



UNIVERSITÉ DE STRASBOURG

ÉCOLE DOCTORALE STUE (ED413)

LHyGeS – UMR 7517 – CNRS/UdS

THÈSE présentée par :

Albin MEYER

soutenue le : **12 décembre 2012**

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

Discipline/ Spécialité : **Ecologie**

Processus et dynamique de la recolonisation et de la biodiversité dans les bras du Rhin et autres cours d'eau restaurés de la Plaine d'Alsace après reconnexion.

THÈSE dirigée par :

Mme TREMOLIERES Michèle

Pr., Université de Strasbourg

RAPPORTEURS :

Mr ACKERER Philippe

Pr., Université de Strasbourg

Mr TRIEST Ludwig

Pr., Vrije Universiteit Brussel

Mr HAURY Jacques

Pr., Université de Rennes

AUTRES MEMBRES DU JURY :

Mme THIEBAUT Gabrielle

Pr., Université de Rennes

Mlle COMBROUX Isabelle

Dr., Université de Strasbourg



THESE

Présentée pour l'obtention du grade de Docteur de l'Université de Strasbourg

Processus et dynamique de la recolonisation et de la biodiversité dans les bras du Rhin et autres cours d'eau restaurés de la Plaine d'Alsace après reconnexion.



MEYER Albin

Soutenance prévue le 12 décembre 2012 devant le jury composé de :

Pr. Philippe Ackerer	Université de Strasbourg	Rapporteur interne
Pr. Ludwig Triest	Vrije Universiteit Brussel	Rapporteur externe
Pr. Jacques Haury	Université de Rennes	Rapporteur externe
Pr. Gabrielle Thiébaud	Université de Rennes	Examinatrice
Dr. Isabelle Combroux	Université de Strasbourg	Examinatrice
Pr. Michèle Trémolières	Université de Strasbourg	Directrice de thèse

Thèse préparée au sein du Laboratoire d'Hydrologie et de Géochimie de Strasbourg (LHyGeS) et dans le cadre de l'Ecole Doctorale "Sciences de la Terre, de l'Univers et de l'Environnement"

Remerciements :

Je tiens à remercier tout d'abord ma famille, qui m'a accompagné et soutenu durant toutes ces années : mes parents, Jacky et Isabelle Meyer, ma sœur, Myriam, mes deux grand-mères, Denise Meyer et Francine Vandekerckhove, mes oncles et tantes, Marc et Geneviève, Anne et Jean-Michel, et mon cousin et mes cousines, Olivier, Audrey, Léa et Juliette.

Je tiens à remercier tout particulièrement mes deux encadrantes, Michèle Trémolières et Isabelle Combroux. Je les remercie de m'avoir fait découvrir le monde de la recherche et de l'enseignement supérieur, de m'avoir si bien accueilli au sein de cette petite équipe, de m'avoir appris les rudiments de cet art qu'est la science, d'avoir répondu à toutes mes questions, sans doute fort nombreuses, de ne pas m'avoir trop grondé lorsque je faisais des bêtises, de m'avoir accompagné sur le terrain à de multiples reprises. Bref, merci pour tout !

Je tiens à remercier toutes les personnes avec qui j'ai eu l'occasion de travailler de près ou de loin et qui m'ont soutenu et encouragé tout au long de ces trois années. Un grand merci à Gisèle, Laurent, Corinne, Pascal et Patrice pour le temps qu'ils m'ont accordé et tous leurs conseils avisés. Un grand merci aux techniciens du LEE, Marie-Pierre, Carole et Eric, pour leur gentillesse, leur patience et leur assistance, alors même que je tentais de battre le record de bris de verrerie. Je remercie tous les stagiaires, thésards et/ou futurs thésards de m'avoir accompagné sur le terrain et/ou à la majorité de mes pauses-café de 4h : Etienne, Stéphane, Toky, Coraline, Alexandre, Camille, Jean, Maryline, Laura, Thierry, Sarah, Eugénie, Cybill, Claudia, Adeline, Marion, Francisco, Julie, Juliane, Giliane, Marta, Solène. J'oublie sans doute des gens, donc merci à tous !

Un grand merci à tous mes amis : Régis A. et Marie D., Frank, Florian, Jo et Laetitia, Jean et Marie-Annick, Nico, Héloïse, JB et Florence, Marie B., Sam, Jean-Yves, Willou, Gayou, Régis K., Vince, Vico, Manu, Guillaume, Arnaud, Yoann, Stéphanie, Quentin L., Quentin C., JP., sans oublier tous mes amis de mes deux promos de Master, les Ecophys et les IEN/PCB.

Et pour finir je tiens à remercier la Région Alsace, sans qui cette thèse n'aurait pas eu lieu.

Résumé :

Durant les vingt dernières années d'anciens bras latéraux du Rhin (anciens chenaux de tresses et anastomoses) ont été restaurés par reconnexion au cours principal. L'objectif de cette thèse est d'évaluer l'efficacité de la restauration, à plus ou moins long terme, et de vérifier si l'écosystème aquatique a retrouvé sa fonctionnalité à la suite des travaux de restauration. Les communautés végétales aquatiques sont utilisées ici comme indicateurs de ces changements : reprise de la dynamique fluviale, réinitialisation des transferts avec le cours actif, modification, adaptation et/ou recolonisation des espèces de macrophytes et des communautés. De nombreux facteurs ont été mesurés et suivis dans le cadre de cette étude : les espèces et les communautés végétales, leurs traits biologiques, les flux et stocks de diaspores, la chimie de l'eau, du sédiment et des plantes, l'hydro-géomorphologie. Cette étude a été menée dans 12 sites, 9 sites restaurés et 3 sites de référence jamais déconnectés du cours principal, sur les premières centaines de mètres après la connexion. La phase de recolonisation, durant laquelle la richesse spécifique et fonctionnelle et le recouvrement augmentent jusqu'à un plateau, est très courte et dure généralement moins de 3 ans. Durant cette phase, les premières espèces qui recolonisent le milieu sont des algues et les hydrophytes, *Elodea nuttallii*, *Myriophyllum spicatum* et *Ceratophyllum demersum*. Les traits morphologiques et reproductifs caractéristiques d'espèces "colonisatrices" sont favorisés durant la phase de recolonisation, tandis que les traits écologiques de tolérance à la trophie et aux exondations deviennent plus fréquents lorsque la végétation se stabilise. Quelque soit le temps écoulé depuis la restauration, trois communautés végétales aquatiques ont été identifiées : une communauté qualifiée "d'eutrophe", une autre de "mésotrophe", et une dernière de "rhéophile". La composition de ces communautés est liée aux conditions physiques, vitesse du courant, largeur du chenal et texture du substrat, et secondairement au niveau trophique, ainsi qu'aux flux de diaspores. Dans l'eau, le sédiment et les plantes, la dynamique saisonnière des nutriments est similaire entre les sites restaurés et de référence, quelle que soit l'année de reconnexion. L'azote est ici l'élément limitant pour la croissance des macrophytes, et les espèces qui accumulent peu d'azote, au ratio N:P faible, sont les plus abondantes. Ainsi les reconnexions ont permis aux sites restaurés de retrouver des communautés et une fonctionnalité écologique semblables à celles des sites de référence, et ce dans un laps de temps relativement court.

Mots-clés : écologie de la restauration, écologie végétale, reconnexion, rivière, macrophytes, Rhin, nutriments, hydro-géomorphologie.

Abstract :

During the last twenty years, side channels of the Rhine have been reconnected to the main course. The objective of this thesis is to assess the efficiency of restoration, at mid and long term, and the recovery of the ecosystems functionality. The aquatic plant communities were used as indicators of changes: recovery of river dynamics, reset of active transfers, modification, adaptation and/or recolonization by macrophyte species and communities. Many factors were measured and monitored as part of this study: species and plant communities, their biological characteristics, flux and bank of propagules, the chemistry of water, sediment and plants, hydro-geomorphology. This study was conducted in 12 sites, nine restored sites and three reference sites never disconnected from the main course. The phase of colonization is characterized by an increase until a threshold in specific and functional richness and vegetation cover. This phase is very short and usually lasts less than 3 years. The first species to colonize the environment are algae and vascular plants, *Elodea nuttallii*, *Myriophyllum spicatum* and *Ceratophyllum demersum*. Morphological traits and reproductive characteristics of "colonizing" species are favored during colonization phase, while ecological traits, such as tolerance to exondations and tolerance to trophic level become more frequent when vegetation becomes stable. Whatever the time since the restoration, three aquatic plant communities were identified: eutrophic, mesotrophic and rheophilic. The composition of these communities is first linked to physical conditions (velocity, width, texture of the substrate) and second to trophic level, together with flux of propagules. In water, sediment and plants, the seasonal dynamics of nutrients is similar between the reference sites and restored sites whatever the year of reconnection. Nitrogen is here identified as the limiting factor for the growth of macrophytes. The species which accumulate little nitrogen, with a low N:P ratio, are the most abundant ones. Reconnections allowed the restored sites to exhibit communities and ecological functioning similar to reference sites, in a relatively short time.

Key words: restoration ecology, vegetation ecology, reconnection, river, macrophytes, Rhine, nutrients, hydro-geomorphology.

