre d'actions menées sur les processus hydrogéomorphologiques, avec un taux de réussite supérieur à 60% (González et al., 2015), comparé aux autres stratégies de restauration (transplantations, contrôle des exotiques etc.) (Fig. 15).

Néanmoins, des freins communs à la conservation et la restauration entravent l'atteinte des objectifs fixés et remettent en cause la réussite des projets. De nombreuses limites sont liées au manque de connaissances sur les objectifs de conservation à fixer, sur les effets des changements globaux à moyen et long terme, sur le fonctionnement des écosystèmes, sur la trajectoire des habitats et sur l'interaction entre les différents compartiments (Ehrenfeld 2000; Suding 2011). D'autres limites sont liées aux aspects humains et financiers tel que les problèmes logistiques et de financement, les problèmes d'organisation et de planification des actions de restauration, ainsi que le manque de communication entre les différents acteurs (politiques, scientifiques et gestionnaires) (Lesage et al. 2020; Cortina-Segarra et al. 2021). De plus, certaines actions de restauration de cours d'eau restent fortement limitées par la nécessité de protéger les populations contre les crues et par la production hydroélectrique (Nienhuis & Leuven 2001; Wharton & Gilvear 2007).

La restauration écologique d'une population d'espèce cible nécessite donc de connaître les conditions favorables (paramètres biotiques et abiotiques) à sa colonisation, son développement et sa dissémination (Guerrant Jr & Kaye 2007). Il est donc primordial de caractériser la niche écologique et les processus en jeu dans la dynamique spatio-temporelle de l'espèce choisie afin de maximiser les chances de réussite des projets de restauration (Martínez-Meyer et al. 2006; Rasclé et al. 2018).

I.1.5.3. Les espèces pionnières ou comment restaurer les premiers stades de la succession écologique

Plusieurs études ont démontré que la régression du stade pionnier de l'habitat riverain sur de nombreux cours d'eau endigués est liée aux modifications des conditions hydrogéomorphologiques du milieu (Garófano-Gómez et al. 2017; Czortek et al. 2020; Corenblit et al. 2020). Par définition, une espèce pionnière riveraine colonise les berges et les bancs récemment perturbés et mis à nu par une crue (Baart et al. 2013; Garófano-Gómez et al. 2017). La principale cause de leur déclin apparaît comme étant le manque de rajeunissement de l'habitat riverain qui conduit celui-ci à évoluer vers des stades plus matures par l'augmentation de l'accrétion et du couvert végétal (Corenblit et al. 2007; Gurnell et al. 2012). Plusieurs espèces herbacées typiques de l'habitat riverain pionnier ont donc vu leurs populations régresser, tel que la Baldingère faux-roseau (*Phalaris arundinacea* L.) (Staentzel et al. 2016), le Tamarin d'Allemagne (*Myricaria germanica* L.) (Michielon & Sitzia 2015; Sitzia et al. 2016), le Calamagrostide faux-phragmite (*Calamagrostis pseudophragmites* Koeler) (Skokanová et al. 2015) et la Petite massette (*Typha minima* Hoppe) (Prunier et al. 2010). La régression du renouvellement des stades jeunes de certaines espèces pionnières de bois tendre est également constatée sur plusieurs cours d'eau chenalisés, c'est notamment le cas des populations de peupliers (*Populus* spp.) (Polzin & Rood 2000; Stromberg 2001). Des projets de restauration visant à conserver ces espèces et ces stades de succession en forte régression ont donc vu le jour via des approches de restauration des dynamiques hydrologiques et géomorphologiques (Stromberg et al. 2007; Staentzel et al. 2016) et plus rarement par des actions de transplantations (Michielon & Sitzia 2015; Yang & Kim 2017).

La réussite des projets de restauration des espèces appartenant aux premiers stades de succession écologique de l'habitats riverain est souvent mitigée et peu renseignée (Yang & Kim 2017). Il existe cependant des travaux qui tentent de combler ces lacunes. Par exemple, une étude préliminaire *ex-situ* démontre que la manière de tailler les boutures de *M. germanica*, leur profondeur de transplantation et la disponibilité en eau sont des facteurs essentiels permettant la survie des individus transplantés (Koch & Kollmann 2012). Néanmoins, un essai de restauration *in-situ* de *M. germanica* sur plusieurs sites en Italie montre des résultats assez divergents en fonction des sites choisis. En effet, quand les individus transplantés se maintiennent bien le long d'un corridor fluvial élargi, ceux-ci peuvent complètement disparaître sur d'autres sites localisés dans des chenaux plus restreint à cause d'une dynamique d'érosion trop importante (Michielon & Sitzia 2015). L'espèce aurait donc réussi à se développer, se maintenir et à se reproduire sur seulement un site démontrant la difficulté de restauration des espèces pionnières riveraines à cause des nombreux paramètres impliqués dans la dynamique de l'habitat. Face au faible taux de réussite des projets de restauration de *M. germanica*, Michielon et Sitzia (2015) préconisent de définir au préalable les conditions abiotiques propices à l'espèce afin de choisir sites les plus appropriés à la transplantation, d'éliminer ou d'atténuer les causes de disparition et d'utiliser le matériel et la technique de transplantation de manière optimale (Michielon & Sitzia 2015). D'autres essais de transplantation d'espèces pionnières, tel que *Calamagrostis pseudophragmites*, démontrent également un succès mitigé malgré le choix d'un habitat propice à l'espèce semblable aux sites naturels colonisés : des bancs de galets exposés aux perturbations et ayant un couvert végétal faible (Skokanová et al. 2015). Dans cette étude, l'établissement et le développement rapide d'espèces appartenant à des stades de succession plus

avancés et l'arrivée d'espèces exotiques envahissantes ont entravé le maintien et le développement de l'espèce cible (Skokanová et al. 2015). La prise en compte de la composante biotique de l'habitat s'avère donc elle aussi essentielle afin de garantir le succès du projet de restauration.

Des expérimentations poussées, dans le cadre d'actions de restaurations de *Penthorum chinense* Pursh, ont été menées dans le but d'identifier précisément les conditions biotiques et abiotiques idéales au développement de l'espèce (Yang & Kim 2017). Les résultats ont démontré une bonne résistance de l'espèce face à l'alternance de périodes de sécheresse et d'immersion sur des sols sablonneux pauvres en minéraux et bien exposés aux crues, peu colonisés par la végétation et présentant une faible pression de compétition (Yang & Kim 2017). La production de telles connaissances permet de guider les projets de réintroductions de *P. chinense* et de maximiser leurs chances de réussite.

Restaurer des espèces végétales affiliées aux habitats pionniers riverains, qui sont par définition fugaces, nécessite donc de comprendre les facteurs en jeu dans leur colonisation et extinction locale, facteurs vraisemblablement liés au régime de perturbation et à la succession écologique (Corenblit et al. 2015; García-Arias & Francés 2016). Afin de maximiser la restauration des espèces pionnières riveraines, il paraît essentiel de trouver un compromis en terme d'exposition aux perturbations : trop de perturbation causerait l'arrachement des transplants par les phénomènes d'érosion, tandis que pas assez de perturbation pourrait induire une exclusion compétitive par les espèces appartenant aux stades de succession plus avancés.

1.2. Le cas d'étude d'une espèce clonale protégée colonisant les habitats riverains pionniers: la petite massette (*Typha minima* Hoppe)

1.2.1. La petite massette (*Typha minima* Hoppe)

1.2.1.1. Caractéristiques et biologie de *T. minima*

La Petite massette (*Typha minima* Hoppe) est une espèce herbacée clonale appartenant à l'ordre des *Poales* et à la famille des *Typhaceae*. Elle a été décrite pour la première fois et sur la base de critères déterminants, dans l'ouvrage botanique de David Heinrich Hoppe publié en 1794 sur la base des notes de Heinrich Christian Funk (Lambelet-Haueter et al. 2010). La confusion est peu probable avec les autres espèces de massettes présentes en métropole, telles que la massette à larges feuilles (*Typha latifolia* L.), la massette à feuilles étroites (*Typha angustifolia* L.), la massette de Laxmann (*Typha laxmannii* Lepech.) et la massette australe (*Typha domingensis* (Pers.) Steud.), du fait des caractéristiques morphologiques particulières de *T. minima* (Fig. 16).

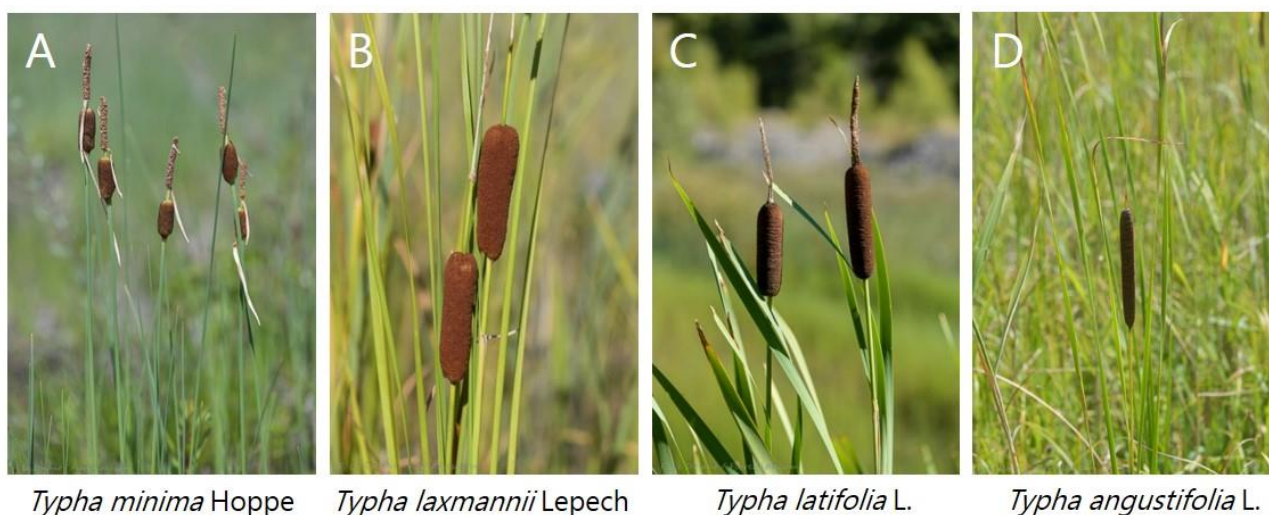


Figure 16. Les principales espèces de *Typha* présentes en métropole. **A** - La petite massette (*Typha minima* Hoppe), **B** - La massette de Laxmann (*Typha laxmannii* Lepech.), **C** - La massette à feuille large (*Typha latifolia* L.) et **D** - La massette à feuille étroite (*Typha angustifolia* L.). Source : <https://www.florealpes.com>

D'un vert glauque caractéristique, *T. minima* diffère des autres espèces de *Typha* par un aspect plus gracile (Fig. 17) : une hauteur comprise entre 30 et 80 cm, des feuilles étroites de 2 à 3mm de large qui possèdent une tranche en demi-lune, des tiges fertiles circulaires portant un épi mâle et un épi femelle qui se transforme en un fruit ovoïde après fécondation (Fig. 17) (Csencsics et al. 2008; Werner 2010). *T. minima* croît de manière continue tout au long de la saison de végétation et les individus atteignent une taille moyenne de 95.8 cm à la fin de celle-ci (Lambelet-Haueter et al. 2010). Des observations faites sur le terrain nous ont néanmoins permis de constater que cette taille pouvait être bien plus importante (jusqu'à 1,70m) lorsque *T. minima* est en présence d'une forte densité de compétiteurs élevés tel que les Salicacées.

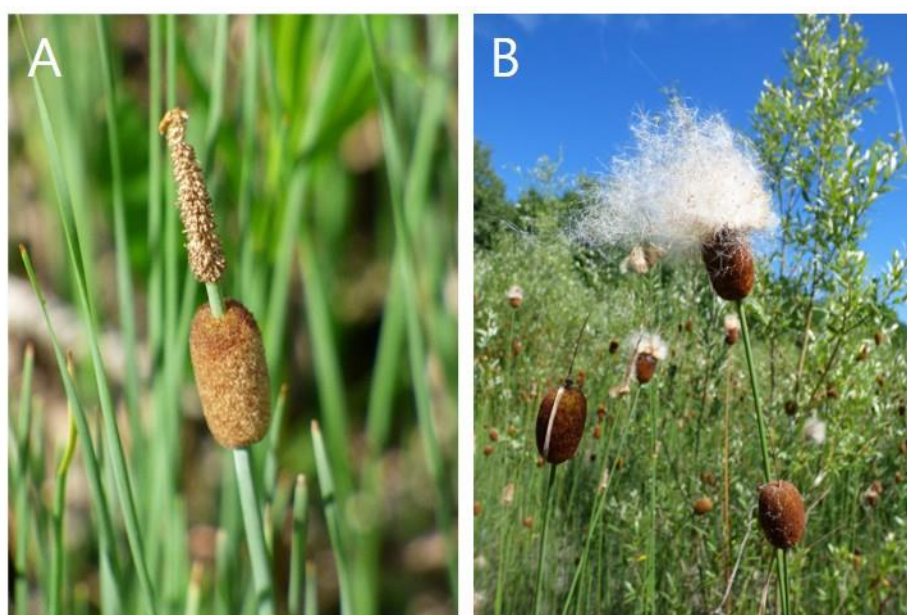


Figure 17. **A** - *T. minima* en début de fructification, l'épi mâle et l'épi femelle sont visibles, tout comme la différence entre la tige fructifère et les feuilles. **B** - *T. minima* en pleine période de dissémination de ses graines par anémochorie.

La floraison s'étale des mois de mai à juin et la dissémination des graines se fait principalement par anémochorie et hydrochorie, grâce aux poils dont sont munis les akènes, de proche en proche et dans un rayon estimé à 1 km (Fig. 18) (Lambelet-Haueter et al. 2010). Les graines germent rapidement après leur dissémination, en 24h à une semaine, lorsqu'elles se retrouvent sur un substrat limoneux humide (Müller 1991; Galeuchet et al. 2002). Des études ont démontré que le potentiel germinatif des graines décroît rapidement et est nul en moins d'un an, ce qui ne permet pas à l'espèce de créer une banque de graines dans le sol d'une année sur l'autre (Fort & Lambelet 2011). De plus, cela rend difficile leur conservation *ex-situ* à long terme (Fort & Lambelet 2011). D'après les travaux de Galeuchet (2002) la capacité germinative des graines décroît de 10% au bout 2 mois de stockage *ex-situ* et est nulle au bout de 16 mois. Néanmoins, un stockage adéquat des graines préalablement séchées et placées au congélateur ou en chambre froide permettrait de conserver un pouvoir germinatif de l'ordre de 70% après un an de stockage (Fort & Lambelet 2011).



Figure 18. Plusieurs milliers de germinations et de plantules de *T. minima* sur des limons fraîchement exondés aux abords d'une tache d'individus matures au mois de juillet 2019. Les flèches blanches pointent de jeunes plantules de *T. minima*.

Typha minima se reproduit également par multiplication végétative, par la production d'individus génétiquement identiques, nommés clones ou ramets, interconnectés entre eux par le biais d'un réseau souterrain de rhizomes (Fig. 19) (Köhler 2006; Csencsics et al. 2008). Ces derniers jouent également un rôle important dans la dissémination de l'espèce lors de processus d'érosion causés par les crues qui déplacent des fragments de rhizomes (Köhler 2006; Csencsics et al. 2008). C'est bien cette capacité à se reproduire à la fois de manière sexuée et végétative qui définit la notion d'espèce végétale clonale. Ces espèces sont souvent caractérisées par une grande plasticité morphologique, qui correspond à leur capacité à moduler la croissance des organes et des méristèmes en fonction des caractéristiques du milieu, ainsi que par leur structuration en réseau de clones qui leur donnent un avantage évolutif en milieux perturbés (Klimes et al. 1997). La reproduction clonale chez *T. minima* sert principalement à coloniser un site de proche en proche mais l'arrachement de motte contenant les rhizomes lors des crues peut permettre à l'espèce de coloniser de nouveaux sites en aval (Csencsics et al. 2008). La multiplication végétative semble privilégiée chez *T. minima*, de ce fait, la fragmentation des populations est fortement délétère à l'espèce car celle-ci conduit à une réduction de la diversité génétique (Galeuchet et al. 2002).

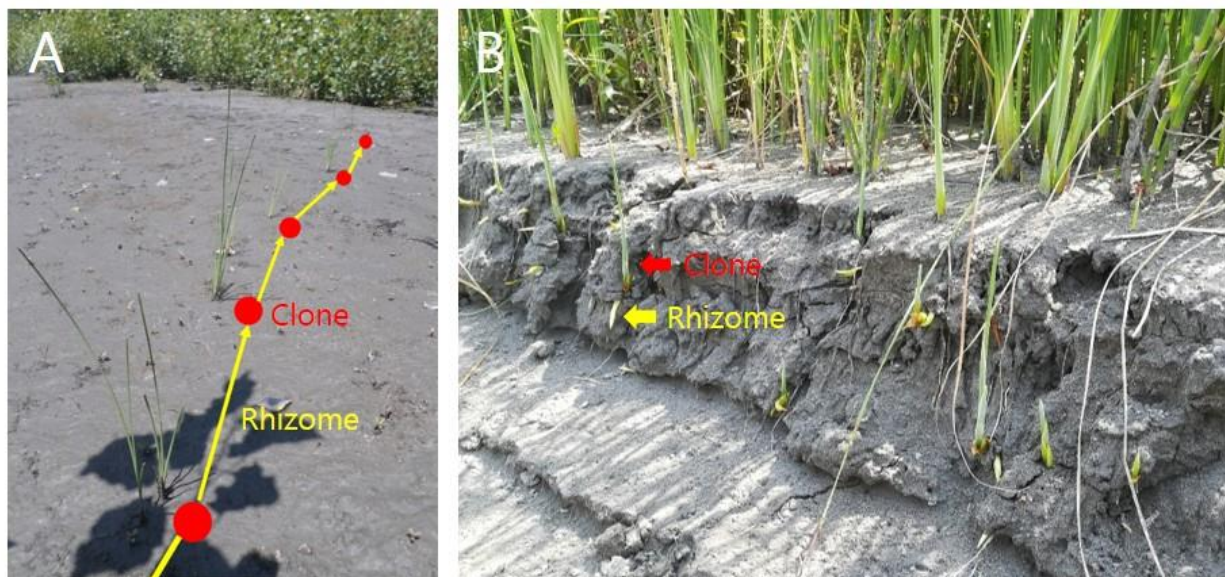


Figure 19. **A** - Colonisation d'un banc de limon par la production de clones génétiquement identiques de proche en proche via un réseau souterrain de rhizomes (multiplication végétative) chez *T. minima*. **B** - Réseau souterrain de rhizomes interconnectant les clones de *T. minima* explorant une érodée par une crue.

1.2.1.2. Habitat de *T. minima*

T. minima se développe principalement dans la strate herbacée de l'habitat riverain pionnier ou elle colonise les bancs de limons fraîchement exondés et déposés par les crues des rivières de piémont (Fig. 20) (Prunier et al. 2010; Werner 2010). La dynamique des populations de *T. minima*, qui appartient aux premiers stades de la succession écologique, est rythmée par une alternance d'extinctions et de colonisations locales étroitement liées au régime de perturbation du cours d'eau et à la cyclicité des crues des rivières (Till-Bottraud et al. 2010). Or, ce stade de succession est en forte régression à cause des nombreuses modifications apportées au cours d'eau (Garófano-Gómez et al. 2017; Czortek et al. 2020), et la forte régression de *T. minima* est une des conséquences de la raréfaction de l'habitat riverain pionnier (Girel 1994; Till-Bottraud et al. 2010). Des mesures de conservation et de restauration ciblées sur *T. minima* pourraient donc largement bénéficier à d'autres espèces affiliées au stade pionnier de l'habitat riverain au travers d'un effet « parapluie » (Roberge & Angelstam 2004; Branton & Richardson 2014).



Figure 20. Banc de galets recouvert de limons fraîchement déposés et découverts par la baisse estivale des eaux de l'Isère en 2016. Ce type d'habitat correspond au stade le plus jeune de l'habitat riverain pionnier auquel est affilié *T. minima*.

1.2.1.3. Répartition de *T. minima*

L'aire de répartition de *T. minima* s'étend en latitude d'Europe jusqu'en Asie occidentale et en longitude des Balkans jusqu'au sud de la Russie (Fig. 21) (Müller 1991). L'état récent du linéaire de cours d'eau occupé par cette espèce reste mal connu à cause du manque de données d'inventaires disponibles, mais l'espèce est tout de même classée sur la liste rouge de l'IUCN (statut « LC », Least Concern) et mentionnée en régression (<https://www.iucnredlist.org/species/165165/42331535>). Une forte régression des populations mondiales de *T. minima* était déjà constatée dans les années 90 (Müller 1991). Au vu des études récentes démontrant la régression généralisée des stades pionniers l'habitat riverain (Garófano-Gómez et al. 2017; Czortek et al. 2020), il est fort probable que les populations mondiales de *T. minima* aient fortement régressées sur les tronçons déjà inventoriés depuis lors de l'état des lieux fait par Müller (1991). Néanmoins, depuis la réalisation de cette étude, de nouveaux tronçons de rivière ont fait l'objet d'études et d'inventaires, étendant ainsi l'aire de répartition connue pour cette espèce (e.g. en Albanie (Drescher 2018) et en Grèce (Yannitsaros & Vassiliades 2003)).



Figure 21. Répartition mondiale de *T. minima* connue dans les années 1990. Source : Muller et al. 1991.

Une synthèse de l'évolution du linéaire occupé par *T. minima* au cours des 100 dernières années a été réalisée à l'échelle des Alpes, à partir des données de répartition historique issues d'anciens herbiers. Elle a permis de mettre en évidence qu'entre le 19^{ème} siècle et le début du 21^{ème} siècle, le linéaire occupé par *T. minima* aurait régressé de 85% en moyenne à l'échelle de l'arc alpin, avec de grandes disparités en fonction de la localisation (Fig. 22, Prunier et al. 2010). Les Alpes du Nord ont en effet un taux de régression avoisinant les 98% bien plus important que celui estimé pour les Alpes du Sud (Prunier et al. 2010). *T. minima* a quasiment voire totalement disparu des cours d'eau de piémont d'Allemagne, d'Autriche d'Italie et de Suisse où elle était largement présente par le passé (Prunier et al. 2010; Csencsics 2016). Trop peu de données d'inventaire de l'espèce existent en Slovénie et l'évolution du linéaire occupé n'a donc pas pu être estimée (Prunier et al. 2010). Comme pour le stade pionnier de l'habitat riverain, la régression de *T. minima* à l'échelle des Alpes semble principalement due à l'endiguement des rivières, leur chenalisation et leur exploitation hydroélectrique et sédimentaire (Girel & Vautier 2003).

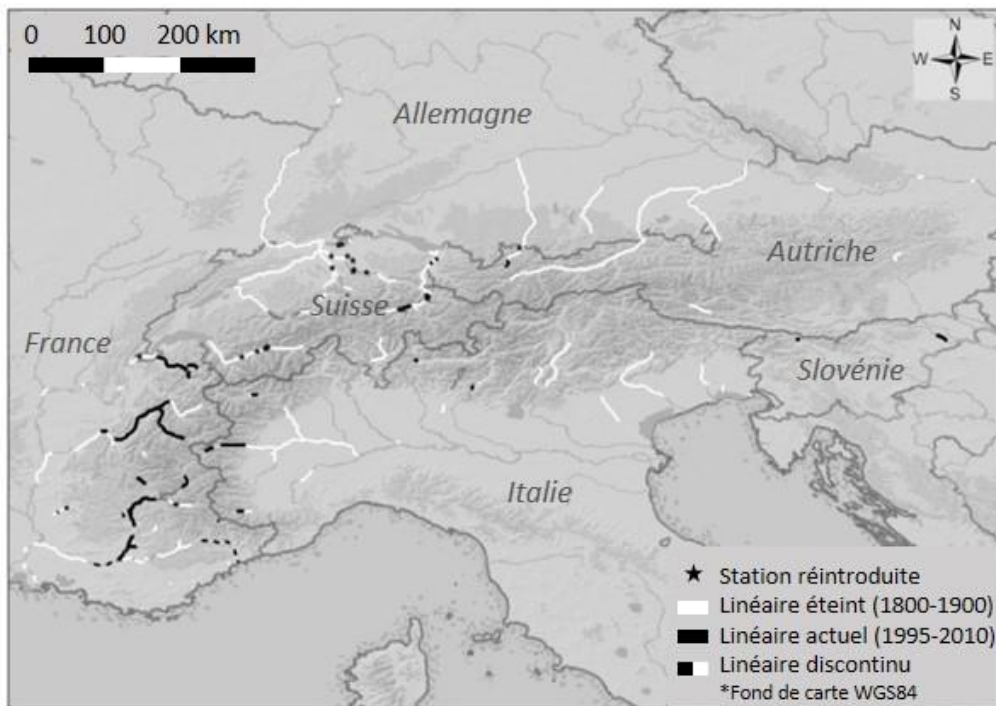


Figure 22. Cartographie de la régression du linéaire occupé par *T. minima* dans les 6 pays de l'arc alpin (l'Allemagne, l'Autriche, la France, l'Italie, la Slovénie et la Suisse). Le linéaire historique occupé au 19^{ème} siècle (3170 km) est représenté en blanc et le linéaire actuel (480 km) en noir. Source : Prunier et al. 2010.

En France, la régression du linéaire occupé par *T. minima* est la plus faible enregistrée à l'échelle de l'arc alpin, de l'ordre de 50% (Prunier et al. 2010). La politique d'endiguement et de chenalisation moins stricte engagée sur les cours d'eau français à la fin du 19^{ème} siècle semblerait expliquer ce chiffre, car celle-ci a laissé plus de liberté aux rivières (*i.e.* plus de largeur interdigue), contrairement aux travaux réalisés dans les pays limitrophe (Suisse, Allemagne, Autriche) (Girel 1994; Fort & Lambelet 2011). Ainsi, d'importantes populations se maintiennent localement dans le quart sud-est de la France, principalement sur l'Arc, l'Arve, le Drac, la Drôme, l'Eygues, l'Isère, le Rhône, la Romanche, le Var et le Verdon ainsi que sur leurs affluents (Fig. 23) (Greulich 2017). Ces populations relictuelles restent néanmoins fragiles et régressent sur certains cours d'eau (Werner 2010). Actualiser les données sur la répartition de *T. minima*, afin d'engager des actions ciblées de conservation et de restauration de l'espèce, est donc une priorité en France au vue de la tendance des populations Alpines. C'est notamment l'objectif du plan régional d'action en faveur de la petite massette dont le document cadre fut élaboré et publié par le Conservatoire Botanique National Alpin (CBNA) en 2019 (Vahe & Greulich 2019). De plus, l'acquisition de connaissances sur la biologie et les facteurs en jeu dans la dynamique de l'espèce apparaît comme une étape clé dans la compréhension des causes de régression de *T. minima*. De précieuses informations ont déjà été apportées par les études menées par le CBNA et le Laboratoire d'ECologie Alpine (LECA) sur les capacités de germination, de dissémination et sur la génétique des populations françaises (Till-Bottraud et al. 2010; Fiorese 2011; Fort & Lambelet 2011).



Figure 23. Répartition de *T. minima* en France d'après les données du Conservatoire Botanique Alpin (mise à jour de 2016). Source : Greulich 2017.

1.2.1.4. Génétique de *T. minima*

A l'échelle des Alpes françaises, les populations de *T. minima* se distinguent en trois grands groupes génétiques : l'un dans les Alpes du Nord (Giffre, Arve, Arc, Isère, Drac et Romanche), un second en Provence (Aygues, Bléone, Asse et Durance) et un dernier dans les Alpes du Sud (Var et Esteron) (Fig. 24) (Fiorese 2011). Sur la base des analyses réalisées par le LECA, la variabilité génétique moyenne de ces populations est estimée à 56% (Fiorese 2011). Elle est plus élevée dans les Alpes du Nord avec une moyenne de 63% ce qui témoigne d'une bonne connexion des populations entre elles par des flux de gènes (Fiorese 2011). A titre de comparaison, la diversité génétique des populations suisses

et autrichiennes est bien moindre car les populations relictuelles présentes sur ces cours d'eau sont déconnectées les unes des autres et se reproduisent principalement de manière végétative (Galeuchet et al. 2002; Baur 2014).

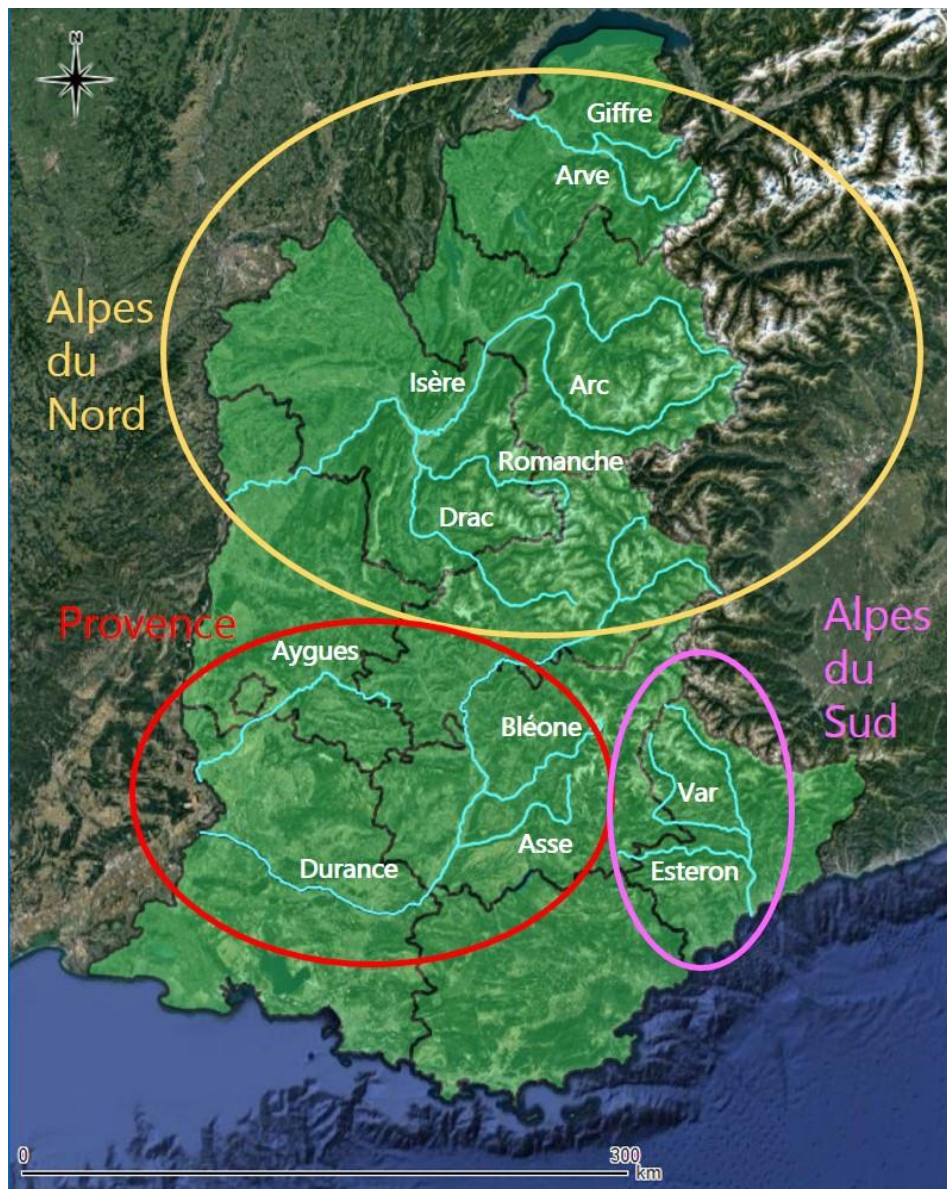


Figure 24. Les trois regroupements génétiques des populations de *T. minima* sur les cours d'eau de piémont français. Source : modifié d'après Fiorese 2011.

1.2.1.5. Législation et statut de protection de *T. minima*

A l'échelle européenne, *T. minima* est listée au sein des formations riveraines à petite massette de l'étage collinéen des régions alpiennes et péri-alpiennes et d'Alsace (directive habitat 92/43/CEE) (Bensettiti et al. 2002; Vahe & Greulich 2019). L'espèce est également listée dans l'Annexe 1 de la convention de Berne relative à la conservation de la vie sauvage et des milieux naturels en Europe (Fort & Lambelet 2011; Vahe & Greulich 2019). L'espèce est en effet classée « en danger critique d'extinction » en Allemagne et Autriche et « en danger » en Suisse et en Italie (Vahe & Greulich 2019). En France, *T. minima* est mentionnée dans plusieurs listes rouges de la flore menacée : Nationale

(statut « NT », quasi menacée) (IUCN France et al. 2018), Rhône-Alpes-Auvergne (statut « EN », en danger) (CBN 2017). Les menaces pesant sur *T. minima* couplées à une méconnaissance de la répartition actuelle de l'espèce sur le territoire français sont à l'origine de l'élaboration du plan régional d'action en sa faveur par le CBNA (Vahe & Greulich 2019, 2019).

1.2.1.6. Les essais de restauration dans l'arc alpin

Des projets de restauration de population de *T. minima* ont été mis en place dans plusieurs pays de l'arc alpin en réponse aux attentes de l'U.E. et à la forte régression des populations. Le premier projet de restauration de populations de *T. minima* a vu le jour dans les Alpes Suisses (canton de Valais) en 1985 dans le cadre de la restauration du Rhône qui abritait par le passé d'importantes populations (Werner 1998). Des mesures de renforcement des populations furent prises en 1995 et 1996 puis d'autres ont suivi en 1998. Ce projet de restauration est considéré comme un échec, car les populations restaurées ne se sont pas maintenues dans le temps malgré l'élargissement du lit du Rhône qui semblait rendre les conditions du milieu favorables au développement de *T. minima* (Werner 1998). De nouvelles transplantations furent donc réalisées en 2003 dans le même canton mais les populations régressèrent rapidement jusqu'en 2007 où seulement quelques individus persistaient encore difficilement (Csencsics et al. 2008). D'autres projets émergèrent en Suisse dans le canton de Genève, du Grison et de Zurich entre 1996 et 2003 mais il semble qu'aucun de ces sites restaurés ne se soient maintenus ou aient été à l'origine d'apparitions spontanées de nouvelles stations de *T. minima* (Greulich 2017).

En Autriche, une partie de la vallée du Lech a été renaturée entre 2001 et 2007 dans le cadre d'un projet Life « Paysage de la rivière sauvage de la Lech tyrolienne » (Greulich 2017). Dans le cadre de ce projet, deux populations relictuelles de *T. minima* ont été renforcées par des transplantations qui ont par la suite permis la colonisation spontanée de l'espèce sur 15 nouveaux sites (Baur et al. 2015). D'autres renforcements de population ont été réalisés en 2011 sur 7 sites le long de la rivière Upper Drau. Les résultats ont été assez satisfaisants avec une surface occupée par *T. minima* multipliée par 4 en seulement 3 ans (Baur et al. 2015).

En Allemagne, les dernières stations naturelles de *T. minima* se sont éteintes et il est actuellement envisagé de restaurer des populations sur les cours d'eau où l'espèce était historiquement présente (Broggi 2017).

En Italie, plusieurs sites classés Natura2000 accueillent des populations de *T. minima* et des projets de restauration de cours d'eau intégrant les populations relictuelles sont à l'étude (Varese & Selvaggi 2016).

Le bilan des essais de restauration de populations de *T. minima* dans l'arc alpin reste globalement assez mitigé et seul le renforcement de populations relictuelles, contrairement aux réintroductions, semble être couronné de succès. Plusieurs facteurs sont identifiés comme en cause dans l'échec de ces projets de restauration tel que la trop forte compétition interspécifique, les sécheresses répétées ainsi que les crues à l'origine d'importants phénomènes d'érosion liés à un régime hydrologique artificialisé qui n'est plus adapté au cycle biologique de l'espèce (Ansermet 2009; Greulich 2017). La réussite des projets de restauration de *T. minima* nécessite donc un bon état du régime hydrologique

des rivières, proche du régime de crue naturel, permettant ainsi le maintien des dynamiques locales d'extinction et de colonisation de l'espèce sans causer des phénomènes d'érosion trop importants (Köhler 2006). De plus, le choix de sites favorables à la restauration de *T. minima* dépend du type de berge et du cortège d'espèces qui y est présent, *T. minima* semble en effet s'établir préférentiellement sur les bancs couverts de substrat fin et humide présentant un couvert végétal faible (Köhler 2006).

1.2.2. Contexte historique de l'Isère dans la vallée du Grésivaudan

1.2.2.1. Historique des aménagements

La vallée du Grésivaudan est localisée dans le département de l'Isère, entre les communes de Pontcharra et de Grenoble, logée au pied des Alpes entre les massifs de la Chartreuse et de Belledonne. Façonnée par un glacier lors de la glaciation du Riiis (- 180.000 à - 100.000 ans), cette vallée est désormais traversée par la rivière Isère. Cette dernière prend sa source au pied d'un glacier de la commune de Val-d'Isère en Savoie et qui s'écoule sur 286 km avant de se jeter dans le fleuve Rhône. L'Isère était historiquement caractérisée par un style fluvial en tresse jusqu'à la commune de Domène dans le département de l'Isère, avant d'être aménagée au cours du 19^{ème} siècle (Girel et al. 1997). Sans cesse remodelée par les crues saisonnières, les bras de l'Isère divaguaient au sein d'une plaine alluviale principalement exploitée par les cultures et l'élevage (Girel 2010). L'Isère en aval de la ville de Domène était quant à elle caractérisée par un style fluvial en méandres lié à une rupture de pente du lit lors de son arrivée sur la zone de confluence avec le Drac (Blanic 1974).

Entre le 17^{ème} et le 19^{ème} siècle, l'Isère a connu plusieurs crues historiques très destructrices dont les débits estimés dépassent largement le seuil de la crue centennale fixé à 1500m³/s (Vivian & Pupier 1996). Ces crues ont été attribuées à des conditions météorologiques particulières, couplant une pluviométrie importante et des températures élevées à l'origine d'une fonte rapide des neiges (Vivian 1969). Durant la première moitié du 19^{ème} siècle (1829 – 1854), de grands travaux d'endiguement, de chenalisation et de recalibrage du lit de l'Isère ont donc été initiés afin d'étendre les zones cultivables et de protéger les populations et les cultures des crues printanières dévastatrices (Vivian 1969; Girel 2010). La principale conséquence de ces travaux d'aménagement est le passage du lit d'une typologie en tresse, qui est composée de plusieurs chenaux et bancs mobiles, à une typologie de type divaguant composé d'un chenal unique, étroit et rectiligne qui ne comporte plus que quelques bancs alluviaux alternes (Fig. 25) (Girel 2010). Ces bancs relictuels ne représentent plus que 10% de la surface des bancs initialement présents dans le lit historique en tresse de l'Isère ce qui correspond à une régression extrêmement importante des habitats qui leur sont affiliés (Girel 2010).

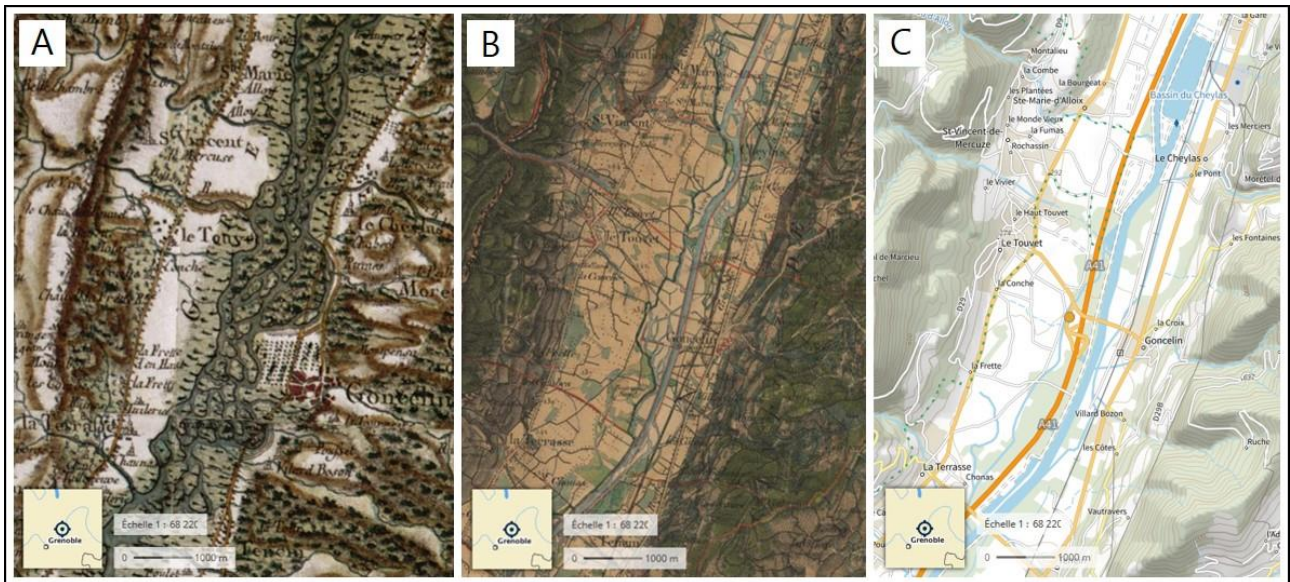


Figure 25. Evolution d'un tronçon de rivière de l'Isère dans la vallée du Grésivaudan d'un lit en tresse vers un chenal unique au fil des aménagements (secteur de Goncelin). **A** - Carte de Cassini 1745-1783. **B** - Carte de l'état-major 1820 - 1866. **C** - Carte IGN actuelle. Source : <https://www.geoportail.gouv.fr>.

A partir de la seconde moitié du 20^{ème} siècle, les conséquences négatives de l'exploitation hydroélectrique s'ajoutent à celles liées aux modifications majeures du tracé du cours d'eau. La construction de barrages et de réservoirs sur l'Isère en amont de la vallée du Grésivaudan a diminué la fréquence et le débit des crues mineures (retour inférieur à 5 ans) (Vivian 1994; Vivian & Pupier 1996). La raréfaction des crues majeures durant la seconde moitié du 20^{ème} siècle a en revanche plutôt été attribuée à la politique de reboisement massif menée dans les Alpes françaises à partir du 19^{ème} siècle (Liébault & Piégay 2002). De plus, l'extraction de gravier directement dans le lit de l'Isère couplée à l'endiguement latéral qui réduit les phénomènes d'érosion latérale et atténue la recharge sédimentaire ainsi que la présence de retenues faisant obstacle au transport sédimentaire de fond ont provoqué l'incision du lit (de 1 à 3 m) ce qui abaissa les hauteurs de la ligne d'eau et de la nappe (Peiry et al. 1999; Girel et al. 2003).

1.2.2.2. Conséquences sur les habitats riverains

La typologie du lit, l'hydrologie et la géomorphologie de l'Isère ont donc fortement été altérées par les activités humaines au cours des derniers siècles ce qui eut pour conséquence la dégradation de la fonctionnalité du cours d'eau (Serlet et al. 2018).. La construction de digues insubmersibles a fortement restreint la surface favorable au développement de la végétation riveraine (Girel 2010). Néanmoins, l'espace interdigues est resté assez large (jusqu'à 120 m par endroit) et a permis de maintenir la présence de bancs alternes relictuels servant de refuge à la végétation de l'Isère (Girel 2010; Serlet et al. 2018). Ces habitats riverains accueillent un cortège d'espèces présentes à différents stades de la succession écologique (Fig. 26) (Annexe 10). Le stade pionnier de l'habitat riverain est dominé par des espèces tolérantes au régime de perturbation et aux conditions instables du milieu tel que *Typha minima*, *Calamagrostis epigejos* et *Calamagrostis pseudophragmites* ainsi que par de jeunes pousses de Salicacées (Girel 2010; Popoff et al. 2019) (Annexe 10). Les stades pionniers plus

avancés sont dominés quant à eux par ces même espèces de bois tendre mais à des stades plus matures : *Salix alba*, *Salix triandra*, *Alnus glutinosa* et *Populus nigra* (Popoff et al. 2019) (Annexe 10). Enfin les stades plus matures, localisés plus haut sur les berges et les îlots où les perturbations sont moindres, sont dominés par des espèces de bois durs (Girel 2010).

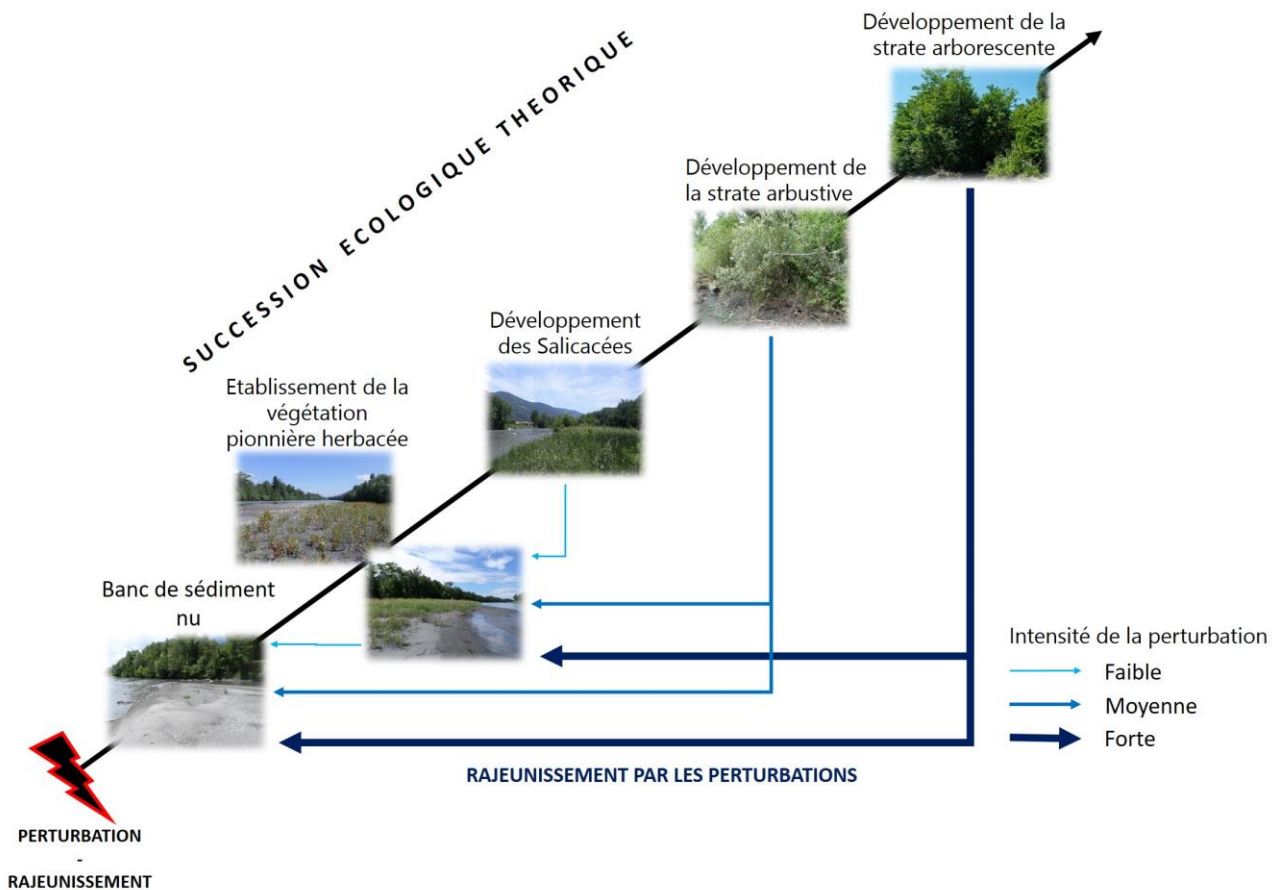


Figure 26. Schéma des différents stades de la succession écologique théorique et du rajeunissement possible par différentes intensités des crues de la végétation pionnière riveraine le long de l'Isère.

Une des problématiques liées à l'anthropisation de l'Isère est la fixation et la végétalisation des bancs qui est, entre autres, induite par l'incision du lit depuis les années 1970 (Didier 1994; Vautier et al. 2002). Cela entraîne une déconnexion de l'habitat riverain avec le régime de perturbation qui est le principal moteur de son rajeunissement et conduit inexorablement la végétation riveraine vers des stades plus matures en quelques dizaines d'années (Corenblit et al. 2020). En effet, malgré l'occurrence de plusieurs crues décennales au cours des 20 dernières années, seulement 3% de la végétation des bancs est rajeunie par les crues chaque année alors que 6% des bancs nus se végétalisent (Jourdain et al. 2017). Le stade pionnier riverain ainsi que les espèces le composant ont donc fortement régressé sur l'Isère à cause de l'endiguement et de l'incision du lit (Girel 2010; Serlet et al. 2018). A cela s'ajoute l'écrêtement des crues et l'artificialisation de la variation des niveaux d'eau par les centrales hydroélectriques qui réduisent les possibilités de rajeunissement par les crues et favorisent l'arrivée des espèces exotiques envahissantes (Didier 1994; Vautier et al. 2002). L'Isère dans la vallée du Grésivaudan apparaît donc comme un site d'étude idéal pour comprendre en détail les

processus et les facteurs physiques et biologiques en cause dans la régression des stades pionniers de l'habitat riverain.

I.2.2.3. L'ombre de la crue historique de 1859

Malgré l'importance des travaux d'endiguement et de chenalisation réalisés sur l'Isère, plusieurs crues printanières dévastèrent la vallée du Grésivaudan au cours du 19^{ème} siècle. La plus importante jamais enregistrée est la crue historique du 2 novembre 1859 qui a submergé une partie de la ville de Grenoble sous 1 à 1,50 m d'eau (Fig. 27) et qui eut de lourdes conséquences économiques et humaines (Vivian 1969).

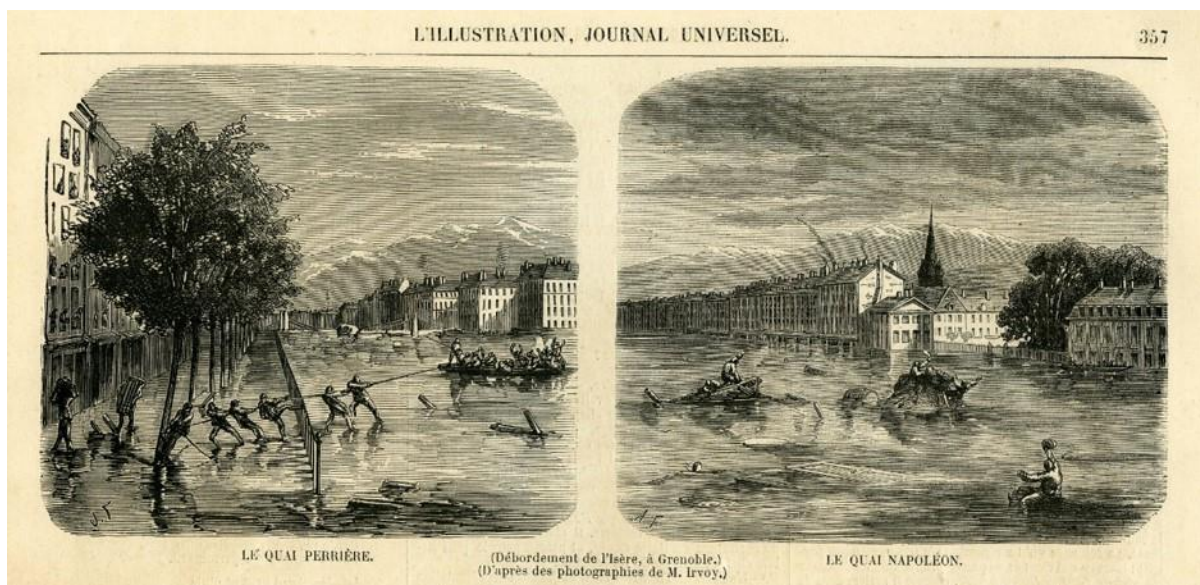


Figure 27. Gravures représentant les inondations de la crue historique du 2 novembre 1859 dans le centre-ville de Grenoble. Source : <https://archives.isere.fr>.