Table des matières :

Chapitre 1 : Introduction et concepts généraux	1
1. L'écologie de la restauration : concepts généraux	4
2. La restauration des systèmes fluviaux	8
2.1 Le système fluvial	8
2.2 Aménagement des systèmes fluviaux et conséquences	11
2.3 Restauration des systèmes fluviaux	12
3. Les communautés végétales aquatiques	14
3.1 Dispersion, connectivité et banque de diaspores	15
3.2 Facteurs abiotiques	16
3.2.1 La température	16
3.2.2 La lumière	17
3.2.3 La vitesse du courant	17
3.2.4 Le substrat	17
3.2.5 Les nutriments	18
3.2.5.1 Le carbone	18
3.2.5.2 L'azote et le phosphore	18
3.3 Facteurs biotiques	20
3.3.1 Compétition et invasion	20
3.3.2 L'herbivorie	21
4. Zone d'étude : le Rhin Supérieur	22
4.1 Généralités	22
4.2 Historique des aménagements	23
4.3 Programmes de restauration	25
4.3.1 Le Programme d'Action Rhin (PAR; 1987-2000) et le programme Rhin 2020	25
4.3.2 Le programme LIFE-Nature Rhin Vivant et le site Natura 2000 Rhin-Ried-Bruche	26
5. Conclusion	27
 Chapitre 2 : Matériel et méthodes	 31
1. Présentation et description des sites étudiés	31
1.1 Stratégie d'échantillonnage	31

1.2 Description des sites connectés au Rhin ou au Vieux-Rhin	34
1.3 Description des sites connectés au contre-canal de drainage	47
1.4 Description des sites situés sur le polder d'Erstein	53
2. Paramètres suivis	59
2.1 Végétation aquatique	59
2.1.1 Relevés phytosociologiques	59
2.1.2 Analyses des communautés végétales	59
2.1.2.1 Indices de biodiversité	59
2.1.2.2 Etude des traits biologiques	61
2.1.2.3 Liste et description des traits biologiques	62
2.1.3 Banque de diaspores	65
2.1.4 Dispersion de diaspores	66
2.1.5 Etude de la dynamique spatiale des diaspores	66
2.2 Paramètres chimiques	67
2.2.1 Chimie de l'eau	67
2.2.2 Teneurs en nutriments du sédiment	67
2.2.3 Teneurs en nutriments des plantes	68
2.3 Paramètres physiques	69
2.3.1 Granulométrie	69
2.3.2 Mesure du débit	70
2.3.3 Etude de la bathymétrie	71
2.3.4 Ombrage	72
3. Analyses statistiques	72

Chapitre 3 : Dynamique de la végétation dans les bras restaurés 77

1. Article : Vegetation dynamics in side-channels reconnected to the Rhine River: what are the main factors controlling communities trajectories after restoration?	77
1.1 Introduction	79
1.2 Material and Methods	82
1.3 Results	84
1.4 Discussion	96
1.5 Conclusion	99
2. Résumé des principaux résultats et discussion complémentaire	100

Chapitre 4 : Rôle du niveau trophique dans la dynamique de colonisation des bras restaurés	103
1. Article : Dynamics of nutrient contents (phosphorus, nitrogen) in water, sediment and plants after restoration of connectivity in side-channels of the river Rhine.	104
1.1 Introduction	105
1.2 Methods	106
1.3 Results	110
1.4 Discussion	117
2. Dynamique des nutriments dans les sites reconnectés au Contre-Canal de Drainage (CCD)	121
2.1 Caractéristiques générales des sites connectés au CCD	121
2.2 Evolution saisonnière des nutriments dans l'eau, le sédiment et les plantes des sites connectés au CCD	124
3. Dynamique des nutriments, tous sites confondus	126
3.1 Caractéristiques chimiques de l'eau et du sédiment	126
3.2 Teneurs en P et N dans les plantes	127
4. Discussion	135
Chapitre 5 : Stratégies et traits biologiques	141
1. Caractéristiques morphologiques, de reproduction et écologiques des espèces	142
1.1 Traits morphologiques et reproductifs	142
1.2 Traits écologiques	145
2. Evolution temporelle des traits	148
2.1 Evolution temporelle des traits morphologiques et reproductifs	148
2.2 Evolution temporelle des traits écologiques	152
3. Analyse des indices de diversité fonctionnelle	155
4. Discussion	160
Chapitre 6 : Flux et banque de diaspores	167
1. Etude des flux de diaspores	168
1.1 Composition et importance des flux	168
1.2 Relation entre les flux et la végétation existante	172
1.3 Relation avec la connectivité	174
2. Etude de la dispersion intra-site par l'utilisation de mimiques	176

3. Etude de la banque de diaspores	.	.	.	.	.	.	.	.	180
4. Discussion	.	.	.	.	.	.	.	.	186
Chapitre 7 : Synthèse des résultats et conclusion									191
1. Synthèse des résultats	.	.	.	.	.	.	.	.	191
2. Le processus de recolonisation	.	.	.	.	.	.	.	.	192
3. Conclusion générale	.	.	.	.	.	.	.	.	195
4. Perspectives	.	.	.	.	.	.	.	.	199
Bibliographie									203
Communications									226

Liste des tableaux :

<u>Tableau 2.1</u> : Tableau récapitulatif des années durant lesquelles ont eu lieu les mesures et analyses.	32
<u>Tableau 2.2</u> : Notes d'affinité des espèces pour chaque modalité des traits.	74
<u>Tableau 2.3</u> : Caractéristiques physiques des transects (T1 à T5) de l'ensemble des sites étudiés.	75
<u>Table 3.1</u> : Vegetation and physico-chemical characteristics of the side-channels.	86
<u>Table 3.2</u> : Vegetation surveys of the side-channels.	92
<u>Table 4.1</u> : Cover, frequency and nutrient contents of the plant species.	109
<u>Table 4.2</u> : Vegetation and physico-chemical characteristics of the studied sites.	111
<u>Table 4.3</u> : Effects of nutrient concentrations in plants, water and sediment, and of sites, seasons and species on the nutrient contents in plants.	116
<u>Table 4.4</u> : Correlation table (Kendall's tau) between all characteristics measured in the cross-sections.	117
<u>Tableau 4.5</u> : Caractéristiques de l'eau, du sédiment et de la végétation.	122
<u>Tableau 4.6</u> : Recouvrement moyen (%; en 2010) et teneurs en nutriments (% poids sec) des différentes espèces observées et/ou prélevées.	123
<u>Tableau 4.6</u> : Résumé des résultats d'un modèle linéaire généralisé (GLM) testant l'impact des différents facteurs sur les teneurs en nutriments des plantes.	129
<u>Tableau 4.7</u> : Teneurs en nutriments (% poids sec) et abondance (recouvrement total et fréquence sur la période 2010-2011) de l'ensemble des espèces prélevées dans les 12 sites.	131
<u>Tableau 4.8</u> : Corrélations (Tau de Kendall) entre les moyennes par site des variables mesurées.	135
<u>Tableau 5.1</u> : Récapitulatif des indices de diversité fonctionnelle et de diversité spécifique.	159
<u>Tableau 6.1</u> : Caractéristiques principales des flux de diaspores amont et aval des sites étudiés (2011).	170
<u>Tableau 6.2</u> : Indices de Sørensen entre les flux amont et les espèces de la végétation établie (été 2011), entre les flux amont et aval, et entre les flux aval et la végétation établie (été 2011).	173
<u>Tableau 6.3</u> : Corrélations de Spearman entre les flux (diaspores/jour) et le recouvrement (% ; été 2011) de chacune des espèces présentes dans les flux, et entre les flux amont et aval en termes de diaspores par espèce.	173
<u>Tableau 6.4</u> : Critères d'évaluation de la connectivité.	175
<u>Tableau 6.5</u> : Caractéristiques principales de la dispersion des mimiques sur les sites étudiés.	177
<u>Tableau 6.6</u> : Banques de diaspores (diaspores/m ²) des 12 sites.	181

Tableau 6.7 : Indice de Sørensen calculé entre les banques de diaspores et les communautés végétales aquatiques.

185

Liste des figures :

<u>Figure 1.1</u> : Relation entre l'ingénierie écologique et la recherche fondamentale.	4
<u>Figure 1.2</u> : Voies d'évolutions d'un écosystème, de sa dégradation à sa restauration.	6
<u>Figure 1.3</u> : Vue traditionnelle des différentes voies d'évolution d'un écosystème.	7
<u>Figure 1.4</u> : Types de styles fluviaux selon la sinuosité et le nombre de chenaux.	8
<u>Figure 1.5</u> : Concept de discontinuum fluvial.	11
<u>Figure 1.6</u> : Processus de formation d'une communauté végétale.	15
<u>Figure 1.7</u> : Principaux échanges de nutriments entre les compartiments eau, sédiment et plantes.	19
<u>Figure 1.8</u> : Le Rhin, ses principaux affluents et sa segmentation.	23
<u>Figure 1.9</u> : Illustration des différents aménagements du Rhin à l'aval de Bâle.	25
<u>Figure 1.10</u> : Principaux projets LIFE-Nature Rhin Vivant en Alsace.	29
<u>Figure 2.1</u> : Localisation des sites étudiés.	32
<u>Figure 2.2</u> : Stratégie d'échantillonnage et emplacement des points de prélèvements et mesures.	33
<u>Figure 2.3</u> : Localisation du Schaftheu (SCHA) et positionnement des transects.	35
<u>Figure 2.4</u> : Profils transversaux des transects du Schaftheu (SCHA).	36
<u>Figure 2.5</u> : Localisation du Schollengiessen (SCHOL) et positionnement des transects.	37
<u>Figure 2.6</u> : Profils transversaux des transects du Schollengiessen (SCHOL).	38
<u>Figure 2.7</u> : Localisation de l'Eiswasser Amont (EISUP) et Aval (EISDW) et positionnement des transects.	40
<u>Figure 2.8</u> : Profils transversaux des transects de l'Eiswasser Amont (EISUP).	41
<u>Figure 2.9</u> : Profils transversaux des transects de l'Eiswasser Aval (EISDW).	42
<u>Figure 2.10</u> : Localisation du Rossmoerder (ROSS) et positionnement des transects.	43
<u>Figure 2.11</u> : Profils transversaux des transects du Rossmoerder (ROSS).	44
<u>Figure 2.12</u> : Localisation du Fahrgiessen (FAHR) et positionnement des transects.	45
<u>Figure 2.13</u> : Profils transversaux des transects du Fahrgiessen (FAHR).	46
<u>Figure 2.14</u> : Localisation de l'Altwasser (ALT) et du Breitsandgiessen (BREIT), et positionnement des transects.	47
<u>Figure 2.15</u> : Profils transversaux des transects de l'Altwasser (ALT).	48
<u>Figure 2.16</u> : Profils transversaux des transects du Breitsandgiessen (BREIT).	50
<u>Figure 2.17</u> : Localisation du Weisswasser (WEISS) et positionnement des transects.	51
<u>Figure 2.18</u> : Profils transversaux des transects du Weisswasser (WEISS).	52

<u>Figure 2.19</u> : Localisation du Langgiessen (LANG), du Kuppengiessen (KUP) et du Kaltergiessen (KALT), et positionnement des transects.	54
<u>Figure 2.20</u> : Profils transversaux des transects du Langgiessen (LANG).	55
<u>Figure 2.21</u> : Profils transversaux des transects du Kuppengiessen (KUP).	57
<u>Figure 2.22</u> : Profils transversaux des transects du Kaltergiessen (KALT).	58
<u>Figure 2.24</u> : Principe de la mesure d'un galet.	70
<u>Figure 2.25</u> : Principe de mesure de la surface élémentaire (S_e) et du débit partiel (Q_p).	72
<u>Figure 3.1</u> : A. Location of the studied side-channels. B. Daily discharge of the Rhine river from 2007 to 2011.	81
<u>Figure 3.2</u> : Factorial maps from a normalized PCA (F1xF2) of the physical and chemical parameters.	87
<u>Figure 3.3</u> : Temporal variations of the specific richness and total cover in each studied sites.	88
<u>Figure 3.4</u> : Temporal trajectories of the macrophyte communities in the side-channels on the F1xF2 plan of a correspondence analysis.	89
<u>Figure 3.5</u> : Between-class analysis of the physico-chemical parameters defining the three identified communities.	94
<u>Figure 4.1</u> : A. Location of the studied side-channels. B. Location of the waterworks and the restored part of the Rossmoerder river.	107
<u>Figure 4.2</u> : Factorial maps from a normalized principal component analysis (F1xF2) of the water and sediment chemistry, excluding data from the site FAHR.	112
<u>Figure 4.3</u> : Seasonal variation of the nutrient concentrations in the water in 2009.	113
<u>Figure 4.4</u> : Seasonal variations of the nutrient contents in the sediment over 2009.	114
<u>Figure 4.5</u> : Phosphorus and nitrogen contents of aquatic macrophytes in 2009.	115
<u>Figure 4.6</u> : Variations saisonnières en 2010 (Printemps Pri. et Automne Aut.) des teneurs et concentrations en nutriments dans l'eau, le sédiment et les plantes.	125
<u>Figure 4.7</u> : Analyse en composantes principales de la chimie des 12 sites (axes 1 et 2).	126
<u>Figure 4.8</u> : Boîtes à moustaches des teneurs en phosphore total dans les espèces dont $N \geq 10$.	130
<u>Figure 4.9</u> : Boîtes à moustaches des teneurs en azote total dans les espèces dont $N \geq 10$.	130
<u>Figure 4.10</u> : Accumulation du phosphore pondérée par les recouvrements de chaque année dans le compartiment plante de chaque site.	133
<u>Figure 4.11</u> : Accumulation d'azote pondérée par les recouvrements de chaque année, dans le compartiment plante de chaque site.	134
<u>Figure 5.1</u> : Projection des espèces sur le plan factoriel F1xF2 d'une analyse des correspondances de type "fuzzy" des traits morphologiques et reproductifs.	143

<u>Figure 5.2</u> : Projection des différents groupes de traits morphologiques et reproductifs sur le plan factoriel F1xF2.	144
<u>Figure 5.3</u> : Projection des espèces sur le plan factoriel F1xF2 d'une analyse des correspondances de type "fuzzy" des traits écologiques.	146
<u>Figure 5.4</u> : Projection des différents groupes de traits écologiques sur le plan factoriel F1xF2.	147
<u>Figure 5.5</u> : Projection des différents groupes de traits morphologiques et reproductifs sur le plan factoriel F1xF2.	150
<u>Figure 5.6</u> : Trajectoire temporelle des sites sur le plan factoriel F1xF2 d'une analyse des correspondances de type "fuzzy" des traits morphologiques et reproductifs.	151
<u>Figure 5.7</u> : Projection des différents groupes de traits écologiques sur le plan factoriel F1xF2.	153
<u>Figure 5.8</u> : Trajectoire temporelle des sites sur le plan factoriel F1xF2 d'une analyse des correspondances de type "fuzzy" des traits écologiques.	154
<u>Figure 5.9</u> : Indices de divergence fonctionnelle (FDiv) par site et par année.	157
<u>Figure 5.10</u> : Indices d'uniformité fonctionnelle (FEve) par site et par année.	157
<u>Figure 5.11</u> : Indices de Shannon (H') par site et par année.	158
<u>Figure 5.12</u> : Indice de richesse fonctionnelle en fonction de la richesse spécifique.	158
<u>Figure 5.13</u> : Evolution théorique de la richesse fonctionnelle en fonction de la richesse spécifique.	165
<u>Figure 6.1</u> : Plan factoriel F1xF2 d'une analyse des correspondances des flux de diaspores (/jour) amont et aval des différents sites (sauf ROSS).	171
<u>Figure 6.2</u> : Flux de diaspores (/jour) en amont, sans les Lemnaceae et <i>A. filiculoides</i> , pour chaque type de connectivité.	175
<u>Figure 6.3</u> : Analyse en composantes principales du nombre de perles stoppées par agent et par site (axes 1 et 2).	178
<u>Figure 6.4</u> : Pourcentage de perles stoppées en fonction de la vitesse moyenne du courant du tronçon étudié.	178
<u>Figure 6.5</u> : Nombre de perles en mouvement en fonction de la distance depuis le lâcher.	179
<u>Figure 6.6</u> : Vitesse moyenne du courant en fonction du transect.	180
<u>Figure 6.7</u> : Composition par type de diaspores (% ; R rhizome, G graine, F fragment et B bourgeon) des banques de diaspores des plantes aquatiques.	183
<u>Figure 6.8</u> : Plan factoriel F1xF2 d'une analyse des correspondances des banques de diaspores des plantes aquatiques des différents sites (sauf SCHOL, EISUP, ROSS et FAHR 2011).	184
<u>Figure 7.1</u> : Evolution des communautés végétales aquatiques durant et après la recolonisation.	193

Liste des abréviations :

ALT	Altwasser (site restauré en 2006)
BREIT	Breitsandgiessen (site restauré en 1998)
CCD	Contre-Canal de Drainage
CIPR	Commission Internationale pour la Protection du Rhin
CSA	Conservatoire des Sites Alsaciens
EDF	Electricité De France
EISUP	Eiswasser Amont (site restauré en 2002)
EISDW	Eiswasser Aval (site restauré en 2002)
FAHR	Fahrgiessen (site restauré en 2006)
IM	Indice Morphologique
IRMA	INTERREG Rhine-Meuse Activities
KALT	Kaltergiessen (site restauré en 2002)
KUP	Kuppengiessen (site restauré en 2002)
LANG	Langgiessen (site référence)
LIFE	L'Instrument Financier pour l'Environnement
MEA	Millenium Ecosystem Assessment
ONF	Office National des Forêts
PAR	Plan d'Action Rhin
ROSS	Rossmoerder (site restauré en 2004)
SCHA	Schaftheu (site référence)
SCHOL	Schollengiessen (site référence)
UE	Union Européenne
VNF	Voies Navigables de France
WEISS	Weisswasser (site restauré en 2006)
ZNIEFF	Zone Nationale d'Intérêt Faunistique et Floristique

Liste des codes des espèces :

Code	Espèce	Code	Espèce
Aco.ca	<i>Acorus calamus</i> L.	Lyt.sa	<i>Lythrum salicaria</i> L.
Algae	Macro-algae:	Men.aq	<i>Mentha aquatica</i> L.
	<i>Cladophora</i> sp.	Myo.pa	<i>Myosotis palustris</i> Hill
	<i>Enteromorpha intestinalis</i> (L.) Nees	Myr.sp	<i>Myriophyllum spicatum</i> L.
	<i>Hydrodictyon reticulatum</i> (L.) Lager.	Myr.ve	<i>Myriophyllum verticillatum</i> L.
	<i>Spirogyra</i> sp.	Nas.of	<i>Nasturtium officinale</i> R. Brown
	<i>Vaucheria</i> sp.	Nit.sp	<i>Nitella</i> sp.
Amb.ri	<i>Amblystegium riparium</i> (Hedw.) Schimp.	Oen.fl	<i>Oenanthe fluviatilis</i> (Bab.) Coleman
Azo.fi	<i>Azolla filiculoides</i> Lam.	Pha.ar	<i>Phalaris arundinacea</i> L.
Ber.er	<i>Berula erecta</i> (Huds.) Coville	Phr.au	<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Steud.
But.um	<i>Butomus umbellatus</i> L.	Pot.be	<i>Potamogeton berchtoldii</i> Fieb.
Cal.ob	<i>Callitriche obtusangula</i> Le Gall	Pot.cr	<i>Potamogeton crispus</i> L.
Car.el	<i>Carex elata</i> All.	Pot.gr	<i>Potamogeton gramineus</i> L.
Cer.de	<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	Pot.lu	<i>Potamogeton lucens</i> L.
Cha.sp	<i>Chara</i> sp.	Pot.no	<i>Potamogeton nodosus</i> Poiret
Elo.ca	<i>Elodea canadensis</i> Michaux	Pot.pc	<i>Potamogeton pectinatus</i> L.
Elo.nu	<i>Elodea nuttallii</i> (Planch.) St John	Pot.pf	<i>Potamogeton perfoliatus</i> L.
Epi.hi	<i>Epilobium hirsutum</i> L.	Ran.fl	<i>Ranunculus fluitans</i> Lam.
Fon.an	<i>Fontinalis antipyretica</i> Hedw.	Ran.tr	<i>Ranunculus trichophyllus</i> Chaix
Gro.de	<i>Groenlandia densa</i> (L.) Fourr.	Ror.am	<i>Rorippa amphibia</i> (L.) Besser
Hil.ri	<i>Hildenbrandia rivularis</i> (Lieb.) J. Agardh	Sag.sa	<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.
Iri.ps	<i>Iris pseudacorus</i> L.	Spa.em	<i>Sparganium emersum</i> Rehm.
Jun.sp	<i>Juncus</i> sp.	Spi.po	<i>Spirodela polyrhiza</i> (L.) Schleid.
Lem.mi	<i>Lemna minor</i> L.	Ver.an	<i>Veronica anagallis-aquatica</i> L.
Lem.mu	<i>Lemna minuta</i> Humb., Bonpl. And Kunth	Ver.be	<i>Veronica beccabunga</i> L.
Lem.tr	<i>Lemna trisulca</i> L.	Zan.pa	<i>Zannichellia palustris</i> L.
Lyc.eu	<i>Lycopus europaeus</i> L.		