Jusqu'à nos jours, l'étalement urbain n'a cessé de croître à l'arrière des digues de l'Isère, empiétant toujours plus sur la plaine alluviale (Fig. 28). En parallèle, le risque de recrudescence d'une crue majeure dont la fréquence de retour est de l'ordre du siècle avec pour référence la crue historique de 1859, se fait de plus en plus forte (Vivian 1969). Pour rappel, la dernière crue majeure, du 23 septembre 1969, a atteint un débit de l'ordre de 1 000 m³/s (fréquence 1/50) et a causé de nombreux débordements et dégâts à cause de plusieurs ruptures de digues dans la vallée du Grésivaudan (Vivian 1969). La végétalisation et la fixation des bancs dans le lit de l'Isère sont également à l'origine de problèmes d'écoulement des crues augmentant ainsi les risques pour les populations (Jourdain et al. 2017; Serlet et al. 2018). Compte tenu des conséquences économiques et sociales qu'aurait la survenue d'une crue historique sur la métropole grenobloise (1 milliard d'euros de dégâts estimés (Cardona 2015)), un projet de confortement des ouvrages de protection contre les inondations a vu le jour en 2004 : le projet « Isère Amont », porté par le Syndicat mixte des bassins hydrauliques de l'Isère (Symbhi).



Figure 28. Photographie aérienne d'un tronçon de l'Isère dans la vallée du Grésivaudan à hauteur de la commune de Frogès. Plusieurs enjeux aux abords du lit de la rivière : les surfaces agricoles, une autoroute, une ligne de chemin de fer, des routes, des usines et des habitations. Source : S. Gominet, <http://www.irma-grenoble.com>.

1.2.2.4. Le projet « Isère Amont » porté par le Symbhi

Le projet « Isère Amont » initié par le Symbhi (Syndicat Mixte des Bassins Hydrauliques de l'Isère) en 2004 s'étend sur 29 communes de la vallée du Grésivaudan entre Pontcharra et Grenoble. Les travaux de ce projet ambitieux et de grande ampleur (135 millions d'euros investis (Cardona 2015)) ont débuté en 2009 et devraient aboutir en 2021 (<https://symbhi.fr/nos-territoires/le-gresivaudan/isere-amont/>). Les principaux objectifs de ce projet sont la protection des populations contre les crues, l'aménagement des berges pour le loisir ainsi que la restauration des connexions écologiques et des dynamiques alluviales (Latitude uep 2009). Ce dernier volet comprend notamment plusieurs projets distincts de restauration tel que la reconnexion piscicole d'affluents à l'Isère par la mise en place de passes à poisson, la restauration d'habitats pionniers riverains et d'annexes fluviales (Fig. 29) ainsi que la reconnexion de gravières à l'Isère (Cabrières 2016).



Figure 29. Photo du site restauré de Pré Pichat prise en 2013 dans la vallée du Grésivaudan. Les travaux de restauration ont consisté en la réouverture d'un bras secondaire et d'un bras phréatique de l'Isère ainsi qu'au rajeunissement artificiel de l'habitat riverain. Source : Symbhi – Photec

Réalisées préalablement au lancement du projet Isère amont, plusieurs études ont mis en évidence la présence d'espèces végétales protégées impactées par les travaux (Latitude uep 2009) : la petite massette (*Typha minima* Hoppe), l'inule de Suisse (*Inula Helvetica* Werber), le séneçon des marais (*Senecio paludosus* L.), et animales : le castor d'Europe (*Castor fiber* L.), le petit gravelot (*Charadrius dubius* Scopoli). Un dossier de dérogation pour le déplacement ou la destruction d'espèces protégées a été réalisé par le bureau d'étude Latitude-uep en 2008 afin d'identifier plus clairement les enjeux et les impacts des travaux sur ces espèces (Latitude uep 2009). Au dernier terme de la séquence éviter-réduire-compenser, les populations impactées ont donc fait l'objet de protocoles de collecte, de déplacement d'individus et de projets de restauration dans le cadre de mesures compensatoires à la destruction d'espèces protégées (Latitude uep 2009). La Petite massette (*Typha minima* Hoppe) est l'une des espèces concernées par les mesures de restauration écologique.

1.3. Problématique de la thèse

Par l'étude d'une espèce végétale clonale : *Typha minima* Hoppe (la petite massette), affiliée aux habitats riverains pionniers des cours d'eau de piémont (exemple de l'Isère), ces travaux de thèse ont pour objectif de répondre à la problématique suivante :

Quelles sont les variables environnementales et les processus écologiques qui affectent la dynamique spatio-temporelle de *T. minima* et en quoi ces connaissances peuvent-elles être appliquées à sa restauration et sa conservation? (Fig. 3

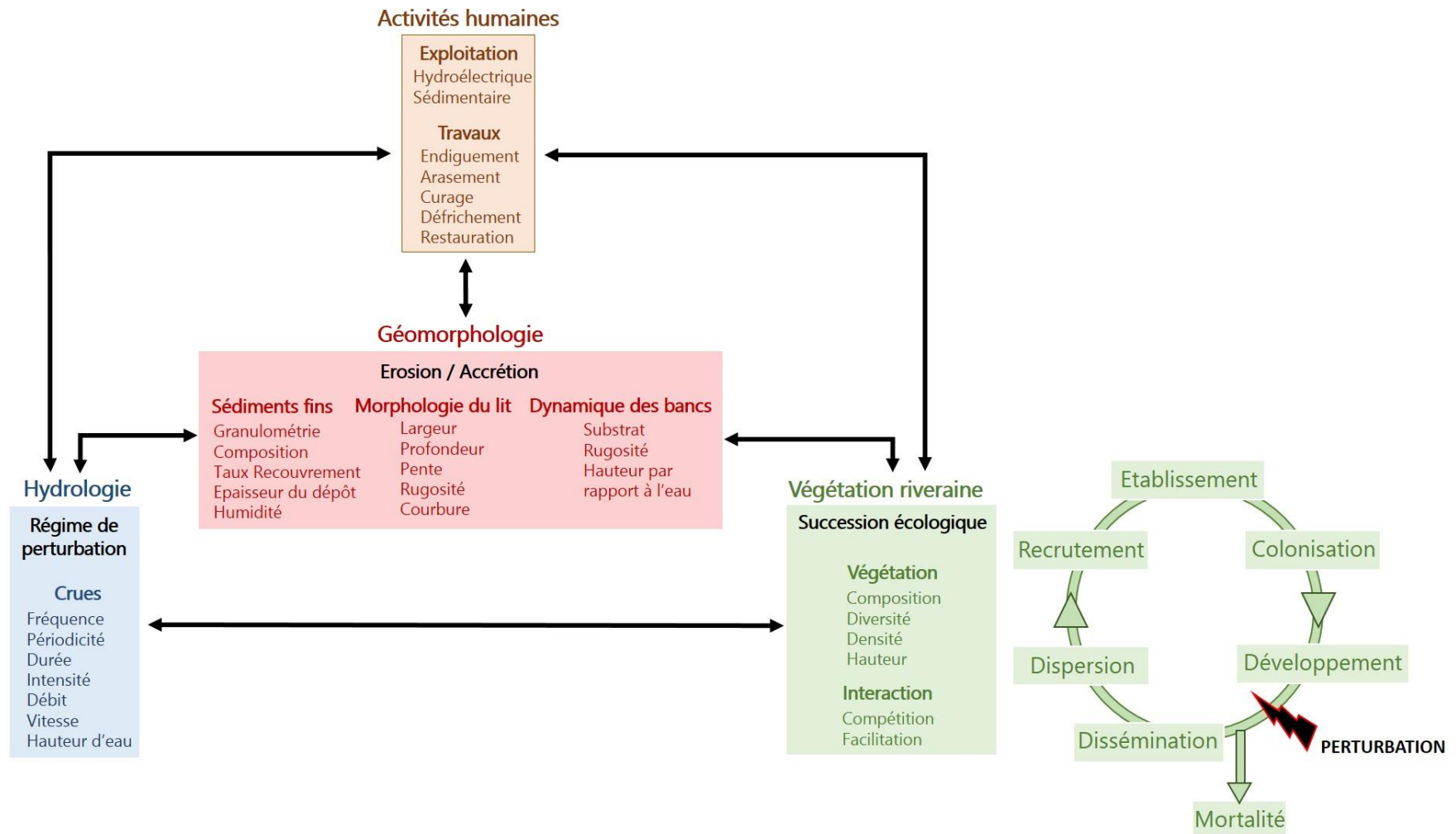


Figure 30. Schéma général amenant la problématique de thèse. Les flèches noires représentent les relations entre les différents compartiments physiques et biologiques de l'habitat riverain où plusieurs processus sont à l'œuvre

Pour répondre à cette problématique, le manuscrit s'articule en trois chapitres distincts présentés sous forme d'articles scientifiques dont certains sont déjà publiés (chapitre 1 et chapitre 3) (Fig. 31). De ce fait, les méthodologies décrites au sein des différents articles peuvent être redondantes, notamment en ce qui concerne la collecte des données sur le terrain et la description du modèle d'étude. Le premier chapitre a pour but de mieux appréhender la dynamique locale des taches de *T. minima* sur le court terme (3 ans) par une meilleure compréhension des effets des facteurs biotiques et abiotiques de l'habitat riverain pionnier, liés aux processus de succession écologique. Le deuxième chapitre examine quant à lui les effets seuls, puis en interactions, de la compétition interspécifique avec *Salix alba* et de l'ensevelissement par les sédiments lors des crues, deux processus qui pourraient être en cause dans la régression locale des populations de *T. minima* sur l'Isère. Un dernier chapitre a pour but d'améliorer les protocoles de restauration de *T. minima* au travers de plusieurs expérimentations *in-situ* au cours desquelles plusieurs variables ont été testées : la biomasse initiale transplantée, la hauteur de transplantation par rapport à l'eau, l'association avec d'autres espèces, le type de berge et la forme de la placette. L'ensemble de ces travaux qui caractérisent les facteurs environnementaux, les processus physiques et biologiques en jeu dans la dynamique de *T. minima* et la conception des protocoles de restauration, pourront contribuer à alimenter et guider les futurs projets de restauration et de conservation de l'espèce.

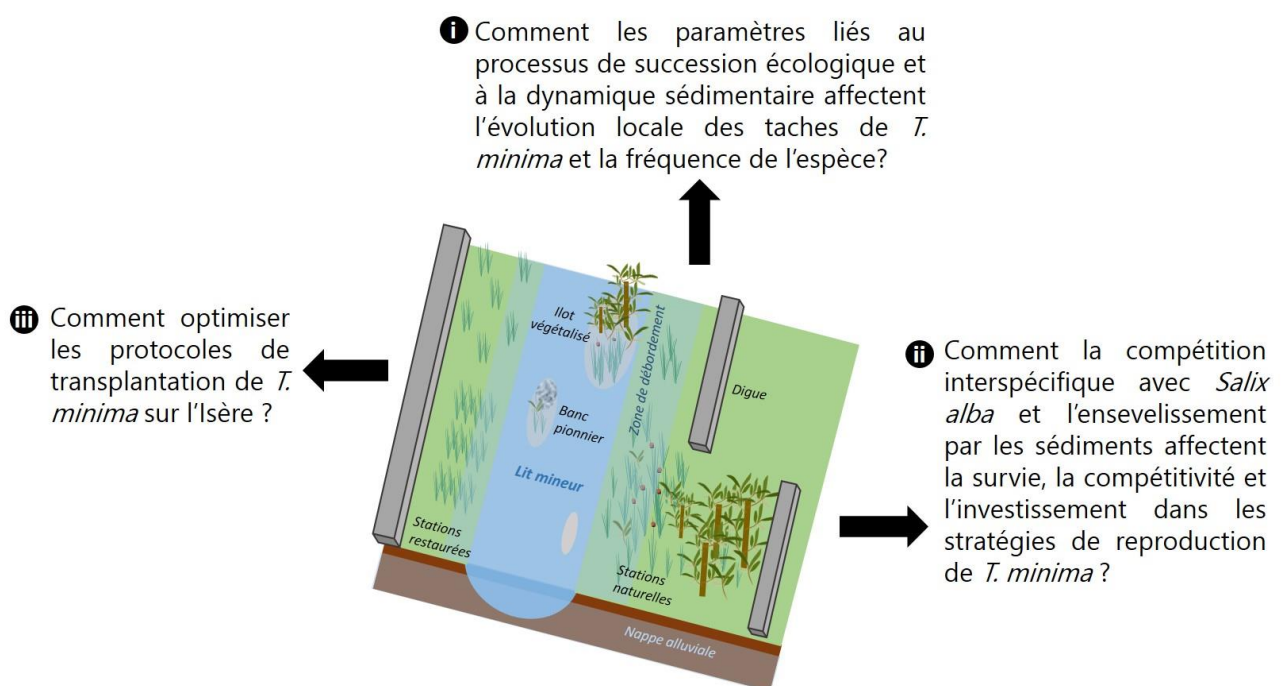
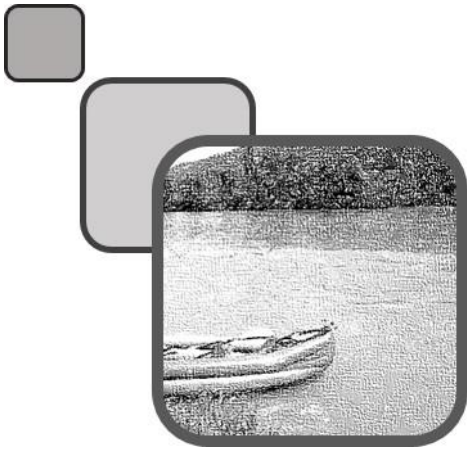


Figure 31. Schéma général de l'organisation des questions de recherche de la thèse.



Chapitre 2

II. Ecological succession and fine sediment accretion influence local patch dynamics of a pioneer riparian species (*Typha minima* Hoppe)



©Nadège Popoff

« La vie est un simple espace, certains héritent de plus ou moins de terrain. Pourquoi chercher un sens à un simple espace ? On l'occupe, c'est tout. »

Chantal Dupuy-Dunier

Ce second chapitre a pour objectif d'affiner les connaissances sur la niche écologique de *T. minima* à travers la détermination des paramètres de l'habitat qui affectent la dynamique locale des taches. Cette étude a pour vocation d'alimenter les futurs projets de conservation et de restauration de l'espèce, par l'acquisition de connaissances nouvelles sur les paramètres favorables à son développement et son maintien au sein de l'habitat riverain. Ces travaux ont également pour objectif d'affiner les connaissances sur l'effet que peuvent avoir les processus d'accrétion et de succession écologique liés au régime de perturbation sur les espèces pionnières.

Résumé

La variation des paramètres environnementaux, induite par la succession écologique et par les processus hydrogéomorphologiques, affecte la dynamique de la végétation riveraine. Néanmoins, les facteurs biotiques et abiotiques, moteurs de la dynamique locale des espèces riveraines qui appartiennent aux premiers stades de la succession écologique, reste mal connu. Pour combler cette lacune, nous avons étudié l'évolution des taches ainsi que de la fréquence d'une espèce riveraine pionnière (*Typha minima* Hoppe) en fonction des paramètres environnementaux le long de l'Isère dans la vallée du Grésivaudan. Plusieurs facteurs biotiques et abiotiques liés à la succession écologique et à l'accrétion de sédiments ont été suivis entre 2016 et 2019. Des modèles linéaires mixtes et des modèles généralisés mixtes ont été utilisés afin d'analyser comment les variables environnementales mesurées affectaient la dynamique des extrémités des taches de *T. minima*. De plus, un modèle d'équation structurelle a été construit dans le but de confirmer les relations entre la fréquence de *T. minima* et la hauteur de la tache par rapport au niveau d'eau ainsi que la couverture et la composition de la végétation. Les résultats ont démontré que la présence d'une couche de sédiment sablo-limoneux, une altitude faible par rapport à l'eau ainsi qu'un couvert herbacé modéré et un couvert arbustif faible, caractérisaient les zones de progression des taches de *T. minima*. A l'inverse, l'espèce ne semblait pas pouvoir progresser sur des substrats grossiers associés à un faible couvert herbacé. Le maintien des taches de *T. minima* était associé à un substrat sablo-limoneux abondant, des couverts herbacés et arbustifs importants, et à une hauteur plus élevée par rapport à l'eau. Enfin, les paramètres qui caractérisaient la régression des taches n'ont pas clairement été identifiés. Il en est de même pour l'hypothétique relation entre la hauteur de la tache par rapport à l'eau, le couvert végétal, l'avancée de la succession et la fréquence de *T. minima*. Les résultats de cette étude apportent des connaissances fondamentales sur les processus et les paramètres moteurs de la dynamique locale des taches de l'espèce.

Copie de l'article : « Popoff, N., Jaunatre, R., Le Bouteiller, C., Trinquier M., Paillet, Y., Evette, A. (resubmitted for minor revision). Ecological succession and fine sediment accretion as key drivers in local patch dynamics of a pioneer riparian species (*Typha minima* Hoppe) ». Soumis pour publication à la revue " *Freshwater Biology* " (<https://onlinelibrary.wiley.com/journal/13652427>) le 9 juin 2021, , accepté le 5 octobre 2021.

Ecological succession and fine sediment accretion influence local patch dynamics of a pioneer riparian species (*Typha minima* Hoppe)

Nadège Popoff¹, Renaud Jaunatre¹, Caroline Le Bouteiller², Margot Trinquier^{1,3,4}, Yoan Paillet¹, André Evette¹

1 Univ. Grenoble Alpes, INRAE, LESSEM, F-38402 St-Martin-d'Hères, France.

2 Univ. Grenoble Alpes, INRAE, ETNA, F-38402 St-Martin-d'Hères, France.

3 LIPME, Université de Toulouse, INRAE, CNRS, 31326 Castanet-Tolosan, France

4 LRSV, Université de Toulouse, CNRS, UPS, Auzeville, BP42617, 31326 Castanet-Tolosan, France

Abstract

Changes in environmental variables induced by ecological succession and hydrogeomorphological processes affects riparian vegetation dynamics along rivers. The biotic and abiotic factors driving local patch dynamics of riparian species is little known for early successional stages.

To fill this gap, we examined local patch dynamics and frequency of occurrence of a protected riparian pioneer species (*Typha minima* Hoppe) and related it to several biotic and abiotic variables along the Isère River (France) from 2016 to 2019.

We monitored biotic and abiotic factors related to ecological succession and sediment accretion. We implemented Linear Mixed and Generalized Mixed Models to analyze how environmental factors affected patch boundary dynamics of *T. minima*. Finally, we built a Structural Equation Model to describe potential relationships between *T. minima* frequency, height above mean water level, vegetation cover and composition.

We found that a thick layer of silt and sand deposits as well as a moderate herbaceous and low shrub cover layer characterized *T. minima* patch progression close to the mean water level. *Typha minima* stands did not seem to expand on coarser substrates with lower herbaceous cover. Its maintenance was associated with large silt and sand deposits and high cover of herbaceous plants and shrubs well above the mean water level. The variables characterizing patch regression were not clearly identified. Finally, the interaction between bar height, vegetation cover and succession stage did not explain variations in *T. minima* frequency.

Our results provide knowledge about the environmental variables associated with *T. minima* patch

dynamics, which are useful for future conservation and restoration projects. Habitat rejuvenation through restoration of natural river flow regimes could sustain local *T. minima* transplantation and large population turnover essential to the conservation of this species.

II.1. Introduction

Riparian habitats are located in the transition zone between aquatic and terrestrial ecosystems, an interface defined by unstable physical, chemical and biotic variables (Naiman and Décamps, 1997; Naiman et al., 2005). Complex interactions of hydrogeomorphological and ecological processes drive the evolution of riparian vegetation across different time scales, geographic scales and spatial gradients (longitudinal, lateral and vertical) (Gurnell et al., 2016; Wohl, 2017). Flood disturbances generating exchanges of energy ("Flood pulse concept" Junk, 1989), organic matter and sediments are therefore considered the key drivers of these processes along the riparian corridor (Naiman et al., 1998; Gurnell et al., 2019).

Floods are indeed the main catalyzers of bar migration, aggradation and island construction through variations in water flow and accretion and erosion processes (Rice et al., 2009; Gurnell et al., 2019). In the main channel, gravel bar creation and migration depend on riverbed and flow characteristics (Legleiter et al., 2011; Hagstrom et al., 2018). Sediment mobility depends on both its granulometry and the hydrological forces at work; therefore accretion and erosion patterns differ for coarse and fine sediments. River bars composed of coarse sediments (gravel and pebbles) are initiated by an instability in hydrodynamics and sediment transport processes (Parker 1976; Tubino et al., 1999). The bars then grow and migrate, generally in the downstream direction, and their geometry evolves due to erosion and deposition of more coarse sediment during floods (Jourdain et al., 2017). At the same time, fine sediments (silt and sand) are deposited in zones of lower flow velocity and turbulence, primarily in the center and downstream from the gravel bars (Serlet et al., 2018). Successive fine sediment accretions by small floods causes aggradation and elevates the islands while major floods can reset the process through erosion (Gurnell et al., 2012; Leli et al., 2018).

Floods also drive ecological succession, by cyclically rejuvenating habitats, which resets riparian vegetation succession (Stanford et al., 2005; Egger et al., 2015). Fine sediment accretion promotes colonization by riparian pioneer species and initiates vegetation succession (Osei et al., 2015; Corenblit et al., 2015). The "Fluvial Biogeomorphic Succession" (FBS) concept summarizes the interaction between ecological and hydrogeomorphological processes along a successional gradient (Corenblit et al., 2007). Riparian pioneer species depend on newly created habitats and therefore establish on low-lying bare gravel bars and riverbanks composed of coarse substrate with sparse vegetation, which are well exposed to disturbance (Geerling et al., 2006; Picco et al., 2016; Tabacchi et al., 2019). Once established, the vegetation increases surface roughness, bar flood resistance and favours the accretion of fine sediments, thus accelerating bar aggradation (Corenblit et al., 2009; Gurnell et al., 2012). As the bar rises, the water table disconnection promotes the development of generalist species at the expense of hygrophilous pioneer species (Corenblit et al., 2009; Bertoldi et al., 2011; Janssen et al., 2020). Aggrading bars gradually become less frequently flooded and reworked, and over decades, herbaceous pioneer species and short-lived hygrophilous species are gradually replaced by long-lived species, dominated by young trees (e.g. *Salix* spp. and *Populus* spp.);

early forested stages appear (Poblador Ibáñez, 2018; Tabacchi et al., 2019). Progressive riverbank and bar fixation enhances tree development and strengthens interspecific competition, which can cause patches of riparian herbaceous pioneer species to regress.

Over the last century, river artificialization (channelization, diking, gravel extraction and hydroelectric installations) has amplified bar fixation, island aggradation, riverbed incision and the expansion of mature vegetation (Girel et al., 2003; Arnaud et al., 2019). Disturbances are less frequent and less intense, homogenizing riparian vegetation (Poff et al., 2007; Serlet et al., 2018) and pioneer-stage regression (Shafroth et al., 2002; Garófano-Gómez et al., 2017). This has caused the massive decline of a species linked to pioneer habitats, *Typha minima* Hoppe (Prunier et al., 2010; Csencsics & Müller, 2015), in the Alpine arc over the last century. Both the establishment and growth of this species are linked to riparian habitats that have been recently rejuvenated by floods, often characterized by large open areas, a moist substrate, high luminosity and little competition from other species (Prunier et al., 2010). However, there is still a gap in the knowledge of how species dynamics respond to environmental factors under these conditions; and this knowledge is essential to better conserve, restore and manage threatened riparian pioneer habitats and their associated plant communities (Constança Aguiar et al., 2011; Pielech et al., 2015).

In this study, we focused on how fine sediment accretion and vegetation succession explain the dynamics of the Dwarf bulrush (*Typha minima* Hoppe), an endangered clonal pioneer species growing along a channelized and regulated river (Isère) in the French Alps. More specifically, we addressed the three following questions: 1- How does sediment accretion affect the patch dynamics of *T. minima*? 2- How does ecological succession (through vegetation maturity and cover) affect the patch dynamics of *T. minima*? and 3- How do interactions between biotic and abiotic variables explain *T. minima* frequency? We hypothesized that: 1.1- fine sediment deposits favor patch progression and maintenance whereas coarse substrates prevent progression; 1.2- patch progression and maintenance occurs more easily at a low height above water level; 2- high vegetation cover and low luminosity induces patch regression or hinders progression; and 3- positive feedback loops between bar height, vegetation succession and cover negatively affect *T. minima* frequency.

II.2. Methods

II.2.1. Study site

We carried out the study along a section of the Isère River, a tributary of the Rhône River that flows for 286 km through the French southeastern Alps (Fig. 32 - A). Spring (snowmelt) and autumn (precipitation) floods drive the river's hydrology (Jourdain et al., 2015). At the lowest point in our study area (Grenoble), the average flow is 120 m³/s and annual flood flow reaches 420 m³/s (<http://www.hydro.eaufrance.fr/>). The last major flood reached 966 m³/s in May 2015 in Grenoble (return period of 10 years). Over the last two centuries, the river has been channelized by embankments, regulated by hydropower dams and exploited for gravel (Girel, 2010). These modifications have reduced flood intensity, frequency and duration (Girel, 2010; Girel et al., 2003).

Moreover, channelization and embankments have reduced channel width, resulting in riverbed incision and island stabilization (Till-Bottraud et al., 2010; Girel, 2010). We focused on a 50-km section between Pontcharra and Grenoble, where the river flows in a single confined meandering channel of 70 m to 130 m in width with an average slope of 0.1% (Girel, 2010). The riparian vegetation is dominated by pioneer species: *Calamagrostis* spp., *Phalaris arundinacea* and *T. minima* and softwood tree species: *Salix* spp., *Populus* spp. and *Alnus* spp., growing at various successional stages on the bars and riverbanks (Girel et al., 2003; Jourdain et al., 2017).

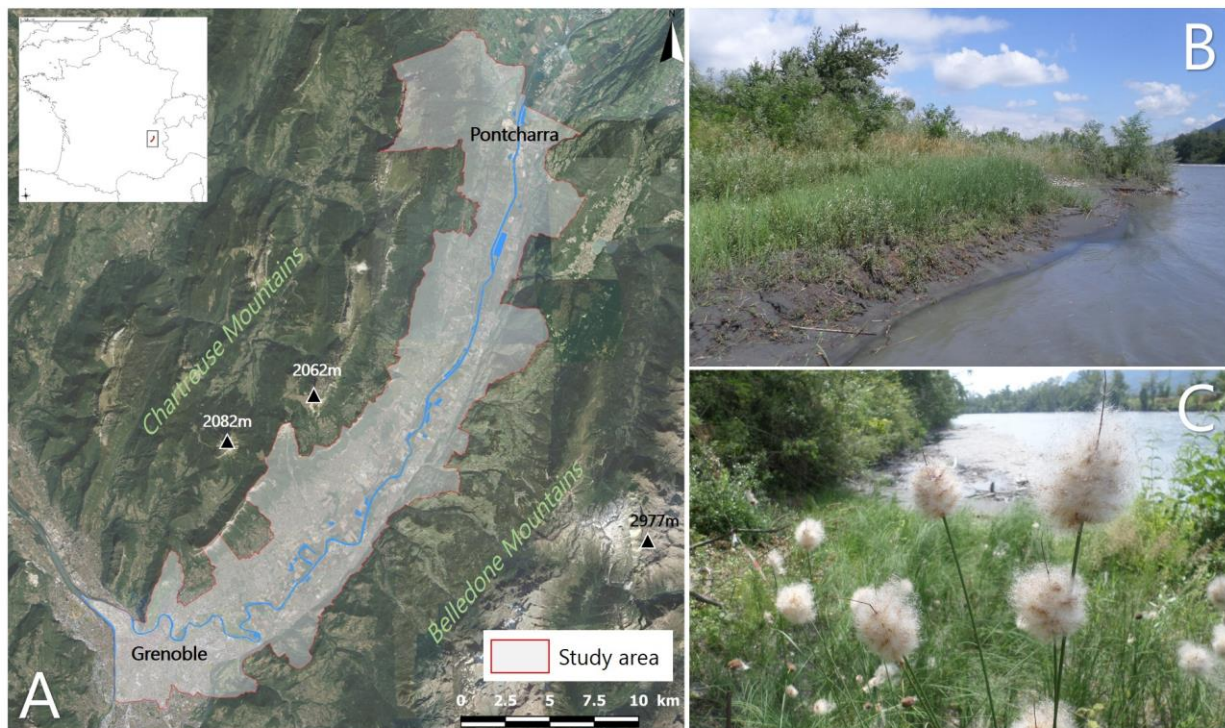


Figure 32. A - Study area on the Isère River (southeastern France) with altitude values of the main mountain peaks nearby (in white on the map). A *T. minima* patch in its vegetative state B - and fruiting state C - along the Isère River during the 2019 field surveys.

II.2.2. Species description

The Dwarf bulrush (*Typha minima* Hoppe) is a clonal plant pioneer species living on newly created bars and riverbanks from western Europe to central Asia (Csencsics & Müller, 2015; Prunier et al., 2010). Due to its pioneer characteristics, *T. minima* quickly colonizes open habitat covered in fine sediments, both through vegetative multiplication (Fig. 32 - B) and sexual reproduction (Fig. 32 - C) (Till-Bottraud et al., 2010; Csencsics & Müller, 2015). Flowering occurs between late spring and early summer, and *T. minima* is very recognizable during this period (Fig. 32 - C). A high turnover defines *T. minima* patch dynamics; local extinctions and new colonizations depend on flood disturbances that periodically rejuvenate the riparian habitat (Till-Bottraud et al., 2010; Csencsics & Müller, 2015). *Typha minima* alpine populations have decreased by 85% over the last century due to a deterioration in habitat quality and functionality, leading to its becoming a protected species at regional and

national levels in alpine countries (Prunier et al., 2010). In this study of *T. minima*, we defined a “patch” as either a single plant, or multiple plants (a stand) if the distance between two individuals was less than 15 m (a patch therefore contained from one to potentially thousands of individuals). We defined a “station” as one or more patches separated from the nearest patch either by the riverbed or by a distance of greater than 400 m.

II.2.3. Characteristics of patch boundary dynamics

To explore how sediment accretion, ecological succession and abiotic variables affect patch dynamics, we collected information on each *T. minima* patch at four points located 15 meters from the boundary: two around the downstream boundary (one inside and one outside) and two around the upstream patch boundary (one inside and one outside) (Fig. 33). Information was collected at a single point inside small patches (<30 m in length). Environmental characteristics were measured within a one square meter quadrat. Observations were carried out in 2016 and 2019, for optimal detection of the species (Fig 32 - C). We assigned four dynamics categories to each point by comparing two sets of patch polygons delineated in the summers of 2016 and 2019 with a geographic information system software (ArcGis 10.4). If *T. minima* was not present in either 2016 and 2019, the boundary point was classified as “Still Absent” (“SA”, Fig. 33); if *T. minima* was absent in 2016 but present in 2019, the boundary point was classified as “Progression” (“P”, Fig. 33); if *T. minima* was present both in 2016 and 2019, the boundary point was classified as “Maintenance” (“M”, Fig. 33); and if *T. minima* was present in 2016 but absent in 2019, the boundary point was classified as “Regression” (“R”, Fig. 33) (Annex 1). In 2019, 49 stations including 109 *T. minima* patches were monitored along the Isère River which corresponded to a total of 213 dynamics sampling (95 “Still Absent”, 95 “Progression”, 18 “Maintenance” and 5 “Regression”) (Annex 1).

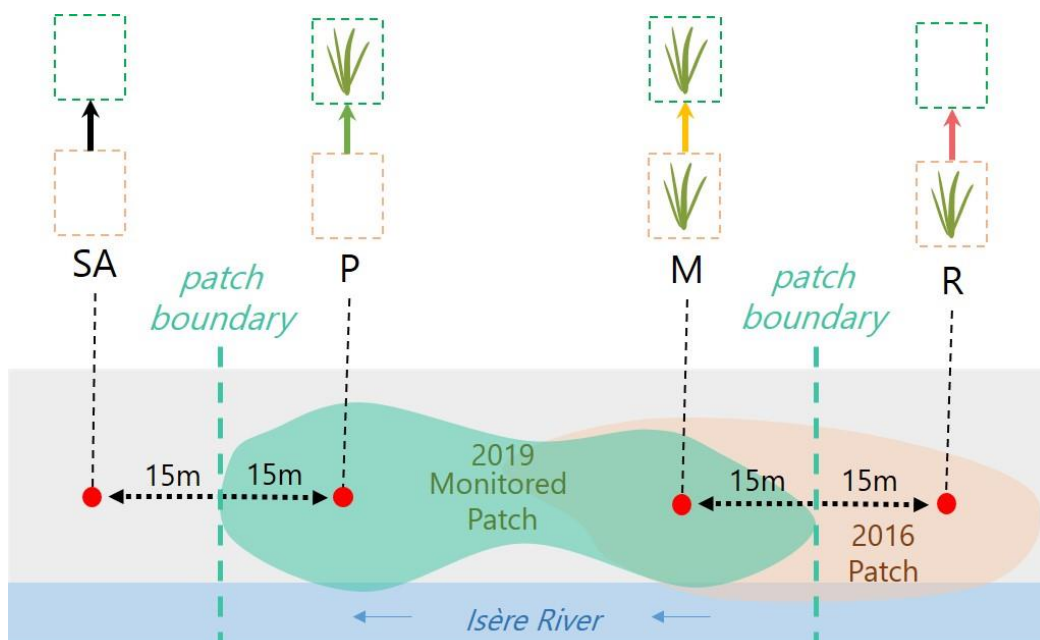


Figure 33. Location of the boundary measurement points and examples of patch boundary dynamics categories. The green polygon corresponds to a 2019 patch and the brown polygon to a 2016 patch. Four measurement points were surveyed in

2019 (red dots): outside and inside the patch boundary upstream; inside and outside the patch boundary downstream. Boundary measurement points were classified a posteriori into four patch boundary dynamics categories: "SA": Still Absent, "P": Progression, "M": Maintenance, "R": Regression.

Among the numerous abiotic variables linked to the sediment accretion process, sediment size (granulometry), layer thickness and height above mean water level were monitored in each patch during summer 2019. We estimated the proportion of ground covered by silt and sand (<2mm), gravel (2 – 20mm) and pebbles (>20mm) and we measured fine sediment thickness (in centimeters) by sinking a meter stick into the sediment until it reached bedrock, or a gravel or pebble layer. Patch shape and height above mean water level were recorded with a precision GPS (Trimble Geo 7X, precision Z 0.05m (height)).

We also measured successional and abiotic variables. We recorded vegetation cover as the absolute percentage of bare soil and each vegetation layer: herbaceous (0 to 1m), shrub (1 to 3m) and tree (more than 3m). We also recorded luminosity (a visual estimation of luminosity percentage reaching *T. minima*), basal diameter of the largest woody species (cm) in the patch and the number of dominant plant species (i.e. with a cover of more than 10%). All these cover estimates mentioned above (i.e. vegetation, substrates and luminosity) were visual estimations done by a single person.

II.2.4. Interaction between biotic and abiotic variables and *T. minima* frequency

To explore the interactions between biotic and abiotic variables and *T. minima* frequency, we recorded vegetation composition and cover, and height above mean water level for each *T. minima* patch in summer 2019. On the same patches, we measured *T. minima* frequency by pin-point contact (at least 100 points) with a minimum interval of five centimeters along transect located from one patch boundary to the other parallel to the river shore.

II.2.5. Data analyses

We processed all statistical analyses with the R software v 3.5.1 (R Core Team, 2016).

II.2.5.1. Correlation between patch boundary dynamics and environmental variables

Firstly, an ordination of the four boundary measure points was conducted using a Principal Component Analysis (PCA) on biotic and abiotic data [package "ade4" (Chessel et al., 2004)] to explore relationships between patch boundary dynamics and environmental factors. Secondly, we applied mixed models to test the differences in biotic and abiotic factors among the four categories of patch boundary dynamics. The dynamics categories were set as explanatory variables, environmental variables were the response variables and "station" was a random factor. We used either Linear Mixed Models (LMMs) or Generalized Linear Mixed Models (GLMMs) with different error

distribution families or link functions ["lme4" (Bates et al., 2015), "Matrix" (Bates & Maechler, 2012) and "MASS" (Venables & Ripley, 2002)]. For values between 0 and 1, we implemented glmmPQLs with a deterministic algorithm ["MASS" package, (Venables & Ripley, 2002)]. We built the glmmPQLs with a quasibinomial family error distribution and a logit link (for silt and sand, gravel, bare soil, herbaceous and shrub covers, and luminosity) or a log link (for pebble and tree covers). For continuous variables, we built an LMM for height above the mean water level. Then, for continuous and strictly positive data (sediment thickness and basal diameter of trees), GLMMs were implemented with a gamma error family and a log link. Lastly, a GLMM with a Poisson error family and a square root link was applied for the number of dominant species. We tested the independence between the model residuals and the fitted values to assess the models' accuracy. We then measured significance through F-tests (for linear models) or a Wald Chi-square (for generalized models) with 0.05 as the p-value threshold ["car" (Fox & Weisberg, 2019)]. If the test showed a significant difference, we applied a post-hoc multi-comparison test [with the "multcomp" (Hothorn et al., 2008) or "emmeans" package (Lenth et al., 2018)] with 0.05 as the p-value threshold. A p-value between 0.05 and 0.1 close to the threshold was interpreted as a trend.

II.2.5.2. Relationship between biotic and abiotic variables and *T. minima* frequency

In order to understand the relationship between abiotic and biotic variables and *T. minima* frequency and to confirm relationships previously demonstrated, we built a Structural Equation Model (SEM) ["piecewiseSEM" package (Lefcheck, 2016)]. This analysis, based on pathway dependence between variables, makes it possible to identify hypothesized relationships between selected variables (Lefcheck, 2016). We included *T. minima* frequency as the response variable and height above mean water level (in meters), wood cover (summed percentage of shrub and tree covers) and vegetation composition as predictor variables for each patch. In order to obtain a quantitative variable reflecting vegetation composition, we applied Non-Metric Multidimensional Scaling (NMDS) [preferably the "ade4" package, or the "vegan" package (Oksanen, 2015)] to the vegetation data (Annex 2). Patch coordinates along axis 1 of the NMDS analysis were used in the SEM as a proxy for "successional stage" as they were negatively correlated with ecological succession (Annex 3, high values for axis 1 coordinates indicate early successional plant communities).

The first step was to hypothesize the relationships between height above mean water level, tree cover, vegetation composition and *T. minima* frequency (Fig. 34). Since the patches were few in number (n=84), we selected only three explanatory variables to include in the SEM; we had previously removed correlated variables that had no effect on *T. minima* frequency (sediment cover, luminosity, herbaceous cover, bare soil and beaver presence; cf. model with all hypotheses within correlated data suppression in Annex 4). We fitted the SEMs from the previous mixed models according to our hypothesized relationship (Fig. 34) and added missing pathways if they had been highlighted by Fisher d-separation tests (Shipley, 2013). We chose the best SEM model as the one with the lowest Akaike Information Criterion (AIC) (Akaike, 1974; Burnham and Anderson, 2002) and no significant missing pathways (Annex 5).

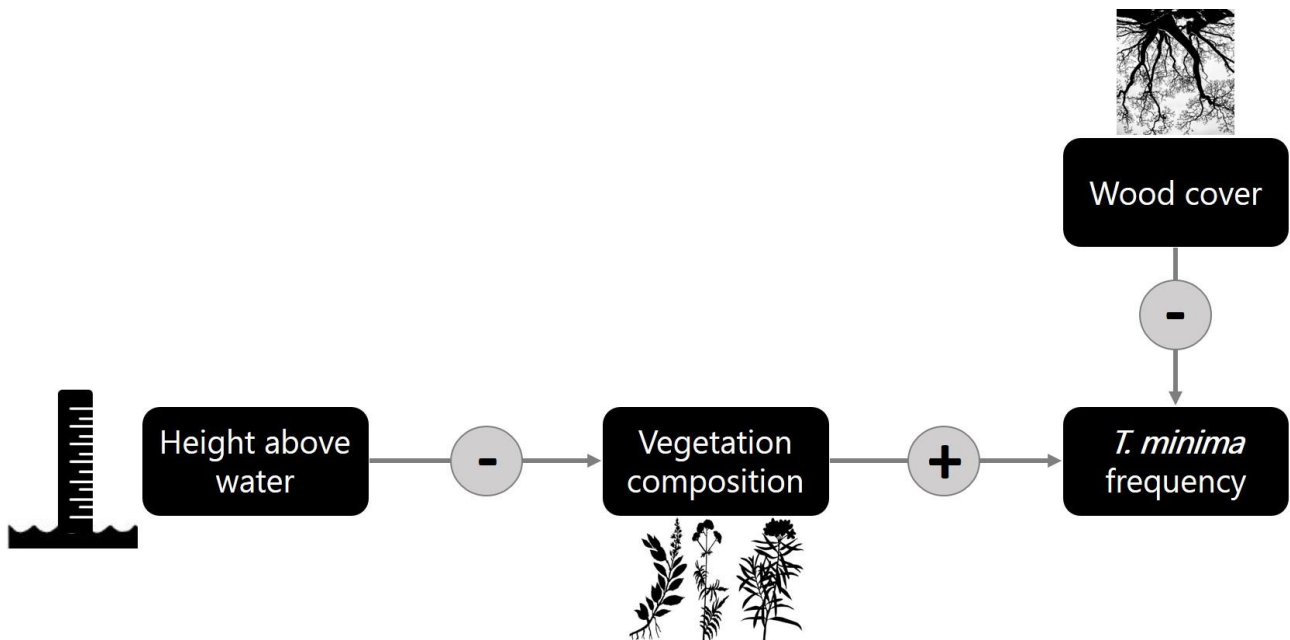


Figure 34. Pathway diagram representing the main relationships tested in the Structural Equation Modelling (SEM). Circles with "+" (positive) or "-" (negative) signs represent the hypothesized effect between the variable (tree cover, height above mean water level, successional stage (species coordinates on axis 1 (NMDS)) and *T. minima* frequency).

II.3. Results

The two first axes of the PCA explained 60% of the total dataset variance for *T. minima* (Fig. 35), and segregated the four patch boundary dynamics (PA, P, M & R) according to biotic and abiotic factors. Factors related to substrate (silt and sand, gravel, pebble percentage and available bare soil) were linked to axis 1 (Fig. 35) while factors related to vegetation cover (herbaceous and wood cover, luminosity) were represented on axis 2 (Fig. 35).

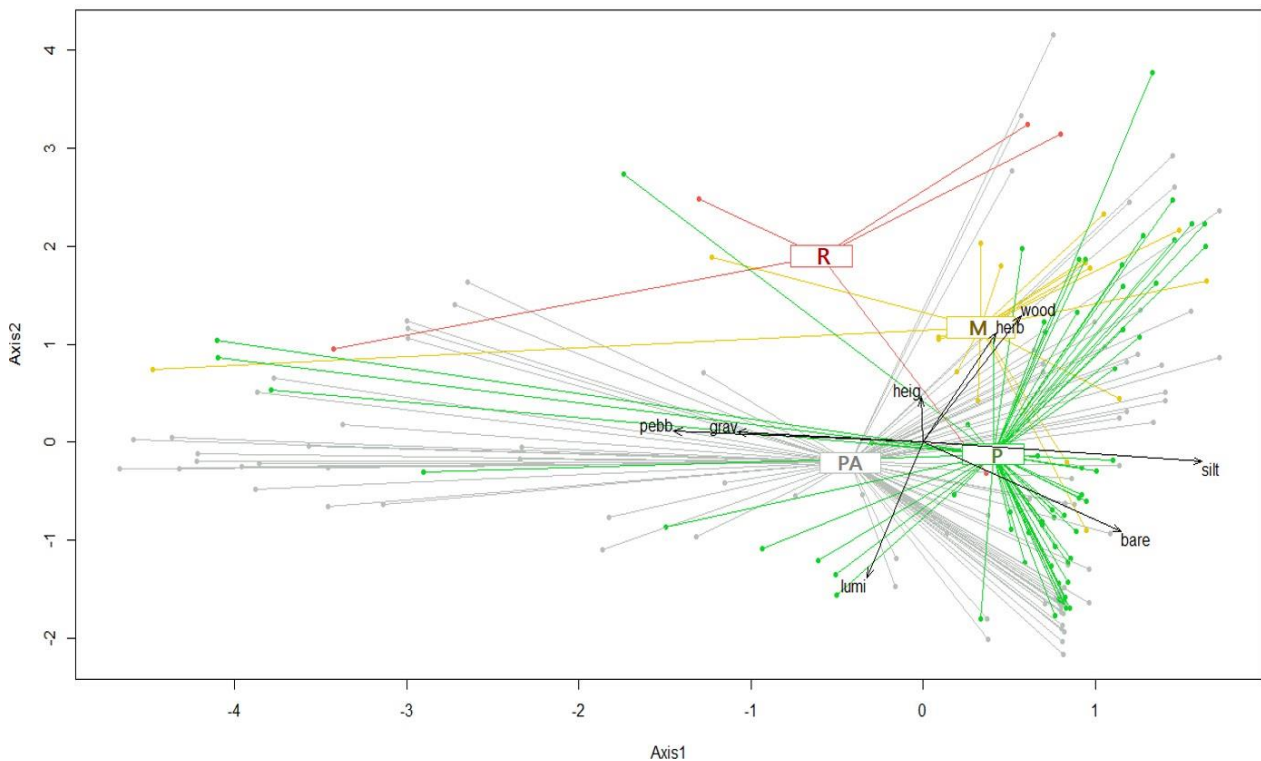


Figure 35. Principal Component Analysis (PCA) of biotic and abiotic factors related to patch boundary dynamics on two axes ("SA" Still Absent, "P" = progression, "M" = Maintenance, "R" = Regression). Arrows represent biotic and abiotic environmental variables ("height" = height above mean water level, "herb" = herbaceous cover, "wood" = Tree and shrub cover, "silt-sand" = percentage of silt and sand substrate, "grav" = percentage of gravel, "pebb" = percentage of pebble substrate, "bare" = percentage of bare soil, "lumi" = percentage of luminosity).

Firstly, bare soil, silt and sand were negatively related to patch regression whereas coarse substrate was positively related to regression (Fig. 35, axis 1). Luminosity was also negatively linked with patch regression. Therefore, regression was associated with high vegetation cover (axis 2) and a coarse substrate (axis 1) (Fig. 35). Secondly, high herbaceous and woody cover drove the maintenance of patch boundaries; inversely, high luminosity (due to low cover) inhibited maintenance (Fig. 35, axis 2). Moreover, a large portion of maintenance points were negatively linked to bare soil and silt and sand substrates (axis 1). Thirdly, bare soil, silt and sand substrates were linked with patch boundary progression, with most of the patches located to the right on axis 1, whereas a coarse substrate was negatively correlated with progression (Fig. 35). Finally, coarse substrates (pebbles and gravel) as well as bare soil and silt and sand substrate were linked with the absence of patch progression (PA); an equivalent number of patches are located on both sides of axis 1.

II.3.1. Abiotic factors: effect of fine sediment accretion and height above water level

The percentage of silt and sand in the substrate was significantly different in the four patch boundary dynamics categories ($X^2_3 = 24.50$, $p < 0.001$). It was significantly higher in progression (P) areas than in progression-absence (PA) areas (Fig. 36). The percentage of gravel was also significantly different between patch boundary dynamics ($X^2_3 = 20.76$, $p < 0.001$) with a higher percentage in regression

(R) areas than in progression and maintenance (M) areas. In progression-absence areas, the gravel percentage was significantly higher than in progression areas. Pebble percentage was also significantly different among dynamics categories ($X^2_3 = 17.74$, $p < 0.001$): pebble percentage was higher in progression-absence areas compared to progression areas (Fig. 36). Lastly, no significant difference was detected between sediment deposit thickness and patch dynamics ($X^2_3 = 6.33$, $p = 0.1$).

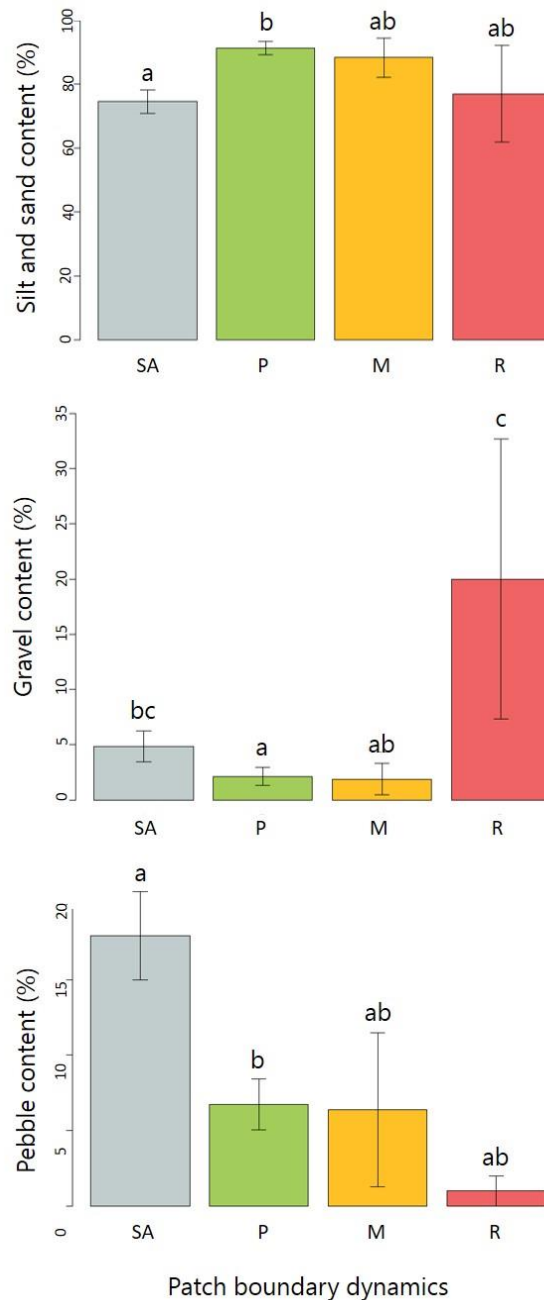


Figure 36. Granulometry in the four categories of *T. minima* patch boundary dynamics Still Absent (SA), Progression (P), Maintenance (M) and Regression (R): silt and sand (top), gravel (middle) and pebble percentage (bottom) contained in proportion to substrate, means with standard errors. Bars sharing a common letter are not significantly different (post-hoc Tukey test $p > 0.05$).

Height above mean water level was significantly different according to the patch boundary dynamics ($X^2_3 = 29.25$, $p < 0.001$, Fig. 37). Regression ($1.37 \pm 0.17\text{m}$) and maintenance ($0.63 \pm 0.16\text{m}$) areas

were located higher than progression ($0.23 \pm 0.05\text{m}$) and progression-absence ($0.14 \pm 0.07\text{m}$) areas (Fig. 37). Regression areas tended to be located at a marginally significantly higher height above mean water level than maintenance areas (post-hoc $t = -2.43$, $p = 0.07$).

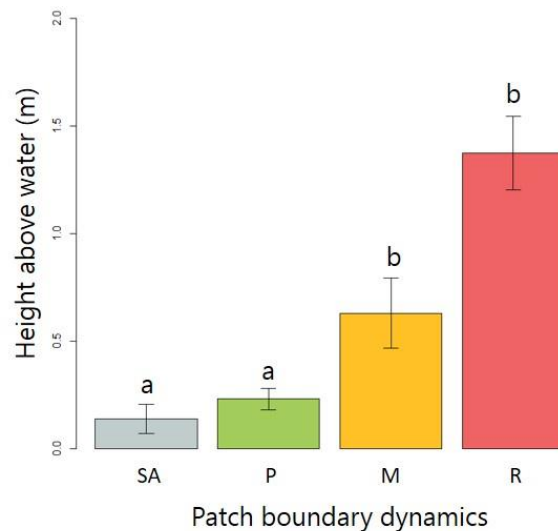


Figure 37. Height above the mean water level with standard errors for the four categories of *T. minima* patch boundary dynamics. Still Absent (SA), Progression (P), Maintenance (M) and Regression (R)). Plot represents vegetation cover means with standard errors (whiskers). Bars sharing a common letter are not significantly different (post-hoc Tukey test $p > 0.05$).