Chapitre 1

Introduction et concepts généraux

L'intense développement industriel de nombreux pays à travers le monde durant le siècle dernier s'est largement fait au dépens des habitats naturels (Millenium Ecosystem Assessment 2005). Ce sont notamment les cours d'eau qui ont été largement aménagés dans le but de maîtriser les ressources en eau et de lutter contre les inondations (Brookes 1988). Ainsi le développement industriel et économique de la vallée du Rhin a été favorisé par les divers aménagements du fleuve qui ont notamment favorisé la navigation et ainsi les échanges internationaux, ainsi que la production hydroélectrique. Cependant les travaux hydrauliques menés sur le Rhin ont fortement modifié, voire détruit, le fonctionnement rythmé du fleuve et donc la plupart des habitats naturels en interaction avec le fleuve.

Depuis une trentaine d'années, une prise de conscience de l'ampleur de ces impacts négatifs a vu le jour : elle a commencé peu après l'incendie de l'usine Sandoz à Bâle en 1986 (Commission Internationale pour la Protection du Rhin 2003). Cet accident a notamment remis en cause la gestion fluviale des pays composant le bassin versant Rhin-Meuse, Belgique, Luxembourg, Pays-Bas, France, Allemagne et Suisse. Ces pays ont donc choisi de prendre une série de décisions dans le but de préserver et de restaurer la faune et la flore de l'écosystème fluvial tout en permettant un développement durable des régions traversées par le Rhin, c'est-à-dire sans compromettre l'aptitude des générations futures à satisfaire les besoins essentiels (emploi, alimentation, énergie, eau et salubrité). Ces décisions ont été concrétisées par l'intermédiaire de différents programmes, comme le Programme d'Action Rhin (1987-2000), le programme INTERREG Rhine-Meuse Activities (IRMA) et le programme LIFE-Nature « Rhin Vivant » (2002-2006). C'est dans le cadre de ces programmes que plusieurs anciens bras du Rhin ont été reconnectés au cours principal.

La multiplication des programmes de restauration de par le monde a conduit en parallèle à l'émergence d'un nouveau domaine au sein de l'ingénierie écologique et de l'écologie : l'écologie de la restauration. Ce domaine se concentre sur les méthodes, l'amélioration de ces méthodes et les théories nécessaires à la réussite de la restauration d'un habitat naturel dégradé (Mitsch 1993).

Dans le cadre d'un sujet couplant écologie végétale et écologie de la restauration cette thèse a

comme objectif l'étude des processus de recolonisation et de la dynamique de la biodiversité dans les bras du Rhin reconnectés. Des études ont été menées avant la restauration afin d'évaluer l'état des écosystèmes aquatiques (CSA et ONF 2004, Trémolières et Szwab 2007). En revanche peu d'études sur les modifications du fonctionnement des écosystèmes après la restauration existent, notamment sur l'évolution des communautés végétales ou animales, la biodiversité, et la modification des transferts (nutriments, organismes) au sein de ces milieux. De ce fait les travaux menés dans cette thèse ont pour but de combler ces déficits de connaissances.

L'objectif principal de cette thèse est d'évaluer l'efficacité de la restauration et de vérifier si l'écosystème aquatique a retrouvé sa fonctionnalité à la suite des travaux de restauration en se focalisant sur un indicateur, les communautés de macrophytes : reprise de la dynamique fluviale, réinitialisation des transferts avec le cours actif, modification, adaptation et/ou recolonisation des espèces de macrophytes et des communautés.

Ce travail de thèse se focalise sur trois aspects :

- le premier concerne la dynamique de la biodiversité face aux modifications induites par la restauration de la connexion avec le cours actif. Il s'agit notamment d'identifier les espèces et les communautés, d'analyser leurs dynamiques et de les comparer, lorsque cela est possible, avec les communautés présentes avant la restauration. Un intérêt particulier est porté sur les espèces exotiques et envahissantes, telle qu'*Elodea nuttallii*, qui très souvent présentent un développement important, favorisé par l'ouverture du milieu, l'augmentation des flux d'organismes et la libération des ressources (cf. théorie des fluctuations de ressources, Davis et al 2000).
- le deuxième porte sur la modification des flux de nutriments (en particulier du phosphore et de l'azote) au sein des écosystèmes reconnectés. Une attention particulière est apportée aux relations nutriments-végétation, c'est-à-dire aux relations pouvant exister entre vitesse et stratégies de recolonisation des végétaux et l'accumulation des nutriments dans les différents compartiments du système aquatique (eau, sédiment et plante).
- le troisième s'intéresse aux stratégies des espèces aquatiques (natives et exotiques) impliquées dans les processus de recolonisation. Ces stratégies prennent en compte les traits à la fois morphologiques et écologiques. En effet les traits peuvent servir de métriques et contribuer à la définition des stratégies adaptatives, si leur variation se traduit par une modification de l'adaptation des plantes et si ces traits sont correctement mesurés. Il est ainsi possible de définir des groupes de réponses (en termes de stratégies adaptatives) à une contrainte donnée, et des groupes d'actions (ensemble d'espèces réalisant

la même fonction au sein d'un écosystème).

Nous essayerons de répondre aux questions suivantes :

- ☐ Quelle est la dynamique de la diversité spécifique et des communautés végétales après reconnexion d'un ancien bras au cours actif ?
- ☐ Quels sont les facteurs physiques, chimiques et biologiques susceptibles d'influencer cette dynamique ?

1. L'écologie de la restauration : concepts généraux

La prise de conscience de la valeur des écosystèmes, au travers des fonctions écologiques et des services rendus par les écosystèmes, a conduit les pays industrialisés à prendre des décisions de protection, de conservation et/ou de restauration de certains habitats. La restauration d'habitats perturbés par l'Homme a ainsi conduit à l'émergence de l'ingénierie écologique. Celle-ci regroupe dans un même domaine des connaissances issues de l'écologie théorique et de l'écologie appliquée dans le but de préserver, restaurer et/ou créer des écosystèmes, mais aussi d'analyser et de modéliser le fonctionnement de ces écosystèmes anciens et nouveaux (Mitsch 1993 ; Fig.1.1).

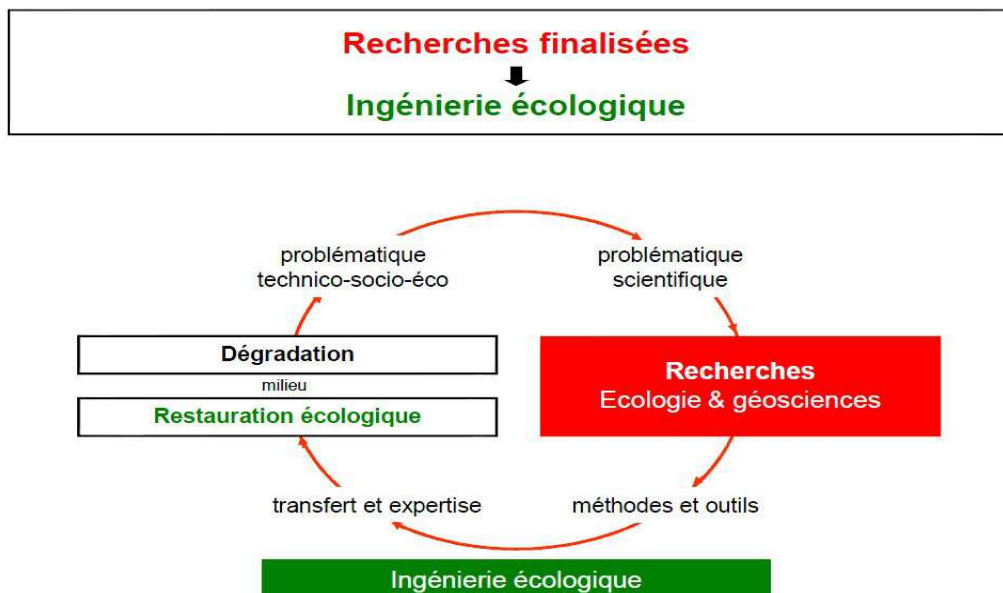


Figure 1.1 : Relation entre l'ingénierie écologique et la recherche fondamentale (Rey 2009).

Mitsch (1993) définit plus précisément les buts de l'ingénierie écologique comme étant :

- ☐ la restauration d'écosystèmes fortement dégradés par des activités humaines comme les pollutions environnementales ou le changement climatique ;
- ☐ le développement durable d'écosystèmes ayant une valeur humaine et écologique, par exemple ayant une fonction écologique désirable, telle que l'épuration des eaux ;
- ☐ l'identification des services écosystémiques vitaux pouvant mener à une politique de conservation des écosystèmes concernés.

Hobbs et Norton (1996) précisent que les projets d'ingénierie écologique nécessite une planification exhaustive. Ils ont ainsi identifié sept éléments-clés à étudier durant la planification :

- ☐ identifier les processus qui ont mené à la dégradation de l'habitat ;
- ☐ développer des méthodes pour inverser la dégradation ;
- ☐ déterminer des buts réalistes pour le rétablissement d'espèces et d'écosystèmes fonctionnels, tout en reconnaissant les limites écologiques, socio-économiques et culturelles qui peuvent restreindre la réalisation de ces buts ;
- ☐ développer des méthodes de mesures de la réussite faciles à appliquer ;
- ☐ développer des techniques pratiques pour déterminer l'échelle de travail nécessaire à la restauration ;
- ☐ documenter et communiquer ces techniques pour une meilleure gestion des habitats et de l'occupation des sols ;
- ☐ suivre les variables principales de mesure de la réussite du projet et modifier les procédures de restauration si nécessaire.

Dans un article de 2001, Hobbs et Harris mettent encore plus en avant deux de ces éléments : la détermination des buts du projet avec le choix d'un ou plusieurs paramètres avec des valeurs-cibles associées et le suivi de ces paramètres après la restauration. La définition précise des buts visés permet de confirmer ou non la réussite d'un projet de restauration grâce au(x) suivi(s) qui permettent en plus un retour d'expérience sur la ou les méthodes utilisées lors du projet.

Rapidement après la création de l'ingénierie écologique est apparu un autre domaine de l'écologie : l'écologie de la restauration. L'écologie de la restauration peut être définie comme un sous-ensemble, voire comme un synonyme de l'ingénierie écologique (Mitsch 1993), mais avec une approche plus ciblée sur la restauration d'habitats dégradés. Clewell et Aronson (2010) définissent l'écologie de la restauration comme la science sur laquelle se base la pratique de la restauration écologique et qui fournit les concepts, les modèles et des informations techniques à partir desquels travaillent les praticiens. Pour Hobbs et Norton (1996), une restauration telle que l'écologie de la restauration l'entend doit permettre le retour de l'habitat restauré à un état protégé, productif, esthétiquement plaisant et/ou valorisé en termes de conservation, avec comme objectif secondaire le maintien durable de ce nouvel état.

Bien que la figure 1.3 simplifie l'état d'un écosystème à un système en deux dimensions, il faut préciser qu'un écosystème est un système à n dimensions, avec n le nombre de paramètres sélectionnés par les observateurs. C'est à partir de cette définition qu'il est possible de comprendre différents

concepts et mots-clés de l'écologie de la restauration. Le principal concept part du principe que lorsqu'un ou plusieurs paramètres varient plus que la normale et sortent d'une certaine gamme de valeurs il est possible qu'un ou plusieurs de ces paramètres dépassent un seuil nommé seuil d'irréversibilité (Fig.1.2). Dans ce cas-là l'écosystème va évoluer vers un nouveau stade, un nouvel état, considéré suivant la situation comme un état dégradé. L'évolution d'un écosystème, dégradé ou restauré, est d'ailleurs dénommée "trajectoire", bien que cette appellation soit métaphorique. Pour Clewell et Aronson (2010) la trajectoire d'un écosystème décrit « des changements séquentiels dans l'expression biotique d'un écosystème en réponse à ses dynamiques ».

Les étapes de la restauration

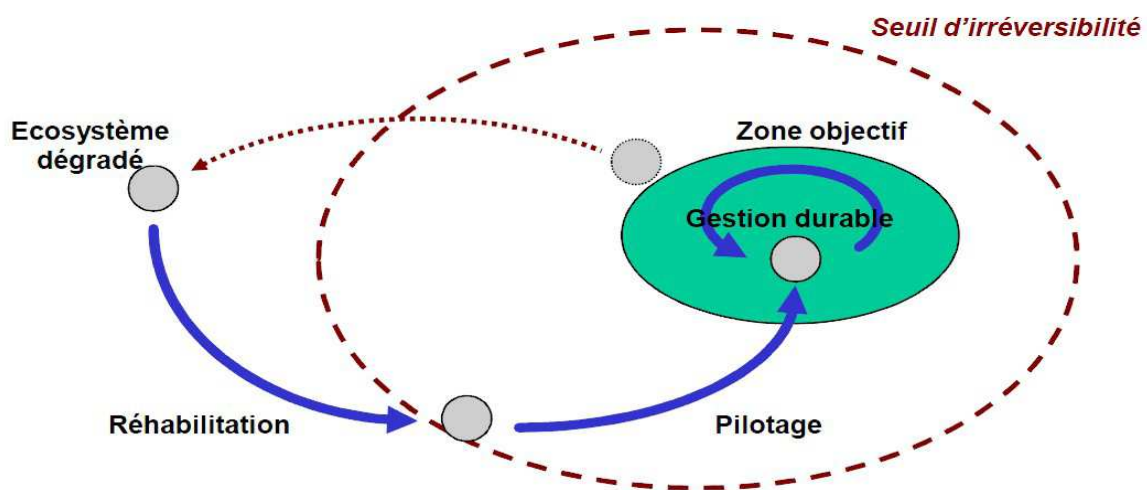


Figure 1.2 : Voies d'évolutions d'un écosystème, de sa dégradation à sa restauration (Rey 2009).

La restauration d'un écosystème passe donc par la modification des valeurs de certains paramètres dans le but de modifier l'état de cet écosystème. Généralement les projets de restauration visent à restaurer les écosystèmes en modifiant certains paramètres pour permettre à l'écosystème restauré d'évoluer vers un état antérieur ou de référence. Une intervention peut consister en une simple réhabilitation de l'écosystème, c'est-à-dire à modifier certains paramètres abiotiques pour lui permettre par la suite de retrouver un état normal, que ce soit naturellement ou grâce à une action humaine (Fig.1.2). Mais il arrive parfois que l'écosystème, après la réhabilitation, "dérive" vers un état différent de celui souhaité (Hobbs et Norton 1996 ; Fig. 1.3).

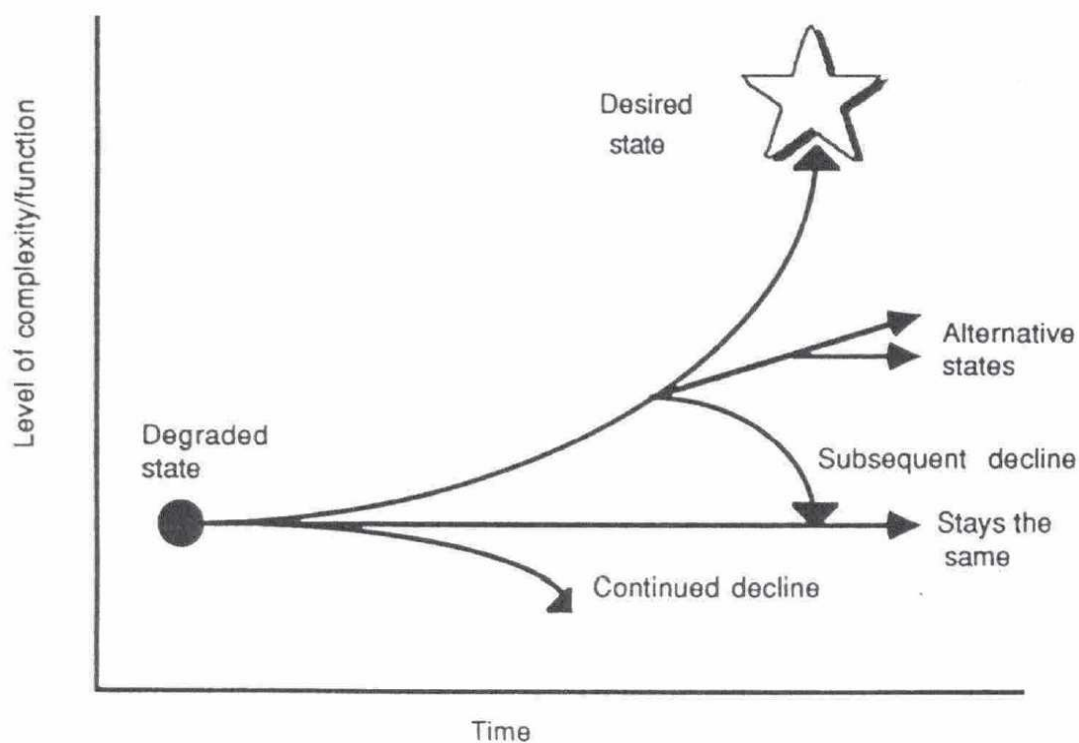


Figure 1.3 : Vue traditionnelle des différentes voies d'évolution d'un écosystème (Hobbs et Norton 1996).

Une bonne définition de l'état souhaité est important dans la réussite d'un projet de restauration. Clewell et Aronson (2010) insistent sur la nécessité d'une définition précise des buts visés, et mettent ainsi en avant l'importance du choix d'un modèle de référence lors d'une restauration. Selon White et Walker (1997), un bon modèle de référence doit permettre la détermination des conditions qui permettent à l'écosystème restauré de se maintenir dans le temps, avec, si possible, une gestion minimale. Une référence peut consister en un ou plusieurs écosystèmes intacts, auxquels l'écosystème dégradé devra ressembler quand il sera restauré (Clewell et Aronson 2010). White et Walker ajoutent que les deux types de données de référence les plus communes sont les données historiques du site à restaurer et les données contemporaines issues de sites de référence.

En conclusion, pour permettre et évaluer la "réussite" d'une restauration il convient de 1) bien définir l'écosystème de référence, et 2) réaliser un suivi afin de vérifier sur la base d'indicateurs proposés et appropriés l'évolution du nouvel écosystème.

2. La restauration des systèmes fluviaux

2.1 Le système fluvial

Un fleuve est un cours d'eau qui se jette dans un océan ou une mer. Il est l'élément de base du système fluvial, qui comprend l'ensemble du réseau hydrographique et son bassin-versant, et qui ne doit pas être confondu avec le corridor fluvial, formé par le fleuve et sa vallée (Amoros et Petts 1993). Un fleuve peut avoir de multiples visages ou styles fluviaux en fonction du débit, la pente et la charge sédimentaire. Ainsi le chenal peut être unique, rectiligne ou à méandres, ou les chenaux peuvent être multiples, en tresse ou formant des anastomoses (Fig.1.4).