II.3.2. Biotic factors: vegetation cover effect on *T. minima* patch boundary dynamics

Significant differences were highlighted between patch dynamics and both herbaceous ($X^2_3 = 56.42$, $p < 0.001$; Fig. 38) and shrub cover ($X^2_3 = 18.25$, $p < 0.001$; Fig. 38). A trend was detected between patch dynamics and tree cover ($X^2_3 = 6.56$, $p = 0.09$). Herbaceous cover was the lowest for the progression-absence areas. Shrub cover was the lowest for progression-absence and progression areas. Herbaceous and shrub covers were the highest in the maintenance and regression areas (although for regression dynamics, shrub cover had high variability) (Fig. 38). While no clear trend was observable between tree cover and dynamics categories, a significant difference was detected between percentage of bare soil and patch boundary dynamics ($X^2_3 = 8.65$, $p = 0.03$) but the post hoc test was not significant. However, a gradient seemed to indicate higher available bare soil in progression-absence ($64 \pm 4\%$) and progression areas ($69 \pm 3\%$) compared to regression areas ($24 \pm 7\%$). A significant difference was also highlighted between the available light resource and the different categories of patch boundary dynamics ($X^2_3 = 8.86$, $p = 0.03$). Percentage of luminosity tended to be lower in regression areas than in progression and maintenance areas. The number of dominant species (cover $> 10\%$) tended to vary by patch boundary dynamics according to the Wald chi-square test ($X^2_3 = 7.12$, $p = 0.07$). A gradient seemed to emerge with fewer dominant species in progression-absence areas (0.91 ± 0.11) and more dominant species in regression areas (1.80 ± 0.58). Finally, the basal diameter of trees, used as a surrogate for vegetation patch age and habitat stability, did not differ among the four patch-boundary dynamics categories ($X^2_3 = 3.75$, $p = 0.29$).

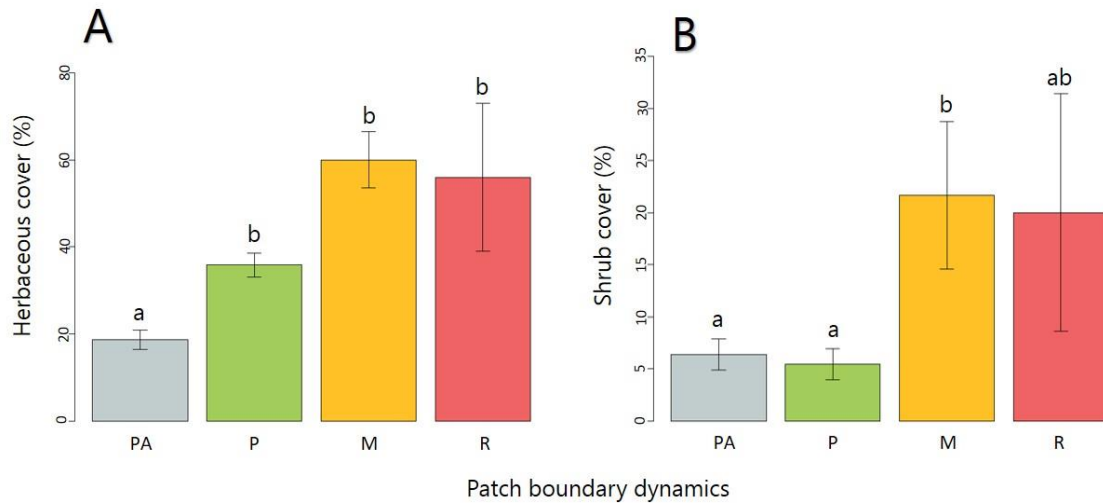


Figure 38. Differences between herbaceous cover (A) and shrub cover (B) for the four categories of *T. minima* patch boundary dynamics (Still Absence (SA), Progression (P), Maintenance (M) and Regression (R)). Plot represents vegetation cover means with standard errors (whiskers). Bars sharing a common letter are not significantly different (post-hoc Tukey test $p > 0.05$).

II.3.3. Links between biotic and abiotic processes

We fitted four SEM models to explain *T. minima* frequency (Annex 5). All the models showed a link between tree cover, height above mean water level, vegetation composition, and the interaction between height above mean water level and vegetation composition on the one hand, and *T. minima* frequency on the other hand (despite a low $R^2 = 0.03$). The third SEM was the best explanatory model, with no missing pathways (Fisher d-separation test $p > 0.05$) and the lowest AIC ("SEM3", AIC = 28, Annex 5).

Three positive relationships were detected (although non-significant, $p > 0.05$): between height above mean water level and woody cover; between height above mean water level and *T. minima* frequency; and between woody cover and *T. minima* frequency (Fig. 39). Only one significant, and negative, relationship was detected, between vegetation composition (NMDS Axis 1) and woody cover (p -value < 0.001 ***) (Fig. 39). R^2 values were high for vegetation composition and woody cover variations (0.70 and 0.42 respectively) but quite low for *T. minima* frequency variation (0.03) (Fig. 39).

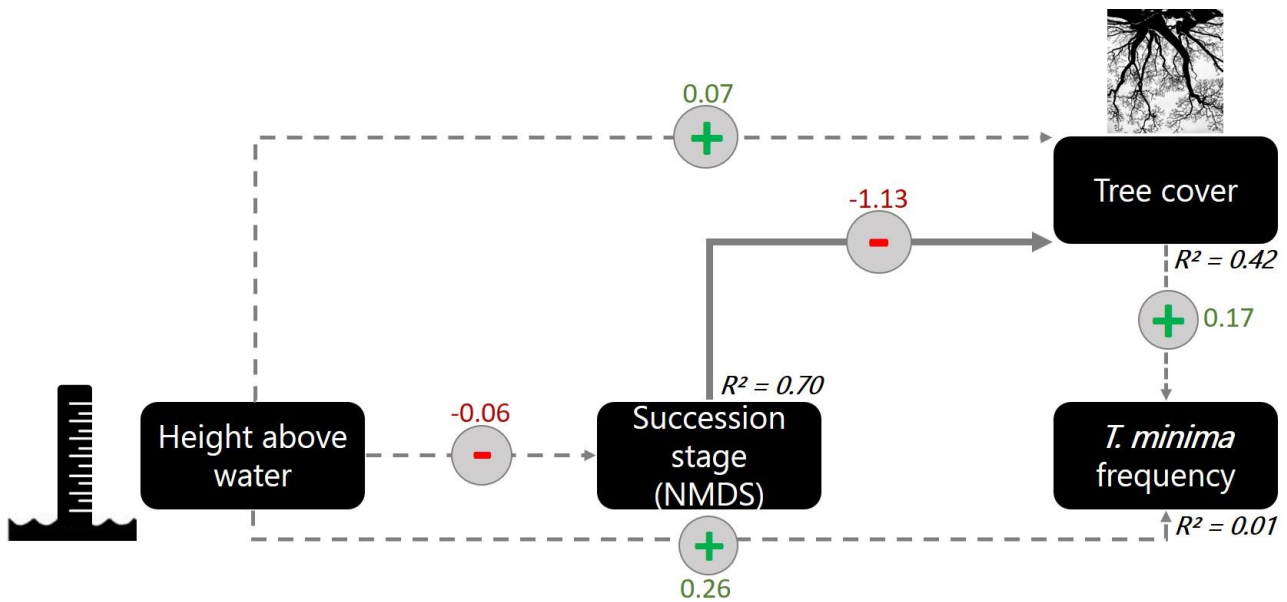


Figure 39. Pathway diagram (SEM3) illustrating the environmental factors affecting *T. minima* frequency. Grey circles show the standardized slope estimates. Dotted arrows represent non-significant links and the thick arrow represents a significant link ($p < 0.05$).

II.4. Discussion

We analyzed how sediment accretion and variability in vegetation succession affected patch boundary dynamics (“still absent”, “progression”, “maintenance” and “regression”) of the riparian herbaceous species: *Typha minima* Hoppe. Our results demonstrated that fluctuations in biotic and abiotic variables, linked to hydrogeomorphological and ecological processes, correlated with local patch dynamics but did not explain variations in *T. minima* frequency.

Bars located at low elevation related to river flow with a thick cover of silt and sand substrate, the presence of moderate herbaceous cover and low shrub cover explained *T. minima* establishment. Conversely, when alluvial bars were covered with coarser substrate and less herbaceous cover, the *T. minima* patch boundary did not seem to expand, though there were large disparities among patches. On higher bars, *T. minima* patch maintenance was associated with high silt and sand substrate and high herbaceous and shrub covers. We did not clearly identify any variables characterizing patch boundary regression, but that may be due to limited and overdispersed data. The relationship between bar height above water level, vegetation cover and succession stage did not explain variations in *T. minima* frequency.

We partially confirmed our first hypothesis that fine sediment deposits would favor patch progression and maintenance whereas coarse substrates would prevent progression. Indeed, *T. minima* colonized fine sediments and maintained its presence, a result consistent with Tabacchi (2019), who linked the presence of riparian pioneer tree species (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Salix fragilis* L. and *Salix atrocinerea* Brot.) to fine-grained sediments. Moreover, *Populus nigra* L. (a riparian pioneer tree) and *Phragmites mauritianus* Kunth (a riparian herbaceous species) also colonize alluvial bars covered by fines (Coller et al. 2000; Garófano-Gómez et al. 2017). This suggests that finer textures can favor seed germination and vegetative expansion while coarse sediment is unsuitable and may prevent

colonization (Prunier et al., 2010; Till-Bottraud et al., 2010; Popoff et al., 2021). Moreover, we found that a higher cover percentage of coarse sediments (pebbles or gravel) impeded *T. minima* patch progression (for pebbles) and triggered regression (for gravel). Both pebble and gravel substrates are often linked to newly formed bars (Corenblit et al., 2016) and rejuvenation processes during floods and high flow periods could explain progression absence and regression in our *T. minima* patches. Yet, coarse sediments have a higher drainage capacity while fine-grained sediments better preserve moisture; therefore coarse sediments may inhibit riparian pioneer species that need moist conditions (Gilvear et al., 2007; Gurnell et al., 2008). For instance, Gilvear (2007) showed that riparian vegetation colonized pioneer bars according to its drought tolerance related to grain size: drought-tolerant species (i.e. *Cytisus scoparius* (L.) Link and *Ulex europaeus* L.) established on coarse sediment while moisture-dependent species (e.g. Salicaceae) established on finer sediment. There is evidence that early successional species are more hygrophilous during their young stages (Gilvear et al., 2007) and *T. minima* may undergo a similar shift in ecological niche during its colonization process. Patch regression appeared to be characterized by a mixed substrate composed of silt and sand as well as gravel but this result must be considered with caution due to small number of replicates.

We did not clearly confirm our second hypothesis that *T. minima* patch progression and maintenance would mainly occur on bars located at a low height above mean water level. Both absence and progression mostly occurred at the closest to the water level, while patch maintenance and regression occurred at the highest locations. Since the height above mean water level was not measured in 2016 during the first survey, two explanations are possible. Firstly, the *T. minima* patches in 2016 may have been located close to the water level; this suggests that fine sediment deposition over the period had increased the height inside the patch at the points where maintenance/regression was tested. However, if such was the case, there should have been a significant relationship between fine sediment thickness and patch dynamics, which was not the case. On the other hand, *T. minima* patches in 2016 may have already been located higher above the water level than other neighboring patches; this might be related to the 2015 flood that reworked the lowest environments of the river. Then, some patch progression could have occurred in these low neighborhoods between 2016 and 2019, a timeframe when no major flood was recorded (<http://hydro.eaufrance.fr/>). This underlines the fact that the lowest bars (i.e. related to the the water level) are an inherently unstable habitat: these bars are highly exposed to disturbance regimes and erosion processes, which favor riparian pioneer species colonization but also make their maintenance uncertain (Picco et al., 2014; Gurnell et al., 2019). In such cases, patterns of species occurrence correlating with height above water level may not only reflect species colonization preference but also disturbance history. Hence, we were not able to make a conclusion about hypothesis 1.2 concerning the influence of an altitudinal gradient on *T. minima* progression. As for substrates and their relation to hypothesis 1.2, *T. minima* progression could be related to both water resource availability and limited competition due to high exposure to disturbance (Gurnell et al., 2019; Picco et al., 2014). This confirms previous results on hygrophilous pioneer species highlighting that *Carex nebraskensis* Dewey, *Juncus balticus* Wild. and *Alopecurus aequalis* Sobol. were related to low bar heights (0-30 cm) (Castelli (2000) and that *Carex angustata* could not survive more than 55 cm above the water level (Allen-Diaz, 1991), showing their specific distributions related to the moisture requirements and duration of immersion (Baattrup-Pedersen et al., 2013). Nonetheless, even if water availability drives *T. minima* progression, the species

may be more tolerant to distance from the water level than the species described in the above-mentioned studies (Allen-Diaz, 1991; Castelli et al., 2000). We noted that patch maintenance occurred at an average of 63 (± 16) cm above the mean water level. This greater tolerance to higher bar locations could be explained by *T. minima*'s clonal characteristics, which allow the plant to form an interconnected clonal network through its rhizomes (Klimes et al., 1997; Martínková et al., 2020). Clonal plants are able to transfer resources from nutrient-rich to nutrient-poor zones in heterogeneous habitats (see the "Spatial Division of Labor" concept, Stuefer et al., 1996). This probably gives clonal plants an advantage in riparian habitats, which are characterized by marked environmental gradients over small distances (Janssen 2019). Although in our study area, the elevated bars and islands were disconnected from disturbances that could eliminate riparian vegetation (Gilvear et al., 2007; Dufour et al., 2007; Picco et al., 2014), we did not find a significant effect of bar height on patch regression versus maintenance, despite a trend toward an altitudinal gradient. Indeed, regressing boundaries tended to be 0.75 m higher than stable patch boundaries. In riparian habitats, pioneer species may disappear because of continuous bar accretion, which eventually disconnects them from floods and their subsequent habitat rejuvenation (Janssen et al., 2020; Tabacchi et al., 2019). Nevertheless, in the absence of initial-state data (e.g. height above mean water level in 2016) in our study, we were not able to confirm that continuous bar accretion drove *T. minima* patch regression.

The results did not support our third hypothesis that high shrub or tree cover and low luminosity would lead to *T. minima* disappearance or at least prevent its progression. We found no evidence that *T. minima*, a pioneer herbaceous species (short-lived) was gradually replaced by pioneer shrub and tree species (long-lived), which are better adapted to stable environmental conditions and drought (Grime, 1979; Wardle & Peltzer, 2007). On the contrary, absence of *T. minima* seemed to be correlated with low herbaceous cover and an almost total absence of shrub and tree cover. As previously demonstrated, these areas were often associated with low bars located near the mean water level; this seems to be a rather unsuitable environment for vegetation development due to very frequent disturbances. Moreover, high luminosity and readily available bare soil are associated with the young successional stage of riparian habitats (Garófano-Gómez et al., 2017). Nevertheless, we cannot confirm that *T. minima* progression was related to high luminosity available even if we found a lack of progression with high levels of competing riparian vegetation.

We point out that *T. minima* colonization and growth occurred in areas with 20 to 40% herbaceous cover and that higher shrub covers were found several years after successful *T. minima* colonization. These results, which are parallel to a decrease in bare soil cover, may simply attest to normal ecological succession (Tabacchi et al., 1998; Garófano-Gómez et al., 2017). Accordingly, Geerling (2006) highlighted that both woody and herbaceous pioneer species colonized young soil with a low accretion rate and large open areas. There is evidence that riparian softwood species play a key role in fine-grained sediment and propagule trapping, which accelerates pioneer species patch progression (Karrenberg et al., 2002; Gurnell et al., 2012). Contrary to our assumption, shrub cover seemed to be more favorable to *T. minima* growth through habitat stabilization than unfavorable through light interception. Our results suggest that *T. minima* can grow surrounded by shrubs, without competitive exclusion, at least for a few years. Our results are consistent with Kleinhans

(2019), who demonstrated that a patch of riparian pioneer species could remain near patches of trees. The key role of the engineer species Salicaceae in substrate cohesion, fine-grained sediment accretion and bar flood resistance is, indeed, well known (Gurnell et al., 2012; Corenblit et al., 2014).

Lastly, *T. minima* patch regression was not clearly associated with high shrub or tree cover as we had hypothesized, even though previous studies had highlighted this as the main cause of pioneer communities' disappearance (Bertoldi et al., 2011; Corenblit et al., 2016; Corenblit et al., 2020). Firstly, on our study patches, tree cover remained very low (10% on average) and available luminosity rather high (80%), indicating that late successional riparian communities did not occur in our study. Secondly, the Eurasian beaver (*Castor fiber*) was ubiquitous along the river section we studied. *Castor fiber* acts as an engineer species by maintaining pioneer tree (*S. alba* and *P. nigra*) dominance at a young stage through grazing preferences (Piton et al., 2020). The succession process may therefore take longer, and only decades of monitoring would allow us to observe a transition from old *T. minima* patches to softwood or hardwood communities.

Numerous studies have shown the key role of interactions between hydrogeomorphological and biological processes in riparian pioneer vegetation development (Gilvear et al., 2007; Bertoldi et al., 2011; Hortobágyi et al., 2018). Using a SEM analysis, we did not validate the causal relationship between, on the one hand, height above mean water level, vegetation composition and vegetation cover and, on the other hand, *T. minima* frequency. Several limitations in our study may explain these results. Firstly, the pin-point frequency survey method gives a mean frequency for the entire patch and hides local variability, especially in large patches. As a result variation in *T. minima* frequencies induced by local changes in abiotic and biotic variables may not have been detected in larger patches and may not be a good indicator of patch dynamics and ecological succession. Indeed, we showed that, once settled, *T. minima* could grow in a large range of environmental conditions (within alluvial pioneer habitats) and frequency may be more related to former than to current habitat suitability. Moreover, other abiotic factors may have been absent from our theoretical model designed to explain variations in *T. minima* frequency, for example, substrate moisture, soil chemistry or riverbed typology (e.g. channel width, sinuosity). Including these variables would require supplementary investigations and field measurements. Nevertheless, we did highlight the causal pathway between bar height, successional stage and vegetation cover. Our model showed that ecological succession depends on height above mean water level, thus confirming that pioneer communities grow on low bars (Gurnell et al., 2012; Picco et al., 2014). Mature woody species cover was explained by an interaction between height above water level and vegetation; ecological succession induced more tall vegetation cover, as previously described in riparian succession models (Gurnell et al., 2016; Tabacchi et al., 2019).

Spatial variations in biotic and abiotic factors closely connected to river hydrology and geomorphology explained local *T. minima* patch dynamics and can be summarized within the "Fluvial Biogeomorphic Succession" (FBS) framework (Corenblit et al., 2007). Firstly, *T. minima* patch boundaries showing no progression (still absent), were characterized in some cases by coarse sediments and sparse vegetation cover on very low bars. This "geomorphic" phase results in freshly disturbed bars, and precedes vegetation establishment as the first step in riparian succession

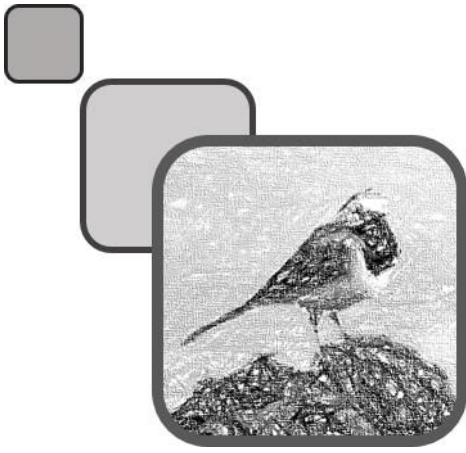
(Geerling et al., 2006; Corenblit et al., 2007; Gurnell et al., 2012). Secondly, we found that *T. minima* establishment occurred with the arrival of fine sediments and herbaceous pioneer vegetation, which corresponds to the “pioneer” phase (Corenblit et al., 2007; Gurnell et al., 2012; Picco et al., 2014). Thirdly, in the absence of major floods, *T. minima* maintained its presence and the shrub layer developed, very likely accelerating bar accretion and height increase (not demonstrated in our study); indeed, the “biogeomorphic” phase is where vegetation development accelerates accretion, thus inducing changes in vegetation composition (Corenblit et al., 2016; Corenblit et al., 2020; Corenblit et al., 2007). Theoretically, *T. minima* regression should occur during the “ecological” FBS phase, which is related to high, stable islands covered with mature vegetation including woody species (Corenblit et al., 2020). The low tree cover percentage recorded on our *T. minima* patches suggests that the mature succession stages were not favorable to our target species. In addition, the altitudinal gradient we revealed could also suggest that *T. minima* patch regression corresponded to the FBS “ecological” phase, characterized by a high bar-accretion rate and habitat disconnection from the disturbance regime and water tables (Corenblit et al., 2007). Nevertheless, our results did not allow us to demonstrate a bar-accretion effect on *T. minima* patch dynamics; because of the absence of initial-state data in 2016, we were only able to highlight a tendency toward a height effect. Our results also showed abundant coarse sediments and low tree cover in regression areas, which may indicate recently rejuvenated bars (the FBS “geomorphic” phase). It would be interesting to analyze the *T. minima* population dynamics in our study area over a longer time period by continuing the survey protocol in order to capture more patch regressions and better understand the drivers of regression dynamics.

II.5. Conclusion

To conclude, our results demonstrate the importance of fine sediment transport and deposition for pioneer habitat rejuvenation; these two processes maintain areas with limited vegetation cover, enabling *T. minima*. According to Stella (2019) and Corenblit (2020), riparian pioneer habitat maintenance through cyclical construction and destruction, is closely related to disturbance regime and natural river flow. The channelization and regulation occurring over the last century have strongly damaged the structure, diversity and natural dynamics of riparian habitats (Poff et al., 2007). Riparian species’ life cycles depend on naturally flowing rivers (Karrenberg et al., 2002); pioneer habitat and community conservation would be favored by maintaining and, if necessary, restoring natural disturbance regimes (Formann et al., 2014; Popoff et al., 2021). We previously highlighted that *T. minima* transplantation made local population recreation and maintenance possible at restored site scale (Popoff et al., 2021). Yet, the present study provides keystone for future *T. minima* conservation projects at larger scale (river section or watershed). Pioneer habitat recreation through restoration of natural river processes (water and sediment transport) made erosion and rejuvenation of alpine river bars possible (Bauer et al., 2018; Seer et al. 2018) and thus could promote *T. minima*. Artificial bar rejuvenation through island leveling (Bauer et al., 2018) may also recreate favorable conditions for *T. minima* and sustain remaining populations. In both cases, natural conditions their recreation may enhance and complement restoration projects for conservation of alpine *T. minima* populations at multiple scales. Consequently, future research should focus on the hydrogeomorphological factors

affecting favorable habitat distribution and dynamics (Renoflat and Nilsson, 2008; Greet et al., 2011); *T. minima* population dynamics should therefore be studied at a large scale on rivers with different water and sediment flows as well as different containment and exploitation histories.

Chapitre 3



III. Sand burial has more negative impacts than does interspecific competition on a riparian pioneer plant species: the Dwarf bulrush (*Typha minima* Hoppe)



©Nadège Popoff

« La nature tout comme l'homme ont la résilience en commun : adaptation, acclimatation, restauration et équilibre. »

Kheira Chakor

Ce troisième chapitre a pour objectif de mieux comprendre les paramètres environnementaux en cause dans la régression des populations de *T. minima*. Nous avons testé les effets d'un paramètre biotique : la compétition interspécifique ; et les effets d'un paramètre abiotique : l'ensevelissement par les sédiments, sur les stratégies de croissance et de reproduction de *T. minima*. Ces travaux visent à améliorer les mesures de conservation de *T. minima* par l'identification des potentiels facteurs impliqués dans la disparition l'espèce. Ce chapitre, présenté sous le format d'un article scientifique, se base sur l'analyse des données issues d'une expérimentation *ex-situ* menée entre 2019 et 2020.

Résumé

Les processus biotiques et abiotiques, ainsi que leurs interactions, sont les principaux moteurs de la dynamique des communautés riveraines. Cependant, leurs effets sur les traits des espèces pionnières riveraines restent mal connus.

Afin de combler ce manque de connaissance, nous avons mis en place une expérimentation *ex-situ* pour tester les effets de la compétition interspécifique et de l'ensevelissement par les sédiments sur la survie ainsi que les stratégies de croissance et de reproduction d'une espèce pionnière protégée : la petite massette (*Typha minima* Hoppe). Le principal objectif de cette étude était d'identifier les processus impliqués dans le déclin des populations de *T. minima* dont le linéaire régressa de 85% en moyenne au cours du siècle dernier. Deux modalités ont été étudiées : *T. minima* transplantée seule et *T. minima* transplantée en compétition avec *Salix alba*, ainsi que deux facteurs: enseveli ou non enseveli par les sédiments fins. Les individus ont été placés dans des containers individuels, répliqués 12 fois, immergés dans un bassin en Avril 2019. Au cours de la seconde période de végétation (Juin 2020), nous avons mesuré le taux de mortalité ainsi que plusieurs traits liés à la compétition (*e.g.* longueur des feuilles, nombre de clones, biomasse aérienne), aux réserves énergétiques (*e.g.* biomasse et diamètre des rhizomes, longueur des entrenœuds) et à l'investissement dans la reproduction sexuée (nombre, longueur et biomasse des inflorescences). Les analyses montrent que la pression de compétition interspécifique testée a peu d'effet sur *T. minima* ; cette dernière réduit légèrement le nombre d'inflorescences et d'individus. L'ensevelissement par les sédiments, quant à lui, induit un taux de mortalité important, à l'origine d'une diminution de tous les traits liés aux stratégies de croissance et de reproduction. Plusieurs effets d'interaction entre la compétition et l'ensevelissement par les sédiments ont été détectés.

Ces résultats indiquent que *T. minima* est plus résiliente à la pression de compétition, qu'à l'ensevelissement par les sédiments dans les conditions testées dans le cadre de l'expérimentation.

Afin de mieux comprendre les menaces qui pèsent sur les populations alpines de *T. minima*, de futurs travaux pourraient étudier *in-situ* l'effet d'un gradient de compétition et d'ensevelissement sur les stratégies de *T. minima*. D'autres paramètres abiotiques, tel que la disponibilité des ressources et l'exposition aux perturbations, pourraient être testés.

Copie de l'article : « Popoff, N., Jaunatre, R., Le Bouteiller and Evette, A.. « Sand burial has more negative impacts than does interspecific competition on a riparian pioneer plant species: the Dwarf bulrush (*Typha minima* Hoppe) ». A soumettre dans la revue "*Freshwater Biology*" (<https://onlinelibrary.wiley.com/journal/13652427>).

Sand burial has more negative impacts than does interspecific competition on a riparian pioneer plant species: the Dwarf bulrush (*Typha minima* Hoppe)

Nadège Popoff¹, Caroline Le Bouteiller², André Evette¹, Renaud Jaunatre¹

¹ Univ. Grenoble Alpes, Inrae, LESSEM, F-38402 St-Martin-d'Hères, France.

² Univ. Grenoble Alpes, Inrae, ETNA, F-38402 St-Martin-d'Hères, France.

Abstract

Both biotic interactions and abiotic processes are important factors driving changes in riparian communities. However, little is known about their effects on plant traits that could lead to the disappearance of riparian pioneer species over time. To fill in this knowledge gap, we conducted an *ex-situ* experiment to test the effects of interspecific competition and sediment burial on the survival, growth and reproduction strategies of an endangered pioneer plant species: *Typha minima* Hoppe. The main objective of the study was to identify the potential causes of this species' decline; *T. minima* populations have decreased by 85% in the Alps over the last century. We studied two modalities: *T. minima* alone and *T. minima* in competition with *Salix alba*, and two factors: buried or unburied conditions. The plants were placed in individual containers replicated 12 times and the containers were immersed in a pond in April 2019. During the second vegetation period (June 2020), we monitored mortality rates as well as several traits related to competitive vigor (leaf length, number of ramets, leaf biomass), energy storage ability and spatial exploration (rhizome biomass, diameter and internode length), and sexual reproduction investment (number, length and biomass of inflorescences). Our analysis showed that interspecific competition had little effect on *T. minima*; it only reduced inflorescence and stem number. On the contrary, sediment burial induced a high mortality rate and strongly decreased all the monitored traits related to growth and reproduction strategies. Interaction effects between competition and sediment burial were detected; indeed, leaf length and rhizome biomass were even more reduced in containers with *S. alba* and burial. Our results highlight that *T. minima* is more resilient to interspecific competition than to sediment burial, which may therefore have played a stronger role in the species' population decline. To better understand alpine population trends, future research should be focused on other abiotic factors such as water resource availability, disturbance regimes and habitat disconnection induced by bar aggradation processes.

III.1. Introduction

Riparian plant species life cycles are mainly driven by biotic interactions and disturbance regimes (Naiman et al. 1998; Tockner et al. 2002). Floods and associated hydrogeomorphological processes (erosion, accretion, immersion) impact vegetation succession and biotic interactions within riparian communities along spatial and temporal gradients (Camporeale et al. 2013; Vesipa et al. 2017).

On the one hand, disturbance regimes in riparian habitats are mainly characterized by seasonal floods that induce sediment transport through erosion and accretion processes (Naiman et al. 1998). Erosion plays a major role in propagule establishment by providing suitable open areas with little competition for pioneer species colonization, thus resetting vegetation succession (Corenblit et al. 2007; Merritt & Poff 2010). Accretion is similarly involved in the creation of favorable conditions for vegetation development through sediment, organic matter and nutrient input (Gurnell et al., 2016; Vesipa et al., 2017). Nevertheless, sediment deposition can also bury existing vegetation, thus acting as a stressor by decreasing oxygen and luminosity (Olde Venterink et al. 2006; Saint-Laurent et al. 2019). Sediment deposition may therefore reduce the growth and survival of riparian species (Gurnell et al. 2016; Kui & Stella 2016). Studies on clonal plant responses to sediment burial show that burial does indeed reduce survival, biomass production and seed production (Fan et al. 2018a; Wilcox & Shafroth 2013; Yu et al. 2004) but, concurrently, it may also increase internode length, stem growth and vegetative reproduction in surviving plants (Disraeli 1984; Maun & Lapierre 1984). For instance, inflorescence production is negatively correlated with the severity of disturbances that reduce light available (Henderson & Hacker 2015; Rosef et al. 2020). Clonal plants, however, are able to adapt their colonization and reproduction strategies in order to be more resistant to sediment burial during moderate disturbances (Chen et al. 2017; Fan et al. 2018a). Clonal plants modulate their spacer length (the distance between two nodes) through "guerilla" growth strategies which make higher spatial exploration possible through longer internode production related to resource distribution (Doust 1981; Winkler & Fischer 2002). For instance, to survive sediment burial, clonal plants can shift their growth investment and resources from unburied to buried ramets to improve vertical growth and internode length thanks to clonal integration (Burylo et al. 2015; Yu et al. 2002).

On the other hand, riparian plant growth and survival is also affected by biotic interactions such as competition and facilitation within communities (Tealdi et al. 2013). Interspecific facilitation may occur when another species suppresses competitors (Wu et al. 2018), captures sediment and propagules (Nilsson et al. 2010), improves soil properties (Crocker et al. 2017; Polvi & Sarneel 2017) or modifies microclimatic conditions (Moro et al. 1997). For instance, Corenblit (2018) showed the positive role of Salicaceae species on pioneer riparian plant establishment through sediment cohesion and an increase in bar resistance, nutrient capture and water availability. Interspecific competition occurs when plant species compete for limited resources such as light, nutrients, carbon or water, thus negatively affecting their growth, biomass or survival (Callaway & Walker 1997; Tealdi et al. 2013). In addition, the energy cost of sexual reproduction increases in a resource-limited environment (Dostál et al. 2009) and investment in flower production (height, weight and number) negatively correlates with competition intensity (Chun & Choi 2009; Dostál et al. 2009). Clonal plants have developed several growth strategies in response to competition that induce changes in

environmental resource distribution (De Kroon et al. 2004). For instance, a division of labor may occur: in areas of low competition and moderately available resources, ramet specialization is possible through the overdevelopment of the organs specialized in their acquisition (Holzapfel & Alpert 2003; Stuefer 1998); The resources are then transferred to clones in areas of high competition pressure and low resource availability through clonal integration, or the translocation of vital resources among connected ramets (De Kroon et al. 1996). Clonal plants may also implement a “guerilla” growth strategy in response to interspecific competition by increasing spatial exploration through longer internodes, or a “phalanx” growth strategy by shortening internode length to increase local stem density, thus increasing competitiveness (Saiz et al. 2016; Winkler & Fischer 2002). This adaptive strategy of spacer length regulation can also occur in response to disturbances; greater internode length makes it possible to colonize open habitats faster (Winkler & Fischer 2002). Physiological integration plays an important role in improving resource acquisition, translocation, biomass allocation among clones, thus enhancing their competitive vigor (Estrada et al. 2020; Pu Wang et al. 2021). Under competition, clonal plants may also invest more in vegetative reproduction (e.g. ramet number) to improve competitiveness and survival (Dietz et al. 2002; Dostál et al. 2009).

As a result, clonal plant traits linked to vegetative multiplication (internode length, ramet number), sexual reproduction investment (number, length and biomass of inflorescences) and biomass production (above- and below-ground biomass) respond to both interspecific competition (Cornelissen et al. 2014; Rösch et al. 1997) and burial disturbance (Burylo et al. 2015; Yu et al. 2002). These traits are therefore good indicators of the effects of competition and burial on clonal plants.

However, few studies have investigated how competition and sediment burial taken together affect clonal plant growth allocation and reproduction strategy. Indeed, the study of functional traits that reflect energy storage (competition, resilience), spatial exploration (avoidance, foraging), competitive vigor and sexual reproduction strategy could provide information on potential interaction effects.

Over the last few decades, species diversity and riparian pioneer communities have decreased along channelized and regulated rivers while exotic, ruderal and mature vegetation has increased (Corenblit et al. 2020; Czortek et al. 2020; Poff et al. 2007). The decline in pioneer herbaceous species is usually attributed to competitive exclusion induced by the development of woody species and an increase in sediment accretion rate caused by a lack of disturbance (Corenblit et al. 2020; Kleinhans et al. 2019; Picco et al. 2014). Aggrading bars gradually become less frequently flooded and rejuvenated, so hygrophilous herbaceous pioneer species, well adapted to disturbance, are gradually replaced by tree species favoring more stable conditions (Poblador Ibáñez 2018; Tabacchi et al. 2019). Nevertheless, the effects of sediment accretion and interspecific competition on the growth and reproductive strategies of herbaceous pioneer plant species and how this leads to their decline remains poorly documented (Stella and Bendix, 2019).

We therefore implemented an *ex-situ* experiment to study the effects of sediment accretion and of competition with Salicaceae on the Dwarf bulrush (*Typha minima* Hoppe). We addressed the following question: How do interspecific competition with a pioneer tree species (*Salix alba* L.) and disturbance by silt burial affect the competitive vigor and reproduction strategies of *T. minima*? We hypothesized that interspecific competition and sand burial would reduce *T. minima* survival and competitiveness through the decrease in plant’s biomass investment (above- and below-ground)

and inflorescence production. At the same time, spatial exploration would increase through "guerilla" strategy implementation.

III.2. Materials and Methods

III.2.1. Site description

The experimental site was set up in the Isère River valley, a Rhône River tributary flowing over 286km in the French Alps. Snowmelt and precipitation induce seasonal spring and fall floods (Jourdain et al. 2015) that can reach 420 m³/s annually in Grenoble (<http://www.hydro.eaufrance.fr/>). The riparian habitats on Isère riverbanks include pioneer herbaceous and softwood communities mainly composed of the following species: *Calamagrostis ssp.*, *Phalaris arundinacea* L. and *Typha minima* Hoppe; *Salix alba* L., *Salix triandra* L., *Populus nigra* L., *Populus alba* L., *Alnus glutinosa* L. (Girel et al. 2003).

III.2.2. Plant material

T. minima is a herbaceous clonal plant species colonizing pioneer bars and riverbanks of alpine and pre-alpine rivers (Prunier et al., 2010; Till-Bottraud et al., 2010). Its alpine population has decreased by 85% over the last century through a deterioration of habitat quality and functionality (Prunier et al., 2010). The initial plant material used in our experiment was taken from natural populations and was then multiplied and grown in a nursery during a mitigation procedure for future transplantation along the Isère River (Popoff et al., 2021). Forty-eight rhizomes of *T. minima* were collected, washed and cut into similar-sized pieces before measuring (3.8 ± 1.3 cm) and weighing them (10.4 ± 2.7 g). We counted the rhizome buds on each piece before transplanting them into temporary containers filled with a silty sand substrate. We chose the White willow (*Salix alba* L.) as a competitor to test the interspecific competition effect, because it is the most common species co-occurring with *T. minima* in the study area. *S. alba* was present in 80% of the *T. minima* patches monitored in 2019 along the Isère River (Popoff et al. 2019). Moreover, *Salix* species are known for their high growth rate and dense root system, which may outcompete other species. Forty-eight 30-cm-long *S. alba* cuttings were collected along the Isère River in March 2019 a few kilometers from the experimental site and stored in temporary containers filled with water.

III.2.3. Experimental design

We set up the experiment in a plant nursery located in the Isère valley (45.248735 N, 5.878843 E) (Fig. 40). An above-ground pond (6.5 x 2.5 x 1 m) orientated South East to North West was built and filled with 15 cm of water (Fig. 40 and 41). In April 2019, we transplanted one *T. minima* rhizome 5 cm deep in each of 48 rectangular containers (0.4 x 0.3 x 0.32 m) with a pierced bottom to ensure contact with the pond water. We filled the containers with silty and sandy alluvial sediments collected on Isère bars close to the experimental site.

First, to test the effect of interspecific competition, we sunk two *S. alba* cuttings 15 cm deep into 24 containers ("TS" and "TSB", Fig. 40 - A). These containers were randomly distributed throughout the nursery pond and were separated from each other by at least 10 cm (Fig. 40 - B).

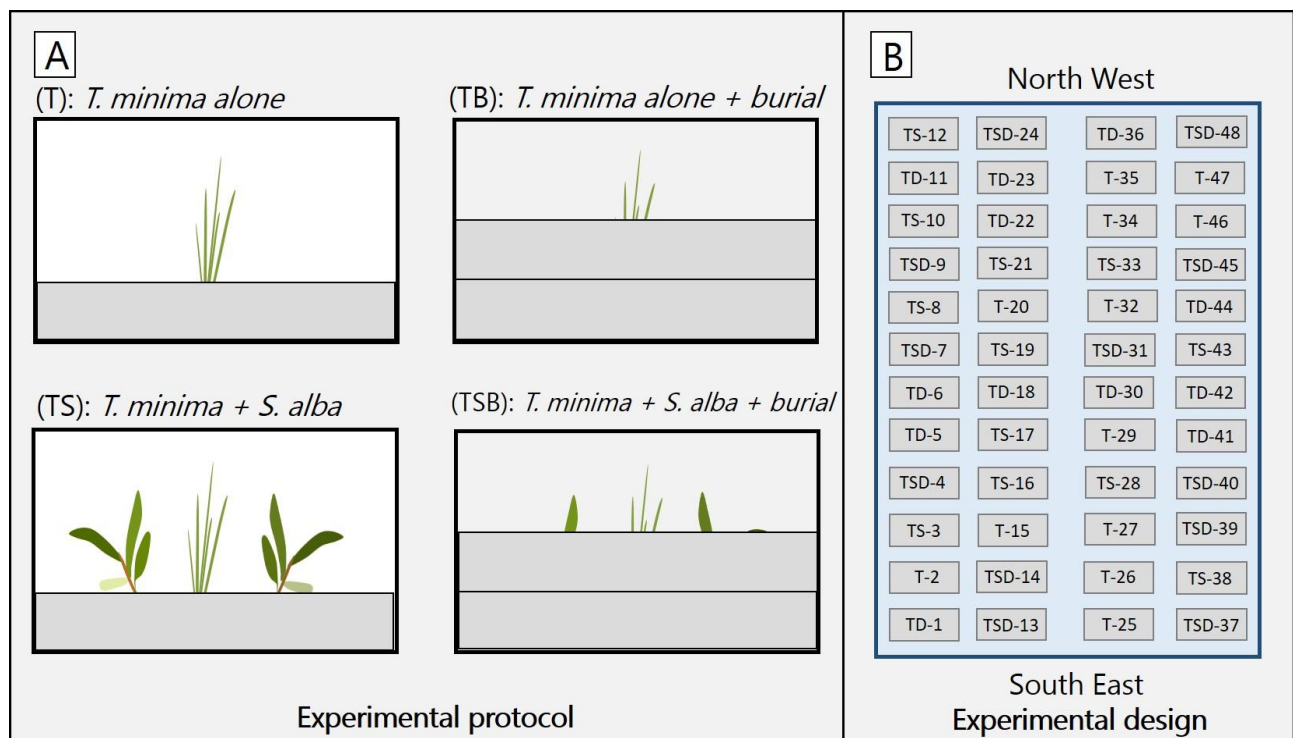


Figure 40. **A** - Four treatments were randomly set up in a nursery pond (6.5 x 2.5 x 1m). **B** - Details of the four treatments with "T": *T. minima* alone, "TS": *T. minima* + *S. alba*, "TB": *T. minima* + burial (10 cm), "TSB": *T. minima* + *S. alba* + burial (10 cm).

To test the burial effect, in July 2019 (the main flooding and growing season), we added container extensions filled with 10 cm of silty and -sandy alluvial sediments to 12 randomly chosen containers with *T. minima* alone and 12 randomly chosen containers with *T. minima* and *S. alba* (Fig. 40 and 41 - A).

This resulted in a total of four different treatments of 12 containers each: "T": *T. minima* alone; "TS": *T. minima* + *S. alba*; "TB": *T. minima* + burial (10 cm); and "TSB": *T. minima* + *S. alba* + burial.



Figure 41. A - The nursery pond containing the four *T. minima* treatments: alone (control), with competition, buried, and buried with competition. B - *T. minima* inflorescence measured in June 2020.

III.2.4. Functional traits and measurements

To evaluate *T. minima*'s response to interspecific competition with *S. alba* and to burial in silt and sand alluvial sediments, we selected several functional and clonal traits regarding fitness, competitive vigor, energy storage, spatial exploration and investment in sexual reproduction (Tab. 1).

Tableau 1. Functional traits selected to study competition and burial effects on *T. minima*.

Trait	Sampling	Function	References for competition effect	References for burial effect
Mortality rate	All			(Burylo et al. 2012; Kui & Stella 2016; Lowe et al. 2010; Yu et al. 2004)
Leaf length	All if <10, 10 if >10	Resource acquisition, competitive vigor and spatial exploration strategies	(Atwater et al. 2017; Berger et al. 2006; Bittebiere et al. 2012; Bittebiere & Mony 2015; Muench & Elsey-Quirk 2019; Yong-Jian Wang et al. 2019)	(Burylo et al. 2012; Disraeli 1984; Fan et al. 2018b; Kui & Stella 2016; Maun & Lapierre 1984; Renofalt & Nilsson 2008)
Number of ramets	All or quadrat (10x10cm)			
Dry leaf biomass	All			
Rhizome diameter	All if <10, 10 if >10	Resource acquisition, competitive vigor, energy storage (disturbance resilience) and colonization ability	(Bittebiere & Mony 2015; Chun & Choi 2009; Tealdi et al. 2013; Shuqiong Wang et al. 2019)	(Brown 1997; Burylo et al. 2012; Disraeli 1984; Fan et al. 2018b; Maun & Lapierre 1984)
Dry rhizome biomass	All			
Number of rhizome buds	All			
Shoot-root biomass ratio	All	Spatial exploration strategy (disturbance resilience)		(Brown 1997; Burylo et al. 2012; Wallén & Wallen 1980)
Number of inflorescences	All	Sexual regeneration and investment	(Chun & Choi 2009; Dietz et al. 2002; Dostál et al. 2009)	(Henderson & Hacker 2015; Rosef et al. 2020; Xiao et al. 2015)
Number of male inflorescences	All			
Dry biomass of individual female inflorescences	All if <10, 10 if >10			
Length of female inflorescences	All if <10, 10 if >10			
Length of male inflorescences	All if <10, 10 if >10			
Female-male inflorescence ratio	All			

First of all, we recorded *T. minima* mortality for each of the containers after 14 months at the end of the experiment. We recorded the *T. minima* above-ground traits (leaf length, number of ramets, leaf biomass) related to resource acquisition and competitive vigor strategy (Tab. 1). To prevent a border effect from higher-than-normal ramet density due to the limited space in the containers, we defined a buffer zone (3 cm in width) between the central part of the container and the container walls where no measurements were taken.

For above-ground traits, we measured ten of the longest *T. minima* leaves in each treatment, or all of the longest leaves if there were fewer than 10. In a quadrat sample (10x10 cm) from each container, we either counted the number of ramets, or estimated when ramet number was high; we then extrapolated that value to the whole container. Next, all leaves were collected and dried at 60°C until weight stabilization (3 days) before being weighed with a precision balance (0.01g).

We recorded the below-ground *T. minima* traits reflecting energy storage and spatial exploration abilities (Tab. 1). We collected all the rhizomes contained in 25% of the container volume (after excluding the buffer). We measured the diameter of the ten largest rhizomes and the ten longest internode spaces. The rhizomes were then dried at 60°C until weight stabilization (4 days), and weighed with a precision balance (0.01g). We then calculated the shoot-root biomass ratio.

Finally, we investigated reproduction strategy through *T. minima*'s investment in sexual reproduction as characterized by floral traits (Tab. 1). We counted the total number of inflorescences in each container, then the number of male inflorescences alone (surprisingly, some individuals produced

only male inflorescences). We randomly chose ten inflorescences per container and measured them from base to tip with a caliper (1 mm precision); we then measured the male and female inflorescences separately (Fig. 41 - B). If there were fewer than ten inflorescences in the container, we measured them all. We also calculated the female-male inflorescence length ratio. Finally, all the inflorescences were dried at 60°C until weight stabilization (7 days) and total weight per container was calculated. Ten female inflorescences from each container were weighed individually. The related data are available in the supplementary material (Annex 6).

III.2.5. Statistical analysis

Analyses were performed with the R software v 3.5.1 (R Core Team, 2017). We investigated the effects of interspecific competition, burial and the interaction between these two factors on selected *T. minima* functional traits. First, we implemented Linear Models (LM) or Generalized Models (GLM) from different error distribution families or link functions [lme4 (Bates et al., 2015), Matrix (Bates & Maechler 2012) and MASS (Venables & Ripley 2002) packages]. In each model, burial and interspecific competition were set as fixed factors and the functional traits as response variables. The detailed models are available in the supplementary material (Annex 7).

III.2.5.1. Mortality rate

To determine if burial and competition affected *T. minima* mortality rate, we built a GLM with a binomial error distribution and a log link for mortality rate, a binary variable (0 or 1).

III.2.5.2. Resource acquisition and competitiveness

For *T. minima* leaf length, a continuous and strictly positive variable, a GLM with a gamma family error and an inverse link was implemented. For count data, such as the number of ramets, we built a GLM with a Poisson family error and a square root link. Lastly, for dry leaf biomass, a continuous and over-dispersed variable, we implemented a GLM with a negative binomial and an identity link (Hervé 2018).

III.2.5.3. Energy storage and spatial exploration

We used a GLM with a Gamma family error (for continuous and strictly positive data) with a log link for rhizome diameter and shoot-root biomass ratio, and with an inverse link for internode length. We then fitted a GLM with a negative binomial and an identity family error for rhizome biomass, a continuous and over-dispersed variable. To finish, a GLM was implemented with a Poisson family error and a square root link for the number of rhizome buds (count data).

II.2.5.4. Investment in sexual reproduction

On count data (total number of inflorescences and male inflorescences alone), we implemented a GLM with a Poisson family error and a square root link. We then built a GLM with a gamma family error and a log link for continuous and strictly positive data: the dry biomass of individual female inflorescences, the dry biomass of all the female inflorescences, average inflorescence length, the length of female inflorescences alone, and the length of male inflorescences alone. Lastly, we built a GLM with a quasi-binomial family error and a log link for the length ratio between male and female inflorescences.

To assess the significance of burial, competition and their interactions, we implemented F-tests (for the linear models) or a Wald chi-square test (for the generalized models) [car package (Fox & Weisberg 2019)]. If the p-value of the fixed effect was below the threshold (0.05), a post-hoc multi-comparison test [with multcomp (Hothorn et al. 2008) and emmeans (Lenth et al. 2018) packages] was run on the mixed models with 0.05 as the p-value threshold.

III.3. Results

III.3.1. Mortality rate

Mortality rate was significantly increased by burial (from 0 to > 50 %; $X^2 = 30.93$, $df = 1$, $p < 0.001$) but not by interspecific competition with *S. alba* ($X^2 = 0.756$, $df = 1$, $p = 0.38$) or the interaction between the two factors ($X^2 = 0.756$, $df = 1$, $p = 0.38$) (Fig. 42).

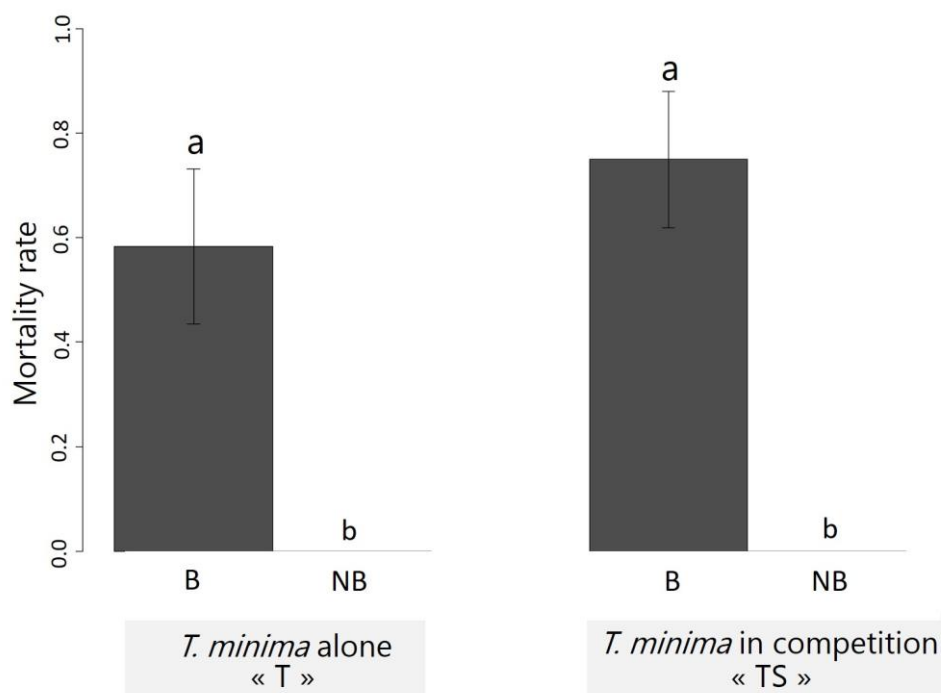


Figure 42. Mortality rate in the four treatments of *T. minima*. *T. minima* alone with burial ("B"), *T. minima* alone without burial

("NB"), *T. minima* in competition with *S. alba* and burial ("B"), *T. minima* in competition with *S. alba* without burial ("NB"). Plots represent the mortality rate with standard errors. Bars sharing a common letter are not significantly different.

III.3.2. Resource acquisition and competitiveness

A significant effect for burial ($X^2 = 118$, $df = 1$, $p < 0.001$) and for the interaction between burial and competition ($X^2 = 16.93$, $df = 1$, $p < 0.001$) was detected on *T. minima* leaf length while there was no significant effect of competition with *S. alba* ($X^2 = 0.03$, $df = 1$, $p = 0.85$) (Fig. 43.1). *T. minima* leaves were shorter with complete burial (37.06 ± 4.17 cm), and even shorter with the interaction of burial and competition (16.09 ± 2.49 cm) compared to the unburied treatments, both with (113.36 ± 1.79 cm) and without *S. alba* competition (109.06 ± 1.84 cm).

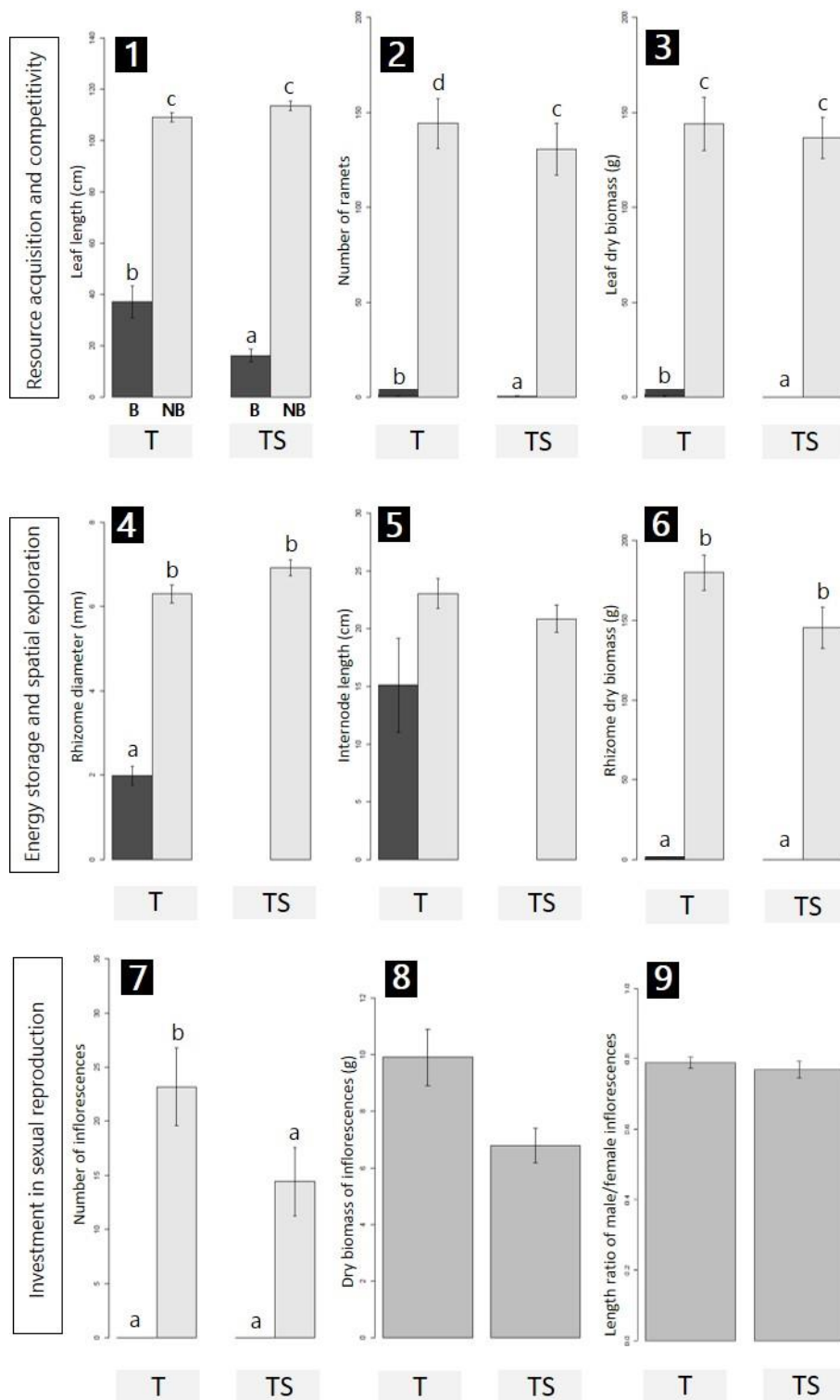


Figure 43. Leaf length, number of ramets and leaf dry biomass; rhizome diameter, internode length and rhizome dry matter, number and dry biomass of inflorescences in the four treatments of *T. minima*. T. minima alone with burial ("B"), *T. minima* alone without burial ("NB"), *T. minima* in competition with *S. alba* and burial ("B"), *T. minima* in competition with *S. alba* without burial ("NB"). Plots are represented with standard errors. Bars sharing a common letter are not significantly different.

The number of *T. minima* ramets was affected by competition ($X^2 = 14.90$, $df = 1$, $p < 0.001$) and burial ($X^2 = 4370.00$, $df = 1$, $p < 0.001$) but not by their interaction ($X^2 = 0.00$, $df = 1$, $p = 0.88$) (Fig. 43.2). A higher number of ramets was found for *T. minima* transplanted alone (144.25 ± 13.18) compared to *T. minima* in competition with *S. alba* (130.58 ± 13.80). We also found that silt and sand

sediment burial strongly decreased the number of ramets (1.25 ± 0.62), even more so in the competition treatment (0.33 ± 0.19).

Finally, aerial biomass was affected by both burial ($X^2 = 20.59$, $df = 1$, $p < 0.001$) and competition ($X^2 = 549.67$, $df = 1$, $p < 0.001$) but not by their interaction ($X^2 = 0.04$, $df = 1$, $p = 0.84$) (Fig. 43.3). The aerial biomass of *T. minima* alone (143.84 ± 14.05 g) was higher than for *T. minima* in competition (136.70 ± 10.93 g). Burial strongly reduced the leaf biomass produced by *T. minima* alone (1.52 ± 1.36 g), and even more so in the competition treatment with *S. alba* (0.02 ± 0.01 g).

III.3.3. Energy storage and spatial exploration

Our results show that *T. minima* rhizome diameter was affected by burial ($X^2 = 117.27$, $df = 1$, $p < 0.001$) but not by competition ($X^2 = 1.62$, $df = 1$, $p = 0.20$, Fig. 43.4). Without burial, rhizome diameter was not significantly different between *T. minima* alone (6.30 ± 0.21 mm) and *T. minima* in competition with *S. alba* (6.92 ± 0.19 mm). Sediment burial reduced rhizome diameter (1.99 ± 0.23 mm) when *T. minima* grew alone, and the combination of burial and competition caused total mortality among the *T. minima* rhizomes.

We showed that burial ($X^2 = 3.63$, $df = 1$, $p = 0.06$) and interspecific competition ($X^2 = 0.55$, $df = 1$, $p = 0.46$) did not affect *T. minima* internode length (Fig. 43.5).

Nevertheless, burial ($X^2 = 1545.40$, $df = 1$, $p < 0.001$), competition ($X^2 = 5.58$, $df = 1$, $p = 0.02$) and their interaction ($X^2 = 3.90$, $df = 1$, $p = 0.04$) did affect total rhizome biomass (Fig. 43.6). The rhizome biomass of *T. minima* alone (179.93 ± 11.15 g) was slightly significantly higher than the rhizome biomass of *T. minima* in competition with *S. alba* (145.41 ± 13.08 g). Complete burial of *T. minima* strongly decreased rhizome biomass production, both with (0.40 ± 0.36 g) and without competition with *S. alba* (0.01 ± 0.01 g).

A significant effect of burial ($X^2 = 124.29$, $df = 1$, $p < 0.001$) was detected on the number of rhizome buds, but there was no effect on *T. minima* bud number in competition with *S. alba* ($X^2 = 0.37$, $df = 1$, $p = 0.54$). The interaction between burial and competition was not tested because buds absence on the buried *T. minima* rhizomes in competition with *S. alba*. We found that the number of rhizome buds was similar between *T. minima* alone (33.08 ± 4.55) and *T. minima* in competition with *S. alba* (31.67 ± 3.29).

Finally, interspecific competition affected the shoot-root biomass ratio ($X^2 = 4.16$, $df = 1$, $p = 0.04$) with a lower ratio detected for *T. minima* in competition with *S. alba* (0.97 ± 0.06) compared to *T. minima* alone (0.83 ± 0.09).

III.3.4. Effect on investment in sexual reproduction

We found that the number of *T. minima* inflorescences was affected by competition ($X^2 = 24.67$, $df = 1$, $p < 0.001$) and burial ($X^2 = 624.73$, $df = 1$, $p < 0.001$) but not by their interaction ($X^2 = 0$, $df = 1$, $p = 0.97$) (Fig. 43.7). *T. minima* alone (23.17 ± 3.59) produced a higher number of inflorescences than when it was in competition with *S. alba* (14.42 ± 3.17), and sediment burial prevented inflorescence production. The production of male inflorescences alone was only affected by burial ($X^2 = 17.65$, $df = 1$, $p < 0.001$). No significant difference was found between the number of male inflorescences in the pure *T. minima* treatment (0.83 ± 0.34) and in the mixed *T. minima*-*S. alba* treatment (0.33 ± 0.19) but male inflorescences were absent in both buried treatments.

Our analyses did not detect any effect of interspecific competition on the individual ($X^2 = 0.45$, $df = 1$, $p = 0.50$) or total ($X^2 = 3.42$, $df = 1$, $p = 0.06$) biomass of female inflorescences, despite a decreasing trend in the latter case (Fig. 43.8). Burial and its interaction effect with competition were not tested due to the absence of inflorescence production. We observed that *T. minima* tended to invest less in total female inflorescence biomass when in competition with *S. alba* (6.79 ± 0.62) compared to *T. minima* alone (9.90 ± 1.00) (Fig. 43.7).

Finally, competition did not affect the length of female inflorescences ($X^2 = 0.89$, $df = 1$, $p = 0.34$), the length of male inflorescences ($X^2 = 0.02$, $df = 1$, $p = 0.88$), the ratio between the two (Fig. 4.9) ($X^2 = 0.22$, $df = 1$, $p = 0.64$) or the combined length of both types of inflorescence ($X^2 = 0.21$, $df = 1$, $p = 0.65$).

III.4. Discussion

The present study intended to identify the effects of interspecific competition with a pioneer tree (*Salix alba* L.) and complete sediment burial (10 cm) on an herbaceous clonal plant species (*Typha minima* Hoppe) belonging to the pioneer stage of riparian habitat. Through an ex-situ experiment, we found that *T. minima* was more tolerant of interspecific competition than of complete sediment burial. Interspecific competition did not affect the survival of *T. minima* while sediment burial induced high mortality. We found that interspecific competition did decrease *T. minima* competitive vigor through a reduction in ramet production and energy storage (rhizome biomass). This led to a reduction in the shoot/root ratio which, in turn, led to a greater investment in below-ground biomass production. Sediment burial had a highly negative impact on *T. minima* by reducing all the monitored traits related to competitive vigor, energy storage and reproduction strategies. Finally, we highlight the cumulative effect of interspecific competition and burial, which reduced competitive vigor (leaf length) and energy storage (rhizome biomass).

III.4.1. Survival rate

We expected that competition with *S. alba* would decrease *T. minima* survival rate. Our results did not show any such effect, which negates our hypothesis. This is in line with the findings of (Roiloa et al. 2010), who studied the interspecific competition effect on *Carpobrotus edulis* survival rate. They showed that clonal integration and plasticity reduced mortality in competition interactions by modulating the growth investment (Roiloa et al. 2010). However, Salicaceae species are “good” competitors that can exclude pioneer herbaceous species by monopolizing resources (water, light, nutrients) during later successional stages (Merritt & Poff 2010; Tabacchi et al. 2019). Furthermore, mortality induced by competition depends on the competitors’ density and size (Bravo-Oviedo et al. 2006; Sher et al. 2002). The competitive pressure induced by the young *S. alba* in our experiment (30 cm cuttings) and the short duration of our experiment may have excluded the effects of competition on *T. minima* mortality.

We also hypothesized that sediment burial would increase *T. minima* mortality rate; here, our hypothesis was confirmed. We found a strong negative effect of complete sediment burial on *T. minima*, with severe mortality rates recorded. However, complete burial did not kill all of the *T. minima* plants, which demonstrates the species’ to sediment burial, a regularly-occurring phenomenon during flood events. Clonal plant species are known to be particularly resilient under harsh conditions (burial, flooding, drought) (Klimes et al. 1997). Clonal plant resistance to burial was well demonstrated in studies on *Ammophila breviligulata* (Disraeli 1984; Harris et al. 2017) and *Spartina alterniflora* (Deng et al. 2008; Xiao et al. 2015), where clonal integration and energy stored in the rhizomes made re-emergence possible. Strong resistance to disturbance was also observed in other rhizomatous plant species such as *Phalaris arundinacea* and *Carex brevicuspis* whose mortality was not affected by 5 cm and 10 cm sediment burial (Chen et al. 2017). An increasing mortality rate with burial depth was observed, but this varied according to riparian species specificity (e.g. energy reserves, growth investment) (Burylo et al. 2012; Chen et al. 2017). Only severe sediment burial (50 cm) caused mortality in two riparian pioneer species: *Populus fremonti* and *Tamarix* spp., while burial under 10 cm had little effect (Kui and Stella, 2016). Mortality rates in buried rhizomatous clonal plants depend on the initial energy reserves contained in the rhizomes and on resource availability (Fan et al. 2018a; Luo & Zhao 2015). A decrease in oxygen concentrations, changes in the microorganism community and lack of light are widely accepted as the main causes of the mortality induced by sediment burial (Olde Venterink et al. 2006; Tilman 1993).

III.4.2. Resource acquisition and competitiveness

We expected that interspecific competition with *S. alba* would decrease *T. minima* resource acquisition and competitive ability. Our results showed that *T. minima* produced fewer ramets under competition, which supports this hypothesis. The decrease in ramet production in pioneer species could be explained by a nutrient limitation induced by the presence of a more competitive species

(Berger et al., 2006). For instance, the number of ramets produced by *Spartina patens* was strongly reduced under competition with the later-successional species *S. alterniflora* (Muench & Elsey-Quirk 2019). However, we did not find that interspecific competition increased leaf growth, as highlighted in other studies on clonal plants (Atwater et al. 2017; Bittebiere & Mony 2015; Wang et al. 2016). Nonetheless, we showed that *T. minima* did maintain leaf growth, though not ramet production, in response to interspecific competition with *S. alba*. When competition interacts with burial, however, *T. minima* becomes unable to maintain leaf growth through compensatory measures, as other studies on clonal plants have found.

Our previous field observations support this result; we saw high stands of *T. minima* clones in areas dominated by dense *Salix* ssp. (cover > 90%) (field observations 2016 and 2019; Popoff et al., submitted). We suggest that this pattern can be explained by a clonal plant's ability to change resource allocation through clonal integration in response to harsh environmental conditions (De Kroon et al. 2004; Hutchings & Wijesinghe 2008). The balance between ramet number and growth in clonal plants attests to an investment in competitive vigor in response to resource limitation (Shen et al. 2020). Indeed, clonal plants are known to adjust their biomass production investments in response to heterogeneous resources, making them good competitors in harsh environments (Hutchings & Wijesinghe 1997; Stuefer et al. 1994; Pu Wang et al. 2021).

Finally, complete burial strongly reduced above-ground biomass, leaf height and ramet number. This is consistent with other rhizomatous clonal plant studies: under sediment burial, the ramet number, aerial biomass and leaf size of *Psammochloa villosa* (Yu et al. 2004) and *Calligonum mongolicum* decreased (Fan et al. 2018a). Burial may also induce a greater investment in growth for the remaining ramets (Kui & Stella 2016; Martínková et al. 2020), but we did not observe any such compensatory growth. The decrease in above-ground biomass production and energy storage is induced by the absence of photosynthesis, which reduces carbohydrate production (Chapin et al. 1990).

III.4.3. Energy storage and spatial exploration

In response to interspecific competition, energy storage (below-ground biomass) in *T. minima* was reduced, while the other rhizome parameters (bud number and rhizome diameter) remained unaffected. Lower rhizome density seems to be related with lower biomass production in *T. minima*. This can be observed in the numerous studies on clonal plants highlighting a reduction in rhizome biomass induced by competition interactions (Atwater et al., 2017; Chun and Choi, 2009; Wang et al., 2019). For instance, the rhizome biomass of *Typha* ssp. was reduced by half in competition with *Phalaris australis* (Chun & Choi 2009). A lower carbohydrate reserve correlates with environmental resource (nutrients and water) limitations (Shen et al. 2020; Tealdi et al. 2013). A drastic reduction in the production of photosynthesis organ (ramets) could be linked with reduced carbohydrate regeneration in *T. minima*, similar to *Typha* ssp. when in competition (Chun and Choi 2009). We did not find any increase in spatial exploration (internode length) through a "guerilla" strategy linked to competitor avoidance, as has been documented in some clonal plants (Bittebiere et al. 2012;

Hutchings & Wijesinghe 2008). Our experimental conditions were space-limited (container dimensions = 0.4x0.3x0.32m) and unsuitable for vegetative expansion (*T. minima* alone 23 ± 4.5 cm, *T. minima* in competition with *S. alba* 20.8 ± 4.1 cm); a "guerilla" strategy would hardly have been detectable, even if present.

We partially validated the assumption that sediment burial decreased energy reserves and regeneration ability (bud number, rhizome diameter and total biomass) in *T. minima*. This pattern has regularly been observed in other clonal plants; for instance, *Calligonum mongolicum* rhizome biomass suffered from a strong decrease after burial because all the energy reserves were allocated to growth to favor re-emergence (Fan et al. 2018a). The regeneration ability of a plant after disturbance also depends on the number of buds produced on the rhizomes (Ott et al. 2019), yet we found a drastic decrease in *T. minima* rhizome bud number and a high mortality rate.

Some studies have highlighted a clonal plant's burial resistance thanks to clonal integration, which allows a greater investment in growth and spatial exploration after disturbance (Fan et al. 2018a; Xiao et al. 2015). We found that complete sediment burial caused a high mortality rate in *T. minima*; the ramets failed to re-emerge because of their limited energy reserves (young population). Without sufficient emergence and large enough aerial parts, carbohydrate reserves cannot be renewed (Perumal & Maun 2006), which may explain our results. Moreover, the competition-burial interaction reduced leaf length even more, thus influencing the renewal of carbohydrate reserves in the rhizomes. Lastly, we did not find a higher spatial exploration ability when *T. minima* was buried, as some studies had previously shown (Balestri & Lardicci 2013; Fan et al. 2018a). As mentioned above, the limited size of our experimental containers made it impossible to study spatial exploration.

III.4.4. Investment in sexual reproduction

In our study, interspecific competition induced a lower number of inflorescences and a trend toward a lower global biomass, while seed production (individual inflorescence biomass and length) remained unaffected. Our results are consistent with studies that demonstrated a reduction in inflorescence number produced by clonal plants when in competition (Dietz et al. 2002; Dostál et al. 2009; Shuqiong Wang et al. 2019). In extreme cases, as in the competition interaction between *Typha* ssp. and *Phalaris australis*, *Typha* ssp. inflorescence production was totally suppressed due to the high energy cost of producing flowers (Chun & Choi 2009). Inflorescence production depends on the plant's energy reserves and on soil nutrients (nitrogen-phosphorus balance), therefore a reduction in nutrient availability induced by competition would decrease carbohydrate production and the investment in sexual reproduction (Dietz et al. 2002; Shuqiong Wang et al. 2019). Seed production in clonal plants is therefore limited in stressful environments that do not provide suitable conditions for germination (Barret 2015; Li et al. 2018), while it seems to be favored by undisturbed environmental conditions (Chen et al. 2015). For instance, inflorescence production in *Sagittaria latifolia* reduces ramet production and thus, resource acquisition (Van Drunen & Dorken 2012) but this tradeoff is not systematic (Wang et al., 2021). In our case, lower energy reserves, suggested by the decrease in rhizome biomass, may explain the decrease in sexual reproduction investment in *T.*

minima. In addition, we showed a competition effect on the balance between investment in male and female inflorescences: female production tended to decrease in resource-limited and constrained environments whereas the number of male inflorescences remained constant.

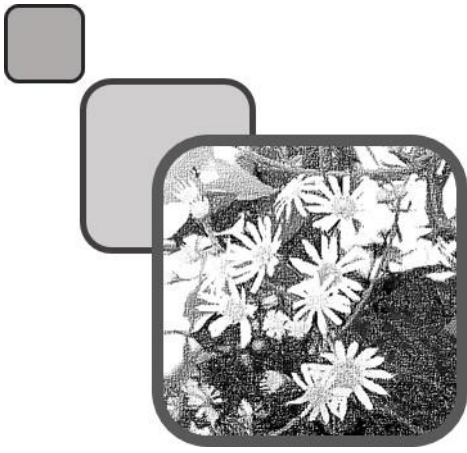
In response to sediment burial, *T. minima* was not able to produce inflorescences, probably due to the low energy reserves available in the rhizomes and to a high mortality rate. The correlation between initial transplanted rhizome biomass and inflorescence production has already been highlighted for *T. minima* (Popoff et al. 2021). The regeneration ability of *Calligonum arborescens* through vegetative multiplication was also related to initial rhizome size and available energy reserves (Luo & Zhao 2015). Some studies suggest that clonal plants growing in disturbed habitats (e.g. buried) where environmental conditions (water, nutrients, temperature, pH, etc.) vary over time invest more in growth and vegetative than in sexual reproduction (Chen et al. 2015; Luo & Zhao 2015). Xiao (2015) found the opposite result with *Spartina alterniflora*: inflorescence production was greater in the buried plant to compensate for a lower investment in vegetative reproduction. This testifies to the existence of different strategies used by clonal plants.

Our ex-situ experiment highlighted that interspecific competition, and even more so, sediment burial, reduced competitive vigor, energy storage and sexual reproduction investment in *T. minima*. In riparian habitats, water, light and nutrient limitations appear to be the major factors of competitive exclusion (Ehardt-Kistenmacher et al. 2019; Goldstein et al. 2019; Wu et al. 2018). We found that interspecific competition with *S. alba* had fewer effects on *T. minima* than we had hypothesized. Muench and Elsey-Quirk (2019) showed that the response to interspecific competition between pioneer species depends on nutrient and water availability. *T. minima* responses could therefore vary in relation to resource gradients (e.g. water gradient) and competitor density. In future experiments, we should explore *T. minima* interactions with *S. alba*, which is highly competitive for water, in relation to bar accretion during vegetation succession (Corenblit et al. 2018). The competition intensity induced by *S. alba* on *T. minima* could be higher in more mature habitats, such as aggraded bars and islands, where water availability is lower and disturbances are less frequent. Such environmental conditions should theoretically give a competitive advantage to long-lived pioneer species (Janssen et al. 2020; Tealdi et al. 2013). Nonetheless, in this study, we uncovered an interesting response of *T. minima* to compensate for the competition effect: the plant maintained a similar investment in leaf growth by reducing the number of ramets produced. We also found a strong effect of sediment burial on our selected traits, possibly linked to the high mortality rate observed. This indicates that many ramets failed to re-emerge after complete burial and that *T. minima* mortality was not affected by interspecific competition. The gradual increase in bar elevation and island fixation through successive sediment depositions during floods eventually disconnects hygrophilous species from the water resource and disturbance regime (Wilcox & Shafroth 2013). This common process in regulated rivers could explain why *T. minima* has declined over time. Finely monitoring bar elevation and sediment deposition in addition to surveying *T. minima* patches and the surrounding vegetation on decades (the succession time scale) could enable us to test this hypothesis in future experiments.

III.5. Conclusion

Our results highlight that interspecific competition has little effect on *T. minima* and does not seem to be the main cause of local patch regression, contrary to a number of studies said on this species. We showed that sediment burial had a strongly negative effect, which was reinforced in treatments with interspecific competition through a lack of growth compensation and morphological plasticity. In other species, however, growth is regulated by burial (and erosion) disturbances. Further investigation should be carried out over a longer time period to understand how *T. minima* population dynamics are influenced by hydrological and geomorphological processes that play a major role in biotic interactions and abiotic stress.

Chapitre 4



IV. Optimization of restoration techniques: In-situ transplantation experiment of an endangered clonal plant species (*Typha minima* Hoppe)



©Nadège Popoff

« L'humanité serait depuis longtemps heureuse si tout le génie que les hommes mettent à réparer leurs bêtises, ils l'employaient à ne pas les commettre. »

Georges Bernard Shaw

A partir des connaissances acquises sur la niche écologique de *T. minima*, le chapitre qui suit, présenté sous le format d'un article scientifique, a pour objectif d'optimiser les protocoles de restauration de l'espèce sur l'Isère et de fournir des protocoles de transplantation aux gestionnaires du cours d'eau. Cette étude est basée sur la mise en place entre 2014 et 2016 et le suivi de plusieurs expérimentations *in-situ* dans la vallée de l'Isère entre Pontcharra et Grenoble.

Résumé

Dans le contexte actuel d'érosion de la biodiversité, la restauration écologique est souvent le seul moyen de renforcer ou recréer une population végétale afin de la conserver. La petite massette (*Typha minima* Hoppe) est une espèce pionnière clonale qui s'établit et se développe dans les habitats fréquemment perturbés des cours d'eau de piémont. Dans les Alpes, ces populations ont régressé de 85% au cours du siècle dernier et de nombreuses pressions anthropiques, tel que les travaux menés dans le lit des rivières, menacent toujours les populations relictuelles. Le principal objectif de cette étude est d'identifier et d'adapter les protocoles de restauration de *T. minima* par transplantation, dans le but d'optimiser le succès du projet de restauration. Plusieurs expérimentations ont été mises en place entre 2013 et 2016 dans la vallée du Grésivaudan le long de la rivière Isère. Cinq protocoles distincts ont permis de faire varier individuellement les paramètres suivants : le type de berge (berge naturelle remaniée ou ouvrage de protection contre les crues), la hauteur de transplantation par rapport à l'eau (cinq hauteurs comprises entre +0,45 m et +1,55 m au-dessus du niveau du module interannuel), la biomasse initiale transplantée (forte, moyenne et faible), la forme de la placette (linéaire ou carrée) et l'association avec d'autres espèces pionnières (des Salicacées ou des Poacées), ont été testés. Durant deux à trois ans, plusieurs traits liés aux capacités de monopolisation et de colonisation de l'espace ont été mesurés et analysés. Les résultats montrent que la capacité de colonisation de *T. minima* est maximisée lorsque l'espèce est transplantée en placette linéaire parallèle au cours d'eau, sur des berges naturelles remaniées, à des hauteurs médianes (+1 m à 1,55 m) par rapport au niveau du module interannuel. De plus la vitesse de colonisation par multiplication végétative et sexuée, est plus forte la première année pour de fortes biomasses initiales transplantées, mais équivalente à des biomasses transplantées. Cet avantage s'estompant à partir de la seconde année en comparaison avec des biomasses transplantées moyennes. Enfin, aucun effet de facilitation n'a été mis en évidence par l'association de *T. minima* avec d'autres espèces pionnières. Cette étude, à destination des gestionnaires est à vocation opérationnelle pour les futurs projets de restauration, fournit d'importantes informations en terme de conservation de *T. minima* sur l'Isère.

Copie de l'article : Popoff, N., Jaunatre, R., Le Bouteiller, C., Paillet, Y., Favier, G., Buisson, M., Meyer, C., Dedonder, E., Evette, A., 2021. Optimization of restoration techniques: In-situ transplantation experiment of an endangered clonal plant species (*Typha minima* Hoppe). Ecological Engineering 160, 106130. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2020.106130>

Optimization of restoration techniques: In-situ transplantation experiment of an endangered clonal plant species (*Typha minima* Hoppe)

Nadège Popoff¹, Renaud Jaunatre¹, Caroline Le Bouteiller², Yoan Paillet¹, Gilles Favier¹, Morgane Buisson³, Camille Meyer³, Eric Dedonder⁴, André Evette¹

1-Univ. Grenoble Alpes, INRAE, LESSEM, F-38402 St-Martin-d'Hères, France

2-Univ. Grenoble Alpes, INRAE, ETNA, F-38402 St-Martin-d'Hères, France

3-SYMBHI, 7 Rue Fantin Latour, F-38022 Grenoble, France

4-Arbre-Haie-Forêt, 468 Rue des Martyrs, F-38340 Voreppe, France

Abstract

In the current context of biodiversity erosion, ecological restoration is sometimes the only way to reinforce plant population and preserve them from the deterioration of their natural habitat. Dwarf bulrush (*Typha minima* Hoppe) is an endangered pioneer clonal plant, which grows in frequently disturbed habitats along Eurasian temperate piedmont rivers. In the Alps, its population has decreased by 85% over the last century and numerous pressures (e.g. river works) continue to threaten its remnants. The main objective of this study is to identify an adapted ecological engineering protocol for field transplantation of *T. minima* in order to maximize restoration success. Several transplantation experiments were implemented between 2013 and 2016 along a French alpine river, the Isère. Five distinct transplantation protocols were tested by individually varying the following parameters: bank type (redesigned bank and embankment protection), transplantation height above water level (5 levels between +0.45 m and + 1.55 m above the average water level), initial biomass transplanted (high, medium and low), initial plot shape (linear strip or square plots) and species association (without or with Salicaceae or Poaceae). During the first two or three years, several clonal traits relative to the spatial monopolization and colonization abilities of *T. minima* were monitored and analyzed. Our analysis showed that *T. minima*'s ability to colonize was optimal on natural banks, at medium transplantation heights and in linear strip plots. In addition, spatial monopolization and colonization speed, through both sexual and vegetative reproduction, were maximized with a higher initial biomass. Lastly, species association did not affect the colonization

ability of *T. minima*. Our study provides valuable information for future conservation plans and restoration projects for *T. minima*.

IV.1. Introduction

Restoration through ecological engineering is often a necessary conservation tool for endangered plant populations (Dobson et al. 1997). This is particularly the case in urban and peri-urban areas, where plant extinction has drastically increased over the last two centuries due to artificialization and the subsequent loss of natural habitats (McDonald et al. 2020). However, the success of a population restoration is not guaranteed; indeed, several studies have highlighted numerous failures which are often underestimated (Godefroid et al. 2011; Silcock et al. 2019). To limit restoration failures, enhanced knowledge of the target species' ecology is necessary (Menges et al. 2016). Field experiments based on plant ecology theories and scientific knowledge can help optimize ecological engineering success by testing hypotheses in-situ (Falk et al. 1996; Gellie et al. 2018). A crucial preliminary step in restoration project is the identification of suitable sites for collecting the initial plant material and for subsequent transplanting. The selected sites must be environmentally similar to the historical species habitat and close to remnant populations of the target species to enable sufficient gene flow (Proft et al. 2018). In riparian areas, widespread human activities such as diking, bank artificialization and damming, often make it difficult to identify historical habitats (IUCN 2016). Once donor and transplanting sites have been found, a second step is the collection of initial plant material. Collection and growth can be challenging for endangered plant species and transplanted biomass should be optimized. For instance, clonal plant species can produce genetically identical ramets using vegetative propagation, making it easier to restore and conserve local populations (Baldwin et al. 2009). Providing a higher amount of biomass could favor transplanting success: clonal plant stem and root production (regeneration) increases with the quantity of initial rhizome biomass transplanted (Cordazzo & Davy 1999; Luo & Zhao 2015; Wang et al. 2016). Indeed, greater carbohydrate reserves and more meristems are contained in a larger rhizome biomass, and this can positively affect clonal plant regeneration in the early stages (Klimešová et al. 2018; Ott et al. 2019). After transplantation, some factors likely to affect restoration success in these early stages are specific to riparian habitats. For example, vegetation is subjected to disturbance regimes such as flooding or erosion and important feedback loops occur between vegetation and water and sediment flows (Vervuren et al. 2003; Corenblit et al. 2009). Riparian clonal-plant restoration projects should therefore take into account the hydrogeomorphological processes at work. Riparian species are distributed along a gradient of distance to water table depth (Allen-Diaz 1991; Shafroth et al. 2000; Chen et al. 2008). Moreover, floods, erosion and burial by sediments induce a high turnover in riparian vegetation in the most exposed areas (Arscott et al. 2002; Gurnell et al. 2012). Junk (1989) introduced the "flood pulse concept" to describe the close interactions between biological and hydrogeomorphological processes along the river corridor. On the one hand, hydrogeomorphological processes drive ecological dynamics through population destruction and propagule dispersion (Boedeltje et al. 2004). On the other hand, biological dynamics also affect hydrogeomorphological processes through bank stabilization and propagule trapping induced by engineer species (Kuzovkina & Volk 2009). This could explain the positive effect of young Salicaceae

and herbaceous species in the maintenance and survival of pioneer riparian communities that Corenblit (2009) observed. The Dwarf bulrush (*Typha minima* Hoppe) is a clonal pioneer plant species growing on gravel bars and riverbanks (Csencsics et al. 2008; Prunier et al. 2010; Jaunatre et al. 2018). Over the last century, *T. minima* has suffered a drastic decline, estimated at 85% in the Alps, due to river containment and floodplain drainage (Prunier et al. 2010). In this study, we used a large-scale project with multiple transplanting sites of Dwarf bulrush (*Typha minima* Hoppe) to address the following question: How can we improve transplanting protocols for this clonal pioneer plant species of riparian habitats? Our first specific question was: What kind of riverbank and transplanting height above water would optimize the clonal expansion and survival of *T. minima*? We hypothesized that: (1) *T. minima* would root and expand more easily on a managed riverbank that was physically and biologically close to a natural riverbank; (2) the optimal height above water for survival and expansion would provide a compromise between water availability and exposure to disturbance. Our second question was: In view of the limited initial living material available, how could *T. minima* transplantation, spatial monopolization and colonization (asexual and sexual reproduction) be optimized through initial biomass and plot shape. We hypothesized that: (3) higher initial biomass, i.e. a higher initial amount of rhizomes transplanted, would speed up colonization due to greater clonal expansion; (4) a large-perimeter transplantation plot would maximize clonal expansion by offering a larger open space for clonal expansion. Our third and final question was: How could association with a pioneer species improve *T. minima* clonal expansion through facilitation? We hypothesized that: (5) association with other pioneer species could improve *T. minima* clonal expansion and survival through facilitation interactions.

IV.2. Methods

IV.2.1. Study site

The study site was located in France along the Isère River, a tributary of the Rhône River, between Pontcharra and Grenoble (Southeastern France) in the Alps (Fig. 44). During the nineteenth century, major embankment works were undertaken along the river to drain the floodplain and control flooding (Girel & Vautier 2003; Girel 2010). Today, over the 60 km covered by the study area, the Isère River flows in a single embanked channel (contrary to the ancient braided river) with a slope of 0.1% on average (Allain-Jegou 2002). The space between the dikes (channel width: 70 m to 130 m) includes a few gravel bars and vegetated islands (Vautier et al. 2002). Dominant vegetation types comprise pioneer communities (*Calamagrostis pseudophragmites* (Haller f.) Koeler, *Phalaris arundinacea* L., *Typha minima* Hoppe, *Salix* spp., *Populus* spp. and *Alnus* spp.), hardwood communities (*Fraxinus excelsior* L., *Robinia Pseudacacia* L.) and intermediate stages i.e. post pioneer communities (Vautier et al. 2002). A snowmelt and rainfall regime characterizes the river hydrology (Vivian 1969; Jourdain et al. 2015) and causes annual spring and fall floods (the average flow in Grenoble is 120 m³/s while annual flood flow is 420 m³/s).

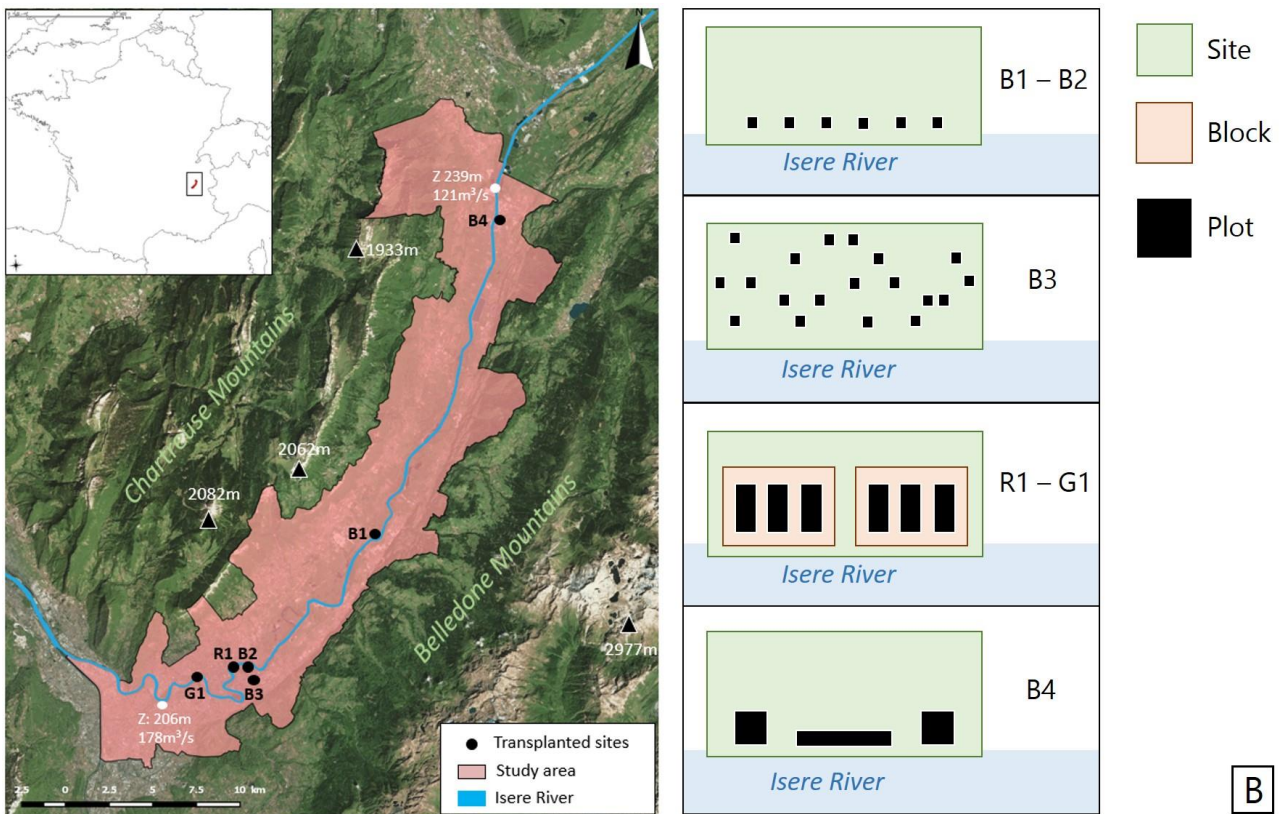


Figure 44. A - Map and location of the study area with transplantation sites on the Iser River (southeastern France). Average river flows and altitude values are from the downstream and upstream hydrological stations (in white on the map). **B** - Schematic protocols implemented in the study area. First, bank type effect was tested on a redesigned bare bank (B3), mixed-technique banks (G1) and riprap (R1) with bucket transplants. Then 5 heights above the water level and 2 species associations were tested on a redesigned bare bank (B3) with container transplants. Third, initial biomass effect was tested on 2 redesigned bare banks (B1 and B2) with containers, buckets and bare root transplants. Finally, plot shape effect was tested on a redesigned bare bank (B4) with direct transplantation.

IV.2.2. *Typha minima* Hoppe

The habitat of the Dwarf bulrush (*Typha minima* Hoppe) is characterized by sandy-silty moist substrates on gravel bars and riverbanks frequently disturbed by floods, which are crucial to maintaining its population dynamics (Werner 2010; Baur et al. 2017). New habitat colonization is possible by clonal expansion, rhizome fragment dispersal (vegetative reproduction) and seed dissemination (sexual reproduction) through anemochory or hydrochory (Csencsics et al. 2008). The species is fugacious in the sense that it has a high population turnover (Traubaud & Lepart 1980) with continuous local extinctions and new colonization processes related to the high disturbance rate of its habitat (Till-Bottraud et al. 2010). According to the IUCN species red-list (<https://www.iucnredlist.org/>), *T. minima* is considered extinct in Germany (Greulich 2017), critically endangered (CR) in Austria and endangered (EN) in Switzerland. In France, the species is still classified as of Least Concern (LC, IUCN) but has been listed as endangered at the regional scale, making its populations a major conservation focus in the Alps.

IV.2.3. Transplanting experiments

Between 2013 and 2016, clones of *T. minima* were transplanted along the Isere River in the context of compensatory measures associated with flood protection works (between 2004 and 2021) (Jaunatre et al. 2018). These transplantations were used as a basis for experiments and were carried out at six sites within the study area (Fig. 44 - A). Initially, 7140 different ramets were collected at three locations within the study area and multiplied in a nursery. Then, the rhizomes were transplanted in situ during leaf-off season, following five distinct experimental protocols detailed below.

IV.2.3.1. Bank type effect

The aim of this first experiment was to determine *T. minima*'s capacity to take root and spread after transplanting according to the type of riverbank. Indeed, several riverbank types, arising from the flood protection works, are present in the study area and were tested for transplantation: 1) redesigned bare banks; 2) mixed-technique banks with riprap (civil engineering) and vegetation components (soil bioengineering); and 3) dikes protected by riprap. The riprap is composed of a coarse substrate (rocks and blocks) whose gaps are filled by a silty-sand substrate deposited by floods, whereas the bare banks are entirely composed of a fine substrate. In 2015, three sites with differing bank designs (redesigned bare banks (B3), mixed-technique banks (G1) and riprap (R1)) were transplanted with 100 plots each (300 plots). The transplants were contained in medium biomass (mb) buckets (9 cm*9 cm) at each plot and the buckets were spaced four meters apart: (R1 - G1 and B3, Fig. 44 - B).

IV.2.3.2. Transplanting height above water

A second experiment, implemented in 2015, was designed to test the effect of height above the water line on *T. minima* clonal expansion and survival rate. Previous studies in the same area had shown that *T. minima* was naturally located between 0.45 m and 1.55 m above the average river level (Jaunatre et al. 2018). Following these results, 372 plots were randomly dispersed along five height lines relative to the average river water level (I1: +0.45 m x12, I2: +0.75 m x92, I3: +1 m x148, I4: +1.30 m x96, I5: +1.55 m x24). Along a given height line, the plots were separated from each other by at least 4 m; between two height lines, the plots were separated by at least 1 m (B3, Fig. 44 - B).

IV.2.3.3. Initial biomass effect

A third experiment consisted of transplantations with different initial biomass amounts to determine which one best optimized *T. minima* spatial monopolization and speed of colonization (sexual and vegetative). The experiment was implemented at two sites (B1 - B2, Fig. 44 - B) on redesigned bare banks between 2013 and 2014. At site B2, ten blocks of three 2x8 m plots each were selected and *T. minima* was randomly transplanted among the three plots at a high initial biomass ("hb": 44

containers of 30 L per plot), a medium biomass ("mb": 84 buckets of 9 × 9 cm per plot) and a low biomass ("lb": 82 bare roots per plot) (B2, Fig. 44 - B). At site B1, five blocks were set up, each composed of one plot (2 × 8 m) at high biomass ("hb": 30 containers of 30 L per plot) and two plots (2 × 8 m) at low biomass ("lb" 130 bare roots per plot).

IV.2.3.4. Plot shape effect

A fourth experiment was designed to determine the best plot shape to maximize *T. minima* colonization. Two simple easy-to-implement shapes were chosen: linear strips and squares. Rhizomes with their soil (without containers) were directly transplanted from nurseries in fall 2016 on redesigned flat bare banks in ten linear strip plots ("lp": 0.3 × 20 × 0.5 m, 1.26m³, perimeter = 42.6 m) and ten square plots ("sp": 2.5 m × 2.5 m × 0.5 m, 1.26m³, perimeter = 10 m) randomly dispatched along the banks (B4, Fig. 44 - B). The square and linear strip plots were separated from each other by 5 (minimum) to 10 m (maximum). The same initial volume (1.26m³ of rhizomes + soil) was transplanted to each plot; consequently, *T. minima* biomass was considered to be similar among plots.

IV.2.3.5. Species association effect

A final experiment tested the species association effect on *T. minima* expansion and survival rate. In 2015, high biomass containers (30L) of *T. minima* were randomly transplanted on redesigned bare banks (B3, Fig. 44 - A) according to three treatments: one with *T. minima* alone ("hb": 118 control) and two with species associations: *T. minima* + Poaceae species (randomly chosen between *Calamagrostis pseudophragmites* (Haller f.) Koeler and *Phalaris arundinacea* L.) (84 "hbh"); and *T. minima* + Salicaceae species (randomly chosen between *Salix alba* L. and *Salix triandra* L.) (76 "hbs"). The species-association plots had one central container of *T. minima* surrounded by four *Salix* spp. Cuttings ("hbs") or four tussocks of Poaceae species ("hbp") (B3, Fig. 44 - A and B).

IV.2.3.6. Functional traits monitored

Primack and Drayton (1997) suggested that restoration success could be considered a success when plant populations had achieved the following: i) patchy expansion and new colonization and ii) seed production and dispersal related to self-persistence over time. To evaluate our experiments in terms of success, we monitored the functional traits representative of these capacities as follows: spatial monopolization (frequency) and colonization ability (patch expansion, vegetative and sexual reproduction). We monitored *T. minima* traits related to competition and regeneration, to evaluate the effects of the different transplantation protocols in our experiment area. First, we used *T. minima* frequency to assess species abundance, as related to spatial monopolization and the plant's subsequent capacity to monopolize natural resources (Van Groenendael & de Kroon 1990; Klimes et al. 1997). Second, we measured the internode length (length of the rhizomes between two connected ramets) and clonal expansion (from plot measurements taken both perpendicularly and parallel to the river) to assess the dispersal distance attained through vegetative multiplication (Klimes et al. 1997; Herben et al. 2014). Lastly, we counted the number of inflorescences to assess the potential for

short- and long-distance dispersal through sexual reproduction (Pywell et al. 2003; Godefroid et al. 2011).

IV.2.4. Data acquisition and extrapolation

All the transplanted sites had been monitored annually from their implementation and until the plots had merged and covered all open space (between 2 and 3 years). *T. minima* frequency was estimated by the pinpoint contact method (at least 100 points) implemented along two transects through the initial plots B1, B2 and B4, perpendicular and parallel to the river through the plot center. The internode length between two ramets was measured on ten rhizomes on each of plots B1 and B2. We randomly selected 10 ramets on each treatment by throwing a stone into a *T. minima* patch, dug down and extracted the first rhizome available and measured it. Clonal expansion was assessed through direct measurement of “plot width” perpendicular to the river and “plot length” parallel to the river at all the transplanted sites. Finally, the total number of inflorescences per plot was counted at sites B1 and B2. Area and clonal expansion data were calculated from plot dimension measurements. Plot area was approximated by multiplying the plot width and length of the square plots (B1, B2, B4). For the strip transplantations (B3, R1 and G1), a proxy for plot area was obtained by calculating an ellipse to better match the plot shape. Lastly, inter-annual clonal expansion was calculated in terms of plot area, plot width and plot length for all the transplanted sites ($\text{Expansion } X_t = X_t - X_{t-1}$). Supporting data are available in supplementary material (Annex 8).

IV.2.5. Statistical analyses

We used the R software (version 3.5.1) to process the statistical analyses. We applied mixed models with transplantation protocol (bank type, transplantation height, initial biomass, plot shape, species association) and monitoring year as fixed factors, and site as a random factor. Following (Hervé 2018), we used either LMM or GLMM with different error distribution families or link functions. For all continuous variables, we built LMMs (Annex 9) with a Gaussian error distribution (default) for five explanatory variables: area expansion (at sites G1, R1 and B3), width and length expansion (at site B3, for the height and species association protocols), width and length expansion (site B4) (I only see five variables: area exp., width exp., length exp., height and species). We built GLMMs with a Gamma error distribution and a logarithm link [lme4 package, (Bates et al. 2015)] for the continuous and strictly positive variables: internode length (B1-B2 site) and plot area (B3 site, elevation and association protocols; Annex 9). We built two GLMMs with a Quasi-binomial error distribution and logit link for species frequency of occurrence (B1-B2 and B4 site; Annex 9) [Matrix package, (Bates & Maechler 2012)]. Lastly, for over-dispersed count data, the number of inflorescences, we built a GLMM with a negative binomial error distribution (B1-B2 site; Annex 9) [MASS package, (Venables & Ripley 2002)]. Due to the limited number of replicates available for the lowest height above water line (l1: 0.45 m) at site B3 (Annex 9), it was excluded from the analyses. We validated our models by assessing the independence between the model residuals and fitted values. To assess the significance of each

factor, we performed F-tests (for the linear models) or a Wald chi-square test (for the generalized models) [car package (Fox & Weisberg 2019)]. If the fixed effect was significant (p value <0.05), the mixed models were then assessed with a posthoc multi-comparison test [multcomp package (Hothorn et al. 2008) and emmeans package (Lenth et al. 2018)] with 0.05 as the p -value threshold.

IV.3. Results

IV.3.1. Transplanting location

IV.3.1.1. Bank-type effect

The riverbank type strongly affected the clonal expansion of *T. minima* ($X^2 = 10.08$, $df = 2$, $p = 0.006$). One year after completion, transplanting on redesigned bare banks (741 ± 274 cm²) resulted in better vegetative colonization than on riprap (167 ± 54 cm²) or on mixed-technique sites (78 ± 28 cm²).

IV.3.1.2. Effect of height above water line

Transplanting height did not affect the area occupied by *T. minima* for either monitoring year, whatever the elevation (from +0.45 m to +1.55 m above average water level). Only a year effect was found, with a larger area colonized the second year ($X^2 = 361.52$, $df = 1$, $p < 0.001$). Nonetheless, expansion in width was affected by height above water line ($X^2 = 8.96$, $df = 3$, $p = 0.03$), monitoring year ($X^2 = 193.29$, $Df = 1$, $p < 0.001$) and their interaction ($X^2 = 8.97$, $df = 3$, $p = 0.03$) (Fig. 45).

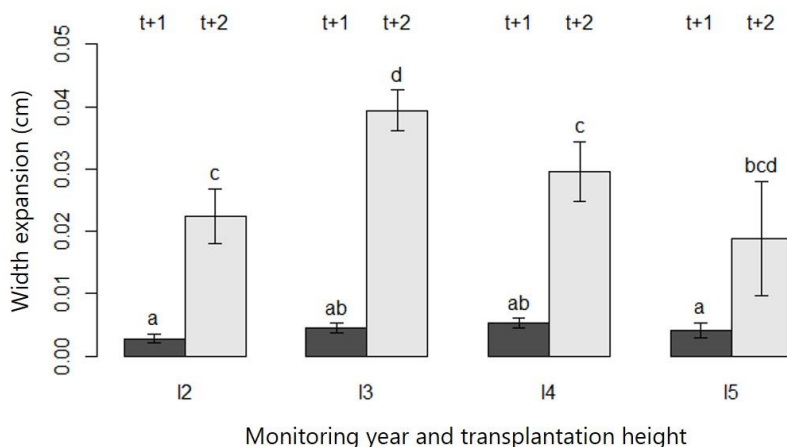


Figure 45. Effect of four transplanted heights (I2: 0.75 m, I3: 1 m, I4: 1.30 m and I5: 1.55 m above the average water level, $X^2 = 8.96$, $df = 3$, $p = 0.03$), monitoring year ($X^2 = 193.29$, $df = 1$, $p < 0.001$) and the interaction between the two ($X^2 = 8.96$, $df = 3$, $p = 0.02$) on *T. minima* clonal expansion in width monitored over 2 years (t+1, t+2) at site B3. Plot represents average width expansion and monitoring year with standard errors. Bars sharing a common letter are not significantly different ($p < 0.05$).

The greatest expansion in width was obtained for transplantations at plot I3: +1 m and the effect of height above water line was even more pronounced after two years (39 ± 3 cm, Fig. 45). Similar trends were measured for expansion in length, which showed a significant effect of transplantation height ($X^2 = 10.06$, $df = 3$, $p = 0.02$) and monitoring year ($X^2 = 193.45$, $df = 1$, $p < 0.001$) at site B3. One year after implementation, greater length expansion was obtained for transplantations at plots I3: +1 m (86 ± 10 cm) and I4: +1.30 m (88 ± 10 cm). Two years after implementation, the pattern was the same but no longer significant. Height above average water level also affected transplants survival ($X^2 = 17.72$, $df = 4$, $p = 0.001$). Survival mostly increased with height (17% at plot I1, +0.45 m and 71% at I5: +1.55 m; Fig. 46).