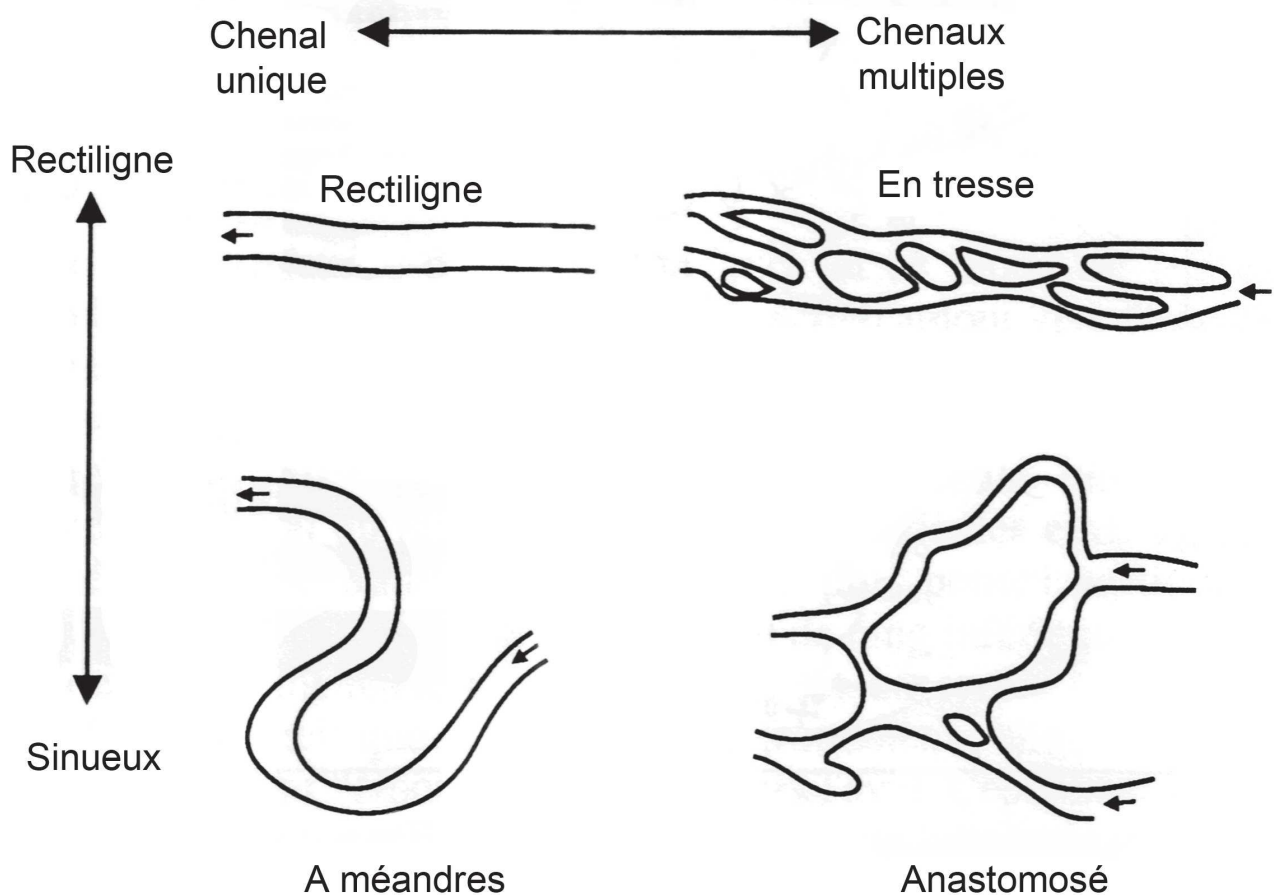


Figure 1.4 : Types de styles fluviaux selon la sinuosité et le nombre de chenaux (Amoros et Petts 1993).

Ces différents types fluviaux rendent la compréhension du fonctionnement du système fluvial complexe. Durant les trois dernières décennies de nombreux concepts ont été avancés afin d'expliquer ce fonctionnement.

En 1980 Vannote et al publient un article fondateur sur le "concept de continuum fluvial". Ce concept différencie les cours d'eau selon un gradient longitudinal, des sources vers l'embouchure, par les paramètres physiques, largeur, profondeur, vitesse, débit et température. Les cours d'eau peuvent être regroupés en trois catégories : les cours d'eau de haut bassin, les cours d'eau de taille moyenne et les grands cours d'eau. Les cours d'eau du premier groupe forment la zone de production. Cette zone est appelée ainsi car c'est ici que les apports de matières organiques par les berges sont les plus importants. La faible luminosité, due à la faible largeur des cours d'eau et à une ripisylve développée, ne permet pas un développement végétal aquatique adéquat et les écosystèmes aquatiques sont donc composés de périphyton ou de Bryophytes et de macro-invertébrés broyeurs et collecteurs. Les cours d'eau du second groupe forment la zone de transfert. La luminosité plus importante et l'apport de matières organiques de la zone de production permettent aux macrophytes de se développer correctement, et donc la présence d'herbivores. Les cours d'eau du dernier groupe forment la zone de stockage. La vitesse importante du courant et la profondeur limitent dans cette zone le développement végétal, et les macrophytes et herbivores sont donc supplantés par le phytoplancton et des organismes filtreurs. Ces trois catégories peuvent se retrouver se succédant sur un même cours d'eau de l'amont vers l'aval.

Toutefois le concept de continuum fluvial ne s'applique plus lorsque le fleuve est en interaction avec une plaine alluviale de débordement et donc ne permet pas d'expliquer les différences de fonctionnement existant entre le chenal principal et les annexes hydrauliques (bras, mares, étangs, connectés de manière périodique ou permanente) situées dans le corridor fluvial.

Junk et al ont proposé en 1989 le concept de « flood pulse ». Pour ces auteurs les variations de débit au cours de l'année, et la fréquence et l'importance des crues, sont les principaux facteurs expliquant le fonctionnement et la structure des écosystèmes dans la plaine fluviale. En effet les crues permettent des échanges accrus d'eau, de nutriments, de faune et de flore entre les écosystèmes de la plaine fluviale, qu'ils soient terrestres ou aquatiques. Ces échanges latéraux entre la plaine et le fleuve, en particulier les flux de nutriments, ont un impact plus important sur les écosystèmes que les flux longitudinaux de nutriments mis en avant par Vannote et al (1980).

L'importance des échanges entre la plaine et le fleuve est à la base du concept d'hydrosystème fluvial, tel que l'ont défini Amoros et al en 1987, et repris par Amoros et Petts en 1993. Le concept d'hydrosystème fluvial est ainsi fondé sur la prise en considération des flux bidirectionnels (échanges de faune, flore, eau et sédiment) latéraux, c'est-à-dire existant entre la plaine alluviale et le fleuve, mais aussi verticaux entre le fleuve et la nappe phréatique. La plaine alluviale regroupe en effet une

multitude d'habitats latéraux pouvant interagir avec le fleuve et entre eux : les annexes hydrauliques (bras secondaires, bras morts, plans d'eau et marais), les forêts à bois tendre et à bois dur, la ripisylve et tous les milieux aquatiques ou terrestres créés ou fortement modifiés par l'activité humaine.

Les annexes hydrauliques, éléments importants du système fluvial, sont connectés au chenal principal par l'amont ou par l'aval, voire connectées de manière temporaire par les crues. Elles possèdent de nombreuses fonctions écologiques, telles que la rétention de nutriments et la dépollution, notamment du nitrate par le processus de dénitrification (Welti et al 2012), et elles servent de voies d'échange et de transfert entre la plaine et le fleuve. Coops et al (2006) rappellent que les annexes hydrauliques d'un corridor fluvial représentent au moins 50 % de la diversité spécifique des invertébrés sur trois corridors fluviaux étudiés (Tagliamento, Thur et Rhône). Cette diversité est importante dans le fonctionnement de l'hydrosystème, certains processus, comme par exemple la production de biomasse et la rétention de nutriments, étant favorisés par la richesse spécifique des macrophytes, et en particulier la présence de certaines espèces peu compétitives (e.g. *Potamogeton crispus* ; Engelhardt et Ritchie 2002). Le maintien de ces espèces peu compétitives est favorisé par les perturbations fréquentes, que sont les inondations et les variations des niveaux d'eau.

Au final il s'avère que les concepts proposés par Vannote et al (1980) et Junk et al (1989) ne sont applicables qu'à des systèmes fluviaux non-aménagés et/ou idéalisés. A ce propos Poole (2002) propose un concept proche de celui de Vannote tout en lui étant opposé : le "concept de discontinuum fluvial". Ce concept part du principe que chaque élément affectant le cours principal du fleuve (affluents et barrages par exemple) peut altérer les conditions environnementales locales, et ainsi créer des discontinuités longitudinales pour certains phénomènes/facteurs qui auparavant variaient de manière graduée le long du gradient amont-aval (Fig.1.5).

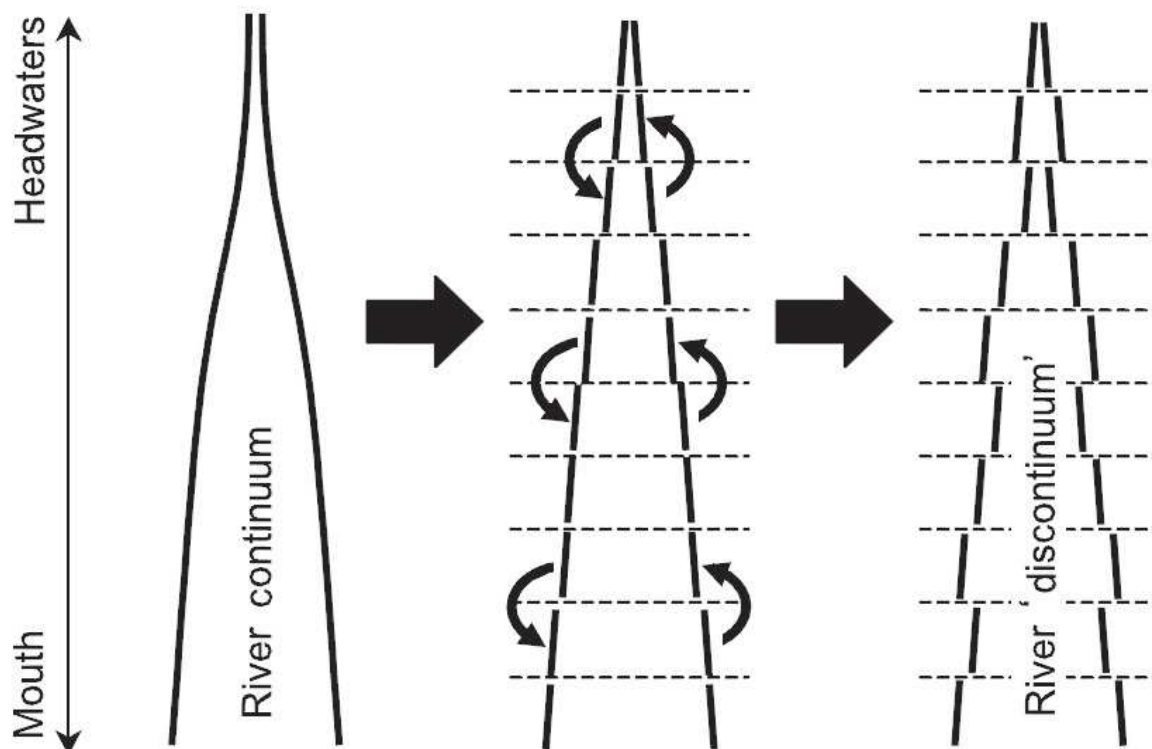


Figure 1.5 : Concept de discontinuum fluvial (Poole 2002).