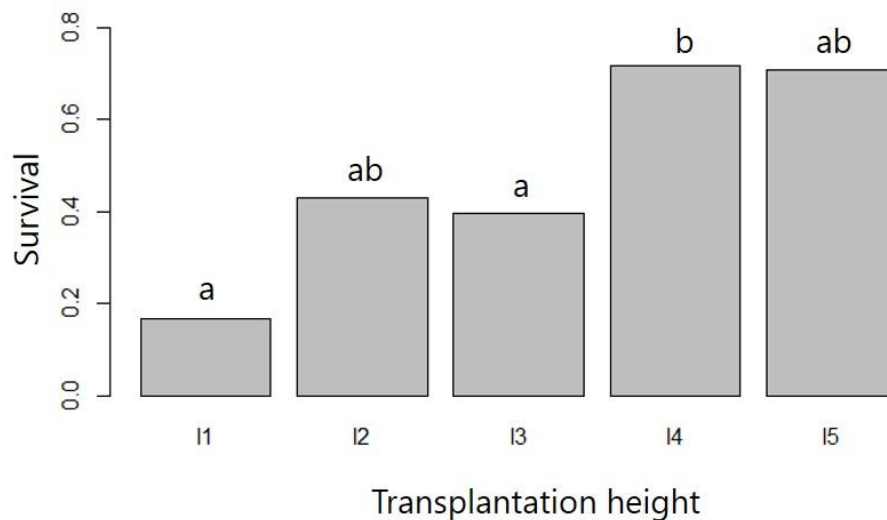


Figure 46. Effect of transplanting height (I1: +0.47m, I2: +0.75m, I3: +1m, I4: +1.30 m and I5: +1.55 m above average water level) on *T. minima* survival rate (% of total) for the first monitoring year at site B3 (ANOVA, $X^2 = 3.53$, $df = 3$ $p = 0.001$). Bars sharing a common letter are not significantly different.

IV.3.2. Transplantation optimization

IV.3.2.1. Initial-biomass effect

Initial biomass transplanted ($X^2 = 47.19$, $df = 2$, $p < 0.001$), monitoring year ($X^2 = 23.05$, $df = 1$, $p < 0.001$) and the interaction of the two ($X^2 = 10.77$, $df = 2$, $p = 0.005$) affected *T. minima* frequency at sites B1 and B2 (See Fig. 47).

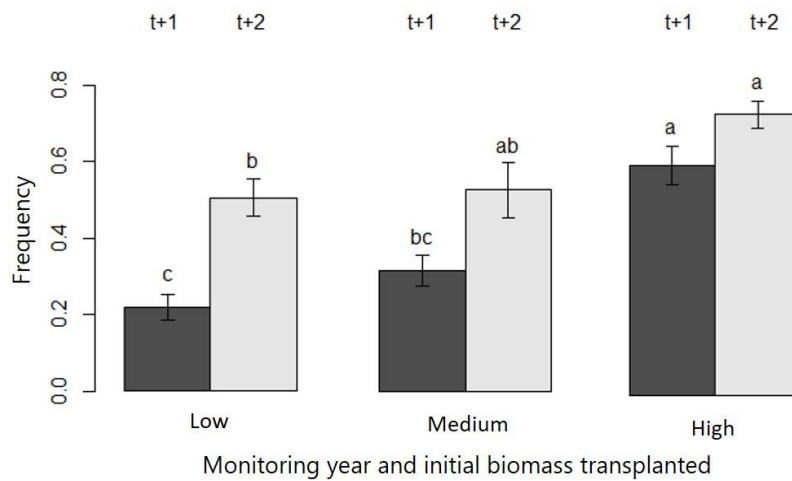


Figure 47. Effect of three different amounts of initial biomass (high, medium and low, $X^2 = 47.19$, $df = 2$, $p < 0.001$), monitoring year (t+1 and t+2, $X^2 = 23.05$, $df = 1$, $p < 0.001$) and their interaction ($X^2 = 10.77$, $df = 2$, $p = 0.005$) on *T. minima* frequency at sites B1 and B2. Plot represents average frequency per initial biomass and monitoring year with standard errors. Bars sharing a common letter are not significantly different ($p < 0.05$).

Frequency increased with initial biomass during the two monitoring years though the increase was not significantly different between medium and high initial-biomass transplantations in year two. Initial biomass ($X^2 = 39.47$, $df = 2$, $p < 0.001$) and monitoring year ($X^2 = 27.56$, $df = 1$, $p < 0.001$) also affected the number of inflorescences: higher initial biomass produced a larger number of inflorescences than did medium biomass for both monitoring years. In addition, the number of inflorescences increased between the two monitoring years, for the high (t + 1 = 16.13 ± 5.55 ; t + 2 = 195.79 ± 53.66) and medium initial biomass treatments (t + 1 = 0.10 ± 0.10 ; t + 2 = 24.10 ± 12.28). Finally, initial biomass ($X^2 = 9.39$, $df = 2$, $p = 0.009$) and monitoring year ($X^2 = 4.23$, $df = 1$, $p = 0.03$) had a significant effect on internode length: two years after transplantation, longer internode lengths were found for a high initial biomass (20 ± 4 cm) than for an initial low biomass (5 ± 1 cm). Moreover, internode length decreased with time for the low initial biomass (t + 1: 15.31 ± 1 cm, t + 2: 5.54 ± 0.5 cm).

IV.3.2.2. Plot shape effect

Initial plot shape ($X^2 = 5.90$, $df = 1$, $p = 0.01$), monitoring year ($X^2 = 49.22$, $df = 2$, $p < 0.001$) and their interactions ($X^2 = 24.30$, $df = 2$, $p < 0.001$) affected expansion in width (perpendicular to the river) at site B4 (Fig. 48). The second year, linear strip width expansion was higher (127 ± 21 cm) compared to other monitoring years and to the square plot shape (Fig. 5). Nevertheless, plot width dropped the third monitoring year, both for linear strip plots (36 ± 20 cm) and for square plots (21.11 ± 20 cm), due to bank erosion. Clonal expansion in length (parallel to the river) was only influenced by year ($X^2 = 10.66$, $df = 2$, $p = 0.005$). Finally, *T. minima* frequency was only affected by monitoring year ($X^2 = 12.47$, $df = 2$, $p = 0.002$) and the interaction between year and plot shape ($X^2 = 10.85$, $df = 2$, $p = 0.004$). However, due to the unbalanced data, the post hoc test did not detect trends toward a higher *T. minima* frequency in square plots over time.

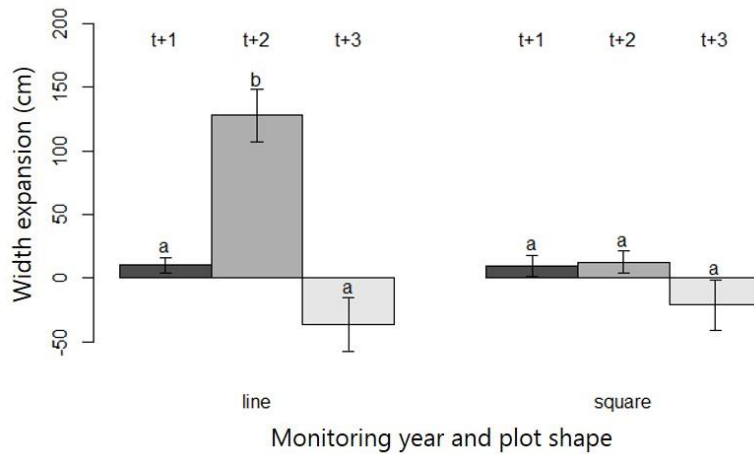


Figure 48. Effect of two different initial plot shapes (linear strip or square) ($X^2 = 5.90$, $df = 1$, $p = 0.01$), monitoring year ($X^2 = 49.22$, $df = 2$, $p < 0.001$) and their interactions ($X^2 = 24.30$, $Df = 2$, $p < 0.001$) on *T. minima* expansion in width monitored over 3 years (t+1, t+2, t+3) at site B4. Plot represents average expansion in width, per plot shape and monitoring year with standard errors. Bars sharing a common letter are not significantly different ($p < 0.05$).

IV.3.2.3. Species-association effect

Transplanting *T. minima* in association with other species did not affect plot area ($X^2 = 0.88$, $df = 2$, $p = 0.64$), plot width expansion ($X^2 = 0.08$, $df = 2$, $p = 0.96$) or plot length expansion ($X^2 = 2.13$, $df = 2$, $p = 0.34$). Only a year effect was detected for plot area ($X^2 = 456.24$, $df = 1$, $p < 0.001$), plot width expansion ($X^2 = 204.35$, $df = 1$, $p < 0.001$) and plot length expansion ($X^2 = 127.14$, $df = 1$, $p < 0.001$), with greater clonal expansion the second monitoring year. Moreover, no significant difference in survival rate was detected with species association ($X^2 = 3.47$, $df = 2$, $p = 0.18$).

IV.4. Discussion

The restoration success of transplanting a given species by 6 transplanting depends on the ability of the species to grow and reproduce effectively shortly after transplantation. Our results highlight that the spatial monopolization, colonization ability and the survival rate of *Typha minima* Hoppe could be optimized by adapting the transplanting protocol. Indeed, bank type, transplantation height above water, initial transplanted biomass and plot shape all significantly affected *T. minima* restoration, as reflected through certain clonal traits, during the early years after implementation.

IV.4.1. Transplantation location

We found that *T. minima* colonization was higher on the most natural banks (redesigned flat bare banks) compared to mixed-technique banks and riprap, this validates our first hypothesis. Therefore, natural or redesigned bare banks should be preferred for transplanting. Our results are consistent with the findings of Guerrant and Kaye (2007), who showed that restoration site selection must be

based on historical species habitat to maximize transplantation success. Among the three bank types we selected, the redesigned natural banks were the closest to historical *T. minima* habitat due to higher fine sediment cover available for vegetative colonization. However, we found that *T. minima* clonal expansion and maintenance were still possible on riverbank protection structures (mixed-technique banks and riprap), though with less success. Still, riverbank protection structures can serve as refuge zones for riparian plant species on urbanized rivers (Cavaillé et al. 2013), as evidenced by the restored *T. minima* patches that grew on all three bank types and by spontaneous settlement observed on other riverbank protection structures where fine sediment deposition occurred.

Concerning the riparian elevation gradient, we showed that *T. minima* colonization by clonal expansion was optimal for medium heights above the water level as expected in our second hypothesis. Transplanting at higher levels did not lead to higher *T. minima* mortality despite a potentially higher competition for resources with later successional species (Janssen et al. 2020) or drier abiotic conditions (Shafroth et al. 2000). Flood submergence and erosion could explain the survival rate gradient we observed. Along the riparian corridor, flood exposure drives vegetation turnover through erosion, accretion and immersion (Arscott et al. 2002; Junk et al. 1989) affecting riparian species expansion and survival rates (Tealdi et al. 2013).

IV.4.2. Optimizing biological material

We found that a high initial amount of transplanted biomass maximized spatial monopolization and colonization for *T. minima* from the first year after restoration; this confirmed our third hypothesis. More metabolic resources led to more space being colonized by *T. minima* during the first year, which undeniably enhanced the plant's ability to compete with other pioneer species that usually colonize riparian habitat (Tealdi et al. 2013). Two years later, stem production was equivalent for both medium and high transplanted biomass. Both amounts of biomass both improved vegetative colonization through the production of longer internodes. However, higher transplanted biomass also boosted inflorescence production and therefore improved colonization through sexual reproduction. In clonal plants, rhizomes act as storage organs besides serving in vegetative reproduction (Klimešová et al. 2018; Ott et al. 2019). Our results are consistent with previous studies, which have highlighted the positive feedback between initial rhizome biomass and clonal plant regenerative abilities (e.g. ramet number, survival) during vegetation recovery (Luo & Zhao 2015; Wang et al. 2016). Our results suggest using high initial biomass transplantation to optimize both clonal and sexual colonization, and using medium biomass to optimize clonal colonization only and to reduce costs (1115€ per 100m² vs 2580€ - 3870€ per 100m²). Plot shapes also played a key role in *T. minima* colonization: greater clonal expansion occurred on linear strips with longer sides and more open habitat available for ramets. It has been acknowledged that ramet production and expansion in clonal plants are driven by resource availability (Kettenring et al. 2016; Reijers et al. 2020). We found that spatial monopolization (frequency) by *T. minima* was similar on linear strips and square plots during the first two years but regressed in width due to severe riverbank erosion

the third year. Similar habitat destruction also occurred in the height experiment, especially at the lowest height above water. Frequent floods induce significant idiosyncratic significant bank erosion (Gurnell et al. 2012; Janes et al. 2018). Flooding occurrence should be therefore taken into account in the spatial designs for riparian species transplantation. Spreading the transplantations at different suitable heights and in multiple sites may constitute a bethedging strategy for successful transplantations (Doherty & Zedler 2015).

No facilitation effect by other pioneer riparian species on *T. minima* was evidenced in our results. Previous studies have demonstrated facilitation by Salicaceae or Poaceae species through their role in fine sediment accretion, stabilization and erosion resistance (Corenblit et al. 2009; Gurnell et al. 2012). Salicaceae species could also have a facilitation effect on riparian pioneer vegetation through phytohormone production (i.e. abscisic acid (ABA) and gibberellins (GAs)) are involved in plant dormancy and growth (Olsen 2006)). Although the presence of these phytohormones in the immediate vicinity could improve seed germination and root growth (Egorova et al. 2019), our results did not allow us to detect this effect with *T. minima*.

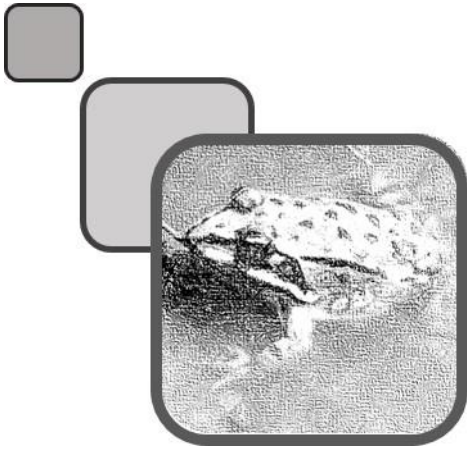
To conclude, one limitation all of our transplanted banks had in common was that the initial environmental conditions were never exactly the same as those found on natural banks. The redesigned natural banks were artificially created for restoration purposes, some were sown to limit the arrival of exotic species and others were strongly affected by flow erosion due to a geomorphological imbalance with flow velocity (Hagerty et al. 1981). These restored banks can therefore be considered hybrids, or novel ecosystems, as the biotic conditions there were degraded and the ecological processes may be different from historical habitats (Hobbs et al. 2006).

IV.4.3. Perspectives for *T. minima* restoration

A lack of perspective and insufficient long-term monitoring often plague restoration projects (Menges et al. 2016). The next step toward improving *T. minima* restoration will be the long-term monitoring of restored patches, which will provide information on long-term population dynamics and ecological processes. Previous studies have shown that *T. minima* restoration can fail at the medium-term (5–10 years) (Ansermet 2009; Werner 2010). Nevertheless, *T. minima* being a riparian pioneer species, local extinctions are part of its natural population dynamics. Future work could focus on these long-term dynamics, including patch extinctions and emergence in natural sites related to the flood pulse concept (Junk et al. 1989; Boedeltje et al. 2004). Moreover, another important issue is that most of the restored patches come from vegetative propagation of only a few clones. Connectivity between restored and natural patches should therefore be explored in terms of genetic structure and exchanges through sexual reproduction (Proft et al. 2018).

IV.5. Conclusion

Our results confirm that multiple hydrogeomorphological parameters affect riparian pioneer clonal plants (*Typha minima* Hoppe) and must be taken into account in restoration operations. We show that greater colonization by clonal expansion and sexual regeneration was achieved on redesigned bare banks compared to more artificial banks (riprap and mixed-technique banks). Transplanting at high and medium levels above the water line led to greater clonal expansion (in width and length) during the first years of growth, and initially higher biomass made it possible to maximize spatial occupancy (frequency) and colonization speed (number of inflorescences, internode length). To optimize biological material, linear strips proved to be the most suitable plot shape; they allowed greater vertical clonal expansion on the riverbank compared to square plots. We hope these results will help managers and conservationists to design better restoration protocols and maximize restoration success.



Chapitre 5

V. Discussion générale : synthèse, perspectives et conclusion



©Nadège Popoff

« La recherche est un processus sans fin dont on ne peut jamais dire comment il évoluera.
L'imprévisible est dans la nature même de la science. »

François Jacob

L'objectif de ce travail de thèse était de produire des connaissances sur la niche écologique et la dynamique spatiotemporelle d'une espèce clonale colonisant le stade pionnier de l'habitat riverain : la petite massette (*Typha minima* Hoppe), afin de servir de base théorique aux futurs projets de conservation et de restauration.

Trois études distinctes, basées sur des données de terrain issues du suivi des populations naturelles de *T. minima* sur l'Isère ou d'expérimentations *ex-situ* et *in-situ*, ont été menées. Ces travaux sont principalement basés sur l'évolution spatiotemporelle locale des taches et sur l'effet des paramètres du milieu sur les différents traits liés aux stratégies de colonisation, de croissance et de reproduction de *T. minima*.

Une synthèse des résultats obtenus et des limites des trois études réalisées est présentée en première partie de la discussion qui suit. Les apports de cette recherche à la science de la conservation et de la restauration sont abordés en seconde partie du chapitre qui suit. Les perspectives futures de recherche, liées à la dynamique spatiotemporelle des espèces pionnières riveraines et l'évaluation de la restauration de celles-ci, sont détaillées au sein d'une dernière partie.

V.1. Synthèse des résultats

L'objectif des travaux de cette thèse de doctorat était de répondre à la problématique suivante : **Quelles sont les variables environnementales et les processus écologiques qui affectent la dynamique spatio-temporelle de *T. minima* et en quoi ces connaissances peuvent-elles être appliquées à sa restauration et sa conservation?** Les travaux présentés dans les trois chapitres de ce manuscrit, ont permis d'apporter des réponses aux questions de recherches formulées en introduction (Fig. 49).

V.1.1. L'importance du processus d'accrétion dans la dynamique locale des taches (Chap. 1)

(i) Comment les paramètres liés au processus de succession écologique et à la dynamique sédimentaire affectent-ils l'évolution locale des taches et la fréquence de *T. minima* ?

Les résultats de cette première étude ont montré que l'installation puis le développement de *T. minima* sont liés à des caractéristiques pionnières de l'habitat riverain : la présence abondante de substrat sablo-limoneux localisé à faible altitude par rapport au niveau d'eau et peu colonisé par la végétation. *T. minima* colonise les bancs pionniers couverts de substrat fin, localisés à faible altitude par rapport à l'eau et présentant un couvert de végétation herbacée très faible. Néanmoins, les gradients écologiques de l'habitat riverain sont impliqués dans les différentes dynamiques locales des taches et structurent la végétation. Par la suite, *T. minima* se maintient bien sur les bancs pionniers avancés, caractérisés par des couverts de végétation importants (herbacés et arbustifs), localisés plus haut au-dessus du module interannuel, sous condition d'abondance de substrat sablo-limoneux. Néanmoins, *T. minima* semble difficilement coloniser les bancs pionniers jeunes, majoritairement composés de substrat grossier, localisés proche de la ligne d'eau et fortement exposés au régime de perturbation. L'étude n'a en revanche ni permis d'identifier les facteurs environnementaux impliqués dans la régression des taches de *T. minima* ; ni d'expliquer la variabilité de la fréquence de l'espèce à travers les relations entre les variables biotiques et abiotiques sélectionnées.

Le manque de réplicats sur les zones où *T. minima* a régressé s'avère être une des limites de cette étude. Cette limite explique, en partie du moins, l'impossibilité d'identifier clairement les facteurs caractéristiques de cette régression. Entre 2016 et 2019, la régression des taches semble majoritairement se présenter sous forme de disparition complète de celles-ci, échappant ainsi au protocole appliqué sur le terrain et à toute mesure quantitative. La réalisation de relevés dans les zones de régression avérées de l'espèce, pourrait permettre de mieux comprendre l'effet des variations des paramètres environnementaux sur la dynamique de régression de *T. minima*. De plus, les variations de la fréquence de *T. minima* en lien avec les paramètres étudiés (altitude par rapport à l'eau, couvert et composition de la végétation), pourraient n'être détectables qu'à très fine échelle (quelques mètres carrés) et non pas à celle de la tache sur laquelle le relevé de fréquence a été réalisé. L'absence de résultat expliquant les variations de la fréquence s'expliquerait ainsi par un problème d'échelle de mesure. La seconde explication serait que la fréquence ne répond tout simplement pas aux variations des paramètres analysés. En effet, une fréquence élevée de *T. minima* pourrait être liée

à la une stratégie de croissance en « phalange » (Doust 1981; Winkler & Fischer 2002) liée à l'abondance d'autres ressources (e.g. eau, nutriments et matière organique) que la luminosité testée dans le modèle. La mise en place d'un protocole de mesure de la disponibilité locale d'autres ressources pourrait être mis en œuvre afin d'explorer cette hypothèse.

V.1.2. Une espèce plus tolérante à la compétition qu'à l'ensevelissement (Chap. 2)

(ii) Comment la compétition interspécifique avec *Salix alba* et l'ensevelissement par les sédiments affectent-ils la survie, la compétitivité et l'investissement dans les stratégies de reproduction de *T. minima* ?

La seconde étude a permis de mettre en évidence, en conditions expérimentales, une meilleure tolérance de *T. minima* à la compétition interspécifique avec *S. alba* (dont la strate arbustive domine largement les stades pionniers avancés de l'habitat riverain), qu'à une perturbation telle que l'ensevelissement par les sédiments. En effet, la pression de compétition testée (faible) ne diminue que légèrement la compétitivité et l'investissement dans la reproduction sexuée de *T. minima*, en réduisant la production du nombre de ramets et d'inflorescences. *T. minima* est en capacité de moduler sa stratégie de croissance en réduisant le nombre de ramet sexués produit afin de privilégier la croissance végétative, promouvant ainsi la photosynthèse, ce qui lui permet de rester compétitive. Le stress induit par la compétition interspécifique privilégie une stratégie de maintien des fonctions d'acquisition des ressources et de stockage énergétique dans les rhizomes (Gruntman et al. 2017). En revanche, contrairement à ce qui est observé chez d'autres espèces clonales rhizomateuses vivant en milieu perturbé (e.g. *Ammophila Breviligulata* (Yu et al. 2004; Disraeli 1984)), les résultats ont démontré que *T. minima* est très peu résiliente à l'ensevelissement pourtant en conditions expérimentales. En effet, peu de ramets ont réussi à émerger de la couche de sédiment (10 cm) à l'origine d'une mortalité importante chez *T. minima* liée à l'épuisement des ressources contenues dans les rhizomes. Cette mortalité est à l'origine d'une réduction drastique de la production de biomasse aérienne et souterraine qui a diminué à son tour les capacités de reproduction végétative et sexuée de *T. minima*. Enfin, le cumul de la compétition interspécifique et de l'ensevelissement par les sédiments accentue les effets négatifs (diminution de la longueur des feuilles et de la biomasse des rhizomes) sur *T. minima* par effet d'interaction.

Une limite de cette étude pourrait être formulée sur la durée de l'expérimentation. En effet, *T. minima* n'a bénéficié que d'une seule saison de végétation pour constituer un réseau de clones et des réserves énergétiques dans les rhizomes à partir d'une biomasse initiale transplantée faible (un entreœud). Ce temps relativement court d'installation pourrait ainsi en partie expliquer la faible résilience de l'espèce à l'ensevelissement dans cette expérience. De par son statut d'espèce riveraine pionnière, *T. minima* est assez résistante aux perturbations récurrentes de son environnement (immersion, érosion, ensevelissement) lorsque leurs intensités sont modérées et que l'espèce est bien développée (Werner 1998; Csencsics 2016). En condition naturelle, *T. minima* étend son réseau clonal sur des surfaces importantes, ce qui permet à une partie des clones d'être moins impactée par le

stress. De plus, cela permet de fournir aux clones impactés les éléments nécessaires à leur survie, phénomène largement observé chez de nombreuses autres clones (Perumal & Maun 2006; Herben 2004). Des études ont démontré que plus le réseau de clones est développé, plus l'espèce est résiliente aux stress et aux perturbations grâce à l'intégration clonale et aux réserves énergétiques, plus importantes, stockées dans les rhizomes (Yu et al. 2004; Chen et al. 2010). Enfin, la taille des bacs, très restreinte, n'a pas permis à *T. minima* de mettre en place des stratégies d'évitement, tel qu'un mode de croissance « *guérilla* » se traduisant par l'allongement des entrenœuds pour rechercher des conditions environnementales plus favorables (Bittebiere et al. 2012; Hutchings & Wijesinghe 2008). Enfin l'interprétation des résultats est limitée à une épaisseur d'ensevelissement et un niveau de compétition, alors que ces facteurs de stress peuvent survenir avec des intensités variables dans un environnement naturel. Ainsi, une expérimentation complémentaire visant à tester la réponse de *T. minima* transplantées avec plusieurs biomasses initiales, selon un gradient de compétition et un gradient d'ensevelissement, pourrait être mise en place *in-situ* pour s'émanciper de ces limites.

V.1.3. Un protocole de transplantation optimisé (Chap. 3)

(iii) Comment optimiser les protocoles de transplantation de *T. minima* le long de l'Isère ?

Les résultats des expérimentations de transplantation mises en place entre 2013 et 2016, présentés dans le dernier chapitre de ce manuscrit, ont permis d'élaborer un protocole qui optimise la survie, la colonisation et la reproduction (végétative et sexuée) de *T. minima* dès la première année la survie. La restauration locale de populations est optimisée par des transplantations de rhizomes sous forme de placettes linéaires parallèles au cours d'eau et placées à des hauteurs comprises entre 1 m et 1,55 m au-dessus du module interannuel. La survie des transplants de *T. minima* durant les premières années, dépend fortement du processus d'érosion qui est en mesure de détruire partiellement ou totalement le site restauré (Werner 1998; Vahe & Greulich 2019) et semble décisif sur le devenir des populations. Nous avons en effet démontré que des transplantations réalisées en pied de berge (+0.45 m au-dessus du module interannuel) ont très peu de chance de survie dès la première année à cause du processus d'érosion à l'œuvre en période de hautes eaux. Un lien semble exister également entre la biomasse initiale transplantée et la capacité à se reproduire de manière végétative et sexuée. Une biomasse initiale importante est synonyme d'une plus grande réserve énergétique disponible dans les rhizomes. Celle-ci maximise la compétitivité de *T. minima* en lui conférant une meilleure capacité à se reproduire de manière végétative et sexuée (Klimešová et al. 2018; Ott et al. 2019). Enfin, nous n'avons pas démontré d'effet de facilitation induit par la présence des saules et de graminées pionnières en début de succession (Corenblit et al. 2018).

Une des limites de cette étude est la non prise en compte des paramètres hydrologiques (*e.g.* vitesse du courant, débit) et sédimentaires (*e.g.* zone de dépôt de sédiment ou d'érosion) dans le choix des sites, alors que ces paramètres s'avèrent être des éléments clés dans le maintien des stations restaurés. En effet, la plupart des essais de restauration de populations de *T. minima* en Suisse ont

été des échecs à cause d'une dynamique hydrogéomorphologique dégradée par la chenalisation et l'endiguement ce qui aboutit à des phénomènes d'érosion trop importants empêchant le maintien de l'espèce (Werner 1998; Vahe & Greulich 2019). A l'inverse, en dépit de la destruction de tout ou partie de quelques sites restaurés sur l'Isère, les populations de *T. minima* ont pu se développer grâce à la dynamique sédimentaire et à l'arrivée de sédiments fins. L'appauvrissement des flux de matière (e.g. déficit sédimentaire) pourrait potentiellement conduire à une régression des populations sur des cours d'eau à la fonctionnalité fortement dégradée (e.g. le Rhône).

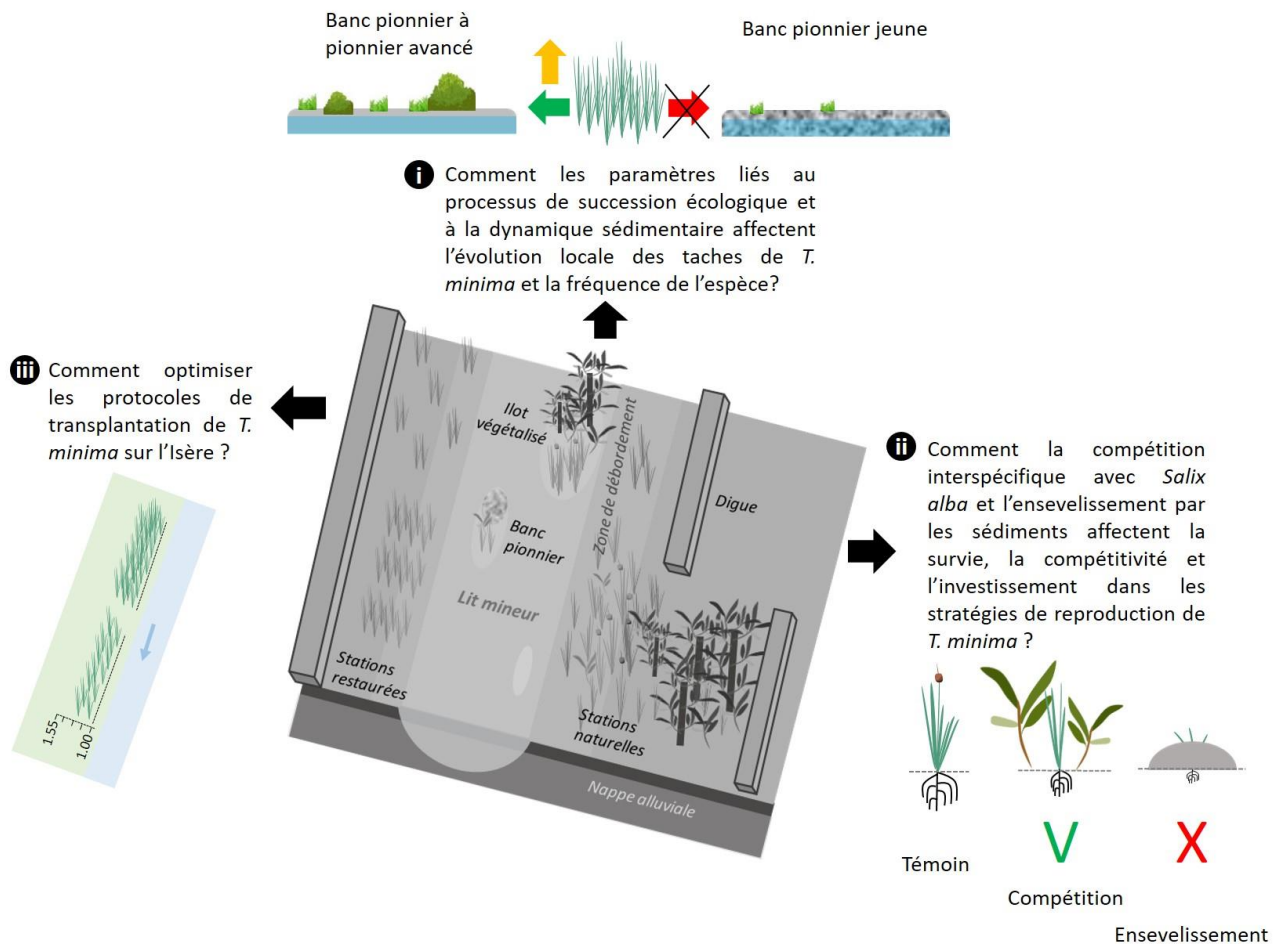


Figure 49. Schéma général illustrant les réponses aux questions de recherche tiré du schéma présenté en introduction (Fig. 31). (i) La colonisation et le maintien de *T. minima* sont liés à un habitat de type pionnier à pionnier avancé alors que l'absence de colonisation est caractérisée par un habitat pionnier jeune. (ii) La pression de compétition testée au cours de l'expérimentation affecte peu la production de biomasse aérienne et souterraine alors que l'ensevelissement est à l'origine d'une mortalité importante ainsi que d'une diminution forte de la production de biomasses. (iii) La transplantation de biomasses fortes de *T. minima* en placettes linéaires parallèles au cours d'eau et placées à des hauteurs comprises entre 1 m et 1,55 m au-dessus du module interannuel permet d'optimiser les capacités de colonisation et de reproduction de l'espèce.

V.2. Implication pour la conservation et la restauration de *T. minima*

La forte régression constatée du linéaire occupé par *T. minima* à l'échelle de l'arc alpin au cours du siècle dernier, estimée à 2 690 km d'après Prunier (2010), nécessite d'en identifier les causes et d'agir rapidement pour conserver et restaurer au mieux les populations relictuelles. Ces travaux de thèse

de doctorat, grâce à leurs apports fondamentaux et techniques, contribuent à l'amélioration des connaissances de l'écologie, de la conservation et de la restauration de *T. minima*.

V.2.1. Contribution à l'écologie de *T. minima*

Les travaux menés au cours de cette thèse ont permis d'affiner les connaissances sur la niche écologique de *T. minima* et la place de l'espèce au sein de la succession écologique riveraine. Les caractéristiques biotiques et abiotiques de sa niche démontrent l'importance des processus sédimentaires et des processus de rajeunissement du milieu par les crues dans la dynamique locale de *T. minima* à court terme. En effet, la colonisation de *T. minima* sur les bancs et berges nécessite des paramètres biotiques et abiotiques caractéristiques de l'habitat pionnier dont le maintien au cours du temps est permis par le rajeunissement cyclique causé par les crues (Decamps et al. 1988). La niche de régénération de cette espèce est donc affiliée au stade pionnier de la succession biogéomorphique (Corenblit et al. 2007). Mais cela n'exclut pas de potentielles colonisations spontanées dans des stades de succession plus avancés voire même dans des localisations insolites (*e.g.* colonisation de limons déposés entre des enrochements ou dans une souche d'arbre (observation terrain)). Cela soutient l'idée que la fonctionnalité du cours d'eau, dont les perturbations cycliques, est essentiel au maintien du *turnover* (apparition et de disparition ponctuelle) de *T. minima* le long du corridor riverain (Vahe & Greulich 2019). De premier abord, l'absence de *T. minima* dans des stades de succession plus avancés semblerait indiquer que l'espèce est sensible à la compétition interspécifique. Cette sensibilité de *T. minima* induite par l'avancée de la succession écologique est souvent présentée comme le principal facteur du déclin de ses populations (Csencsics et al. 2008; Till-Bottraud et al. 2010; Werner 2010). Or l'expérimentation *ex-situ* menée au cours de cette thèse n'a rien démontré en ce sens. La compétition avec *S. alba* semble bien tolérée par *T. minima* grâce à ses caractéristiques clonales qui lui permettent l'ajustement de sa stratégie de croissance afin de rester compétitive. Ceci corrobore les résultats du premier chapitre et les observations faites sur le terrain du maintien de stations de *T. minima* dans de jeunes saulaies denses (Jaunatre et al. 2016). La colonisation préférentielle de *T. minima* au sein des premiers stades de l'habitat riverain pionnier pourrait donc être liée à d'autres facteurs d'ordre abiotiques, tels que la disponibilité en eau nécessaire à sa germination (comme suggéré par les expérimentations de Fort & Lambelet, 2011) ou sa tolérance à l'inondation et l'érosion. Des facteurs biotiques pourraient également expliquer cette affinité. Tel que l'absence de pression de compétition avec d'autres formes végétales que de jeunes saules dans les premiers stades de succession ou encore la manière dont l'espèce dissémine (*e.g.* transport de fragments de rhizomes dans les sédiments).

Une fois bien installée, c'est-à-dire dès lors qu'un réseau important de clones interconnectés s'est développé, *T. minima* est en effet capable de se maintenir plusieurs années au sein d'un habitat pionnier avancé dominé par la strate arbustive. Les travaux menés sur les effets de la compétition interspécifique avec *S. alba* démontrent que *T. minima* est affectée mais tolérante à la compétition générée par les Salicacées en conditions expérimentales lors des premiers stades de son développement. Les caractéristiques clonales de l'espèce, connues pour être un avantage évolutif en

milieu contraint où les ressources sont réparties de manière hétérogène (De Kroon et al. 1996; Klimes et al. 1997), semblent jouer un rôle important dans le maintien de l'espèce au cours de la succession écologique. Nous avons démontré que *T. minima* a la capacité de moduler la croissance de ses organes en réponse à la pression de compétition au travers de sa grande plasticité morphologique. L'intégration clonale, qui permet l'échange de ressources entre clones des zones où celles-ci sont disponibles (faible compétition) vers les zones où celles-ci sont faiblement disponibles (forte compétition) (Stuefer et al. 1994; Liu et al. 2016), semble aussi pouvoir jouer un rôle primordial dans le maintien de *T. minima* tout au long de la succession écologique.

Les causes de régression locales de *T. minima* n'ont pas clairement été identifiées par les travaux menés au cours de cette thèse. Nous avons néanmoins démontré une certaine sensibilité de *T. minima* face à l'ensevelissement par les sédiments, encourageant ainsi à explorer les effets d'autres facteurs abiotiques tels que les paramètres liés aux crues (*e.g.* durée, débit, vitesse) ou à l'évolution du substrat au cours du processus de fixation des bancs (*e.g.* humidité, matière organique) sur la dynamique de l'espèce.

Cette étude semble également indiquer que la niche écologique de l'espèce apparaît moins restrictive que celle mentionnée dans la plupart des études (Csencsics et al. 2008; Till-Bottraud et al. 2010; Werner 2010). La présence de *T. minima* ne semble pas limitée au stade jeune pionnier de la succession riveraine, dominé par les espèces herbacées pionnières, car sa caractéristique clonale lui permet de rester compétitive au sein de la strate arbustive.

V.2.2. Contribution à la conservation et la restauration de *T. minima*

Les expérimentations de restauration ont montré qu'il est possible de restaurer localement des populations de *T. minima* capables de s'établir, de se développer et de se reproduire de manière végétative et sexuée. Ainsi, la recréation artificielle d'habitat pionnier sur des bancs localisés à faible altitude par rapport à l'eau, composé de substrat sablo-limoneux et présentant un couvert de végétation faible, est favorable au maintien et au développement des transplants. Les suivis annuels réalisés sur les sites restaurés démontrent que toutes les populations se maintiennent au cours du temps, les plus anciennes depuis plus de 7 ans après la mise en place des travaux de restauration. De plus, certaines populations disséminent et recréent des populations à proximité des sites restaurés si l'habitat favorable est disponible. Un exemple typique est le site de Pré Pichat restauré en 2014 qui comportait 5 taches de *T. minima* en 2016 et en comporte 16 en 2020 avec de nouvelles taches qui apparaissent et disparaissent chaque année (Fig. 50).

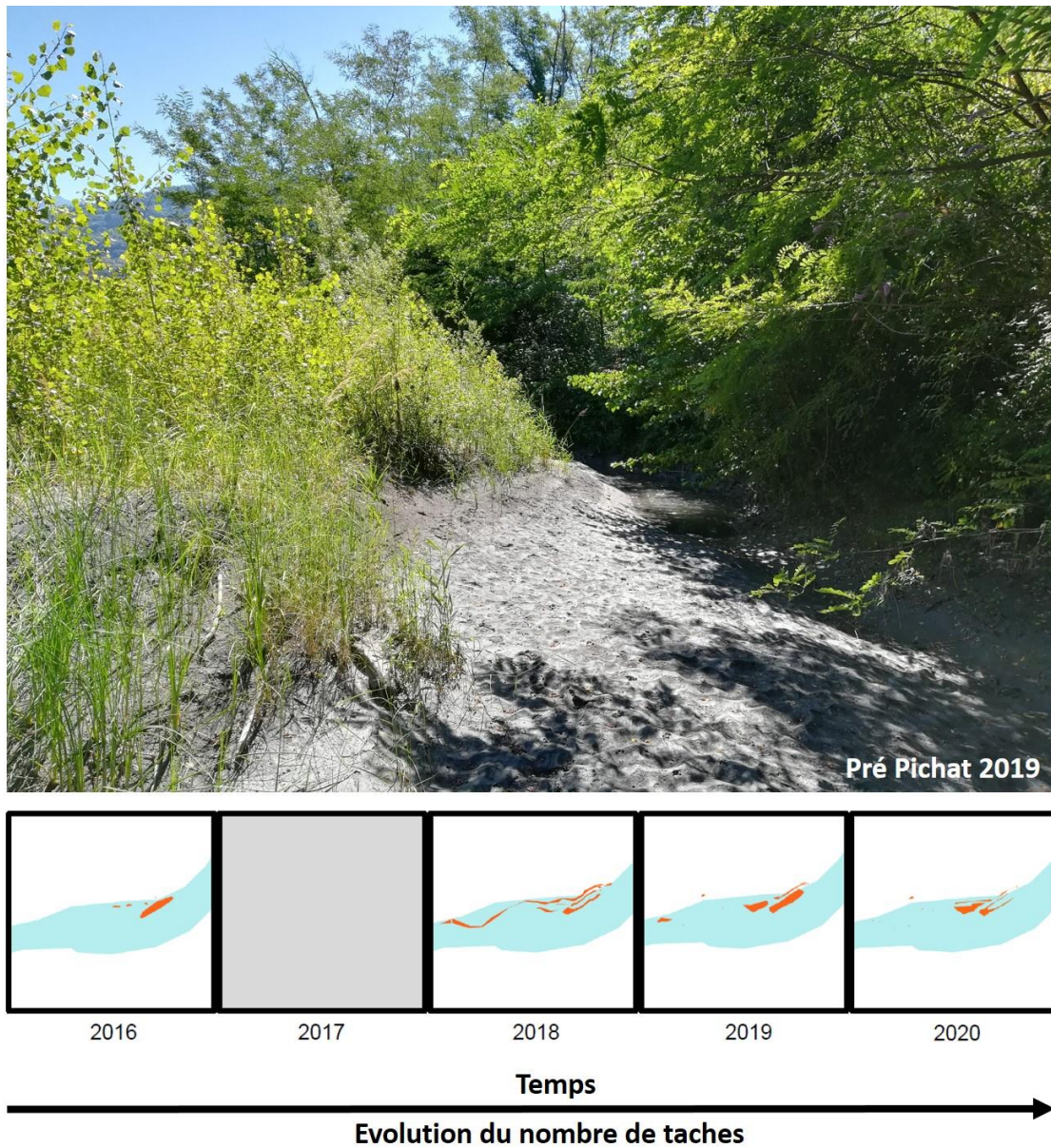


Figure 50. Evolution spatio-temporelle des taches de *T. minima* sur le site de Pré Pichat restauré en 2014 le long de l'Isère. Modifié de Popoff et al. 2020.

L'altitude à laquelle les individus sont transplantés s'est avérée être un facteur crucial dans leur maintien car celle-ci régit l'exposition aux perturbations et notamment aux processus d'érosion. Pour rappel, c'est la non prise en compte de ce même processus qui a conduit à l'échec de plusieurs actions de restauration en Suisse (Werner 1998). Néanmoins, sa comparaison avec les essais de restauration dans d'autres pays de l'arc alpin reste délicate car des facteurs différents entrent en compte dans la réussite ou l'échec des transplantations sur ces cours d'eau. Parmi ces facteurs, l'espace interdigue plus large sur les cours d'eau français, laisserait plus de liberté aux rivières avec une plus grande présence plus importante de bancs dynamiques. Les paramètres hydrogéomorphologiques seraient donc moins dégradés et *T. minima* y aurait donc plus de facilité à s'installer et se maintenir (Girel 1994). En ce sens, les préconisations de restauration de *T. minima* faites pour l'Isère n'ont pas vocation à être universelles et ces mêmes protocoles doivent être adaptés aux paramètres biotiques et abiotiques, ainsi qu'à la dynamique hydrogéomorphologique propre à

chaque cours d'eau. Il est également essentiel de multiplier les sites de transplantation dans l'espace et dans le temps afin de limiter leur destruction lors d'un événement extrême tel qu'une crue majeure (e.g. crue de 2015 sur l'Isère) (González et al. 2015; Guerrant Jr & Kaye 2007). Comme démontré par de précédentes études (Werner 1998; Fort & Lambelet 2011; Bonnet 2009), la transplantation de rhizomes en fin de saison de végétation est la méthode la plus propice au succès de la restauration de *T. minima*. Les semis étant moins adaptés car les graines sont fragiles et difficiles à conserver dans le temps. La définition préalable des conditions favorables au développement de *T. minima* grâce à des expérimentations permet donc de maximiser les chances de réussite de la restauration. Néanmoins, la méthode d'évaluation d'un tel succès reste encore à affiner en prenant en compte la dynamique spatiotemporelle (« turnover ») d'apparition et de disparition ponctuelle des espèces pionnières le long du corridor riverain.

Les travaux réalisés dans le cadre de cette thèse, à visée opérationnelle, ont permis d'optimiser la restauration locale de populations de *T. minima* sur l'Isère et de fournir un protocole de transplantation viable à destination des gestionnaires. Il est en effet démontré que la phase expérimentale et l'identification des paramètres favorables augmentent significativement les chances de réussite du projet de restauration (Godefroid et al. 2011; Gellie et al. 2018). En parallèle des actions de recréation locales de populations de *T. minima*, il semble tout aussi essentiel de s'assurer de la présence d'habitat favorable colonisable par dissémination à proximité des sites restaurés. En effet, l'espèce est fugace et se maintient dans le temps au travers de successions d'épisodes de colonisation et d'extinction locales au gré des perturbations (Till-Bottraud et al. 2010). Dans le cadre de cours d'eau comme l'Isère, l'une des principales problématiques qui résulte de la dégradation de l'hydrogéomorphologie du cours d'eau est la fixation et l'atterrissement des bancs qui donnent naissance à des îlots couverts de ligneux matures et déconnectés du régime de perturbation (Vautier et al. 2002; Corenblit et al. 2020). Ainsi, la recréation artificielle d'habitat pionnier par l'arasement et l'essartement artificiel des îlots, lorsque leur rajeunissement par les perturbations n'est plus possible, pourrait être une mesure complémentaire de restauration de *T. minima*, même si elle n'est pas durable (Serlet et al. 2018). Dans le cadre des travaux réalisés par le Symbhi sur l'Isère, de nombreux îlots ont été arasés notamment pour faciliter l'écoulement des crues et la présence de *T. minima*, recréant ainsi artificiellement de l'habitat favorable aux espèces riveraines pionnières. Dans le cadre de futurs travaux et de l'évaluation de la restauration de *T. minima*, il serait intéressant d'analyser l'effet du rajeunissement artificiel des bancs sur la dynamique de l'espèce et notamment sur l'apparition spontanée de nouvelles stations tel que cela fut observé sur le site de Pré Pichat. Si de telles mesures s'avéraient bénéfiques aux espèces pionnières, alors elles pourraient être mises en place en tant que mesures complémentaires aux transplantations locales d'individus. Néanmoins, cela pose des questions éthiques, car il s'agit ici de détruire un habitat et sa diversité pour en favoriser un autre. De plus, ces actions coûteuses et destructrices ne peuvent en aucun cas se substituer à un rajeunissement naturel de l'habitat riverain permis par un bon fonctionnement hydrogéomorphologique du cours d'eau. Idéalement, les projets de restauration d'espèces pionnières riveraines devraient intégrer la restauration du régime de perturbation et de la fonctionnalité du cours d'eau pour restituer à l'habitat sa dynamique naturelle. Cependant, les moyens techniques et financiers restent souvent les facteurs limitants dans la mise en place de ce type de projet.

La restauration du bon fonctionnement hydrologique et géomorphologique d'un cours d'eau permet de restaurer indirectement la végétation riveraine avec un taux de réussite supérieur à 60%, qui est plus élevé que pour d'autres méthodes de restauration (*e.g.* transplantations ou éradication d'espèces exotiques) (González et al. 2015). La fonctionnalité hydrologique et géomorphologique du cours d'eau s'impose donc comme un paramètre essentiel à prendre en compte dans de futures études préliminaires à la restauration des communautés pionnières riveraines.

V.3. Contribution des travaux à la science

Ce travail de thèse s'inscrit plus largement dans les champs de la biologie de la conservation et de l'écologie de la restauration des espèces pionnières riveraines et des espèces clonales affiliées aux habitats soumis à un régime de perturbation.

V.3.1. Contribution à l'écologie des espèces pionnières

Les relations existantes entre la structuration de la végétation riveraine et les processus liés aux dynamiques hydrologiques et sédimentaires des cours d'eau sont complexes car de multiples interactions les lient (Corenblit et al. 2020; Bertoldi et al. 2014). Les travaux menés au cours de cette thèse ont permis de mieux comprendre les caractéristiques biotiques et abiotiques du stade pionnier de la succession écologique riveraine et les interactions avec les stades de succession plus avancés ainsi qu'avec les différents processus hydrogéomorphologiques. En effet, l'établissement et le devenir des espèces pionnières découlent en partie des interactions biotiques avec les autres espèces mais surtout des variations locales des paramètres physiques du milieu en lien avec les dynamiques hydrologiques et sédimentaires. Les processus d'érosion et d'accrétion apparaissent en effet comme centraux dans la dynamique spatiale des espèces riveraines. Cela rejoint de précédentes études, qui ont démontré que le processus d'accrétion initie la colonisation des espèces riveraines appartenant au premier stade de la succession écologique (Gurnell et al. 2012; Corenblit et al. 2007). Le processus de sédimentation joue également un rôle important dans la colonisation et le devenir d'autres espèces pionnières telles que pour *Spartina alternifolia* (Ge et al. 2015) et *Puccinellia maritima* (Langlois et al. 2003) qui sont toutes deux affiliées aux marais salés. Mais dans certains types d'habitats soumis à perturbation, l'effet des processus sédimentaires sur la dynamique des espèces pionnières reste encore peu connu. C'est notamment le cas pour *Saxifraga aizoides* (Raffl et al. 2007) et *Trifolium saxatile* (Dellinger & Berger 2009) qui sont des espèces pionnières d'altitude affiliées aux habitats montagnards. Très peu d'études existent sur la détermination des processus sédimentaires qui caractérisent leur niche écologique et leur dynamique spatiotemporelle, ce qui pourrait alimenter de futurs travaux de recherche. Connaître les facteurs qui structurent la dynamique du stade pionnier de la succession dans un environnement où les facteurs évoluent rapidement est donc primordial pour la conservation locale des espèces qui en dépendent, car cela permet d'affiner les actions de restauration. Mais dans un but de conservation à l'échelle du paysage, plusieurs zones d'ombre persistent quant aux paramètres caractérisant les processus moteurs de la dynamique des espèces pionnières (apparition et disparition) le long du corridor riverain. Or, la compréhension de l'effet de

tels processus sur les habitats pionniers et l'arrivée des espèces leur étant affiliées serait un apport majeur en termes de conservation, permettant la mise en place d'actions de restauration des processus identifiés à l'échelle du paysage. De nombreuses études s'accordent à dire que la présence et le maintien des espèces pionnières riveraines sont étroitement liées au bon fonctionnement hydrogéomorphologique du cours d'eau. Ce fonctionnement correspond au maintien du régime de perturbation dans des gammes d'intensité permettant à l'habitat de se régénérer par l'action des crues et du transport sédimentaire (Stromberg 2001; Poff et al. 1997). Néanmoins, très peu d'études se sont penchées sur la caractérisation et l'effet des paramètres des crues (e.g. intensité, fréquence, durée) et de la dynamique sédimentaire (e.g. charge sédimentaire, taux d'accrétion et d'érosion) pouvant expliquer le *turnover* des populations d'espèces pionnières riveraines (Pettit et al. 2001; Jourdain et al. 2017; Shafroth et al. 2000). La compréhension de l'effet des paramètres liés au régime de perturbation est pourtant essentielle à la conservation des espèces pionnières car sa dégradation est souvent en cause dans la disparition de l'habitat et du stade pionnier de la succession (Johnson & Miyanishi 2021). Ces mêmes zones d'ombres, concernant les effets des caractéristiques du régime de perturbation sur la dynamique de la végétation pionnière, persistent dans d'autres types habitats (Rixen et al. 2007; Potthoff et al. 2006; Beckage et al. 2009). De futurs travaux de recherche pourraient donc être menés afin de combler ce manque de connaissances sur le degré de perturbation permettant le maintien des populations d'espèces pionnières.

Les travaux ont également conforté le fait que la clonalité d'une espèce pionnière lui confère un avantage certain en termes de résistance à la pression de compétition, jouant ainsi un rôle fondamental dans la structuration des communautés (Klimes et al. 1997). La caractéristique clonale permet à l'espèce de se maintenir plus longtemps au cours de la succession écologique, d'un stade pionnier jeune à un stade pionnier plus avancé.

V.3.2. Contribution aux sciences de la conservation et la restauration

L'habitat riverain pionnier est en forte régression sur de nombreux cours d'eau de par l'altération de leur fonctionnalité par les travaux d'endiguement et de chenalisation (Poff et al. 2007). Les travaux de thèse ici présentés ont démontré que la conception et l'amélioration d'un projet de restauration d'une espèce clonale pionnière sont possibles grâce à l'étude des paramètres environnementaux qui lui sont propices et par la recréation artificielle de ces conditions lors de la transplantation. Du moins temporairement, car en l'absence de rajeunissement par des processus naturels, la succession suit son cours et l'habitat pionnier riverain régresse à nouveau au profit des stades de succession plus matures. L'un des enjeux de recréation locale de population pionnière est la possibilité de recolonisation spontanée d'habitat favorable localisé à proximité des sites restaurés.