Commentaire original (traduit) : "Le continuum peut être divisé en tronçons. La réorganisation de ces tronçons fait apparaître une métastructure alternative, le discontinuum."

2.2 Aménagement des systèmes fluviaux et conséquences

Les progrès technologiques et d'ingénierie des deux derniers siècles ont permis la maîtrise des fleuves et de leur plaine. Cette maîtrise a eu pour but de lutter contre les inondations, d'améliorer la navigabilité, d'étendre les terres cultivables et de produire de l'énergie (Brookes 1988).

En général ces aménagements ont été multiples et ont principalement consisté en l'endiguement avec la régularisation puis la canalisation du cours principal, ce qui a permis d'améliorer la navigabilité du fleuve et l'utilisation de l'énergie hydraulique par la construction de centrales hydroélectriques. Les berges sont généralement enrochées ou cimentées afin de limiter l'érosion. Ces travaux ont provoqué le raccourcissement du cours du fleuve, entraînant alors une érosion plus importante du lit du fleuve. A titre d'exemple la section canalisée du Rhin entre Bâle et Lauterbourg a été raccourcie de 15 %. Les barrages forment des pièges à sédiment et limitent fortement, voire empêchent, les migrations longitudinales de la faune. Les digues, de basses ou hautes-eaux, coupent le fleuve de sa plaine,

déconnectant la majorité des bras et chenaux secondaires et limitant fortement, voire supprimant complètement, la dynamique fluviale dans ces bras (Hohensinner et al 2004, Schmitt et al 2007). Beaucoup de ces bras se sont comblés par la suite, lorsque l'alimentation phréatique ne permettait pas un renouvellement suffisant de l'eau et le maintien d'un courant minimal (Bravard et al 1986, Bornette et Heiler 1994). Ces déconnexions sont aussi à l'origine de changements de la qualité trophique de l'eau et des communautés végétales aquatiques (Trémolières et al 1993, Bornette et Heiler 1994).

2.3 Restauration des systèmes fluviaux

Les aménagements des systèmes fluviaux ont eu des impacts majeurs sur leur fonctionnement hydro-sédimentaire et écologique (Bravard et al 1986, Trémolières et al 1993, Bornette et Heiler 1994, Kingsford 2000, Hohensinner et al 2004, Schmitt et al 2007). Depuis quelques décennies, une prise de conscience de l'existence de ces impacts a permis la mise en place de nombreux programmes de restauration des fleuves à travers le monde (Bernhardt et al 2005). Ces programmes ont eu pour but de restaurer la connectivité longitudinale et latérale du corridor fluvial. Les actions de restauration effectuées ont été nombreuses et très différentes selon les situations : reméandrage, construction de passes-à-poissons, renaturation des berges, reconnexion des bras déconnectés, création de nouveaux cours d'eau, injection/excavation de sédiments, abaissement/suppression de digues/seuils, construction/suppression d'embâcles, augmentation des débits.

Les études de sites restaurés dans différents contextes et selon différentes modalités montrent que les techniques précédemment décrites semblent avoir des effets positifs sur les cours d'eau concernés. Haase et al (2012) confirment que des travaux de restaurations menées en Allemagne et impliquant de nombreuses techniques différentes ont eu un impact positif sur le fonctionnement hydro-sédimentaire des rivières concernées, tout en observant que des polluants et autres agents stressants continuent d'affecter les communautés biologiques des rivières restaurées. Aux Pays-Bas Nienhuis et al (2002) observent que la création de nouveaux bras secondaires a permis une augmentation de la biodiversité grâce à une augmentation de la diversité et de l'hétérogénéité des habitats aquatiques. Néanmoins seuls 14 des 30 projets de restauration menés aux Pays-Bas présentent réellement un bilan positif. Le résultat est plus mitigé dans les projets restants. Jähnig et al (2010) ont étudié 26 paires de rivières restaurées/non-restaurées en Europe. Ils observent que les rivières restaurées présentent une diversité des habitats supérieure à celle des rivières non-restaurées. Néanmoins la diversité des macro-invertébrés est comparable dans les rivières restaurées ou non. Au final tous ces auteurs concluent

qu'une amélioration supplémentaire de la biodiversité de rivières restaurées nécessite de prendre des mesures au niveau des bassins-versants, telles que des mesures permettant d'améliorer la qualité de l'eau.

Des études sur des échantillons de sites restaurés plus petits, comprenant entre 1 et 5 rivières restaurées, confirment les observations des précédentes études. Ainsi Lorenz et al (2009) observent après une dizaine d'années que deux rivières reméandrées présentent une hétérogénéité des substrats plus importante que celle de rivières similaires non-restaurées. Cette hétérogénéité est couplée à une richesse taxonomique et une abondance accrues des macro-invertébrés dans les rivières reméandrées. Pour les macrophytes, Pedersen et al (2007) et Kronvang et al (2008) remarquent après le reméandrage de différentes rivières au Danemark une augmentation de la diversité spécifique, qu'ils lient aussi à une augmentation de l'hétérogénéité des substrats, mais une diminution du recouvrement. Dans le cas d'un reméandrage impliquant la reconnexion d'un ancien méandre, Kawaguchi et al (2005) observent des changements de composition et une augmentation de la biomasse de la communauté piscicole du méandre reconnecté. Dans la vallée du Rhône des bras reconnectés montrent rapidement après les travaux de restauration (moins de 4 ans après) une augmentation de la richesse spécifique et du recouvrement végétal des macrophytes (Henry et Amoros 1996, Coops et al 2006). Schiemer et Reckendorfer (2004, résultats rapportés par Coops et al 2006 ; voir aussi Schiemer et al 1999) observent dans un bras reconnecté au Danube une évolution positive de l'hydro-géomorphologie du bras, avec une augmentation de la surface des habitats semi-aquatiques et de la variabilité du débit et des vitesses du courant.

3. Les communautés végétales aquatiques

De nombreux groupes taxonomiques et syntaxonomiques ont été suivis dans le but d'évaluer les changements écologiques survenant après des travaux de restauration d'écosystèmes aquatiques, comme les macro-invertébrés (Marchetti et al 2010), les poissons (Trexler 1995, Miller et al 2010), les oiseaux (Weller 1995) et les communautés végétales (Small et al 1996, Combroux et al 2002). Il apparaît que les communautés végétales font partie des trois groupes syntaxonomiques privilégiés dans l'évaluation du succès de projets de restauration (Bernhardt et al 2007).

L'intérêt de suivre les communautés végétales aquatiques réside dans le fait qu'elles participent à certaines fonctions écologiques, comme la rétention des nutriments (Engelhardt et Ritchie 2002) et la dénitrification (Forshay et Dodson 2011), qu'elles ne sont pas mobiles, et donc qu'elles répondent à de nombreux facteurs locaux (Haslam 1978, Szoszkiewicz et al 2006). Ces réponses peuvent d'ailleurs être utilisées dans des buts de bioindication, particulièrement pour le niveau trophique et la pollution organique de l'eau (Carbiener et al 1990, Haury et al 2006).

Les communautés végétales aquatiques sont composées de macrophytes, c'est-à-dire de plantes aquatiques, immergées ou non et observables à l'œil nu : ce sont des plantes vasculaires, des algues filamenteuses et des bryophytes. Une communauté végétale est le résultat complexe de processus aléatoires, des tolérances abiotiques des espèces, des interactions inter-spécifiques et des interactions indirectes entre les différents échelons trophiques (Lortie et al 2004). Parmi ces différents processus, Lortie et al mettent en avant l'importance de la dispersion, des facteurs abiotiques et des interactions inter-spécifiques dans la composition d'une communauté végétale (Fig.1.6). Keddy (1992) désigne l'ensemble de ces processus affectant la composition d'une communauté végétale sous le terme de "règles d'assemblage", et les compare aux processus impliqués dans la théorie de l'évolution, et plus particulièrement à la sélection naturelle. Keddy introduit aussi la notion de filtres environnementaux (les traits doublés dans la figure 1.6) : pour coloniser un site, une espèce du pool global doit pouvoir y accéder (filtre de la dispersion) et survivre aux conditions locales (filtres abiotiques) et à la compétition avec les autres espèces (filtres biotiques).

Les espèces capables de "passer" facilement à travers ces filtres sont souvent des espèces invasives exotiques. Les espèces invasives sont des espèces dont la prolifération menace les écosystèmes, les habitats ou les espèces autochtones, entraînant des dommages économiques et environnementaux (Clewel et Aronson 2010). Elles présentent une compétitivité élevée en dehors de leur aire de répartition naturelle, soit par l'absence de leurs prédateurs-compétiteurs, soit parce qu'elles

présentent des traits avantageux (allélopathie, dispersion élevée, capacité de régénération accrue, croissance rapide, etc...).

Les trois parties qui suivent présentent les principaux facteurs impliqués dans les trois filtres environnementaux.