Néanmoins, l'arrivée des espèces exotiques envahissantes dans ces habitats couplée à la dégradation des processus et des interactions biotiques par les activités humaines, donne souvent naissance à de nouvelles communautés qui divergent de l'état historique connu, faisant l'objet d'un concept à part entière celui de « *novel ecosystem* » (Hobbs et al. 2006). En termes de conservation et de

restauration, de tels changements au sein de l'habitat ne sont pas anodins et impliquent donc la nécessité d'une réflexion en amont du projet sur les possibilités et la faisabilité de restaurer l'espèce dans certains sites. Hobbs (2009) identifia plusieurs paramètres à évaluer afin de définir le potentiel de conservation d'un habitat dégradé : la trajectoire prise par la succession écologique, les capacités de résistance et de résilience, les fonctionnalités, les services rendus et les possibilités d'établissement des espèces et communautés.

La dégradation de plusieurs de ces paramètres peut impliquer la mise en place de travaux lourds afin de supprimer les espèces non désirées et de débloquent les processus abiotiques favorisant ainsi les espèces cibles à différentes échelles spatiales (González et al. 2015). Dans le cadre des habitats riverains, leur fragmentation et leur manque de rajeunissement réduit drastiquement la disponibilité d'habitat favorable colonisable pour les espèces pionnières. En cas de détérioration trop importante du régime de perturbation à l'origine de telles conséquences, les interventions humaines mécaniques (*e.g.* arasement, défrichement) semblent être en mesure de recréer localement des conditions favorables au développement des premiers stades de la succession tel que l'aurait fait le passage d'une crue morphogène. Néanmoins, de telles pratiques ne sont pas viables sur le long terme car les bancs se végétalisent en quelques décennies le long des cours d'eau perturbés tel que l'Isère (Corenblit et al. 2020; Vautier et al. 2002; Jourdain et al. 2020). Les travaux d'arasements doivent être répétés fréquemment afin maintenir des conditions favorables ce qui a des coûts économiques et écologiques non négligeables (Stromberg et al. 2007). Ces mêmes problématiques de dégradation du régime de perturbation, et de conservation d'espèces pionnières se rencontrent également dans d'autres habitats. Par exemple, la dégradation des dynamiques sédimentaires dans les marais salés réduit la régénération des populations de *Spartina sp.* (Cao et al. 2018); en milieu forestier, la raréfaction des feux de forêt dégrade la dynamique de la succession écologique (Greenberg & Collins 2016). Dans ces deux exemples, la finalité est la régression des stades pionniers de la succession écologique. La caractérisation des paramètres du régime de perturbation à l'origine du processus de rajeunissement des habitats s'avère donc essentielle afin d'optimiser les actions de restauration de la végétation pionnière.

V.4. Perspectives futures de recherche

V.4.1. Un changement d'échelle spatio-temporelle

La totalité des études menées au cours de cette thèse de doctorat ont été réalisées à l'échelle locale (celle de la tache) et sur un pas de temps court allant de deux à trois ans. Or, le moteur des dynamiques végétales et sédimentaires le long du corridor riverain est le régime de perturbation (Breugnot 2007; Barendregt & Bio 2003), qui est rythmé par les crues et agit à différentes échelles spatio-temporelles (Fig. 51).

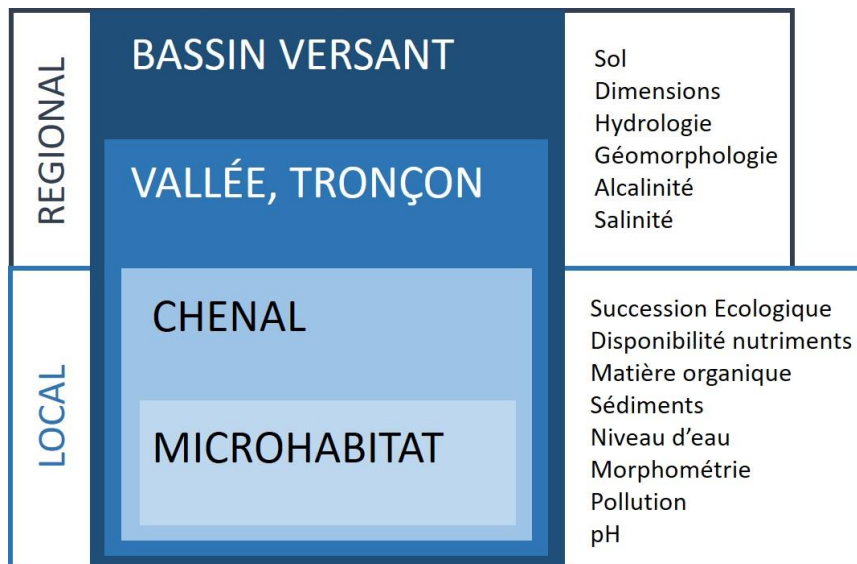


Figure 51. Les différentes échelles spatiales de l'habitat riverain et les facteurs qui leur sont liés et qui affectent la dynamique de la végétation riveraine. Source : modifié d'après Poff et al. 2007 et Barendregt & Bio 2003.

Le suivi de la dynamique spatio-temporelle des communautés riveraines peut aussi s'effectuer à de larges échelles spatiales (tronçon de rivière, cours d'eau, bassin versant) et temporelles (plusieurs décennies) principalement par le biais de l'imagerie aérienne couplée à des vérifications de terrain (Petit 2008; Sawtschuk & Bioret 2012). Les processus hydrologiques et sédimentaires, dont dépend étroitement la végétation, opèrent en effet de l'échelle du tronçon de rivière à celle du bassin versant. Les effets sur la végétation sont observables juste après une perturbation et au cours des décennies qui suivent (Poff et al. 2007; Naiman & Décamps 1997).

L'intensité du régime de perturbation et son effet sur les processus moteurs de la dynamique de la végétation riveraine varient à l'échelle du secteur fonctionnel (nommé « tronçon » dans le cadre de notre étude) de la rivière (Amoros et al. 1988). Amoros (1988) définit différents tronçons d'un cours d'eau selon (1) la typologie du chenal (type, largeur du lit, profondeur, vitesse du courant), (2) la nature et la fréquence des échanges hydriques entre les différents compartiments (lit principal, aquifère, annexe fluviale), (3) l'hétérogénéité de l'habitat (coexistence de plusieurs stades de succession) et (4) la nature des modifications anthropiques (endiguement, exploitation hydroélectrique, etc.).

Afin de mieux comprendre la dynamique spatiotemporelle de *T. minima* et à quelle échelle celle-ci se joue, ces quatre catégories pourraient servir de piste de réflexion sur la manière de découper un cours d'eau ou un bassin versant pour étudier les populations de *T. minima*. Car dans le cadre de futures travaux (e.g. suivis de populations, inventaires nationaux) sur *T. minima* et plus largement sur l'habitat pionnier riverain, il paraît essentiel de travailler à de plus larges échelles spatiales à laquelle se jouent les différents processus hydrogéomorphologiques et les dynamiques biotiques. Le *turnover* des populations de *T. minima* (Till-Bottraud et al. 2010) pourrait répondre aux variations des processus hydrogéomorphologiques (e.g. paramètres des crues, dynamique des bancs) à l'échelle du tronçon de rivière, apportant ainsi de précieuses informations sur les conditions favorables à l'espèce à cette échelle. A titre d'exemple, des analyses préliminaires (*Linear Mixed*

Models et *Generalized Mixed Models*) faites sur des tronçons de 1 km de long (longueur définie arbitrairement) sur l'Isère entre Pontcharra et Grenoble démontrent bien un effet significatif ($p = 0,0019$) de la présence d'ouvrages de génie civil (e.g. enrochement) sur l'absence de *T. minima* (Fig. 52) à l'échelle du tronçon.

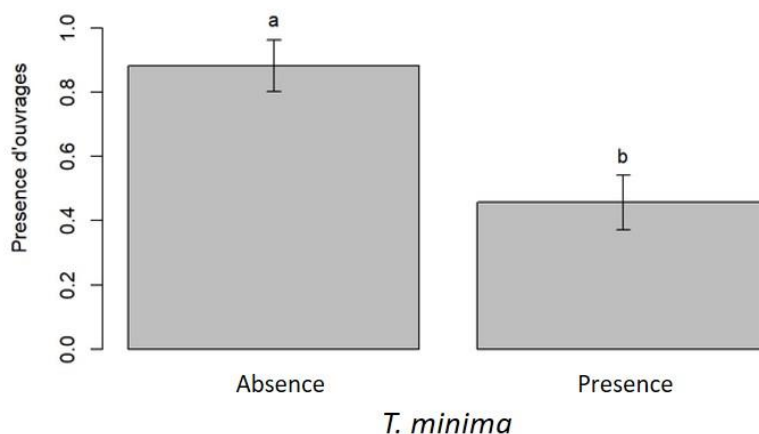


Figure 52. Effet de la présence d'ouvrages de génie civil de protection des berges (e.g. enrochement), issu de la cartographie des berges faite par le gestionnaire de l'Isère entre Pontcharra et Grenoble, sur l'absence et la présence de *T. minima* à l'échelle de tronçons de rivière d'une longueur de 1 km (GLM, Chisq = 9.6, Df = 1, $p = 0,0019$).

D'autres paramètres liés à la morphologie des berges et du chenal (e.g. la pente, la sinuosité et la profondeur du chenal) pourraient favoriser la présence de *T. minima*. Cette information pourrait s'avérer importante dans le cadre de futurs projets de restauration de tronçon de cours d'eau.

Un autre fait rend nécessaire de travailler également à une plus large échelle spatiale. Le site étudié dans le cadre de la thèse (la portion d'Isère entre Pontcharra et Grenoble), ainsi que la période choisie (2016-2021), ont été perturbés ponctuellement par des travaux de génie civil lourd (e.g. arasement de d'îlots, connexions avec les annexes fluviales) depuis 2012 (Latitude uep 2009). Ces travaux, mobiles le long de la portion d'Isère étudiée, ont pu altérer ponctuellement les dynamiques hydrogéomorphologiques et biologiques, impactant ainsi le résultat des études menées au cours de ma thèse. Par exemple, la dynamique locale de progression de *T. minima* a pu être favorisée par l'arasement mécanique des bancs qui recréât artificiellement de l'habitat pionnier et biasa la dynamique locale des taches de l'espèce.

Les pressions et modifications d'origines anthropiques (e.g. exploitation hydraulique et sédimentaire, largeur interdigue) varient d'un cours d'eau à l'autre en France mais aussi dans les Alpes, ce qui induit différents degrés d'altération et de dégradation des habitats riverains ainsi que des dynamiques hydrologiques et sédimentaires (e.g. écrêtement des crues, incision du lit, déficit sédimentaire) (Bravard et al. 1997; Girel & Manneville 1998). Des travaux complémentaires, basés sur l'étude des paramètres biotiques et abiotiques qui caractérisent la niche écologique de *T. minima* sur d'autres cours d'eau de piémont (e.g. l'Arve, la Durance, le Var), paraissent essentiels pour comprendre l'effet des différentes dégradations anthropiques sur la tendance d'évolution des populations de *T. minima*

en France. Il serait également intéressant de mener ce type d'études sur les cours d'eau des pays limitrophes où *T. minima* s'est éteinte afin de mieux comprendre les causes de la régression généralisée de l'espèce et d'alimenter les futurs projets de restauration (e.g. en Allemagne (Broggi 2017)). Des travaux similaires ont déjà été conduits à de larges échelles spatiales sur des communautés riveraines (Petit 2008; Sawtschuk & Bioret 2012). Petit (2008) a ainsi montré que durant la seconde moitié du 20^{ème} le couvert ligneux arborescent riverain a augmenté de près de 50% le long de la rivière Allier au détriment des stades pionniers à cause de la diminution des dynamiques latérales résultant du changement des pratiques agricoles et pastorales.

Des travaux similaires sur d'autres rivières soumises à un gradient de pression anthropique pourraient permettre de mieux comprendre l'influence de la gestion et de l'exploitation passées et présentes des cours d'eau sur *T. minima*.

D'autres questions liées à l'échelle spatiale restent en suspens, notamment en ce qui concerne l'acquisition des données et la mise à jour de l'inventaire national des populations de *T. minima*. Ces données s'avèrent pourtant cruciales pour évaluer l'état de conservation des populations relictuelles de l'espèce, mais la méthodologie d'inventaire reste à définir étant donné l'importance du linéaire occupé en France. Une réflexion en ce sens a été initiée dans le cadre du plan régional d'action en faveur de *T. minima* (Vahe & Greulich 2019). Quelques pistes pourraient être envisagées, telles que l'échantillonnage et le suivi régulier de quelques tronçons représentatifs de la fonctionnalité et de la biodiversité du cours d'eau ainsi que des populations de *T. minima*. Le suivi de l'habitat potentiel disponible (bancs pionniers, rajeunissement des bancs) par télédétection couplé à des campagnes de validation sur le terrain pourrait être un outil pour guider les inventaires. L'imagerie aérienne s'avère en effet un outil précieux dans le cadre du suivi de la végétation riveraine à de larges échelles spatiales et temporelles (Dufour et al. 2013; Surian et al. 2015). Cependant, la difficulté de discernement des taches d'une espèce herbacée cible au milieu de la végétation reste une limite majeure, restreignant l'identification sur image à celle du type de communauté.

V.4.2. Liens avec l'hydrologie et la géomorphologie des rivières

La dynamique de la végétation riveraine dépend étroitement du régime hydrique et sédimentaire ainsi que de la morphologie du cours d'eau. Il semble donc primordial d'intégrer au sein de futures analyses les paramètres liés aux dynamiques hydrologiques (e.g. fréquence des crues, débit, intensité) et sédimentaires (dynamique des bancs, rajeunissement) pour tenter d'expliquer et de définir les conditions abiotiques favorables à *T. minima* afin de guider de futurs projets de restauration. Les modèles hydrauliques réalisés sur les cours d'eau pour différents types de crues (e.g. annuelle, décennale) comportent des informations qui pourraient être exploitées dans ce type d'analyse : la hauteur d'eau, le débit et la vitesse du courant. De plus, des informations liées à la dynamique des bancs (e.g. création, migration) peuvent être aisément récupérées à partir d'images aériennes ou d'inventaires d'habitats potentiels réalisés sur le terrain. Plusieurs études ont déjà réalisé ce type d'analyse en faisant le lien entre l'hydrologie, la dynamique des bancs et la dynamique de la

végétation riveraine apportant ainsi de précieuses informations sur la compréhension des différents processus à l'œuvre (Serlet et al. 2018; Bertoldi et al. 2014).

Des modèles hydrauliques produits avant la réalisation des travaux du projet Isère Amont par le bureau d'étude Hydretudes (<https://www.hydretudes.com>) existent à l'échelle du site d'étude. Ainsi, des analyses préliminaires (ANOVA, LMM et GLMM) ont été réalisées à titre exploratoire afin de connaître les paramètres hydrologiques favorables à la présence ou l'absence de *T. minima* sur les tronçons d'Isère de 1 km et sur les tronçons définis dans le modèle hydraulique (50 à 150m). De plus, la présence de bancs étant facilement repérable sur les images aériennes, la cartographie de ceux-ci pour l'année 2021 et la qualification de leur état (banc pionnier ou végétalisé) ont été réalisées à partir d'images satellites (Google Image : CNES/Airbus, Landsat/Copernicus, Maxar Technologies ©2021) et intégrées aux analyses. Malgré le fait que les modèles hydrauliques ne soient plus à jour suite aux travaux de réfection berges et d'arasement des bancs réalisés sur le site d'étude, plusieurs analyses mettent en évidence des corrélations significatives entre les paramètres des crues, la morphologie du lit et la présence de *T. minima*, encourageant ainsi la réalisation d'analyses complémentaires sur ces thématiques.

Des résultats en lien avec la dynamique hydraulique ont été obtenus lors de précédents travaux réalisés à Inrae, tels qu'une corrélation significative de la décélération du courant au module et lors des crues décennales avec la présence ponctuelle de *T. minima* (Fig. 53) (Popoff 2016).

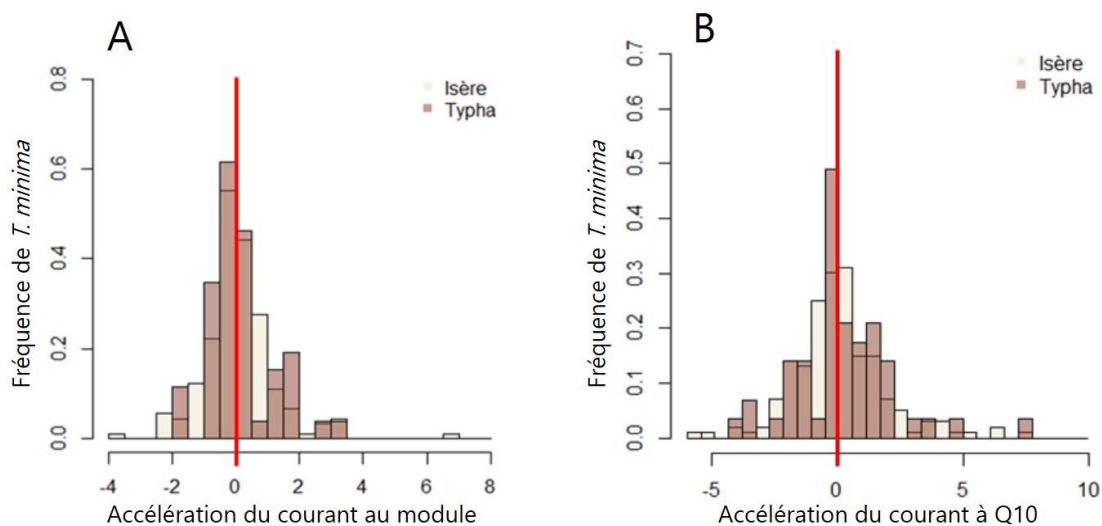


Figure 53. Effet de l'accélération du courant (m.s) au module (A, Chisq = 22,5, Df = 13, p = 0,048) et lors d'une crue décennale (Q10) (B, Chisq = 33,1, Df = 21, p = 0,046*) sur la fréquence de *T. minima* entre Pontcharra et Grenoble. L'accélération du courant est calculée entre les points du modèle hydrologique, pris deux à deux et espacés de 50m à 150m. Les données hydrologiques exploitées proviennent d'un modèle réalisé par le bureau d'étude Hydrestudes dans le cadre des études préliminaire à la réalisation du projet Isère Amont. La fréquence de *T. minima* sur chaque tronçon est extrait des données stationnelles du suivi des populations réalisées par Inrae en 2016 entre Pontcharra et Grenoble. Source : Popoff 2016.

Concernant la dynamique sédimentaire, des analyses préliminaires ont démontré un effet significatif (p = 0,03) de la présence de bancs végétalisés (habitat potentiel) sur la présence de *T. minima* à l'échelle du tronçon de rivière (Fig. 54, A). Il est également intéressant de constater une corrélation

significative ($p = 0,03$) entre une largeur du lit importante et la présence de bancs de galets libres (Fig. 54, B).

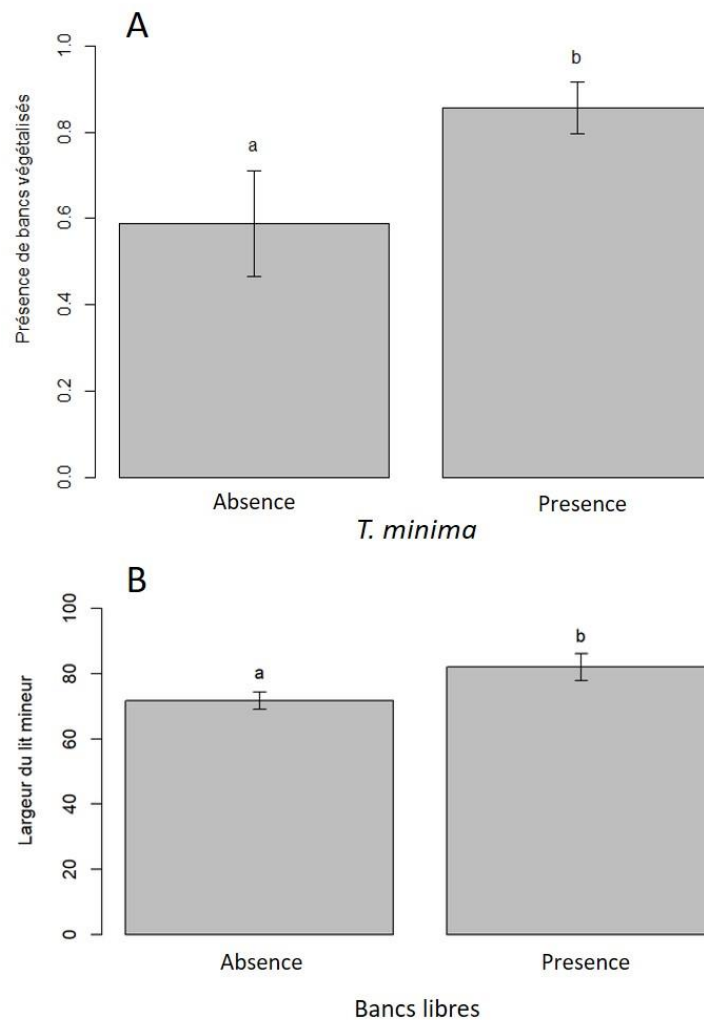


Figure 54. Effet de la présence de bancs végétalisés sur la présence ou l'absence de *T. minima* (Chisq = 4.43, Df = 1, $p = 0,03$) et effet de la largeur du lit mineur sur la présence de bancs pionniers (Chisq = 4.88, Df = 1, $p = 0,03$) à l'échelle de tronçons de rivière de 1km définis sur l'Isère entre Pontcharra et Grenoble. La localisation des bancs végétalisés a été faite sur des images aériennes (Google Earth) du site d'étude datant de 2018 à l'aide d'un logiciel de géomatique (QGIS). Les largeurs de lit proviennent d'un modèle hydraulique réalisé par le bureau d'étude Hydretudes dans le cadre des études préliminaires à la réalisation du projet Isère Amont.

La validation de ces résultats pourrait être importante en termes d'actions de restauration à mener afin de favoriser les espèces riveraines pionnières. Celle-ci conforterait l'idée qu'une largeur de lit réduite dégrade les flux latéraux de matière et d'énergie ainsi que la présence et la dynamique des bancs (Duro et al. 2016; Wang & Xu 2018). Le recul et l'effacement des digues seraient ainsi des leviers majeurs de la restauration de la fonctionnalité des cours d'eau et de la dynamique de la végétation riveraine. En effet, il serait possible de favoriser la présence d'habitat pionnier et des espèces lui étant affiliées en restaurant une dynamique hydrologique suffisante pour maintenir le régime de perturbation essentiel au rajeunissement de l'habitat riverain (Gurnell et al. 2012; Serlet et al. 2018).

Ces résultats préliminaires suggèrent que l'existence d'interactions entre l'hydrologie et la

géomorphologie de l'Isère qui pourraient être favorables à la présence de *T. minima*. Leur détermination dans le cadre de futurs travaux pourrait être une avancée majeure en terme de futures actions de conservation et de restauration à mener.

La dynamique de la végétation riveraine étant intimement liée à la dynamique des bancs (Gilvear et al. 2007) le suivi de ces derniers, rendu possible à large échelle par des techniques telles que la télédétection, pourrait servir de proxy à l'évaluation de l'état des communautés pionnières et guider les actions sur le terrain. L'avantage du suivi par télédétection des bancs favorables à la végétation pionnière, est la possibilité d'exploiter des images anciennes (*e.g.* photos aériennes historiques) pour retracer sur plusieurs décennies l'historique d'évolution de l'habitat (Morgan et al. 2010). Ce type d'analyse pourrait être mené sur l'Isère sous condition d'obtention de données d'imagerie anciennes et récentes à l'échelle du site d'étude. Ces analyses pourraient également être étendues à d'autres cours d'eau afin d'appréhender l'effet de différentes dynamiques hydrogéomorphologiques et histoires des aménagements et de l'exploitation des rivières sur *T. minima*. Ces travaux pourraient également permettre de mieux comprendre les mécanismes ayant mené à la régression du linéaire occupé par l'espèce.

V.4.3. Pistes d'évaluation du projet de restauration

A l'issue de tout projet de restauration arrive nécessairement l'étape de l'évaluation du succès ou de l'échec de celui-ci (Wortley et al. 2013). Evaluer un tel projet revient à se demander si les objectifs de restauration préalablement définis sont atteints ou si l'état de référence est approché. La SER (Society for Ecological Restoration) préconise de se baser sur plusieurs indicateurs pour mener cette évaluation à bien : les conditions physiques, l'absence de menace, la composition spécifique, la diversité structurelle, la fonctionnalité de l'écosystème ou encore les interactions biotiques (Gann et al. 2019). Des outils tels que la roue de la restauration écologique ont été conçus dans le but d'évaluer un projet de restauration de manière globale et de comparer l'évolution des différents indicateurs au cours du temps à partir d'un état initial (Gann et al., 2019) (Fig. 55).

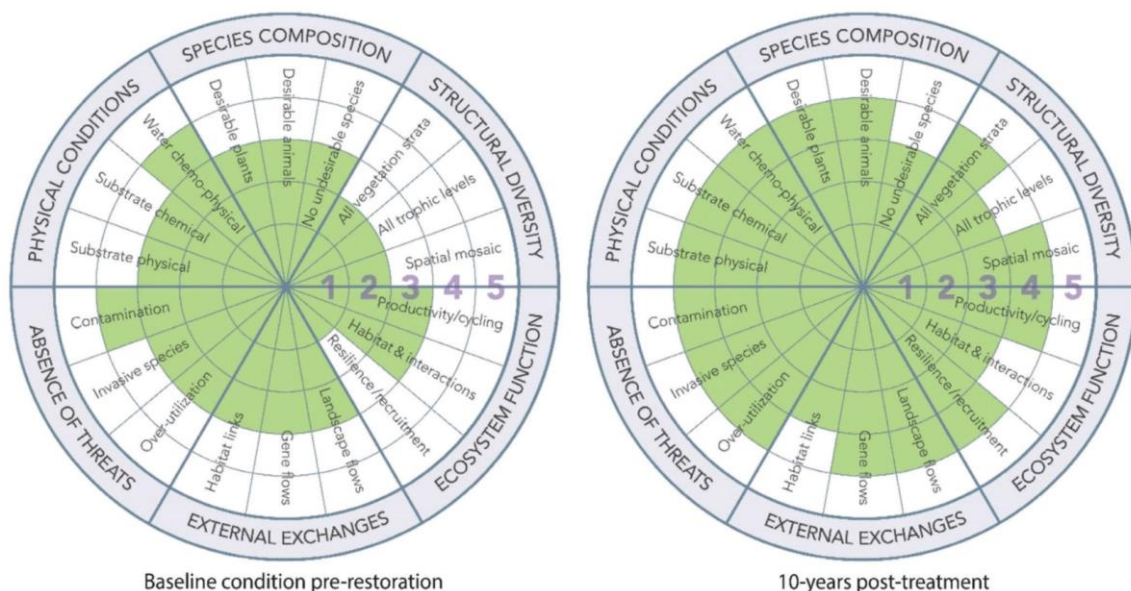


Figure 55. Exemple de roue du rétablissement (« recovery wheel ») pouvant servir d'outil à l'évaluation d'un projet de restauration à partir de plusieurs indicateurs définis au préalable par le gestionnaire, puis mesurés lors de l'état initial (avant restauration) et mesurés plusieurs années après les travaux (Gann et al. 2019).

Or, dans le cadre de la restauration d'une espèce pionnière vouée théoriquement à disparaître au cours de l'avancement de la succession, sur quels indicateurs se baser pour évaluer le succès du projet à court et moyen terme et à quelles échelles temporelles et spatiales se placer ? Cette problématique pourrait alimenter de futurs projets de recherche sur la restauration des espèces clonales pionnières mais quelques pistes peuvent d'ores et déjà être avancées. Avant toute chose, seul un suivi à long terme peut permettre de mener à bien une telle évaluation et l'arrêt de celui-ci au bout de quelques mois ou années est souvent une des limites avérées à la conduite de l'évaluation d'un projet (Godefroid et al. 2011; Kaye 2008).

Notre étude a démontré que l'évaluation à court terme (quelques années) pourrait se baser sur le suivi des traits de l'espèce clonale concernée qui sont liés à la capacité de colonisation et aux stratégies de reproduction (nombre d'individus, surface occupée, nombre d'inflorescence, expansion spatiale). Le bon développement de l'espèce est lié dans le même temps au maintien dans un stade pionnier des conditions biotiques et abiotiques de l'habitat. Ainsi, le suivi de facteurs environnementaux (type de substrat, espace disponible, couverture de la végétation) pourrait renseigner sur l'avancée de la succession et donc l'état de la population pionnière. Néanmoins, le suivi de ce type d'indicateur qui se limite à l'étude des paramètres de l'habitat impliqués dans la dynamique locale des taches de *T. minima* limite l'apport de connaissance sur l'espèce. En effet, cette dernière est par définition vouée à disparaître localement de par son statut d'espèce pionnière. Ce type d'étude ne renseigne donc en rien sur la dynamique des populations et le *turnover* continu (apparition et disparition locales) qui permet à l'espèce de se maintenir le long du corridor riverain. De nouveaux indicateurs (e. g. taux d'apparition de nouvelles taches, surface d'habitat favorable disponible) mesurés à de plus grandes échelles spatiales s'avèrent nécessaires à développer afin de mieux comprendre la dynamique des populations de *T. minima*.

Un suivi à moyen et long terme de la restauration pourrait donc user de plusieurs catégories d'indicateurs à intégrer au sein d'une roue du rétablissement afin d'évaluer le projet de restauration de *T. minima*.

Par exemple, des indicateurs locaux, liés aux traits et à la vitalité de l'espèce restaurée (*e.g.* surface occupée, couverture, reproduction sexuée), ainsi qu'aux stratégies clonales (*e.g.* densité des individus, longueur des entrenœuds) pourraient être élaborés. L'évolution des paramètres biotiques (*e.g.* le couvert arbustif, arborescent et la composition floristique) et des paramètres abiotiques de l'habitat (*e.g.* disponibilité de substrat nu, granulométrie, matière organique), témoignent de l'avancée de la succession et semblent intéressant à conserver (Fig. 56). Enfin, des indicateurs plus classiques de dégradation locale de l'habitat (*e.g.* espèce exotique envahissante, pollution, travaux) sont également à prendre en compte dans l'évaluation (Fig. 56).

Une seconde catégorie d'indicateurs mesurés à une plus large échelle spatiale et renseignant sur la dynamique de l'espèce le long du corridor riverain (*e.g.* colonisation, extinction, résilience aux perturbations) pourraient être mesurés (Fig. 56) Plus spécifique aux milieux perturbés, des indicateurs liés au bon rétablissement du régime de perturbation semblent essentiels à prendre en compte (*e.g.* fréquence et intensité de la perturbation, pourcentage d'habitat rajeunis) (Fig. 56). Avec la problématique de fragmentation de l'habitat riverains rencontrée sur les cours d'eau français, l'aspect génétique (*e.g.* flux de gènes, dissémination, diversité génétique), qui témoigne de la connexion des populations restaurées et naturelles entre elles, semble également important à prendre en compte dans l'évaluation (Fig. 56).

Les exemples cités dans les paragraphes précédents sont des pistes de réflexion pouvant conduire à l'élaboration d'indicateurs servant à évaluer plus largement la restauration d'espèces clonales pionnières dans d'autres contextes que l'habitat riverain.

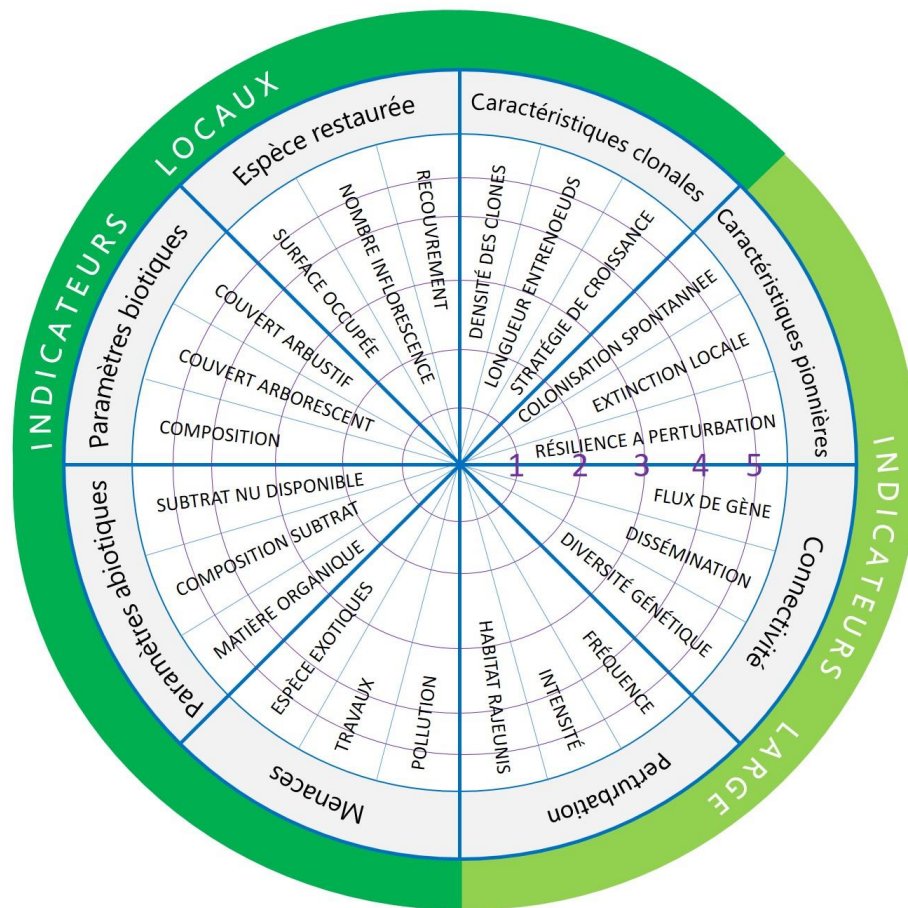


Figure 56. Proposition d'indicateurs d'évaluation de projet de restauration d'espèce clonales pionnières intégrés au sein d'une roue du rétablissement. Les indicateurs sont classés en deux grandes catégories : des indicateurs « locaux » mesurés à l'échelle de la tache de *T. minima* et des indicateurs « larges » mesurés à l'échelle du tronçon de rivière ou du bassin versant.

L'évaluation de la restauration d'une espèce clonale pionnière pourrait également se faire en comparant la trajectoire suivie par la végétation du site restauré, en se basant par exemple sur l'évolution de la composition spécifique, à la trajectoire suivie par la végétation des sites naturels. L'évaluation basée sur le suivi des trajectoires prises par la végétation est en effet couramment utilisée dans les projets de restauration de zones humides. De nombreux indicateurs sur lesquels se baser dans le cadre de l'habitat riverain existent déjà tels que la proportion d'espèces natives, d'hydrophytes, ou d'espèces pérennes (Matthews et al. 2009). Dans le cadre de notre site d'étude, des analyses préliminaires ont été réalisées afin de comparer la trajectoire prise par la composition de la végétation des stations restaurées sur l'Isère par rapport à celle prise par les stations naturelles (Fig 57). Pour ce faire une analyse multivariée (Non-Metric Multidimensional Scaling) a été appliquée aux relevés de végétations réalisés sur les stations naturelles et restaurées lors des campagnes de terrain menées de 2016 à 2021.

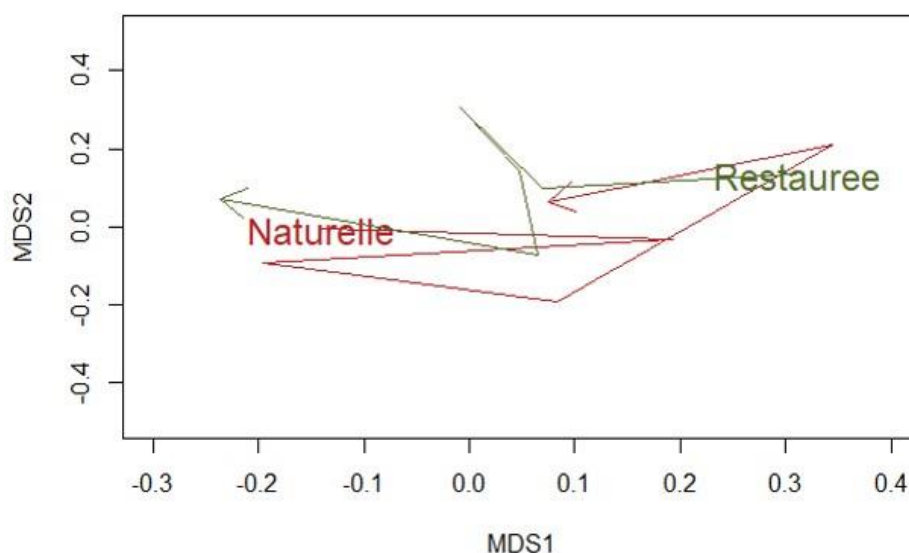


Figure 57. Analyse préliminaire (Non-Metric Multidimensional Scaling) de la trajectoire prise par la composition de la végétation des stations restaurées (flèche verte) et des stations naturelles (flèche rouge) de *T. minima* sur l'Isère entre 2016 et 2021. Les données en entrée correspondent aux relevés de végétation réalisés sur chaque tache de *T. minima* durant les campagnes de terrain 2016, 2017, 2018, 2019, 2020 et 2021) entre Pontcharra et Grenoble. Chaque coordonnée ayant permis le tracé des flèches correspond à la composition de toute les stations relevées lors d'une campagne de terrain. Source : Rosa 2021.

Des analyses multivariées pourraient être menées sur d'autres indicateurs spécifiques aux habitats pionniers que la composition de la végétation (*e.g.* proportion d'espèces pionnières ou matures) et en comparant la trajectoire prise par les stations restaurées avec celle des stations naturelles de stade écologique équivalent. Des indicateurs économiques et sociaux pourraient également être intégrés aux futures analyses (Wortley et al. 2013) car dans le cadre de la restauration d'habitat pionnier riverain l'aspect récréatif des berges et le rôle de cet habitat dans l'atténuation des crues sont importants.

Il semble nécessaire de mener les futurs travaux à de plus larges échelles spatiales pour mieux intégrer le *turnover* des populations de *T. minima* à l'évaluation du projet de restauration (Till-Bottraud et al. 2010). L'évaluation de la restauration d'espèces pionnières, notamment sur les rivières alpines où l'habitat riverain est fragmenté (Peter 2010), pourrait donc se baser sur la capacité des populations restaurées à fonder de nouvelles populations à proximité. S'il s'avère que l'espèce pionnière cible est en incapacité de coloniser d'autres sites, soit par un blocage de la dispersion, soit à cause de l'absence d'habitat disponible (*e.g.* régression ou fragmentation de ce dernier), la restauration pourrait échouer car une espèce pionnière ne se maintient par définition que temporairement en un lieu donné (Stanford et al. 2005). La notion de connectivité est donc essentielle à la conservation et la restauration d'espèce pionnière notamment dans le cadre d'habitat soumis à perturbation (Standish et al. 2014). La perte de connectivité liée à la fragmentation est une des causes identifiées de régression du stade pionnier de l'habitat riverain (Poff et al. 2007). La connectivité des sites restaurés avec des habitats favorables et d'autres populations s'impose donc comme un paramètre important à intégrer au sein des projets de restauration et d'évaluation des espèces pionnières.

I) V.5. Conclusion

La compréhension des paramètres et des processus en jeu le long du corridor riverain est essentielle afin d'ajuster les actions de conservation et de restauration des espèces végétales appartenant au premier stade de la succession écologique.

Mes travaux de thèse ont démontré que les processus sédimentaires et biologiques jouent un rôle majeur dans la colonisation et le maintien d'une espèce clonale affiliée à l'habitat pionnier riverain. Dans ce type d'habitat soumis à plusieurs types de stress et de perturbations, la clonalité apporte un avantage certain en termes de résistance et de résilience notamment face à la compétition interspécifique. Les connaissances acquises sur la niche écologique de *T. minima* ont permis d'alimenter et d'améliorer les protocoles de restauration de cette espèce. Ces résultats ont une portée opérationnelle, visant à améliorer les actions de conservation et de restauration de *T. minima* sur l'Isère et plus largement à l'échelle de l'arc alpin. De plus, ces travaux participent plus largement à l'amélioration des connaissances sur la dynamique spatiotemporelle des espèces pionnières et des facteurs en jeu au sein d'habitats soumis à un régime de perturbation.

Néanmoins, de nombreuses perspectives et pistes de recherche restent à explorer, principalement en ce qui concerne les caractéristiques du régime de perturbation et leurs effets sur la dynamique de la végétation pionnière riveraine à de plus larges échelles spatiales et temporelles. D'autres travaux complémentaires pourraient être menés à l'échelle locale, tel que l'étude de l'effet d'un gradient de stress (*e.g.* différentes densités de *S. alba*), d'un gradient de perturbation (*e.g.* ensevelissement sous différentes épaisseurs de sédiments) ou encore d'un gradient la disponibilité des ressources (*e.g.* nutriments, eaux) sur les traits de vitalité et la dynamique des taches de *T. minima*. De plus, l'étude de cours d'eau présentant différents degrés de dégradation s'avère capitale pour comprendre les causes de la régression généralisée de *T. minima* à l'échelle de l'arc alpin et adapter les mesures de conservation et de restauration de ses populations. De futures collaborations, basées sur l'acquisition de connaissances sur l'écologie de *T. minima* et sur le partage d'expérience entre gestionnaires de cours d'eau et chercheurs, s'avèrent primordiales pour conserver et restaurer les populations relictuelles de *T. minima* à l'échelle de l'arc alpin.

Références

- Akaike H (1974) A new look at the statistical model identification. *IEEE Transaction on Automatic Control* 19:716–723
- Allain-Jegou C (2002) Relation végétation, écoulement, transport solide dans le lit des rivières. Etude de l'Isère dans le Grésivaudan. Thèse de Doctorat, Institut National Polytechnique, Grenoble.
- Allen-Diaz BH (1991) Water Table and Plant Species Relationships in Sierra Nevada Meadows. *American Midland Naturalist* 126:30–43
- Amoros C, Bravard J-P, Reygrobellet J-L, Pautou G, Roux A-L (1988) Les concepts d'hydrosystème et de secteur fonctionnel dans l'analyse des systèmes fluviaux à l'échelle des écosystèmes. *Bull. Ecol.* 19:531–546
- Amoros C, Petts GE (1993) Hydrosystèmes fluviaux. Collection d'écologie, Masson, Paris
- Ansermet L (2009) Projet de restauration des berges de l'Arve (GE) en vue d'une réintroduction de la Petite massette (*Typha minima* Hoppe)». Thèse de Bachelor, Hepia, Genève.
- Arnaud F, Schmitt L, Johnstone K, Rollet A-J, Piégay H (2019) Engineering impacts on the Upper Rhine channel and floodplain over two centuries. *Geomorphology* 330:13–27
- Arscott DB, Tockner K, Van Der Nat D, Ward JV (2002) Aquatic Habitat Dynamics along a Braided Alpine River Ecosystem (Tagliamento River, Northeast Italy). *Ecosystems* 5:802–814
- Atwater DZ, Kim W, Tekiela DR, Barney JN (2017) Competition and propagule density affect sexual and clonal propagation of a weed. *Invasive Plant Science and Management* 10:17–25
- Baart I, Hohensinner S, Zsuffa I, Hein T (2013) Supporting analysis of floodplain restoration options by historical analysis. *Environmental Science & Policy* 34:92–102
- Baldwin BS, Cirtain M, Horton DS, Ouellette J, Franklin SB, Preece JE (2009) Propagation Methods for Rivercane [*Arundinaria gigantea* L. (Walter) Muhl.]. *Castanea* 74:300–316
- Balestri E, Lardicci C (2013) The Impact of Physical Disturbance and Increased Sand Burial on Clonal Growth and Spatial Colonization of *Sporobolus virginicus* in a Coastal Dune System Yu, F-H, editor. *Plos one* 8:1–14
- Barendregt A, Bio AMF (2003) Relevant variables to predict macrophyte communities in running waters. *Ecological Modelling* 160:205–217
- Barret S (2015) Influences of clonality on plant sexual reproduction. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 112:8859–8866
- Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software* 67:1–51
- Bates D, Maechler M (2012) Matrix: Sparse and Dense Matrix Classes and Methods. R package version 1.0-10. Available online : <https://cran.r-project.org/web/packages/Matrix/index.html>
- Baur P (2014) The ecology of *Typha minima* presented by the example of the population at the Upper Drau River in Carinthia (Austria). Thèse de Bachelor, Karlsruhe Institute of Technology (KIT), Institute for Geography and Geoecology (IfGG), Karlsruhe
- Baur PA, Egger G, Lautsch E, Schmidlein S (2017) Ecology and development of *Typha minima* illustrated by a re-introduced population at the Upper Drava River (Austria). *Tuexenia* 37:163–177

- Baur VPA, Egger G, Lautsch E, Schmidlein S (2015) Species Conservation Project *Typha minima*: Resettlement in the European nature reserve Upper Drau in Carinthia (Austria). *Carinthia II* 205:503–536
- Beckage B, Platt WJ, Gross LJ (2009) Vegetation, Fire, and Feedbacks: A Disturbance-Mediated Model of Savannas. *The American Naturalist* 174:805–818
- Bejarano MD, Jansson R, Nilsson C (2018) The effects of hydropeaking on riverine plants: a review: Hydropeaking on riverine plants. *Biological Reviews* 93:658–673
- Bejarano MD, Sordo-Ward Á, Alonso C, Jansson R, Nilsson C (2020) Hydropeaking affects germination and establishment of riverbank vegetation. *Ecological Applications* 30 :1–16
- Bensettiti F, Gaudillat V, Haury J, eds. (2002) « Cahiers d'habitats » Natura 2000. Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. La Documentation Française, Paris
- Berger U, Adams M, Grimm V, Hildenbrandt H (2006) Modelling secondary succession of neotropical mangroves: Causes and consequences of growth reduction in pioneer species. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 7:243–252
- Bertoldi W, Drake NA, Gurnell AM (2011) Interactions between river flows and colonizing vegetation on a braided river: exploring spatial and temporal dynamics in riparian vegetation cover using satellite data: Interactions between river flows and colonizing vegetation. *Earth Surface Processes and Landforms* 36:1474–1486
- Bertoldi W, Siviglia A, Tettamanti S, Toffolon M, Vetsch D, Francalanci S (2014) Modeling vegetation controls on fluvial morphological trajectories. *Geophysical Research Letters* 41:7167–7175
- Bittebiere A-K, Mony C (2015) Plant traits respond to the competitive neighbourhood at different spatial and temporal scales. *Annals of Botany* 115:117–126
- Bittebiere A-K, Renaud N, Clément B, Mony C (2012) La clonalité : un processus majeur de la dynamique spatiale et du fonctionnement des communautés végétales en systèmes prairiaux. *American Journal of Botany* 99:1–9
- Blanic R (1974) L'aménagement de l'Isère et du Drac Son influence sur l'activité agricole et l'urbanisation dans les vallées autour de Grenoble. *La Houille Blanche* 60:181–197
- Boedeltje G, Bakker JP, Ten Brinke A, Van Groenendael JM, Soesbergen M (2004) Dispersal phenology of hydrochorous plants in relation to discharge, seed release time and buoyancy of seeds: the flood pulse concept supported. *Journal of Ecology* 92:786–796
- Bonnet V (2009) Cahier des charges pour la mise en culture de la Petite massette (*Typha minima* Funck). Travaux d'aménagement de l'Isère amont. Rapport, Conservatoire botanique national alpin, Syndicat mixte des bassins hydrauliques de l'Isère, Grenoble
- Boon P, Calow P, Petts G (1992) River Conservation and Management. John Wiley & Sons Ltd, Chichester, UK.
- Borics G, Várbiro G, Padisák J (2013) Disturbance and stress: different meanings in ecological dynamics? *Hydrobiologia* 711:1–7
- Bornette G, Tabacchi E, Hupp C, Puijalon S, Rostan JC (2008) A model of plant strategies in fluvial hydrosystems. *Freshwater Biology* 53:1692–1705
- Bradshaw AD (1984) Ecological principles and land reclamation practice. *Landscape Planning* 11:35–48

- Bradshaw CJA, Ehrlich PR, Beattie A, Ceballos G, Crist E, Diamond J, Dirzo R, Ehrlich AH, Harte J, Harte ME, Pyke G, Raven PH, Ripple WJ, Saltré F, Turnbull C, Wackernagel M, Blumstein DT (2021) Underestimating the Challenges of Avoiding a Ghastly Future. *Frontiers in Conservation Science* 1:1–10
- Branton MA, Richardson JS (2014) A test of the umbrella species approach in restored floodplain ponds Blanchard, J, editor. *Journal of Applied Ecology* 51:776–785
- Bravard J-P, Amoros C, Pautou G, Bornette G, Bournaud M, Creuze des Chatelliers M, Gibert J, Peiry J-L, Perrin J-F, Tachet H (1997) River incision in south-east France morphological phenomena and ecological effects. *Regulated rivers research & management* 13:75–90
- Bravo-Oviedo A, Sterba H, del Río M, Bravo F (2006) Competition-induced mortality for Mediterranean *Pinus pinaster* Ait. and *P. sylvestris* L. *Forest Ecology and Management* 222:88–98
- Breugnot E (2007) Déterminisme spatio-temporel des peuplements macrophytiques en grands cours d'eau. Thèse de Doctorat, Université de Bordeaux, Bordeaux
- Broggi MF (2017) Der Zwerg-Rohrkolben (*Typha minima* Hoppe), Begleiter der Wildflüsse und seine jüngere Geschichte am Alpenrhein. *Inatura* 43:1–5
- Brown JF (1997) Effects of Experimental Burial on Survival, Growth, and Resource Allocation of Three Species of Dune Plants. *The Journal of Ecology* 85:151–158
- Brummitt NA, Bachman SP, Griffiths-Lee J, Lutz M, Moat JF, Farjon A, Donaldson JS, Hilton-Taylor C, Meagher TR, Albuquerque S, Aletrari E, Andrews AK, Atchison G, Baloch E, Barlozzini B, Brunazzi A, Carretero J, Celesti M, Chadburn H, Cianfoni E, Cockel C, Coldwell V, Concetti B, Contu S, Crook V, Dyson P, Gardiner L, Ghanim N, Greene H, Groom A, Harker R, Hopkins D, Khela S, Lakeman-Fraser P, Lindon H, Lockwood H, Loftus C, Lombrici D, Lopez-Poveda L, Lyon J, Malcolm-Tompkins P, McGregor K, Moreno L, Murray L, Nazar K, Power E, Quiton Tuijtelaars M, Salter R, Segrott R, Thacker H, Thomas LJ, Tingvoll S, Watkinson G, Wojtaszekova K, Nic Lughadha EM (2015) Green Plants in the Red: A Baseline Global Assessment for the IUCN Sampled Red List Index for Plants Jenkins, CN, editor. *Plos one* 10:1–22
- Burylo M, Rey F, Dutoit T (2012) Responses of five woody species to burial by marly sediment: the role of biomass allocation pattern flexibility. *Journal of Plant Ecology* 5:287–293
- Byers JE, Cuddington K, Jones CG, Talley TS, Hastings A, Lambrinos JG, Crooks JA, Wilson WG (2006) Using ecosystem engineers to restore ecological systems. *Trends in Ecology & Evolution* 21:493–500
- Cabrières J-M (2016) Projet Isère Amont 2016 - 2021. Les tranches de travaux 2 & 3. Rapport, Syndicat Mixte des Bassins Hydrauliques de l'Isère, Département de l'Isère, Grenoble
- Callaway RM, Walker LR (1997) Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78:1958–1965
- Camporeale C, Perucca E, Ridolfi L, Gurnell AM (2013) Modeling the interactions between river morphodynamics and riparian vegetation: river morphodynamics and riparian zone. *Reviews of Geophysics* 51:379–414
- Cao H, Zhu Z, Balke T, Zhang L, Bouma TJ (2018) Effects of sediment disturbance regimes on *Spartina* seedling establishment: Implications for salt marsh creation and restoration: Sediment dynamics affect seedling establishment. *Limnology and Oceanography* 63:647–659

- Caponi F, Koch A, Bertoldi W, Vetsch DF, Siviglia A (2019) When Does Vegetation Establish on Gravel Bars? Observations and Modeling in the Alpine Rhine River. *Frontiers in Environmental Science* 7:1–18
- Cardona JM (2015) Une nouvelle phase de travaux. Rapport, Syndicat Mixte des Bassins Hydrauliques de l'Isère, Département de l'Isère, Grenoble
- Castelli RM, Chambers JC, Tausch RJ (2000) Soil-plant relations along a soil-water gradient in great basin riparian meadows. *Wetlands* 20:251–266
- Cavaillé P, Dommanget F, Daumergue N, Loucougaray G, Spiegelberger T, Tabacchi E, Evette A (2013) Biodiversity assessment following a naturalness gradient of riverbank protection structures in French prealps rivers. *Ecological Engineering* 53:23–30
- CBN (2017) Liste rouge de la flore vasculaire de Rhône-Alpes. Rapport, Conservatoires botaniques nationaux alpin et du Massif central, Région Rhône-Alpes
- Ceballos G, Ehrlich PR, Barnosky AD, García A, Pringle RM, Palmer TM (2015) Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances* 1:1–5
- Chambers JC, Allen CR, Cushman SA (2019) Operationalizing Ecological Resilience Concepts for Managing Species and Ecosystems at Risk. *Frontiers in Ecology and Evolution* 7:1–28
- Chapin FS, Schulze E-D, Mooney HA (1990) The Ecology and Economics of Storage in Plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21:423–447
- Chen J-S, Lei N-F, Dong M (2010) Clonal integration improves the tolerance of *Carex praeclara* to sand burial by compensatory response. *Acta Oecologica* 36:23–28
- Chen X, Li Y, Xie Y, Deng Z, Li X, Li F, Hou Z (2015) Trade-off between allocation to reproductive ramets and rhizome buds in *Carex brevicuspis* populations along a small-scale elevational gradient. *Scientific Reports* 5:1–9
- Chen X, Liao Y, Xie Y, Wu C, Li F, Deng Z, Li X (2017) The combined effects of sediment accretion (burial) and nutrient enrichment on the growth and propagation of *Phalaris arundinacea*. *Scientific Reports* 7:1–7
- Chen Yaning, Pang Z, Chen Yapeng, Li W, Xu C, Hao X, Huang X, Huang T, Ye Z (2008) Response of riparian vegetation to water-table changes in the lower reaches of Tarim River, Xinjiang Uygur, China. *Hydrogeology Journal* 16:1371–1379
- Chessel D, Dufour AB, Thioulouse J (2004) The ade4 package - I: One-table methods. *R News* 4:5–10
- Chun Y-M, Choi YD (2009) Expansion of *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (Common Reed) into *Typha spp.* (Cattail) Wetlands in Northwestern Indiana, USA. *Journal of Plant Biology* 52:220–228
- Clements FE (1917) Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Carnegie Institution of Washington publication. no. 242. Carnegie Institution of Washington, Washington
- Coller AL, Rogers KH, Heritage GL (2000) Riparian vegetation-environment relationships: complementarity of gradients versus patch hierarchy approaches. *Journal of Vegetation Science* 11:337–350
- Connell JH, Slatyer RO (1977) Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization. *The American Naturalist* 111:1119–1144
- Constança Aguiar F, Rosário Fernandes M, Teresa Ferreira M (2011) Riparian vegetation metrics as tools for guiding ecological restoration in riverscapes. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 21:1–12

- Cordazzo CV, Davy AJ (1999) Vegetative Regeneration of *Panicum racemosum* from Rhizome Fragments on Southern Brazilian Coastal Dunes. *Journal of Coastal Research* 15:520–525
- Corenblit D, Baas A, Balke T, Bouma T, Fromard F, Garófano-Gómez V, González E, Gurnell AM, Hortobágyi B, Julien F, Kim D, Lambs L, Stallins JA, Steiger J, Tabacchi E, Walcker R (2015) Engineer pioneer plants respond to and affect geomorphic constraints similarly along water-terrestrial interfaces world-wide: Biogeomorphic feedbacks along water-terrestrial interfaces. *Global Ecology and Biogeography* 24:1363–1376
- Corenblit D, Garófano-Gómez V, González E, Hortobágyi B, Julien F, Lambs L, Otto T, Roussel E, Steiger J, Tabacchi E, Till-Bottraud I (2018) Niche construction within riparian corridors. Part II: The unexplored role of positive intraspecific interactions in Salicaceae species. *Geomorphology* 305:112–122
- Corenblit D, Mazal L, Steiger J, Till-Bottraud I (2020) Linking fluvial biogeomorphology to evolutionary ecology: a focus on riparian pioneer trees. *Géomorphologie : relief, processus, environnement* 26:55–72
- Corenblit D, Steiger J, Charrier G, Darrozes J, Garófano-Gómez V, Garreau A, González E, Gurnell AM, Hortobágyi B, Julien F, Lambs L, Larrue S, Otto T, Roussel E, Vautier F, Voltaire O (2016) *Populus nigra* L. establishment and fluvial landform construction: biogeomorphic dynamics within a channelized river: Biogeomorphic Dynamics within a Channelized River. *Earth Surface Processes and Landforms* 41:1276–1292
- Corenblit D, Steiger J, González E, Gurnell AM, Charrier G, Darrozes J, Dousseau J, Julien F, Lambs L, Larrue S, Roussel E, Vautier F, Voltaire O (2014) The biogeomorphological life cycle of poplars during the fluvial biogeomorphological succession: a special focus on *Populus nigra* L.: The biogeomorphological life cycle of poplars. *Earth Surface Processes and Landforms* 39:546–563
- Corenblit D, Steiger J, Gurnell AM, Tabacchi E, Roques L (2009) Control of sediment dynamics by vegetation as a key function driving biogeomorphic succession within fluvial corridors. *Earth Surface Processes and Landforms* 34:1790–1810
- Corenblit D, Tabacchi E, Steiger J, Gurnell AM (2007) Reciprocal interactions and adjustments between fluvial landforms and vegetation dynamics in river corridors: A review of complementary approaches. *Earth-Science Reviews* 84:56–86
- Corenblit D, Vautier F, González E, Steiger J (2020) Formation and dynamics of vegetated fluvial landforms follow the biogeomorphological succession model in a channelised river: Biogeomorphological succession in a channelised river. *Earth Surface Processes and Landforms* 45:2020–2035
- Cornelissen JHC, Song Y-B, Yu F-H, Dong M (2014) Plant traits and ecosystem effects of clonality: a new research agenda. *Annals of Botany* 114:369–376
- Cortina-Segarra J, García-Sánchez I, Grace M, Andrés P, Baker S, Bullock C, Decler K, Dicks LV, Fisher JL, Frouz J, Klimkowska A, Kyriazopoulos AP, Moreno-Mateos D, Rodríguez-González PM, Sarkki S, Ventocilla JL (2021) Barriers to ecological restoration in Europe: expert perspectives. *Restoration Ecology* 29:1–18
- Crocker EV, Nelson EB, Blossey B (2017) Soil conditioning effects of *Phragmites australis* on native wetland plant seedling survival. *Ecology and Evolution* 7:5571–5579
- Csencsics D (2016) La petite massette – bases génétiques pour une réintroduction réussie. Available online : <https://kbnl.ch/fr/2016/02/25/kleiner-rohrkolben-genetische-grundlagen-fuer-erfolgreiche-wiederansiedlungen>
- Csencsics D, Galeuchet D, Keel A, Lambelet C, Müller N, Werner P, Holderegger R (2008) La petite massette. Habitant menacé d'un biotope rare. *Note au praticien* 43:1–8

- Csencsics D, Müller N (2015) The relevance of genetic diversity in reintroduction projects – studies of Dwarf Bulrush (*Typha minima*) in Tiroler Lech Nature Park. *Anliegen Natur* 37:67–75
- Czortek P, Dyderski MK, Jagodziński AM (2020) River regulation drives shifts in urban riparian vegetation over three decades. *Urban Forestry & Urban Greening* 47:1–11
- Datry T, Dole-Olivier M-J, Marmonier P, Claret C, Perrin JF, Lafont M, Breil P (2008) La zone hyporhéique, une composante à ne pas négliger dans l'état des lieux et la restauration des cours d'eau. *Ingénieries* 54:3–18
- Davidson NC (2014) How much wetland has the world lost? Long-term and recent trends in global wetland area. *Marine and Freshwater Research* 65: 934–941
- De Kroon H, Franssen B, van Rheenen JWA, van Dijk A, Kreulen R (1996) High levels of inter-ramet water translocation in two rhizomatous *Carex* species, as quantified by deuterium labelling. *Oecologia* 106:73–84
- De Kroon H, Huber H, Stuefer JF, Van Groenendael JM (2004) A modular concept of phenotypic plasticity in plants: Research review. *New Phytologist* 166:73–82
- De Kroons H, Hutchings MJ (1995) Morphological Plasticity in Clonal Plants: The Foraging Concept Reconsidered. *The Journal of Ecology* 83:143–152
- Decamps H, Fortune M, Gazelle F, Pautou G (1988) Historical influence of man on the riparian dynamics of a fluvial landscape. *Landscape Ecology* 1:163–173
- Dellinger A, Berger A (2009) Vergesellschaftung, Habitatspezifität und pflanzensoziologische Bewertung der Vorkommen von *Trifolium saxatile* im Schalfal, Ötztaler Alpen, Tirol. *Verh. Zool.-Bot. Ges. Österreich* 146:125–138
- Deng Z, An S, Zhao C, Chen L, Zhou C, Zhi Y, Li H (2008) Sediment burial stimulates the growth and propagule production of *Spartina alterniflora* Loisel. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 76:818–826
- Dick G, Markus G (2013) Conservation biology. In: An Introduction to the Science and Technology. University of Chicago, Chicago
- Dickson NE, Carrivick JL, Brown LE (2012) Flow regulation alters alpine river thermal regimes. *Journal of Hydrology* 464–465:505–516
- Didier M (1994) Relation entre l'enfoncement du lit de l'Isère et la stabilité de ses îles dans le Grésivaudan. *Revue de géographie alpine* 82:147–155
- Dietz H, Köhler A, Ullmann I (2002) Regeneration growth of the invasive clonal forb *Rorippa austriaca* (Brassicaceae) in relation to fertilization and interspecific competition. *Plant Ecology* 158:171–182
- Disraeli DJ (1984) The Effect of Sand Deposits on the Growth and Morphology of *Ammophila Breviligulata*. *The Journal of Ecology* 72:145–154
- Dobson AP, Bradshaw AD, Baker AJM (1997) Hopes for the Future: Restoration Ecology and Conservation Biology. *Science* 277:515–522
- Doherty JM, Zedler JB (2015) Increasing substrate heterogeneity as a bet-hedging strategy for restoring wetland vegetation. *Restoration Ecology* 23:15–25
- Dong M (1999) Clonal plasticity in response to rhizome severing and heterogeneous resource supply in the rhizomatous grass *Psammochloa villosa* in an Inner Mongolian dune, China. *Plant ecology* 141:53–58

- Dostál P, Havlíčková V, Jorritsma-Wienk LD, Eriksson O, Herben T (2009) Interspecific competition changes reproductive output but does not increase reproductive costs in a grassland perennial. *Basic and Applied Ecology* 10:525–534
- Doust LL (1981) Population Dynamics and Local Specialization in a Clonal Perennial (*Ranunculus Repens*): I. The Dynamics of Ramets in Contrasting Habitats. *The Journal of Ecology* 69:743–755
- Drescher A (2018) The Vjosa (Vjosë) – the floodplains of an outstanding gravel bed river in southern Albania. *Acta ZooBot Austria* 155:85–105
- Dufour S, Barsoum N, Muller E, Piégay H (2007) Effects of channel confinement on pioneer woody vegetation structure, composition and diversity along the River Drôme (SE France). *Earth Surface Processes and Landforms* 32:1244–1256
- Dufour S, Bernez I, Betbeder J, Corgne S, Hubert-Moy L, Nabucet J, Rapinel S, Sawtschuk J, Trollé C (2013) Monitoring restored riparian vegetation: how can recent developments in remote sensing sciences help? *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 10:1–15
- 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
- Dufour S, Rodríguez-González PM (2019) Riparian zone / riparian vegetation definition: principles and recommendations. Rapport, COST Action, Rennes
- Duro G, Crosato A, Tassi P (2016) Numerical study on river bar response to spatial variations of channel width. *Advances in Water Resources* 93:21–38
- EauFrance (2020) EauFrance. Hydrometric database, available online <https://www.eaufrance.fr/les-donnees-des-sites-eaufrance>
- Egger G, Politti E, Lautsch E, Benjankar R, Gill KM, Rood SB (2015) Floodplain forest succession reveals fluvial processes: a hydrogeomorphic model for temperate riparian woodlands. *Journal of Environmental Management* 161:72–82
- Egorova AV, Chernobrovkina NP, Robonen EV, Zaytseva MI (2019) The Technique of Water Extract Preparation from Goat Willow Leaves with Allowance for Circadian Rhythm of Their Biological Activity to Stimulate Scots Pine Seed Germination. *Russian Journal of Plant Physiology* 66:827–833
- Ehardt-Kistenmacher C, McCarthy HR, Gibson JP (2019) Germination, Survival, and Establishment of a Rare Riparian Species *Alnus maritima*. *Castanea* 84:144–160
- Ehrenfeld JG (2000) Defining the Limits of Restoration: The Need for Realistic Goals. *Restoration Ecology* 8:2–9
- Estrada JA, Wilson CH, Flory SL (2020) Clonal integration enhances performance of an invasive grass. *Oikos* 129:1623–1631
- European Commission (2014) La Directive-cadre européenne sur l'eau. Directorate General for the Environment. Available online : <https://ec.europa.eu/environment/pubs/pdf/factsheets/wfd/fr.pdf>
- Falk DA, Millar CI, Olwell M, eds. (1996) Restoring diversity: strategies for reintroduction of endangered plants. Island Press, Washington
- Fan B, Zhao C, Zhang X, Sun K (2018b) Impacts of Sand Burial and Wind Erosion on Regeneration and Growth of a Desert Clonal Shrub. *Frontiers in Plant Science* 9:1–12

- Fehér J, Gáspár J, Szurdiné Veres K, Kiss A, Austnes K, Globevnik L, Kirn T, Peterlin M, Stein U, Spiteri C, Prins T, Deltares S, Laukkonen E, Heiskanen A-S, Semerádová S, Künitzer A, Kristensen P (2012) Hydromorphological alterations and pressures in European rivers, lakes, transitional and coastal waters: thematic assessment for EEA Water 2012 Report. European Topic Centre on Inland, Coastal and Marine Waters, Prague
- Fiorese L (2011) Diversité et structure génétique d'une espèce menacée, *Typha minima*, dans les Alpes françaises. Rapport, Laboratoire d'Ecologie Alpine (LECA), Grenoble
- Formann E, Egger G, Hauer C, Habersack H (2014) Dynamic disturbance regime approach in river restoration: concept development and application. *Landscape and Ecological Engineering* 10:323–337
- Fort N, Lambelet C (2011) Caractéristiques germinatives et comportement à la conservation des semences. Petite massette (*Typha minima* Hoppe). Rapport, Conservatoire Botanique Alpin, Conservatoire et Jardin botaniques de la ville de Genève, Gap
- Fox J, Weisberg S (2019) An R Companion to Applied Regression (Third edition). Sage Publications, London
- Galeuchet DJ, Holderegger R, Rutishauser R, Schneller JJ (2002) Isozyme diversity and reproduction of *Typha minima* populations on the upper River Rhine. *Aquatic Botany* 74:19–32
- Gann GD, McDonald T, Walder B, Aronson J, Nelson CR, Jonson J, Hallett JG, Eisenberg C, Guariguata MR, Liu J, Hua F, Echeverría C, Gonzales E, Shaw N, Decler K, Dixon KW (2019) International principles and standards for the practice of ecological restoration. Second edition. *Restoration Ecology* 27
- García M, Jáuregui D (2020) Morphoanatomical Characteristics in Riparian Vegetation and Its Adaptative Value. In: River Basin Management - Sustainability Issues and Planning Strategies. Simão Antunes Do Carmo, J, editor. IntechOpen
- García-Arias A, Francés F (2016) The RVDM: modelling impacts, evolution and competition processes to determine riparian vegetation dynamics: The RVDM: Modelling Riparian *Vegetation Dynamics*. *Ecohydrology* 9:438–459
- Gardner RC, Finlayson C (2018) Global Wetland Outlook: State of the World's Wetlands and Their Services to People. Ramsar Convention Secretariat, Gland
- Garófano-Gómez V, Metz M, Egger G, Díaz-Redondo M, Hortobágyi B, Geerling G, Corenblit D, Steiger J (2017) Vegetation succession processes and fluvial dynamics of a mobile temperate riparian ecosystem: the lower Allier River (France). *Géomorphologie : relief, processus, environnement* 23:187–202
- Garrouj M (2019) Restauration écologique des prairies alluviales par transfert de matériel biologique: importance des premières étapes sur les trajectoires des communautés végétales. Thèse de Doctorat, Université de Bordeaux, Bordeaux
- Garssen AG, Baattrup-Pedersen A, Voesenek LACJ, Verhoeven JTA, Soons MB (2015) Riparian plant community responses to increased flooding: a meta-analysis. *Global Change Biology* 21:2881–2890
- Ge Z-M, Zhang L-Q, Yuan L (2015) Spatiotemporal Dynamics of Salt Marsh Vegetation regulated by Plant Invasion and Abiotic Processes in the Yangtze Estuary: Observations with a Modeling Approach. *Estuaries and Coasts* 38:310–324
- Geerling GW, Ragas AMJ, Leuven RSEW, van den Berg JH, Breedveld M, Liefhebber D, Smits AJM (2006) Succession and Rejuvenation in Floodplains along the River Allier (France). *Hydrobiologia* 565:71–86

- Gellie NJ, Breed MF, Mortimer PE, Harrison RD, Xu J, Lowe AJ (2018) Networked and embedded scientific experiments will improve restoration outcomes. *Frontiers in Ecology and the Environment* 16:288–294
- Gilvear D, Francis R, Willby N, Gurnell A (2007) 26 Gravel bars: a key habitat of gravel-bed rivers for vegetation. *Developments in Earth Surface Processes* 11:677–700.
- Girel J (1994) Old distribution procedure of both water and matters fluxes in floodplains of western europe.pdf. *Environmental Management* 18:203–221
- Girel J (2010) Diking of the Isère river in Savoie: history and consequences on landscape patterns. *Géocarrefour* 85:41–54
- Girel J (2018) Paysages alluviaux alpins et biodiversité. L'Encyclopédie de l'environnement. Disponible en ligne : <file:///C:/Users/NADEGE~1/POP/AppData/Local/Temp/alpine-alluvial-landscapes-and-biodiversity-encyclopedia-environnement.pdf>
- Girel J, Garguet-Duport B, Pautou G (1997) Landscape Structure and Historical Processes Along Diked European Valleys: A Case Study of the Arc/Isère Confluence (Savoie, France). *Environmental Management* 21:891–907
- Girel J, Manneville O (1998) Present species richness of plant communities in alpine stream corridors in relation to historical river management. *Biological Conservation* 85:21–33
- Girel J, Vautier F (2003) Biodiversity and land use history of the alpine riparian landscapes (the example of the Isère river valley, France). *Multifunctional Landscapes* 3:167–200
- Godefroid S, Piazza C, Rossi G, Buord S, Buord A-D, Agurauja R, Cowell C, Weekley CW, Vogg G, Iriondo JM, Johnson I, Dixon B, Gordon D, Magnanon S, Valentin B, Bjureke K, Koopman R, Vicens M, Virevaire M, Vanderborcht T (2011) How successful are plant species reintroductions? *Biological Conservation* 144:672–682
- Goldstein K, Lukasz K, Tomasz W, Mateusz W, Kamila B, Filip J, Ewa J, Helena B, Wiktor Kotowski (2019) Plant functional traits reveal strong effects of anoxia and nutrient limitation on species pool filtering in a riverine rich fen system. *Plant Ecology & Diversity* 12:457–474
- Gom LA, Rood SB (1999) Patterns of clonal occurrence in a mature cottonwood grove along the Oldman River, Alberta. *Can. J. Bot.* 77:1095–1105
- González E, Felipe-Lucia MR, Bourgeois B, Boz B, Nilsson C, Palmer G, Sher AA (2017) Integrative conservation of riparian zones. *Biological Conservation* 211:20–29
- González E, Sher AA, Tabacchi E, Masip A, Poulin M (2015) Restoration of riparian vegetation: A global review of implementation and evaluation approaches in the international, peer-reviewed literature. *Journal of Environmental Management* 158:85–94
- Gostner W, Paternolli M, Schleiss AJ, Scheidegger C, Werth S (2017) Gravel bar inundation frequency: an important parameter for understanding riparian corridor dynamics. *Aquatic Sciences* 79:825–839
- Greenberg CH, Collins BS, eds. (2016) Natural Disturbances and Historic Range of Variation. Managing Forest Ecosystems Vol. 32. Springer International Publishing, Switzerland
- Greulich F (2017) Synthèse *Typha minima* Funck, 1794. Rapport, Conservatoire Botanique Alpin, Gap
- Grill G, Lehner B, Thieme M, Geenen B, Tickner D, Antonelli F, Babu S, Borrelli P, Cheng L, Crochetiere H, Ehalt Macedo H, Filgueiras R, Goichot M, Higgins J, Hogan Z, Lip B, McClain ME, Meng J, Mulligan M, Nilsson C, Olden JD, Opperman JJ, Petry P, Reidy Liermann C, Sáenz L, Salinas-Rodríguez S, Schelle P, Schmitt RJP, Snider

- J, Tan F, Tockner K, Valdujo PH, van Soesbergen A, Zarfl C (2019) Mapping the world's free-flowing rivers. *Nature* 569:215–221
- Grime JP (1979) *Plant Strategies and Vegetation Processes*. J. P.-John Wiley & Sons, Ltd., Chichester-New York-Brisbane-Toronto
- Gruntman M, Groß D, Májeková M, Tielbörger K (2017) Decision-making in plants under competition. *Nature Communications* 8:22–35
- Guerrant Jr EO, Kaye TN (2007) Reintroduction of rare and endangered plants: common factors, questions and approaches. *Australian Journal of Botany* 55:362–370
- Gurnell AM, 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* 111:129–141
- Gurnell AM, Bertoldi W, Francis RA, Gurnell J, Mardhiah U (2019) Understanding processes of island development on an island braided river over timescales from days to decades. *Earth Surface Processes and Landforms* 44:624–640
- Gurnell AM, Blackall TD, Petts GE (2008) Characteristics of freshly deposited sand and finer sediments along an island-braided, gravel-bed river: The roles of water, wind and trees. *Geomorphology* 99:254–269
- Gurnell AM, Corenblit D, García de Jalón D, González del Tánago M, Grabowski RC, O'Hare MT, Szewczyk M (2016) A Conceptual Model of Vegetation-hydrogeomorphology Interactions Within River Corridors. *River Research and Applications* 32:142–163
- Gurnell AM, Grabowski RC (2016) Vegetation-Hydrogeomorphology Interactions in a Low-Energy, Human-Impacted River: Vegetation-Hydrogeomorphology Interactions. *River Research and Applications* 32:202–215
- Hagerty DJ, Spoor MF, Ullrich CR (1981) Bank failure and erosion on the Ohio River. *Engineering Geology* 17:141–158
- Hagstrom CA, Leckie DA, Smith MG (2018) Point bar sedimentation and erosion produced by an extreme flood in a sand and gravel-bed meandering river. *Sedimentary Geology* 377:1–16
- Harris AL, Zinnert JC, Young DR (2017) Differential response of barrier island dune grasses to species interactions and burial. *Plant Ecology* 218:609–619
- Hassan R, Scholes R, Ash N (2005) *Ecosystems and human well-being: Current state and trends*. Synthèse, University of Chicago, Chicago
- Henderson J, Hacker SD (2015) Buried alive: an invasive seagrass (*Zostera japonica*) changes its reproductive allocation in response to sediment disturbance. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 532:123–136
- Herben T (2004) Physiological integration affects growth form and competitive ability in clonal plants. *Evolutionary Ecology* 18:493–520
- Herben T, Šerá B, Klimešová J (2014) Clonal growth and sexual reproduction: tradeoffs and environmental constraints. *Oikos* 124:469–476
- Hervé M (2018) RVAideMemoire: testing and plotting procedures for biostatistics. R Package Version 0.9-69. Disponible en ligne : <https://cran.r-project.org/web/packages/RVAideMemoire/RVAideMemoire.pdf>

- Hobbs RJ, Arico S, Aronson J, Baron JS, Bridgewater P, Cramer VA, Epstein PR, Ewel JJ, Klink CA, Lugo AE, Norton D, Ojima D, Richardson DM, Sanderson EW, Valladares F, Vila M, Zamora R, Zobel M (2006) Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order. *Global Ecology and Biogeography* 15:1–7
- Hobbs RJ, Higgs E, Harris JA (2009) Novel ecosystems: implications for conservation and restoration. *Trends in Ecology & Evolution* 24:599–605
- Holzappel C, Alpert P (2003) Root cooperation in a clonal plant: connected strawberries segregate roots. *Oecologia* 134:72–77
- Hortobágyi B, Corenblit D, Steiger J, Peiry J-L (2018) Niche construction within riparian corridors. Part I: Exploring biogeomorphic feedback windows of three pioneer riparian species (Allier River, France). *Geomorphology* 305:94–111
- Hothorn T, Bretz F, Westfall P (2008) Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal* 50:346–363
- Hutchings M J, Wijesinghe K (1997) Patchy habitats, division of labour and growth dividends in clonal plants. *TREE* 12:390–394
- Hutchings MJ, Wijesinghe DK (2008) Performance of a clonal species in patchy environments: effects of environmental context on yield at local and whole-plant scales. *Evol. Ecol.* 22:313–324
- IPBES (2019) The global assessment report on biodiversity and ecosystem services. Summary for Policymakers. Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, Bonn
- IUCN (2013) Temperate grasslands, the most threatened biome in the world. International Union for Conservation of Nature, Gland
- IUCN (2016) European red list of habitats, Part 2, terrestrial and freshwater habitats. European Commission, International Union for Conservation of Nature, Gland
- IUCN France, FCBN, AFB & MNHN (2018) La Liste rouge des espèces menacées en France – Chapitre Flore vasculaire de France métropolitaine. European Commission, International Union for Conservation of Nature, Paris
- Janes V, Holman I, Birkinshaw S, O'Donnell G, Kilsby C (2018) Improving bank erosion modelling at catchment scale by incorporating temporal and spatial variability: Temporal and spatial variability within bank erosion modelling. *Earth Surface Processes and Landforms* 43:124–133
- Janovský Z, Herben T (2020) Reaching similar goals by different means – Differences in life-history strategies of clonal and non-clonal plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 44:1–7
- Janssen P (2019) How maintenance and restoration measures mediate the response of riparian plant functional composition to environmental gradients on channel margins: Insights from a highly degraded large river. *Science of the Total Environment* 656:1312–1325
- Janssen P, Piégay H, Evette A (2020) Fine-grained sediment deposition alters the response of plant CSR strategies on the gravel bars of a highly regulated river. *Applied Vegetation Science* 23:452–463
- Janssen P, Stella JC, Piégay H, Rappelle B, Pont B, Faton J-M, Cornelissen JHC, Evette A (2020) Divergence of riparian forest composition and functional traits from natural succession along a degraded river with multiple stressor legacies. *Science of The Total Environment* 721:1–15

- Jaunatre R, Evette A, Buisson M, Fort N, Barrand C, Bourret V, Martinelli M, Pinel A, Popoff N, Favier G, Dedonder E (2018) Les populations iséroises de petite massette (*Typha minima* Hoppe): suivis et perspectives de restauration. *Sciences Eaux et Territoires - La revue d'Irstea Hors séries* 44: 1–5
- Johnson EA, Miyanishi K (2021) Disturbance and succession. In: *Plant Disturbance Ecology. The Process and the Response*. Elsevier Inc. pp. 1–15
- Jourdain C, Belleudy P, Tal M, Malavoi JR (2015) Impact des crues fréquentes sur le transport sédimentaire et le dépôt sur des bancs végétalisés de l'Isère. *I.S.RIVERS*:1–3
- Jourdain C, Belleudy P, Tal M, Malavoi J-R (2017) Le rôle de l'hydrologie sur la destruction de la végétation dans le lit d'une rivière à galets aménagée: l'Isère en Combe de Savoie. *Géomorphologie: relief, processus, environnement* 23:203–217
- Jourdain C, Claude N, Tassi P, Cordier F, Antoine G (2020) Morphodynamics of alternate bars in the presence of riparian vegetation. *Earth Surface Processes and Landforms* 45:1100–1122
- Junk W, Baylay PB, Sparks RE (1989) The flood pulse concept in River - Floodplain systems. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 106:110–127
- Karrenberg S, Blaser S, Kollmann J, Speck T, Edwards PJ (2003) Root anchorage of saplings and cuttings of woody pioneer species in a riparian environment: Root anchorage in woody pioneers. *Functional Ecology* 17:170–177
- Karrenberg S, Edwards PJ, Kollmann J (2002) The life history of Salicaceae living in the active zone of floodplains. *Freshwater Biology* 47:733–748
- Kaye TN (2008) Vital steps toward success of endangered plant reintroductions. *Native Plants Journal* 9:313–322
- Kettenring KM, Mock KE, Zaman B, McKee M (2016) Life on the edge: reproductive mode and rate of invasive *Phragmites australis* patch expansion. *Biological Invasions* 18:2475–2495
- Kleinhans M, Douma H, Addink EA (2019) Fate of pioneering vegetation patches in a dynamic meandering river. *Earth Surface Processes and Landforms* 44:1618–1632
- Klimes L, Klimesova J, Hendriks R, Van Groenendael J (1997) Clonal plant architecture a comparative analysis of form and function. In: *The Ecology and Evolution of Clonal Plants*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands pp. 1–29.
- Klimešová J, Martinková J, Ottaviani G (2018) Belowground plant functional ecology: Towards an integrated perspective Field, K, editor. *Functional Ecology* 32:2115–2126
- Koch C, Kollmann J (2012) Clonal Re-Introduction of Endangered Plant Species: The Case of German False Tamarisk in Pre-Alpine Rivers. *Environmental Management* 50:217–225
- Köhler C (2006) Recherche de sites favorables pour la réimplantation de *Typha minima* Hoppe dans le canton de Genève. Thèse de Bachelor, Hepia, Genève
- Kollmann J, Vieli M, Edwards PJ, Tockner K, Ward JV (1999) Interactions between vegetation development and island formation in the Alpine river Tagliamento. *Applied Vegetation Science* 2:25–36
- Kotschy K, Rogers K (2008) Reed clonal characteristics and response to disturbance in a semi-arid river. *Aquatic Botany* 88:47–56

- Kui L, Li F, Moore G, West J (2013) Can the riparian invader, *Arundo donax*, benefit from clonal integration? Tei, F, editor. *Weed Research* 53:370–377
- Kui L, Stella JC (2016) Fluvial sediment burial increases mortality of young riparian trees but induces compensatory growth response in survivors. *Forest Ecology and Management* 366:32–40
- Kuzovkina YA, Volk TA (2009) The characterization of willow (*Salix* L.) varieties for use in ecological engineering applications: Co-ordination of structure, function and autecology. *Ecological Engineering* 35:1178–1189
- Lambelet-Haueter C, Köhler C, Prunier P (2010) Eléments biologiques et taxonomiques pour la conservation de la petite massette (*Typha minima* Hoppe) dans l'arc alpin. *Saussurea* 40:123–134
- Langlois E, Bonis A, Bouzillé JB (2003) Sediment and plant dynamics in saltmarshes pioneer zone: *Puccinellia maritima* as a key species? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 56:239–249
- Latitude uep (2009) Demande de dérogation pour le déplacement ou la destruction d'espèces protégées. Rapport, Latitude uep, Section Biodiversité, Sain bel
- Lefcheck JS (2016) PIECEWISESEM : Piecewise structural equation modelling in R for ecology, evolution, and systematics Freckleton, R, editor. *Methods in Ecology and Evolution* 7:573–579
- Legleiter CJ, Harrison LR, Dunne T (2011) Effect of point bar development on the local force balance governing flow in a simple, meandering gravel bed river. *Journal of Geophysical Research Earth Surface* 116:1–29
- Leli IT, Stevaux JC, Assine ML (2018) Genesis and sedimentary record of blind channel and islands of the anabranching river: An evolution model. *Geomorphology* 302:35–45
- Lenth R, Singmann H, Love J (2018) Emmeans: Estimated marginal means, aka least-squares means. R package version 1(1). Disponible en ligne : <https://cran.r-project.org/web/packages/emmeans/emmeans.pdf>
- Lesage JC, Press D, Holl KD (2020) Lessons from the reintroduction of listed plant species in California. *Biodiversity and Conservation* 29:3703–3716
- Li L, Lan Z, Chen J, Song Z (2018) Allocation to clonal and sexual reproduction and its plasticity in *Vallisneria spirulosa* along a water-depth gradient. *Ecosphere* 9:1–11
- Liébault F, Piégay H (2002) Causes of 20th century channel narrowing in mountain and piedmont rivers of southeastern France: causes of channel narrowing in se France. *Earth Surface Processes and Landforms* 27:425–444
- Lite SJ, Bagstad KJ, Stromberg JC (2005) Riparian plant species richness along lateral and longitudinal gradients of water stress and flood disturbance, San Pedro River, Arizona, USA. *Journal of Arid Environments* 63:785–813
- Liu F, Liu J, Dong M (2016) Ecological Consequences of Clonal Integration in Plants. *Frontiers in Plant Science* 7:1–11
- Liu F-H, Ye X-H, Yu F-H, Dong M (2006) Clonal integration modifies responses of *Hedysarum laeve* to local sand burial in MU US Sandland. *Chinise Journal of Plant Ecology* 30:278-285
- Lowe BJ, Watts RJ, Roberts J, Robertson A (2010) The effect of experimental inundation and sediment deposition on the survival and growth of two herbaceous riverbank plant species. *Plant Ecol* 209:57–69
- Lunt IA, Bridge JS (2004) Evolution and deposits of a gravelly braid bar, Sagavanirktok River, Alaska: Evolution and deposits of a gravelly braid bar. *Sedimentology* 51:415–432

- Luo W, Zhao W (2015) Burial depth and diameter of the rhizome fragments affect the regenerative capacity of a clonal shrub. *Ecological Complexity* 23:34–40
- Macdonald DW, Service K, eds. (2007) Key topics in conservation biology. Blackwell Pub, Malden
- Maiolini B, Bruno C (2007) The River Continuum Concept revisited: Lessons from the Alps. *Alpine space - man & environment* 3:67–76
- Malavoi J-R, Adam Philippe (2007) Manuel de restauration hydromorphologiques des cours d'eau. Rapport, Direction de l'eau, des milieux aquatiques et de l'agriculture, Nanterre
- Malavoi J-R, Adam Phillippe (2007) Les interventions humaines et leurs impacts hydromorphologiques sur les cours d'eau. *Ingénieries* 50:35–48
- Martínez-Meyer E, Peterson AT, Servín JI, Kiff LF (2006) Ecological niche modelling and prioritizing areas for species reintroductions. *Oryx* 40:411–418
- Martínková J, Klimeš A, Puy J, Klimešová J (2020) Response of clonal versus non-clonal herbs to disturbance: Different strategies revealed. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 44:1–9
- Matthews JW, Spyreas G, Endress AG (2009) Trajectories of vegetation-based indicators used to assess wetland restoration progress. *Ecological Applications* 19:2093–2107
- Maun MA, Lapierre J (1984) The Effects of Burial by Sand on *Ammophila Breviligulata*. *The Journal of Ecology* 72:827–839
- McDonald RI, Mansur AV, Ascensão F, Colbert M, Crossman K, Elmqvist T, Gonzalez A, Güneralp B, Haase D, Hamann M, Hillel O, Huang K, Kahnt B, Maddox D, Pacheco A, Pereira HM, Seto KC, Simkin R, Walsh B, Werner AS, Ziter C (2020) Research gaps in knowledge of the impact of urban growth on biodiversity. *Nature Sustainability* 3:16–24
- Menges ES, Smith SA, Weekley CW (2016) Adaptive introductions: How multiple experiments and comparisons to wild populations provide insights into requirements for long-term introduction success of an endangered shrub. *Plant Diversity* 38:238–246
- Merritt DM, Poff NLR (2010) Shifting dominance of riparian *Populus* and *Tamarix* along gradients of flow alteration in western North American rivers. *Ecological Applications* 20:135–152
- Michielon B, Sitzia T (2015) Traslocazione di *Myricaria germanica* (L.) Desv. in Alto Adige / Südtirol. Südtirol. *Gredleriana* 15:43–60
- Morgan JL, Gergel SE, Coops NC (2010) Aerial Photography: A Rapidly Evolving Tool for Ecological Management. *BioScience* 60:47–59
- Moro MJ, Pugnaire FI, Haase P, Puigdefábregas J (1997) Effect of the canopy of *Retama sphaerocarpa* on its understorey in a semiarid environment. *Functional Ecology* 11:425–431
- Muench A, Eelsey-Quirk T (2019) Competitive reversal between plant species is driven by species-specific tolerance to flooding stress and nutrient acquisition during early marsh succession Yang, Z, editor. *Journal of Applied Ecology* 56:2236–2247
- Müller N (1991) Verbreitung, Vergesellschaftung und Ruckgang des Zwergrohrkolbens (*Typha minima* Hoppe). *Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges.* 50:323–341
- MWO (2018) MWO2: Mediterranean Wetlands Outlook 2. Rapport, Tour du Valat, Arles

- Naiman and RJ, Décamps H (1997) The ecology of interfaces: Riparian Zones. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28:621–658
- Naiman RJ, Bechtold JS, Drake DC, Latterell J, O’Keefe TC, Balian EV (2005) Origins, Patterns, and Importance of Heterogeneity in Riparian Systems. In: Springer New-York, USA pp. 279–309
- Naiman RJ, Fetherston KL, McKay SJ, Chen J (1998) Riparian Forests. In: River Ecology and Management. Naiman, RJ, Bilby, RE, & Kantor, S, editors. Springer New York, New York, NY pp. 289–323
- Newbold T, Hudson LN, Hill SLL, Contu S, Lysenko I, Senior RA, Börger L, Bennett DJ, Choimes A, Collen B, Day J, De Palma A, Díaz S, Echeverria-Londoño S, Edgar MJ, Feldman A, Garon M, Harrison MLK, Alhusseini T, Ingram DJ, Itescu Y, Kattge J, Kemp V, Kirkpatrick L, Kleyer M, Correia DLP, Martin CD, Meiri S, Novosolov M, Pan Y, Phillips HRP, Purves DW, Robinson A, Simpson J, Tuck SL, Weiher E, White HJ, Ewers RM, Mace GM, Scharlemann JPW, Purvis A (2015) Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature* 520:45–50
- Nienhuis PH, Leuven (2001) River restoration and flood protection: controversy or synergism? *Hydrobiologia* 444:85–99
- Nilsson C, Brown RL, Jansson R, Merritt DM (2010) The role of hydrochory in structuring riparian and wetland vegetation. *Biological Reviews* 85:837–858
- Nilsson C, Reidy CA, Dynesius M, Revenga C (2005) Fragmentation and Flow Regulation of the World’s Large River Systems. *Science* 308:405–408
- Nowak A, Maślak M, Nobis M, Nowak S, Kojs P, Smieja A (2015) Is the riparian habitat creation an effective measure of plant conservation within the urbanized area? *Ecological Engineering* 83:125–134
- Oksanen J (2015) Vegan: an introduction to ordination. 12. Available online <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vignettes/intro-vegan.pdf>
- Olde Venterink H, Vermaat JE, Pronk M, Wiegman F, van der Lee GEM, van den Hoorn MW, Higler LWGB, Verhoeven JTA (2006) Importance of sediment deposition and denitrification for nutrient retention in floodplain wetlands. *Applied Vegetation Science* 9:163–174
- Olsen JE (2006) Mechanisms of Dormancy Regulation. In: Proc. Xth IS on Plant Bioregulators in *Fruit.Vol. Acta Hort.* 727 pp. 157–166.
- Osei NA, Gurnell AM, Harvey GL (2015) The role of large wood in retaining fine sediment, organic matter and plant propagules in a small, single-thread forest river. *Geomorphology* 235:77–87
- Ott JP, Klimešová J, Hartnett DC (2019) The ecology and significance of below-ground bud banks in plants. *Annals of Botany* 123:1099–1118
- Parker G (1976) On the cause and characteristic scales of meandering and braiding in rivers. *Journal of Fluid Mechanics* 76:457–480
- Parker JD, Caudill CC, Hay ME (2007) Beaver herbivory on aquatic plants. *Oecologia* 151:616–625
- Peiry JL, Girel J, Pautou G, Nguyen D (1999) L’aménagement de l’Isère en France, une évolution centenaire. In: Aménagement et protection environnementale des rivières en Europe. In: Encyclopedia of Environmental Sciences Aménagement et protection environnementale des rivières en Europe, J.M de Urena Presses Universitaires de Cantabria, pp.195-299

- Peltzer DA (2002) Does clonal integration improve competitive ability? A test using aspen (*Populus tremuloides* [Salicaceae]) invasion into prairie. *American Journal of Botany* 89:494–499
- Perumal VJ, Maun MA (2006) Ecophysiological response of dune species to experimental burial under field and controlled conditions. *Plant Ecology* 184:89–104
- Peter A (2010) A Plea for the Restoration of Alpine Rivers: Basic Principles Derived from the “Rhone-Thur” Case Stud. In: *Alpine Waters. The Handbook of Environmental Chemistry book series* pp. 247–260.
- Petit S (2008) Reconstitution de la dynamique du paysage alluvial de trois secteurs fonctionnels de la rivière allier (1946–2000), Massif central, France. *Géographie physique et Quaternaire* 60:271–287
- Pettit NE, Froend RH, Davies PM (2001) Identifying the natural flow regime and the relationship with riparian vegetation for two contrasting western Australian rivers. *Regulated Rivers: Research & Management* 17:201–215
- Picco L, Sitzia T, Mao L, Comiti F, Lenzi MA (2016) Linking riparian woody communities and fluviomorphological characteristics in a regulated gravel-bed river (Piave River, Northern Italy): riparian communities and morphological characteristics in gravel-bed river. *Ecohydrology* 9:101–112
- Picco L, Tonon A, Ravazzolo D, Rainato R, Lenzi MA (2014) Monitoring river island dynamics using aerial photographs and lidar data: the tagliamento river study case. *Applied Geomatics* 7:163–170
- Pielech R, Anioł-Kwiatkowska J, Szcześniak E (2015) Landscape-scale factors driving plant species composition in mountain streamside and spring riparian forests. *Forest Ecology and Management* 347:217–227
- Pievani T (2014) The sixth mass extinction: Anthropocene and the human impact on biodiversity. *Rendiconti Lincei* 25:85–93
- Piton G, Loucougaray G, Daumergue N, Breton V, Evette A (2020) The beaver’s menu: species and spatial selection of a European beaver population and implications for riverbank bioengineering. *Wetlands Ecology and Management* 28:901–908
- Poblador Ibáñez S (2018) Responses of Mediterranean riparian forests to water availability: Insights of present and future conditions. A case study in La Tordera catchment. Thèse de Doctorat, Universitat de Barcelona, Facultat de Biologia, Barcelona
- Poff NL, David Allan J, Bain MB, Karr JR, Prestegard KL (1997) Poff et al., 1997 - The natural flow regime - A paradigm for river conservation and restoration. *BioScience* 47:769–783
- Poff NL, Olden JD, Merritt DM, Pepin DM (2007) Homogenization of regional river dynamics by dams and global biodiversity implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104:5732–5737
- Poff NL, Ward JV (1989) Implications of Streamflow Variability and Predictability for Lotic Community Structure: A Regional Analysis of Streamflow Patterns. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46:1805–1818
- Politti E, Bertoldi W, Gurnell A, Henshaw A (2018) Feedbacks between the riparian Salicaceae and hydrogeomorphic processes: A quantitative review. *Earth-Science Reviews* 176:147–165
- Polvi LE, Sarneel JM (2017) Ecosystem engineers in rivers: An introduction to how and where organisms create positive biogeomorphic feedbacks. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water* 5:1–10
- Polzin ML, Rood ST (2000) Effects of damming and flow stabilization on riparian processes and black cottonwoods along Koutenay river. *Rivers* 7:221–232

- Ponge J-F (2012) Perturbations, organismes et écosystèmes. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris
- Popoff N (2016) Impact des paramètres hydrogéomorphologiques de L'Isère sur la distribution de la Petite massette (*Typha minima* Hoppe) entre Pontcharra et Grenoble. Rapport de stage, Irstea Grenoble, Grenoble
- Popoff N, Jaunatre R, Favier G, Evette A (2020) Amélioration des protocoles de restauration écologique et développement des méthodes de suivi scientifique des populations de petite massette (*Typha minima* Hoppe) dans la vallée du Grésivaudan. Rapport, Inrae Grenoble, Grenoble
- Popoff N, Jaunatre R, Favier G, Trinquier M, Evette A (2019) Amélioration des protocoles de restauration écologique et développement des méthodes de suivi scientifique des populations de petite massette (*Typha minima* Hoppe) dans la vallée du Grésivaudan. Rapport, Irstea Grenoble, Grenoble
- Popoff N, Jaunatre R, Le Bouteiller C, Paillet Y, Favier G, Buisson M, Meyer C, Dedonder E, Evette A (2021) Optimization of restoration techniques: In-situ transplantation experiment of an endangered clonal plant species (*Typha minima* Hoppe). *Ecological Engineering* 160:1–9
- Potthoff M, Johst K, Gutt J (2006) How to survive as a pioneer species in the Antarctic benthos: minimum dispersal distance as a function of lifetime and disturbance. *Polar Biology* 29:543–551
- Price EAC, Marshall C (1999) Clonal plants and environmental heterogeneity. *Plant ecology* 141:3–7
- Primack RB, Drayton B (1997) The experimental ecology of reintroduction. Thèse de Doctorat, Harvard University, USA
- Proft KM, Jones ME, Johnson CN, BurrIDGE CP (2018) Making the connection: expanding the role of restoration genetics in restoring and evaluating connectivity: Incorporating connectivity into restoration genetics. *Restoration Ecology* 26:411–418
- Prunier P, Garraud L, Köhler C, Lambelet-Haueter C, Selvaggi A, Werner P (2010) Distribution and decline of Dwarf Bulrush (*Typha minima*) in the Alps. *Botanica Helvetica* 120:43–52
- Pywell RF, Bullock JM, Roy DB, Warman L, Rothery W, Rothery P (2003) Plant traits as predictors of performance in ecological restoration. *Journal of Applied Ecology* 40:65–77
- Raffl C, Marcante S, Erschbamer B (2007) The role of spontaneous selfing in the pioneer species *Saxifraga aizoides*. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 202:128–132
- Ramsar Convention Secretariat (2016) An Introduction to the Ramsar Convention on Wetlands, 7th ed. (previously The Ramsar Convention Manual). Ramsar Convention Secretariat, Gland
- Randall C (2015) Survival and growth of sandbar willow, *Salix interior*, in bioengineering projects, and the implications for use in erosion control in Manitoba. Thèse de Doctorat, University of Manitoba, Manitoba
- Rasclé P, Bioret F, Magnanon S, Glemarec E, Gautier C, Guillevic Y, Gallet S (2018) Identification of success factors for the reintroduction of the critically endangered species *Eryngium viviparum* J. Gay (Apiaceae). *Ecological Engineering* 122:112–119
- Reijers VC, Hoeks S, Belzen J, Siteur K, Rond AJA, Ven CN, Lammers C, Koppel J, Heide T (2020) Sediment availability provokes a shift from Brownian to Lévy-like clonal expansion in a dune building grass (Jeb) Byers, J, editor. *Ecology Letters* 24:258–268
- Renofalt BM, Nilsson C (2008) Landscape scale effects of disturbance on riparian vegetation. *Freshwater Biology* 53:2244–2255

- Resh VH, Brown AV, Covich AP, Gurtz ME, Li HW, Minshall GW, Reice SR, Sheldon AL, Wallace JB, Wissmar RC (1988) The Role of Disturbance in Stream Ecology. *Journal of the North American Benthological Society* 7:433–455
- Rice SP, Church M, Wooldridge CL, Hickin EJ (2009) Morphology and evolution of bars in a wandering gravel-bed river; lower Fraser river, British Columbia, Canada. *Sedimentology* 56:709–736
- Riis T, Kelly-Quinn M, Aguiar FC, Manolaki P, Bruno D, Bejarano MD, Clerici N, Fernandes MR, Franco JC, Pettit N, Portela AP, Tammeg O, Tammeg P, Rodríguez-González PM, Dufour S (2020) Global Overview of Ecosystem Services Provided by Riparian Vegetation. *BioScience* 70:501–514
- Rinaldi M, Gurnell AM, del Tánago MG, Bussettini M, Hendriks D (2016) Classification of river morphology and hydrology to support management and restoration. *Aquatic Sciences* 78:17–33
- Rixen C, Haag S, Kulakowski D, Bebi P (2007) Natural avalanche disturbance shapes plant diversity and species composition in subalpine forest belt. *Journal of Vegetation Science* 18:735–742
- Roberge J-M, Angelstam P (2004) Usefulness of the Umbrella Species Concept as a Conservation Tool. *Conservation Biology* 18:76–85
- Roiloa SR, Rodríguez-Echeverría S, de la Peña E, Freitas H (2010) Physiological integration increases the survival and growth of the clonal invader *Carpobrotus edulis*. *Biological Invasions* 12:1815–1823
- Rood SB, Pan J, Gill KM, Franks CG, Samuelson GM, Shepherd A (2008) Declining summer flows of Rocky Mountain rivers: Changing seasonal hydrology and probable impacts on floodplain forests. *Journal of Hydrology* 349:397–410
- Rosa A (2021) Analyse diachronique des dynamiques de la végétation des stations de *Typha minima* Hoppe sur l'Isère. Rapport de stage, Inrae Grenoble, Grenoble
- Rösch H, Van Rooyen MW, Theron GK (1997) Predicting competitive interactions between pioneer plant species by using plant traits. *Journal of Vegetation Science* 8:489–494
- Rosef L, Ingebrigtsen HH, Heegaard E (2020) Vegetative propagation of *Solidago canadensis* – do fragment size and burial depth matter? Fried, G, editor. *Weed Research* 60:132–141
- Saint-Laurent D, Arsenault-Boucher L, Berthelot J-S (2019) Contrasting Effects of Flood Disturbance on Alluvial Soils and Riparian Tree Structure and Species Composition in Mixed Temperate Forests. *Air, Soil and Water Research* 12:1–15
- Saiz H, Bittebiere A-K, Benot M-L, Jung V, Mony C (2016) Understanding clonal plant competition for space over time: a fine-scale spatial approach based on experimental communities. *Journal of Vegetation Science* 27:759–770
- Sawtschuk J, Bioret F (2012) Analyse diachronique de la dynamique spatiale de la végétation de l'estuaire de la Loire. *Photo-interprétation european journal of applied remote sensing* 3:15–28
- Scanes CG (2018) Human Activity and Habitat Loss: Destruction, Fragmentation, and Degradation. Chapter 19. In: *Animals and Human Society* pp. 451–482.
- Scorpio V, Zen S, Bertoldi W, Surian N, Mastronunzio M, Dai Prá E, Zolezzi G, Comiti F (2018) Channelization of a large Alpine river: what is left of its original morphodynamics?: The effect of channelization on the morphology of the Adige River. *Earth Surface Processes and Landforms* 43:1044–1062

- Serlet AJ, Gurnell AM, Zolezzi G, Wharton G, Belleudy P, Jourdain C (2018) Biomorphodynamics of alternate bars in a channelized, regulated river: An integrated historical and modelling analysis: biomorphodynamics of alternate bars in a channelized, regulated river. *Earth Surface Processes and Landforms* 43:1739–1756
- Shafroth PB, Stromberg JC, Patten DT (2000) Woody riparian vegetation response to different alluvial water table regimes. *Western North American Naturalist* 60:66–76
- Shafroth PB, Stromberg JC, Patten DT (2002) Riparian vegetation response to altered disturbance and stress regimes. *Ecological Applications* 12:107–123
- Shen N, Liu C, Yu H, Qu J (2020) Effects of resource heterogeneity and environmental disturbance on the growth performance and interspecific competition of wetland clonal plants. *Global Ecology and Conservation* 22:1–12
- Sher AA, Marshall DL, Taylor JP (2002) Establishment patterns of native *Populus* and *Salix* in the presence of invasive nonnative *Tamarix*. *Ecological Applications* 12:760–772
- Shipley B (2013) The AIC model selection method applied to path analytic models compared using a d-separation test. *Ecology* 94:560–564
- Shope C, Constantz J, Cooper C, Reeves D, Pohll G, McKay W (2012) Influence of a large fluvial island, streambed, and stream bank on surface water–groundwater fluxes and water table dynamics. *Water Resources Research* 48:1–18
- Silcock JL, Simmons CL, Monks L, Dillon R, Reiter N, Jusaitis M, Vesk PA, Byrne M, Coates DJ (2019) Threatened plant translocation in Australia: A review. *Biological Conservation* 236:211–222
- Sitzia T, Michielon B, Iacopino S, Kotze DJ (2016) Population dynamics of the endangered shrub *Myricaria germanica* in a regulated Alpine river is influenced by active channel width and distance to check dams. *Ecological Engineering* 95:828–838
- Skokanová H, Unar P, Janík D, Havlíček M (2015) Potential influence of river engineering in two West Carpathian rivers on the conservation management of *Calamagrostis pseudophragmites*. *Journal for Nature Conservation* 25:42–50
- Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group (2004) The SER International Primer on Ecological Restoration. www.ser.org & Tucson: Society for Ecological Restoration International
- Soulé ME (1985) What Is Conservation Biology. *BioScience* 35:727–234
- Staentzel C, Beisel JN, Combroux I, Grac C, Trémolières M (2016) Ecological Monitoring of Plants and Macroinvertebrates Following Gravel Augmentation into the Old Rhine River Channel. Congrès SHF : «HydroES 2016», Grenoble
- Standish RJ, Hobbs RJ, Mayfield MM, Bestelmeyer BT, Suding KN, Battaglia LL, Eviner V, Hawkes CV, Temperton VM, Cramer VA, Harris JA, Funk JL, Thomas PA (2014) Resilience in ecology: Abstraction, distraction, or where the action is? *Biological Conservation* 177:43–51
- Stanford JA, Lorang MS, Hauer FR (2005) The shifting habitat mosaic of river ecosystems. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 29:123–136
- Stella JC, Bendix J (2019) Multiple Stressors in Riparian Ecosystems. In: Multiple Stressors in *River Ecosystems*. Elsevier pp. 81–110.

- Stewart A (2020) Open standards for the conservation practice. Version 4.0. Report, Conservation Measures Partnership
- Stock T (1992) The convention on biological diversity 10 years on taking stock, looking forward. Report, The Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montreal Quebec
- Stromberg JC (2001) Restoration of riparian vegetation in the south-western United States: importance of flow regimes and fluvial dynamism. *Journal of Arid Environments* 49:17–34
- Stromberg JC, Beauchamp VB, Dixon MD, Lite SJ, Paradzick C (2007) Importance of low-flow and high-flow characteristics to restoration of riparian vegetation along rivers in arid south-western United States. *Freshwater Biology* 52:651–679
- Stromberg JC, Lite SJ, Marler R, Paradzick C, Shafroth PB, Shorrock D, White JM, White MS (2007) Altered stream-flow regimes and invasive plant species: the *Tamarix* case. *Global Ecology and Biogeography* 16:381–393
- Stuefer JF (1998) Two types of division of labour in clonal plants: benefits, costs and constraints. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1:47–60
- Stuefer JF, During HJ, De Kroon H (1994) High Benefits of Clonal Integration in Two Stoloniferous Species, in Response to Heterogeneous Light Environments. *The Journal of Ecology* 82:511–518
- Stuefer JF, Kroon HD, During HJ (1996) Exploitation of environmental Heterogeneity by Spatial Division of Labor in a Clonal Plant. *Functional Ecology* 10:328–334
- Suding KN (2011) Toward an Era of Restoration in Ecology: Successes, Failures, and Opportunities Ahead. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 42:465–487
- Surian N, Barban M, Ziliani L, Monegato G, Bertoldi W, Comiti F (2015) Vegetation turnover in a braided river: frequency and effectiveness of floods of different magnitude: vegetation turnover in a braided river. *Earth Surface Processes and Landforms* 40:542–558
- Sutherland WJ, Stillman RA (1988) The Foraging Tactics of Plants. *Oikos* 52:239–244
- Tabacchi E (1995) Structural variability and invasions of pioneer plant communities in riparian habitats of the middle Adour River (SW France). *Canadian Journal of Botany* 73:33–44
- Tabacchi E, Correll DL, Hauer R, Pinay G, Planty-Tabacchi A, Wissmar RC (1998) Development, maintenance and role of riparian vegetation in the river landscape. *Freshwater Biology* 40:497–516
- Tabacchi E, González E, Corenblit D, Garófano-Gómez V, Planty-Tabacchi A, Steiger J (2019) Species composition and plant traits: Characterization of the biogeomorphological succession within contrasting river corridors. *River Research and Applications* 35:1228–1240
- Tealdi S, Camporeale C, Ridolfi L (2013) Inter-species competition–facilitation in stochastic riparian vegetation dynamics. *Journal of Theoretical Biology* 318:13–21
- Thorp JH, Thoms MC, DeLong MD (2006) The riverine ecosystem synthesis: biocomplexity in river networks across space and time. *River Research and Applications* 22:123–147
- Till-Bottraud I, Poncet BN, Rioux D, Girel J (2010) Spatial structure and clonal distribution of genotypes in the rare *Typha minima* Hoppe (Typhaceae) along a river system. *Botanica Helvetica* 120:53–62

- Tilman (1993) Species Richness of Experimental Productivity Gradients: How Important is Colonization Limitation? *Ecology* 74:2179–2191
- Tisserant M (2020) Biodiversité et génie végétal : réponse taxonomique et fonctionnelle de la flore vasculaire riveraine à la stabilisation de berge. Thèse de Doctorat, Université de Laval, Québec
- Tockner K, Ward JV, Edwards PJ, Kollmann J (2002) Riverine landscapes: an introduction: Editorial. *Freshwater Biology* 47:497–500
- Toubin M, Lhomme S, Diab Y, Serre D, Laganier R (2012) La Résilience urbaine : un nouveau concept opérationnel vecteur de durabilité urbaine ? *Développement durable & territoires* 3:1–18
- Trabaud L, Lepart J (1980) Diversity and stability in garrigue ecosystems after fire. *Vegetatio* 43:49–57
- Tubino M, Repetto R, Zolezzi G (1999) Free bars in rivers. *Journal of Hydraulic Research* 37:759–775
- Vahe L, Greulich F (2019) Préserver la naturalité des cours d'eau des Alpes : Plan régional d'action en faveur de la Petite massette. Rapport, Conservatoire Botanique National Alpin, Chambéry
- Van Andel J, Bakker JP, Grootjans AP (1993) Mechanisms of vegetation succession: a review of concepts and perspectives. *Acta Bot Neerl* 42:413–433
- Van Drunen WE, Dorken ME (2012) Trade-offs between clonal and sexual reproduction in *Sagittaria latifolia* (Alismataceae) scale up to affect the fitness of entire clones. *New Phytologist* 196:606–616
- Van Groenendael JM, de Kroon H (1990) Regulation and function of clonal growth in plants: an evaluation. In J. M. van Groenendael, & H. de Kroon (Eds.), *Clonal growth in plants: regulation and function*, pp. 177–186
- Van Groenendael JM, Klimeš L, Klimešová J, Hendriks RJJ (1996) Comparative ecology of clonal plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 351:1331–1339
- Varese P, Selvaggi A (2016) *Typha minima* and *Myricaria germanica* conservation in Italy: focus on Italian NW Alps. 4th workshop European *Typha minima* Group, Sigoyer
- Vargas-Luna A, Crosato A, Anders N, Hoitink AJF, Keesstra SD, Uijttewaal WSJ (2018) Morphodynamic effects of riparian vegetation growth after stream restoration: Morphodynamic effects of riparian vegetation growth after restoration. *Earth Surface Processes and Landforms* 43:1591–1607
- Vautier F, Peiry J-L, Girel J (2002) développement végétal dans le lit endigué de l'Isère en amont de Grenoble du diagnostic à l'évaluation des pratiques de gestion. *La Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* 9:65–79
- Venables WN, Ripley BD (2002) *Modern Applied Statistics with S*. 3rd Edition Springer-Verlag, New York.
- Vervuren PJA, Blom WPM, De Kroon H (2003) Extreme flooding events on the Rhine and the survival and distribution of riparian plant species. *Journal of Ecology* 91:135–146
- Vesipa R, Camporeale C, Ridolfi L (2017) Effect of river flow fluctuations on riparian vegetation dynamics: Processes and models. *Advances in Water Resources* 110:29–50
- Vivian H (1969) Les crues de l'Isère à Grenoble et l'aménagement actuel des digues. *Revue de géographie alpine* 57:53–84
- Vivian H (1994) L'hydrologie artificialisée de l'Isère en amont de Grenoble. Essai de quantification des impacts des aménagements. *Revue de géographie alpine* 82:97–112

- Vivian H, Pupier N (1996) Crues et aménagements hydroélectriques. L'exemple des crues de l'Isère et du Drac à Grenoble. *Hommes et Terres du Nord* 1:13–19
- Von Schiller D, Acuña V, Aristi I, Arroita M, Basaguren A, Bellin A, Boyero L, Butturini A, Ginebreda A, Kalogianni E, Larrañaga A, Majone B, Martínez A, Monroy S, Muñoz I, Paunović M, Pereda O, Petrovic M, Pozo J, Rodríguez-Mozaz S, Rivas D, Sabater S, Sabater F, Skoulikidis N, Solagaistua L, Vardakas L, Elosegi A (2017) River ecosystem processes: A synthesis of approaches, criteria of use and sensitivity to environmental stressors. *Science of The Total Environment* 596–597:465–480
- Walker B, Kinzig A, Langridge J (1999) Plant Attribute Diversity, Resilience, and Ecosystem Function: *The Nature and Significance of Dominant and Minor Species*. *Ecosystems* 2:95–113
- Wallén B, Wallen B (1980) Changes in Structure and Function of *Ammophila* during Primary Succession. *Oikos* 34:227
- Walsh JC, Dicks LV, Sutherland WJ (2015) The effect of scientific evidence on conservation practitioners' management decisions. *Conservation Biology* 29:88–98
- Wang B, Xu YJ (2018) Dynamics of 30 large channel bars in the Lower Mississippi River in response to river engineering from 1985 to 2015. *Geomorphology* 300:31–44
- Wang Pu, Alpert P, Yu F-H (2021) Physiological integration can increase competitive ability in clonal plants if competition is patchy. *Oecologia* 199–212
- Wang Shuqiong, van Dijk J, Wassen MJ (2019) Sexual reproduction traits of *Holcus lanatus* L. and *Parnassia palustris* L. in response to absolute and relative supply of nitrogen and phosphorus. *Environmental and Experimental Botany* 168:1–7
- Wang Tong, Shao R, Zhu P, Wang R (2021) The reproductive strategy of the clonal helophyte *Leersia oryzoides* (L.) Swartz. in response to variable submergence conditions and different harvest times. *Evolutionary Ecology* 35:27–40
- Wang Y-J, Shi X-P, Meng X-F, Wu X-J, Luo F-L, Yu F-H (2016) Effects of Spatial Patch Arrangement and Scale of Covarying Resources on Growth and Intraspecific Competition of a Clonal Plant. *Frontiers in Plant Science* 7:1–10
- Wang Yong-Jian, Chen D, Yan R, Yu F-H, van Kleunen M (2019) Invasive alien clonal plants are competitively superior over co-occurring native clonal plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 40:1–8
- Ward JV, Tockner K, Arscott DB, Claret C (2002) Riverine landscape diversity: Riverine landscape diversity. *Freshwater Biology* 47:517–539
- Wardle DA, Peltzer DA (2007) Aboveground–Belowground Linkages, Ecosystem Development, and Ecosystem Restoration. *Linking Restoration and Ecological Succession* 45–68
- Werner P (1998) Essais de réintroduction de la petite massette *Typha minima* sur le Rhône de Finges, VS et recommandations pour la revitalisation des grandes rivières alpines. *Bulletin de la Murithienne* 116 :57–68
- Werner P (2010) Evolution récente de *Typha minima* dans les Alpes occidentales et recommandations pour les renaturations fluviales. *Saussurea* 40:107–122
- Werner P (2016) *Myricaria germanica*, buisson révélateur de l'état des grandes rivières alpines: évolution récente en Valais. *Saussurea* 45:225–238

- Wharton G, Gilvear DJ (2007) River restoration in the UK: Meeting the dual needs of the European union water framework directive and flood defence? *International Journal of River Basin Management* 5:143–154
- White PS, Jentsch A (2001) The Search for Generality in Studies of Disturbance and Ecosystem Dynamics. In: *Progress in Botany*. Esser, K, Lüttge, U, Kadereit, JW, & Beyschlag, W, editors. Progress in Botany Vol. 62 Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg pp. 399–450.
- White PS, Pickett STA (1985) Natural Disturbance and Patch Dynamics: An Introduction. In: *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Elsevier pp. 3–13.
- Wilcox AC, Shafroth PB (2013) Coupled hydrogeomorphic and woodyseedling responses to controlled flood releases in a dryland river. *Water Resources Research* 49:2843–2860
- Winkler E, Fischer M (2002) The role of vegetative spread and seed dispersal for optimal life histories of clonal plants: a simulation study. *Evolutionary Ecology* 15:281–301
- Wohl E (2017) Connectivity in rivers. Progress in Physical Geography: *Earth and Environment* 41:345–362
- Wortley L, Hero J-M, Howes M (2013) Evaluating Ecological Restoration Success: A Review of the Literature. *Restoration Ecology* 21:537-543
- Wu G, Jiang S, Liu H, Zhu S, Zhou D, Zhang Y, Luo Q, Li J (2018) Early direct competition does not determine the community structure in a desert riparian forest. *Scientific Reports* 8:1–8
- WWF (2020) Living Planet Report 2020 - Bending the Curve of Biodiversity Loss. Almond, R.E.A., Grooten M. and Petersen, T. (Eds). WWF, Gland, Switzerland
- Xiao Y, Zhao H, Yang W, Qing H, Zhou C, Tang J, An S (2015) Variations in Growth, Clonal and Sexual Reproduction of *Spartina alterniflora* Responding to Changes in Clonal Integration and Sand Burial: Effect of Clonal Integration and Sand Burial on *S. alterniflora*. *Soil, Air, Water* 43:1100–1106
- Xiu C, Gerisch M, Ilg C, Henle K, Ouyang Z (2015) Effects of hydrologic modifications to riparian plant communities in a large river system in northern China. *Ecological Research* 30:461–469
- Yang YY, Kim JG (2017) The life history strategy of *Penthorum chinense*: Implication for the restoration of early successional species. *Flora* 233:109–117
- Yannitsaros A, Vassiliades D (2003) *Typha minima* FUNCK in Greece. *Phyton* 43:263–269
- Yu F, Chen Y, Dong M (2002) Clonal integration enhances survival and performance of *Potentilla anserina*, suffering from partial sand burial on Ordos plateau, China. *Evolutionary Ecology* 15:303–318
- Yu F, Dong M, Krusi B (2004) Clonal integration helps *Psammochloa villosa* survive sand burial in an inland dune. *New Phytologist* 162:697–704
- Zobel M, Moora M, Herben T (2010) Clonal mobility and its implications for spatio-temporal patterns of plant communities: what do we need to know next? *Oikos* 119:802–806

Annexes

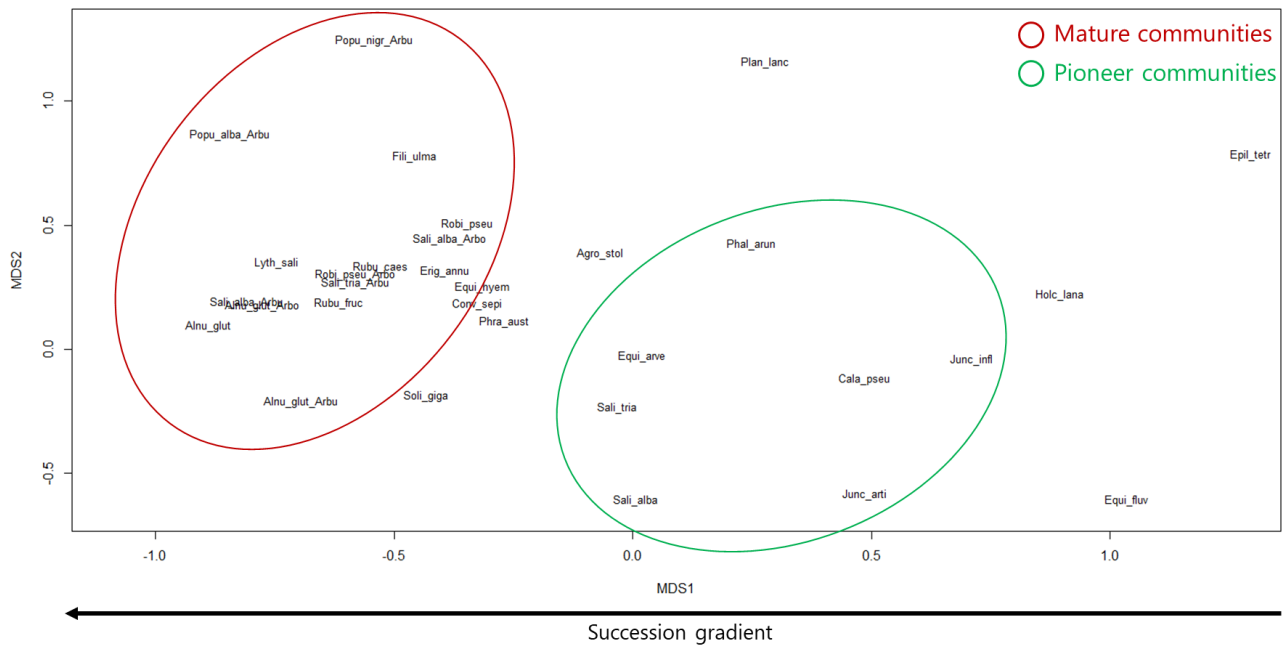
Annexe 1. Number of points available per patch dynamics categories (“SA”= Still Absent areas, “P”=patch progression areas, “M”=patch maintenance areas, “R”= patch regression areas) implemented in LMM and GLMM (2016 – 2019).

Variables	Patch dynamics			
	SA	P	M	R
% Sylti-sand	94	95	18	5
% Gravel	95	95	18	5
% Pebble	95	95	18	5
% Luminosity	95	94	18	5
Ligneous diameter (cm)	95	95	18	5
Sediment thickness (cm)	95	95	18	5
% Herbaceous cover	94	91	18	5
% Shrub cover	94	91	18	5
% Tree cover	94	91	18	5
% Bare soil cover	93	89	18	5
Species > 10%	92	91	18	5
Elevation (m)	95	95	18	5

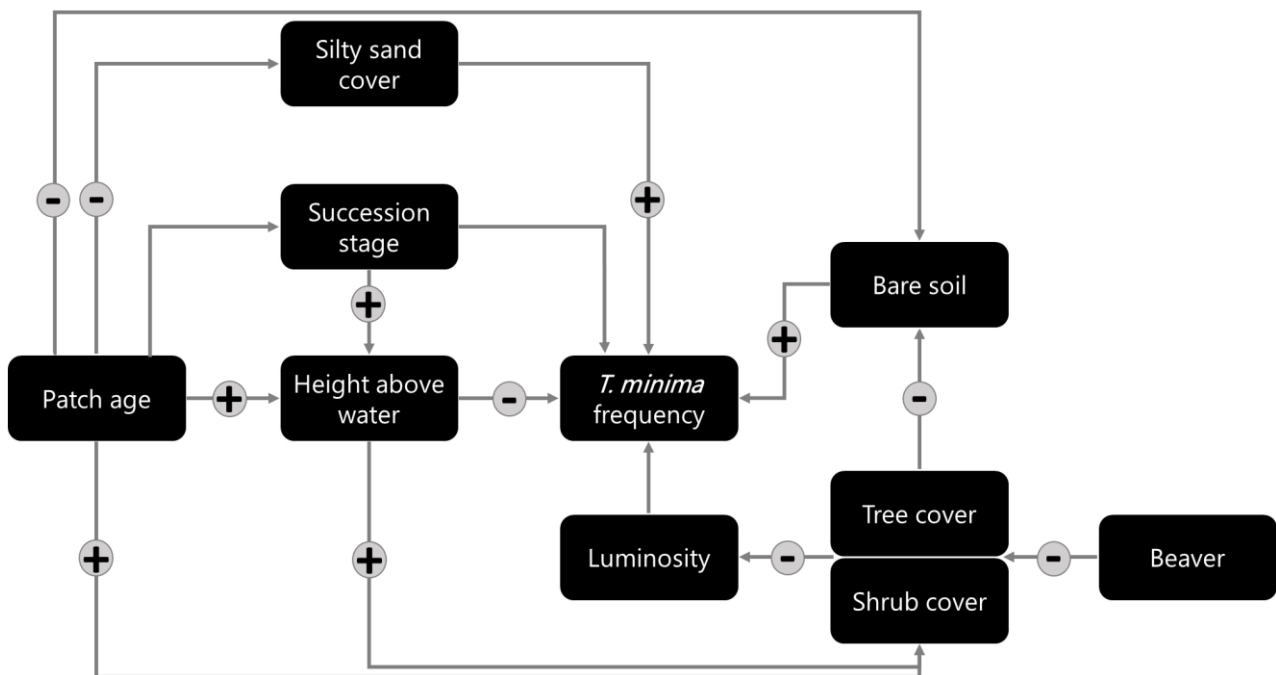
Annexe 2. Details of Linear Mixed Models and Generalized Linear Mixed Models implemented per explanatory variables. Frequency = *T. minima* frequency measured on each patch.

Model	Type	Response variable	Prediction	Random	Family	Link
COMPO	LMM	Vegetation composition	Elevation	Station	binomial	logit
COVER	LMM	Shrub and tree cover	Elevation	Station	binomial	logit
FREQ	GLMM	Frequency	Composition + Height + Tree cover	Station	binomial	logit

Annexe 3. Two-dimensional nonmetric multidimensional scaling (NMDS) ordination of *T. minima* patches based on vegetation data monitored in 2019 along the Isère River (France) (stress value = 0.27).



Annexe 4. Metamodel representing all hypotheses before correlated data suppression. Circled "+" (positive) or "-" (negative) represent the hypothesized effect between variable (tree cover, shrub cover, beaver presence, height above the mean water level, succession stage (species coordinates on axis 1 (NMDS), silty sand cover, patch age and *T. minima* frequency).



Annexe 5. Standardized estimated coefficients issued from structural equation models for *T. minima* frequency analyses. We implemented the NULL model (SEM0, AIC=53.16) and three other models (SEM1, SEM2, SEM3) to explain *T. minima* frequency. SE: standard errors of the mean; ***p<0.001; **p<0.01; *p<0.05; (*) p<0.1, ns: non-significant result.

Model	Missing link	Random	Response variable	Predictor	Estimate	Standard Error	P-value	AIC
SEM0	Tree cover ~ Composition Frequency ~ Height + Tree cover	Station	Vegetation composition	Height	-0.13	0.1	0.19	53.76
		Station	Tree cover	Height	0.11	0.11	0.35	
		Station	Frequency	Height	0.26	0.31	0.4	
		Station	Frequency	Tree cover	0.17	0.29	0.56	
SEM1	Tree cover ~ Composition	Station	Vegetation composition	Height	-0.06	0.04	0.19	52.33
		Station	Tree cover	Height	0.11	0.11	0.35	
		Station	Frequency	Height	0.27	0.31	0.38	
		Station	Frequency	Tree cover	-0.06	0.35	0.87	
SEM2	Frequency ~ Height + Tree cover	Station	Frequency	Vegetation composition	-1.01	0.87	0.24	28.82
		Station	Vegetation composition	Height	-0.06	0.04	0.19	
		Station	Tree cover	Height	0.07	0.09	0.47	
		Station	Tree cover	Vegetation composition	-1.13	0.21	< 0.001 ***	
SEM3	Tree cover ~ Composition Frequency ~ Height + Tree cover	Station	Frequency	Height	0.26	0.31	0.4	28.00
		Station	Frequency	Tree cover	0.17	0.29	0.46	
		Station	Vegetation composition	Height	-0.06	0.04	0.19	
		Station	Tree cover	Height	0.07	0.09	0.47	
SEM3	Tree cover ~ Composition Frequency ~ Height + Tree cover	Station	Tree cover	Vegetation composition	-1.14	0.21	< 0.001 ***	28.00
		Station	Frequency	Height	0.27	0.31	0.38	
		Station	Frequency	Tree cover	-0.06	0.35	0.87	
		Station	Frequency	Vegetation composition	-1.01	0.87	0.24	

Annexe 6. Database implemented in the linear mixed and generalized mixed models. Several traits related to *T. minima* competitive and reproduction abilities are measured : "ini_bourg" = initial number of bud, "ini_long" = initial rhizome length, "ini_biom" = initial rhizome biomass, "H_feui" = leaf length, "Nb_ramet" = ramet number, "Biom_aer" = above ground biomass, "Mortal" = mortality rate, "Diam_rhiz" = rhizome diameter, "Long_entre" = internode length, "Bio_rhiz" = rhizome biomass, "Nb_inflo" = inflorescence number, "Nb_inflo_mal" = male inflorescence number alone, "H_inflo" = inflorescence length, "H_fem" = female inflorescence length, "H_mal" = male inflorescence length, "H_fem/mal" = female/male inflorescence length ratio, "Bio_fem_tot" = total biomass of female inflorescence, "Bio_fem_ind" = Individual biomass of female inflorescence, "Shoot_root" = shoot/root ration. Initial traits ("ini_bourg", "ini_long" and "ini_biom") are measured on *T. minima* rhizomes before their transplantation. Final traits ("H_feui", "Nb_ramet", "Biom_aer" and others) are monitored at the end of the experiments.

Ligne	Num_bac	Modal	ID	Compet	Burial	ini_bourg	ini_long	ini_biom	H_feui	Nb_ramet	Biom_aer	Biom_aer2	Mortal
1	1TD		TD1	T	D	5	9	3.4	71.5	7	16.48	16.48	0
1	2T		T2	T	ND	3	11.5	3.3	121.1	109	170.16	170.16	0
1	3TS		TS3	TS	ND	2	7	3.4	120.4	109	116.96	116.96	0
1	4TDS		TD54	TS	D	1	11	3.2	24.625	2	0.14	0.14	0
1	5TD		TD5	T	D	1	12	3.8NA		0	0	0.0001	1
1	6TD		TD6	T	D	2	15	5.6NA		0	0	0.0001	1
1	7TDS		TD57	TS	D	2	14	3.4	7.4	1	0.02	0.02	0
1	8TS		TS8	TS	ND	2	13.5	6.6	119.7	63	73.6	73.6	0
1	9TDS		TD59	TS	D	2	10	4.9NA		0	0	0.0001	1
1	10TS		TS10	TS	ND	4	9	4.2	104.5	127	130.64	130.64	0
1	11TD		TD11	T	D	2	10	4.4NA		0	0	0.0001	1
1	12TS		TS12	TS	ND	3	11	6	120.3	163	159.44	159.44	0
2	13TDS		TD513	TS	D	1	8	2NA		0	0	0.0001	1
2	14TDS		TD514	TS	D	1	11	4.8NA		0	0	0.0001	1
2	15T		T15	T	ND	4	4	3	112.5	244	223.68	223.68	0
2	16TS		TS16	TS	ND	2	12	2.9	119	154	187.28	187.28	0
2	17TS		TS17	TS	ND	1	9	3.5	113.2	154	165.52	165.52	0
2	18TD		TD18	T	D	2	15	5.6NA		0	0	0.0001	1
2	19TS		TS19	TS	ND	3	11.5	3	110	235	173.36	173.36	0
2	20T		T20	T	ND	4	12	4	107.4	136	102.88	102.88	0
2	21TS		TS21	TS	ND	6	12	5	107	163	144.88	144.88	0
2	22TD		TD22	T	D	2	10	3.5	22.9	3	0.34	0.34	0
2	23TD		TD23	T	D	4	13	5.4	21	1	0.12	0.12	0
2	24TDS		TD524	TS	D	2	13	7.3NA		0	0	0.0001	1
3	25T		T25	T	ND	5	7	4.3	108.1	100	123.36	123.36	0
3	26T		T26	T	ND	1	6	2.2	110.2	127	176.48	176.48	0
3	27T		T27	T	ND	3	12	3.1	104.1	226	135.36	135.36	0
3	28TS		TS28	TS	ND	4	5	5.4	104.5	63	61.04	61.04	0
3	29T		T29	T	ND	4	6	4.5	106.4	136	39.34	39.34	0
3	30TD		TD30	T	D	1	8.5	3.8NA		0	0	0.0001	1
3	31TDS		TD531	TS	D	2	7	4.8	16.25	1	0.04	0.04	0
3	32T		T32	T	ND	4	7	3.2	97.2	109	137.2	137.2	0
3	33TS		TS33	TS	ND	3	9	1.7	108.7	100	132.32	132.32	0
3	34T		T34	T	ND	3	12	3.7	107.8	127	115.92	115.92	0
3	35T		T35	T	ND	3	12	4.2	118.4	163	191.04	191.04	0
3	36TD		TD36	T	D	4	14	4.5	44.3	3	0.82	0.82	0
4	37TDS		TD537	TS	D	4	9	1.1NA		0	0	0.0001	1
4	38TS		TS38	TS	ND	3	14	2.3	117.4	127	152.64	152.64	0
4	39TDS		TD539	TS	D	2	13	4.6NA		0	0	0.0001	1
4	40TDS		TD540	TS	D	3	13	5.4NA		0	0	0.0001	1
4	41TD		TD41	T	D	1	10	4.8NA		0	0	0.0001	1
4	42TD		TD42	T	D	1	12	3	25.6	1	0.48	0.48	0
4	43TS		TS43	TS	ND	1	9	2.7	115.6	109	142.72	142.72	0
4	44TD		TD44	T	D	2	13	2.6NA		0	0	0.0001	1
4	45TDS		TD545	TS	D	2	10	2.7NA		0	0	0.0001	1
4	46T		T46	T	ND	1	6	2.5	111.1	118	182.8	182.8	0
4	47T		T47	T	ND	2	12	1.6	104.4	136	127.92	127.92	0
4	48TDS		TD548	TS	D	1	8	3NA		0	0	0.0001	1

Diam_rhiz	Long_entre	Nb_bourg	Bio_rhiz	Bio_rhiz2	Nb_inflo	Nb_inflo_mal	H_inflo	H_fem	H_mal	H_fem/mal	Bio_fem_tot	Bio_fem_ind	shoot_root
3.092	31	6	4.3	4.3	0.001	0.001	NA	NA	NA	NA	NA	NA	3.83
7.674	25	22	145.12	145.12	5	1	68.4	30.6	41.8	0.73	2.4	0.48	1.17
6.412	24.9166667	46	92.56	92.56	11	1	74.77	26.77	51.77	0.51	4.9	0.44	1.26
NA	NA	NA	0.1	0.1	0.001	0.001	NA	NA	NA	NA	NA	NA	1.4
NA	NA	NA	0	0.001	0.001	0.001	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
NA	NA	NA	0	0.001	0.001	0.001	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
NA	NA	NA	0.02	0.02	0.001	0.001	NA	NA	NA	NA	NA	NA	1
7.351	17.35	9	73.2	73.2	22	2	75.61	29.55	33.88	0.87	6.28	0.27	1.00
NA	NA	NA	0	0.001	0.001	0.001	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
5.849	19	41	134.56	134.56	13	0.001	68.66	26.22	36.88	0.71	4.44	0.36	0.97
NA	NA	NA	0	0.001	0.001	0.001	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
7.436	23.6	31	205.12	205.12	0.001	0.001	NA	NA	NA	NA	NA	NA	0.77
NA	NA	NA	0	0.001	0.001	0.001	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
NA	NA	NA	0	0.001	0.001	0.001	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
6.013	29.875	21	245.76	245.76	11	4	70.27	27.44	37.66	0.72	5.34	0.49	0.91
7.608	15.7	22	192	192	10	1	79.77	31.77	45.55	0.69	5.8	0.58	0.97
7.364	23.25	32	147.52	147.52	22	0.001	78.27	26.11	30.77	0.84	9.64	0.44	1.12
NA	NA	NA	0	0.001	0.001	0.001	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
6.7	17.625	44	218.24	218.24	21	0.001	67.55	25.55	33.55	0.76	7.3	0.36	0.79
6.893	16.395	12	142.24	142.24	32	0.001	76.83	27.44	29.77	0.92	12.16	0.37	0.72
6.824	26.7857143	32	166.4	166.4	39	0.001	68.83	24.88	33.33	0.74	12.78	0.35	0.87
1.66	4.3	1	0.06	0.06	0.001	0.001	NA	NA	NA	NA	NA	NA	5.66
2.03	10	1	0.04	0.04	0.001	0.001	NA	NA	NA	NA	NA	NA	3
NA	NA	NA	0	0.001	0.001	0.001	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
6.244	26.95	26	196.64	196.64	33	0.001	66.7	28.2	33.2	0.84	13.92	0.4	0.62
6.571	19.4	20	151.6	151.6	48	0.001	73.25	26.4	29.7	0.88	19.32	0.34	1.16
5.772	22	28	173.04	173.04	27	1	68.9	28.3	36.2	0.78	12.32	0.48	0.78
6.167	25.0714286	29	108.88	108.88	6	0.001	52.08	25	34.5	0.72	2.22	0.37	0.56
5.783	16.8	61	243.28	243.28	30	0.001	71.8	28.3	37.5	0.75	13.68	0.5	0.16
NA	NA	NA	0	0.001	0.001	0.001	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
NA	NA	NA	0.02	0.02	0.001	0.001	NA	NA	NA	NA	NA	NA	2
5.696	19.45	46	151.2	151.2	7	1	52.42	26.85	38.71	0.69	2.7	0.38	0.90
6.828	15.5	47	163.92	163.92	19	0.001	70.2	26.5	30.9	0.85	9.06	0.49	0.80
6.318	25.7777778	49	193.52	193.52	28	0.001	66.55	26.6	32.8	0.81	9.68	0.39	0.59
5.284	28.75	38	217.6	217.6	14	2	75.15	31.6	44.9	0.70	8.16	0.62	0.87
2.205	NA	NA	0.3	0.3	0.001	0.001	NA	NA	NA	NA	NA	NA	2.73
NA	NA	NA	0	0.001	0.001	0.001	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
6.437	17	23	113.36	113.36	10	0.001	68.6	28.2	30.1	0.93	5.44	0.54	1.34
NA	NA	NA	0	0.001	0.001	0.001	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
NA	NA	NA	0	0.001	0.001	0.001	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
NA	NA	NA	0	0.001	0.001	0.001	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
0.96	NA	NA	0.08	0.08	0.001	0.001	NA	NA	NA	NA	NA	NA	6
8.10555556	24.5	24	129.12	129.12	0.001	0.001	NA	NA	NA	NA	NA	NA	1.10
NA	NA	NA	0	0.001	0.001	0.001	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
NA	NA	NA	0	0.001	0.001	0.001	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
7.45	25.375	21	146.08	146.08	22	1	68.6	25.4	35.4	0.71	10.4	0.48	1.25
5.889	20.8	53	153.04	153.04	21	0	70.2	27.1	31.4	0.86	8.78	0.41	0.83
NA	NA	NA	0	0.001	0.001	0.001	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA

Annexe 7. Linear models (LM) and generalized models (GLM) implemented on the data. Model parameters are specified for each explanatory variable.

Function	Response	Fixed variables	Error family	Model	Link function
Resource acquisition and competitiveness	Mortality	Competition and burial	Binomial	GLM	Log
	Leaf length	Competition and burial	Gamma	GLM	Inverse
	Number of ramets	Competition and burial	Poisson	GLM	Square root
	Leaf biomass	Competition and burial	Binomial negative	GLM	Identity
Energy storage and spatial exploration	Rhizome diameter	Competition and burial	Gamma	GLM	Log
	Shoot-root biomass ratio	Competition and burial	Gamma	GLM	Log
	Rhizome biomass	Competition and burial	Binomial negative	GLM	Identity
	Number of rhizome buds	Competition and burial	Quasibinomial	GLM	Square root
Investment in sexual reproduction	Number of inflorescences	Competition and burial	Poisson	GLM	Square root
	Number of male inflorescences	Competition and burial	Poisson	GLM	Square root
	Total biomass of female inflorescences	Competition and burial	Gamma	GLM	Log
	Individual biomass of female inflorescence	Competition and burial	Gamma	GLM	Log
	Average inflorescence length	Competition and burial	Gamma	GLM	Log
	Length of female inflorescences	Competition and burial	Gamma	GLM	Log
	Length of male inflorescences	Competition and burial	Gamma	GLM	Log
	Female/male length ratio	Competition and burial	Quasibinomial	GLM	Log

Annexe 8. Summary of the number of observations available per experiment and monitoring year. "Protocol": initial biomass transplanted (low biomass (lb), medium biomass (mb), high biomass (hb), high biomass with species association, Salicaceae species (hbs) or Poaceae species (hbp)); transplantation height in comparison with the average water level of the river; linear strip plot (li) or square plot (sq). "Monitoring year": data available 1 year (t+1), 2 years (t+2) or 3 years (t+3) after transplantation. "Frequency": T. minima frequency obtained by the pinpoint contact method. "Internode length": average rhizome length between two ramets (n=10). "Plot width": the plot dimension perpendicular to the river; "Plot length": the plot dimension parallel to the river. "Inflorescence": number of inflorescences counted per plot. "Area": plot area calculated through plot width and length. "Expansion": clonal expansion calculated from plot dimension.

Site	Date	Bank type	Protocol	Monitoring	Frequency	Internode length	Plot width	Plot length	Inflorescence	Area	Expansion
B1	2014	Redesigned bare bank	High biomass (hb)	t+1	hb = 5, lb = 10	hb = 5, lb = 10			hb = 5, lb = 10		
			Low biomass (lb)								
			High biomass (hb)	t+2	hb = 4, lb = 10	hb = 4, lb = 10			hb = 4, lb = 10		
			Low biomass (lb)								
B2	2014	Redesigned bare bank	High biomass (hb)	t+1	hb = 10, mb = 10, lb = 10	hb = 10, mb = 10, lb = 10			hb = 10, mb = 10, lb = 10		
			Low biomass (lb)								
			High biomass (hb)	t+2	hb = 10, mb = 10, lb = 10	hb = 10, mb = 10, lb = 10			hb = 10, mb = 10, lb = 10		
			Medium biomass (mb)								
			Low biomass (lb)								
			High biomass (hb)								
B3	2015	Redesigned bare bank	High biomass + Salix sp. (hbs)	t+1			mb = 31, hb = 36, hbs = 34, hbp = 36	mb = 31, hb = 36, hbs = 34, hbp = 36	mb = 31, hb = 36, hbs = 34, hbp = 36	mb = 31, hb = 36, hbs = 34, hbp = 36	mb = 31, hb = 36, hbs = 34, hbp = 36
			High biomass + Poaceae (hbp)								
			Medium biomass (mb)	t+2			mb = 26, hb = 30, hbs = 31, hbp = 33	mb = 26, hb = 30, hbs = 31, hbp = 33	mb = 26, hb = 30, hbs = 31, hbp = 33	mb = 26, hb = 30, hbs = 31, hbp = 33	mb = 26, hb = 30, hbs = 31, hbp = 33
			High biomass (hb)								
			High biomass + Salix sp. (hbs)								
			High biomass + Poaceae (hbp)								
B3			Height +0.45m (I1)	t+1			mb = 0, hb = 2, hbs = 1, hbp = 2	mb = 0, hb = 2, hbs = 1, hbp = 2	mb = 0, hb = 2, hbs = 1, hbp = 2	mb = 0, hb = 2, hbs = 1, hbp = 2	mb = 0, hb = 2, hbs = 1, hbp = 2
			Height +0.75m (I2)								
			Height +1m (I3)								
			Height +1.30m (I4)								
			Height +1.55m (I5)								
B3	2015	Redesigned bare bank	Height +0.45m (I1)				mb = 0, hb = 3, hbs = 1, hbp = 2	mb = 0, hb = 3, hbs = 1, hbp = 2	mb = 0, hb = 3, hbs = 1, hbp = 2	mb = 0, hb = 3, hbs = 1, hbp = 2	mb = 0, hb = 3, hbs = 1, hbp = 2
			Height +0.75m (I2)								
			Height +1.00m (I3)								
			Height +1.30m (I4)								
			Height +1.55m (I5)								
B3			Height +1.00m (I3)	t+2			mb = 10, hb = 9, hbs = 10, hbp = 9	mb = 10, hb = 9, hbs = 10, hbp = 9	mb = 10, hb = 9, hbs = 10, hbp = 9	mb = 10, hb = 9, hbs = 10, hbp = 9	mb = 10, hb = 9, hbs = 10, hbp = 9
			Height +1.30m (I4)								
			Height +1.00m (I3)				mb = 10, hb = 10, hbs = 10, hbp = 10	mb = 10, hb = 10, hbs = 10, hbp = 10	mb = 10, hb = 10, hbs = 10, hbp = 10	mb = 10, hb = 10, hbs = 10, hbp = 10	mb = 10, hb = 10, hbs = 10, hbp = 10
			Height +1.30m (I4)								
			Height +1.55m (I5)				mb = 4, hb = 4, hbs = 4, hbp = 4	mb = 4, hb = 4, hbs = 4, hbp = 4	mb = 4, hb = 4, hbs = 4, hbp = 4	mb = 4, hb = 4, hbs = 4, hbp = 4	mb = 4, hb = 4, hbs = 4, hbp = 4
			Height +1.55m (I5)								
R1	2015	Rirap	Medium biomass (mb)	t+1			mb = 20	mb = 20	mb = 20	mb = 20	mb = 20
G1	2015	Mixed technique	Medium biomass (mb)	t+1			mb = 20	mb = 20	mb = 20	mb = 20	mb = 20
B4	2016		Linear strip plot (li)	t+1	li = 10, sq = 10		li = 10, sq = 10	li = 10, sq = 10	li = 10, sq = 10	li = 10, sq = 10	li = 10, sq = 10
			Square plot (sq)	t+2	li = 9, sq = 9		li = 9, sq = 9	li = 9, sq = 9	li = 9, sq = 9	li = 9, sq = 9	li = 9, sq = 9
				t+3	li = 9, sq = 9		li = 9, sq = 9	li = 9, sq = 9	li = 9, sq = 9	li = 9, sq = 9	li = 9, sq = 9

Annexe 9. Linear mixed models (LMM) and generalized mixed models (GLMM) implemented on the data. Model parameters are specified for each explanatory variable.

Site	Protocol	Response	Fixed variable	Random variable	Family error	Model	Link function
G1-R1-B3	Bank type	Area expansion	Station	Plot	Gaussian	LMM	
B3	Transplantation height	Plot area	Height, Monitoring	Plot	Gamma	GLMM	Log
B3	Transplantation height	Width expansion	Height, Monitoring	Plot	Gaussian	LMM	
B3	Transplantation height	Length expansion	Height, Monitoring	Plot	Gaussian	LMM	
B1-B2	Initial biomass	Frequency	Biomass, Monitoring	Plot	Quasibinomial	GLMM	Log
B1-B2	Initial biomass	internode length	Biomass, Monitoring	Plot	Gamma	GLMM	Log
B1-B2	Initial biomass	Inflorescence (count)	Biomass, Monitoring	Plot	Binomial negative	GLMM	Log
B4	Plot shape	Frequency	Plot shape, Monitoring	Plot	Quasibinomial	GLMM	Logit
B4	Plot shape	Width expansion	Plot shape, Monitoring	Plot	Gaussian	LMM	
B4	Plot shape	Length expansion	Plot shape, Monitoring	Plot	Gaussian	LMM	
B3	Species association	Plot area	Association, Monitoring	Plot	Gamma	GLMM	Log
B3	Species association	Width expansion	Association, Monitoring	Plot	Gaussian	LMM	
B3	Species association	Length expansion	Association, Monitoring	Plot	Gaussian	LMM	

Annexe 10. Liste des espèces végétales relevées sur l'Isère

- Acer negundo* L. 1753
Acer opalus Mill. , 1768 Mill., 1768
Acer platanoides L., 1753
Acer pseudoplatanus L., 1753
Achillea millefolium L., 1753
Agropyron cristatum (L.) Gaertn., 1770
Agropyron pungens (Pers.) Roem. & Schult. 1817
Agrostis capillaris L. 1753
Agrostis gigantea L. 1753
Agrostis schraderiana Bech., 1938
Agrostis stolonifera L. 1753
Alisma plantago-aquatica L. 1753
Allium scorodoprasum L. 1753
Alnus glutinosa Gaertn., 1790
Alnus incana Moench, 1794
Apera spica-venti (L.) P.Beauv., 1812
Artemisia verlotiorum Lamotte, 1877
Artemisia vulgaris L., 1753
Aster novi-belgii (L.) G.L.Nesom, 1995
Betula pendula Roth, 1788
Blackstonia perfoliata (L.) Huds., 1762
Brachypodium sylvaticum (Huds.) P.Beauv., 1812
Bromus sterilis (L.) Nevski, 1934
Buddleja davidii Franch., 1887
Calamagrostis epigejos (L.) Roth, 1788
Calamagrostis pseudophragmites (Haller f.) K., 1802
Carex acutiformis Ehrh., 1789
Carex hirta L., 1753
Carex pendula Huds., 1762
Carpinus betulus L., 1753
Centaurium erythraea Rafn, 1800
Cirsium arvense (L.) Scop., 1772
Cirsium eriophorum (L.) Scop., 1772
Cirsium vulgare (Savi) Ten., 1838
Clematis vitalba L., 1753
Clematis vulgaris L., 1753
Convolvulus sepium L., 1753
Cornus mas L., 1753
Cornus sanguinea L., 1753
Cortaderia selloana (Schult. & Schult.f.) A. & G. 1900
Corylus avellana L., 1753
Crepis foetida L., 1753
Crepis setosa Haller f., 1797
Crepis vesicaria L., 1753
Cyperus eragrostis Lam., 1791
Dactylis glomerata L., 1753
Daucus carotta L., 1753
Digitaria sanguinalis (L.) Scop., 1771
Echinochloa crus-galli (L.) P.Beauv., 1812
Eleocharis palustris (L.) Roem. & Schult., 1817
Elytrigia repens (L.) Desv. ex Nevski, 1934
Epilobium hirsutum L., 1753
Epilobium palustre L., 1753
Epilobium parviflorum Schreb., 1771
Epilobium tetragonum L., 1753
Equisetum arvense L., 1753
Equisetum fluviatile L., 1753
Equisetum hyemale L., 1753
Equisetum palustre L., 1753
Erigeron annuus (L.) Desf., 1804
Erigeron canadensis L., 1753
Eupatorium cannabinum L., 1753
Euphorbia dulcis L., 1753
Euphorbia helioscopia L., 1753
Euphorbia peplus L., 1753
Filipendula ulmaria (L.) Maxim., 1879
Fragaria vesca L., 1753
Fraxinus excelsior L., 1753
Galium mollugo L., 1753
Geranium robertianum L., 1753
Glechoma hederacea L., 1753
Gypsophylla repens L., 1753
Hedera helix L., 1753
Heracleum sphondylium L., 1753
Hippocrepis emerus (L.) Lassen, 1989
Hippocrepis emerus (L.) Lassen, 1989
Hippophae rhamnoides L., 1753
Holcus lanatus L., 1753
Humulus lupulus L., 1753
Hypericum perforatum L., 1753
Hypericum tetrapterum Fr., 1823
Hypochaeris radicata L., 1753
Impatiens glandulifera Royle, 1833
Inula helvetica Weber, 1784
Iris pseudacorus L., 1753
Jacobaea paludosa L., 1753
Juncus articulatus L., 1753
Juncus bufonius L., 1753
Juncus effusus L., 1753
Juncus inflexus L., 1753
Lactuca serriola L., 1756
Lathyrus pratensis L., 1753
Leucanthemum vulgare Lam., 1779
Lolium perenne L., 1753

Dechampsia cespitosa (L.) P.Beauv., 1812
Lotus corniculatus L., 1753
Lychnis dioica subsp. *vespertina* B. & L., 1894
Lycopus europeus L., 1753
Lysimachia nummularia L., 1753
Lysimachia vulgaris L., 1753
Lythrum salicaria L., 1753
Medicago lupulina L., 1753
Medicago sativa L., 1753
Melilotus albus Medik., 1787
Melilotus indicus (L.) All., 1785
Melilotus officinalis (L.) Lam., 1779
Mentha aquatica L., 1753
Mentha arvensis L., 1753
Mentha longifolia (L.) Huds., 1762
Millium effusum L., 1753
Molinia arundinacea Schrank, 1789
Morus nigra L., 1753
Myricaria germanica (L.) Desv., 1824
Oenotera biennis L., 1753
Oenotera glazioviana Micheli, 1875
Oenotera villosa L., 1753
Oenothera parviflora L., 1759
Onobrychis viciifolia Scop., 1772
Panicum miliaceum L., 1753
Parthenocissus inserta (A.Kern.) Fritsch, 1922
Persicaria maculosa Gray, 1821
Persicaria maculosa Gray, 1821
Petrorhagia prolifera (L.) P.W.Ball & Heywood, 1964
Phalaris aquatica L., 1753
Phalaris arundinacea L., 1753
Phleum pratense L., 1753
Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud., 1840
Picris hieracioides L., 1753
Plantago lanceolata L., 1753
Plantago major L., 1753
Plantago media L., 1753
Platanus x hispanica Mill. ex Münchh., 1770
Poa nemoralis L., 1753
Poa trivalis L., 1753
Polygonum aviculare L., 1753
Populus alba L., 1753
Populus nigra L., 1753
Populus x canescens (Aiton) Sm., 1804
Potentilla reptans L., 1753
Poterium sanguisorba L., 1753
Prunella vulgaris L., 1753
Pulicaria dysenterica (L.) Bernh., 1800
Quercus robur L., 1753
Ranunculus repens L., 1753
Lonicera japonica Thunb., 1784
Reynoutria japonica Houtt., 1777
Robinia pseudoacacia L., 1753
Roripa palustris (L.) Besser, 1821
Rubus caesius L., 1753
Rubus fruticosus L., 1753
Rumex acetosella L., 1753
Rumex crispus L., 1753
Salix alba L., 1753
Salix caprea L., 1753
Salix daphnoides Vill., 1779
Salix eleagnos Scop., 1772
Salix myrsinifolia Salisb., 1796
Salix purpurea L., 1753
Salix trianda L., 1753
Salix viminalis L., 1753
Saponaria officinalis L., 1753
Schedonorus arundinaceus (Schreb.) D., 1824
Schedonorus pratensis (Huds.) P.Beauv., 1812
Scrophularia auriculata L., 1753
Securigera varia L., 1753
Setaria italica subsp. *viridis* (L.) T., 1912
Setaria pumila (Poir.) R. & S., 1817
Solanum dulcamara L., 1753
Solidago canadensis L., 1753
Solidago gigantea Aiton, 1789
Sonchus asper (L.) Hill, 1769
Sonchus oleracea L., 1753
Sorghum halepense (L.) Pers., 1805
Stachys palustris L., 1753
Tanacetum vulgare L., 1753
Torilis arvensis (Huds.) Link, 1821
Trifolium pratense L., 1753
Trifolium repens L., 1753
Tripleurospermum inodorum (L.) S.B., 1844
Tussilago farfara L., 1753
Typha latifolia L., 1753
Typha minima Hoppe, 1794
Ulmus minor Mill., 1768
Urtica dioica L., 1753
Verbena officinalis L., 1753
Veronica beccabunga L., 1753
Viburnum lantana L., 1753
Vicia cracca L., 1753
Vitis riparia Michx., 1803
Vitis vinifera subsp. *Sylv.* (C.C.Gmel.) H., 1925