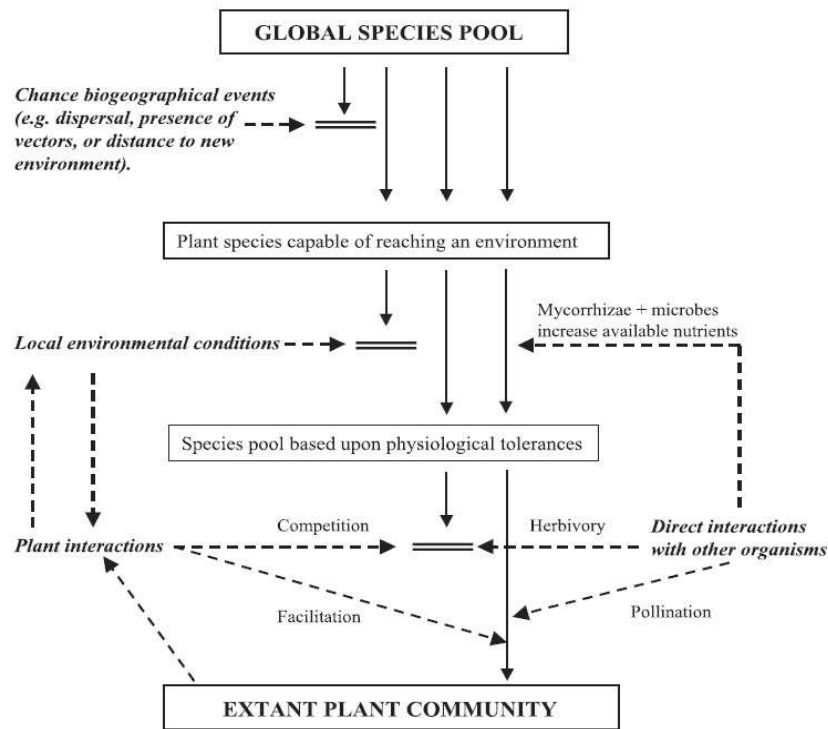


Figure 1.6 : Processus de formation d'une communauté végétale (Lortie et al 2004).

3.1 Dispersion, connectivité et banque de diaspores

Une diaspore désigne tout élément de dissémination végétal, qu'il soit issu ou non d'une reproduction sexuée. La dispersion des macrophytes est très variée et implique de nombreux types de diaspores. Trois modes de dispersion sont privilégiés par les macrophytes : l'hydrochorie (dispersion par l'eau), l'anémochorie (dispersion par le vent) et la zoochorie (dispersion par les animaux). L'hydrochorie implique souvent la dispersion de graines flottantes, comme dans le cas de *Potamogeton* sp. (par exemple : Cappers 1993), ou de fragments non-spécialisés, comme pour *Elodea* sp., *Ranunculus* sp. et *Callitriche* sp. (Sand-Jensen et al 1999, Riis et Sand-Jensen 2006). L'anémochorie implique la dispersion de petites graines aérodynamiques : celles-ci sont principalement dispersées par des héliophytes telles que *Typha latifolia*, *Phragmites australis* et *Phalaris arundinacea*. La zoochorie concerne essentiellement des macrophytes produisant des graines pouvant survivre à une digestion,

telle que *Potamogeton pectinatus* (endozoochorie ; Brochet et al 2009) et les macrophytes de petite taille pouvant aisément être transportés accrochés dans les plumages ou fourrures, telle que *Lemna* sp. (ectozoochorie ; Figuerola et Green 2002).

La dispersion est un paramètre déterminant pour la composition et la richesse spécifique des communautés végétales aquatiques (Bornette et al 1998, Demars et Harper 2005), spécialement lors de la phase de colonisation de bras restaurés (Sand-Jensen et al 1999, Baattrup-Pedersen et al 2000, Combroux et al 2001). La dispersion est fortement liée à la connectivité. Amoros et Petts (1993) définissent la connectivité comme étant un paramètre du fonctionnement du paysage, qui se traduit par les effets des processus par lesquels les sous-populations de chaque unité peuvent être interconnectées. La connectivité dépend donc de nombreux paramètres, tels que la connexion structurale d'un bras avec le chenal d'alimentation ou l'ouverture du paysage.

Les diaspores peuvent aussi s'accumuler dans les sédiments et former une banque de diaspores. Cette banque participe au maintien et au développement des communautés végétales, en particulier dans les habitats perturbés (Combroux et al 2001, 2002, Combroux et Bornette 2004).

3.2 Facteurs abiotiques

Les macrophytes répondent à de nombreux facteurs abiotiques (Haslam 1978), dont l'importance dépend de la surface de la zone étudiée (Lacoul et Freedman 2006). Les principaux facteurs abiotiques sont présentés de manière succincte dans les paragraphes suivants.

3.2.1 La température

La température ambiante, de l'eau et du sédiment, influence la physiologie des macrophytes, en particulier la germination des graines et les périodes de croissance et de dormance (Hutchinson 1975, Lacoul et Freedman 2006). La majorité des espèces aquatiques peuvent tolérer des températures comprises entre 3 et 45°C (Lacoul et Freedman 2006) et présentent une photosynthèse optimale pour des températures comprises entre 20 et 35°C (Santamaria et van Vierssen 1997). De nombreuses espèces ont des diaspores pouvant germer dans des gammes de température étendues, par exemple entre 3 et 15°C pour *Potamogeton pectinatus* (Spencer et Ksander 1992) et entre 10 et 20°C pour *P. nodosus* (Flint et Madsen 1995).

3.2.2 La lumière

La lumière est un facteur critique pour la croissance des plantes, de par son rôle dans les réactions de la photosynthèse (Haslam 1978, Lacoul et Freedman 2006, Bornette et Puijalon 2011), mais c'est aussi un facteur critique pour d'autres processus telle que la germination (Flint et Madsen 1995). La disponibilité de la lumière dépend, à la surface de l'eau, de l'importance de la canopée formée par la ripisylve, et, en profondeur, de la turbidité de l'eau. Il a ainsi été montré que des espèces peuvent croître plus en profondeur lorsque la turbidité de l'eau diminue (Hutchinson 1975). Le niveau de luminosité requis pour la croissance des macrophytes dépend fortement de leur forme de croissance (Middelboe et Markager 1997). Ainsi une eau claire va favoriser des macrophytes caulescentes submergées pour les substrats les plus profonds, tandis qu'une eau turbide va favoriser des macrophytes flottantes ou à feuilles flottantes.

3.2.3 La vitesse du courant

En général les macrophytes se développent surtout pour des vitesses de courant modérées, c'est-à-dire comprises entre 0 et 0,4 m/s (Riis et Biggs 2003), avec une absence de macrophytes pour des vitesses supérieures à 1 m/s. Riis et Biggs ont aussi montré que les macrophytes ne supportent pas de grandes vitesses du courant à cause des risques de rupture et des déracinements provoqués par l'érosion du substrat. Pour résister à des courants forts les macrophytes présentent souvent des feuilles filiformes ou rubanées, offrant ainsi une résistance moindre (Sand-Jensen 2003, Puijalon et Bornette 2004), ou forment des patchs permettant une diminution interne du courant (Pachuta et Molski 1992, Sand-Jensen 1998). Il a d'ailleurs été montré que cette baisse de vitesse permet aussi des dépôts accrus de sédiment et de matières organiques (Kleeberg et al 2010b). La vitesse du courant influe aussi sur la capacité des espèces à accumuler des nutriments : l'accumulation en phosphore est plus faible chez certaines espèces lorsque le courant est plus rapide (Baldy et al 2007).

3.2.4 Le substrat

Le substrat est à la fois source de nutriments et déterminant dans la fixation des macrophytes enracinées. Le type de substrat (argile - limon - sable - graviers/galets - blocs - roches) est principalement lié à la géomorphologie et au débit de la rivière. Les macrophytes montrent une

préférence pour des substrats fins (Demars et Harper 2005, Pedersen et al 2006), facilitant l'enracinement et plus riches en nutriments et matières organiques (Garban et al 1995). Une hétérogénéité des substrats promeut néanmoins une diversité spécifique plus importante (Pedersen et al 2006).

3.2.5 Les nutriments

Les macrophytes ont besoin de nombreux nutriments pour leur croissance. L'azote, le phosphore et le carbone sont considérés comme les nutriments les plus essentiels (Bornette et Puijalon 2011), et leur disponibilité est donc déterminante pour la production primaire des communautés végétales aquatiques.

3.2.5.1 Le carbone

La disponibilité du carbone est gouvernée par le courant, qui influence sa dissolution dans l'eau, et par le pH, qui détermine l'équilibre entre le gaz carbonique dissous CO_2 et ses formes inorganiques dans l'eau, principalement HCO_3^- . En général le CO_2 est la source privilégiée pour le carbone (Lacoul et Freedman 2006), mais sa concentration devient faible lorsque le pH est supérieur à 5,4 (Hough et Fornwall 1988). Certaines espèces de macrophytes ne peuvent utiliser que le CO_2 , et d'autres sont capables d'utiliser aussi bien le CO_2 que la forme bicarbonate HCO_3^- (Bornette et Puijalon 2011). Ainsi *Berula erecta*, *Fontinalis antipyretica* et *Callitriche* sp. nécessitent du CO_2 dissous pour assurer leur croissance, tandis qu'*Elodea canadensis* et *Ceratophyllum demersum* peuvent utiliser HCO_3^- (Maberly et Madsen 1998).

3.2.5.2 L'azote et le phosphore

Les macrophytes peuvent assimiler l'azote et le phosphore depuis le sédiment et/ou l'eau (Fig.1.7 ; Haslam 1978, Chambers et al 1989, Robach et al 1995, Clarke et Baldwin 2002). La source dépend en même temps de l'espèce et des conditions environnementales rencontrées par ces espèces (Baldy et al 2007). Il est considéré en général que les macrophytes enracinées puisent l'azote et le phosphore préférentiellement dans le sédiment, tout en assimilant le carbone depuis l'eau, tandis que les macrophytes flottantes non-ancrées doivent puiser l'azote et le phosphore dans des formes solubles

dans l'eau (Lacoul et Freedman 2006). Le ratio N:P des teneurs en azote et phosphore accumulées par une macrophyte est souvent utilisé comme un indicateur permettant de déterminer si dans le milieu où vit la plante le nutriment limitant est le phosphore ou l'azote (Güsewell et Koerselman 2002). Un ratio N:P équilibré varie entre 14 et 16 (Koerselman et Meuleman 1996). Ainsi l'azote est le nutriment limitant lorsque le ratio est inférieur à 14 et, à l'inverse, le phosphore est le nutriment limitant lorsque le ratio est supérieur à 16 (Lacoul et Freedman, 2006). Güsewell (2004) considère le phosphore comme réellement limitant à partir d'un ratio N:P supérieur à 20.

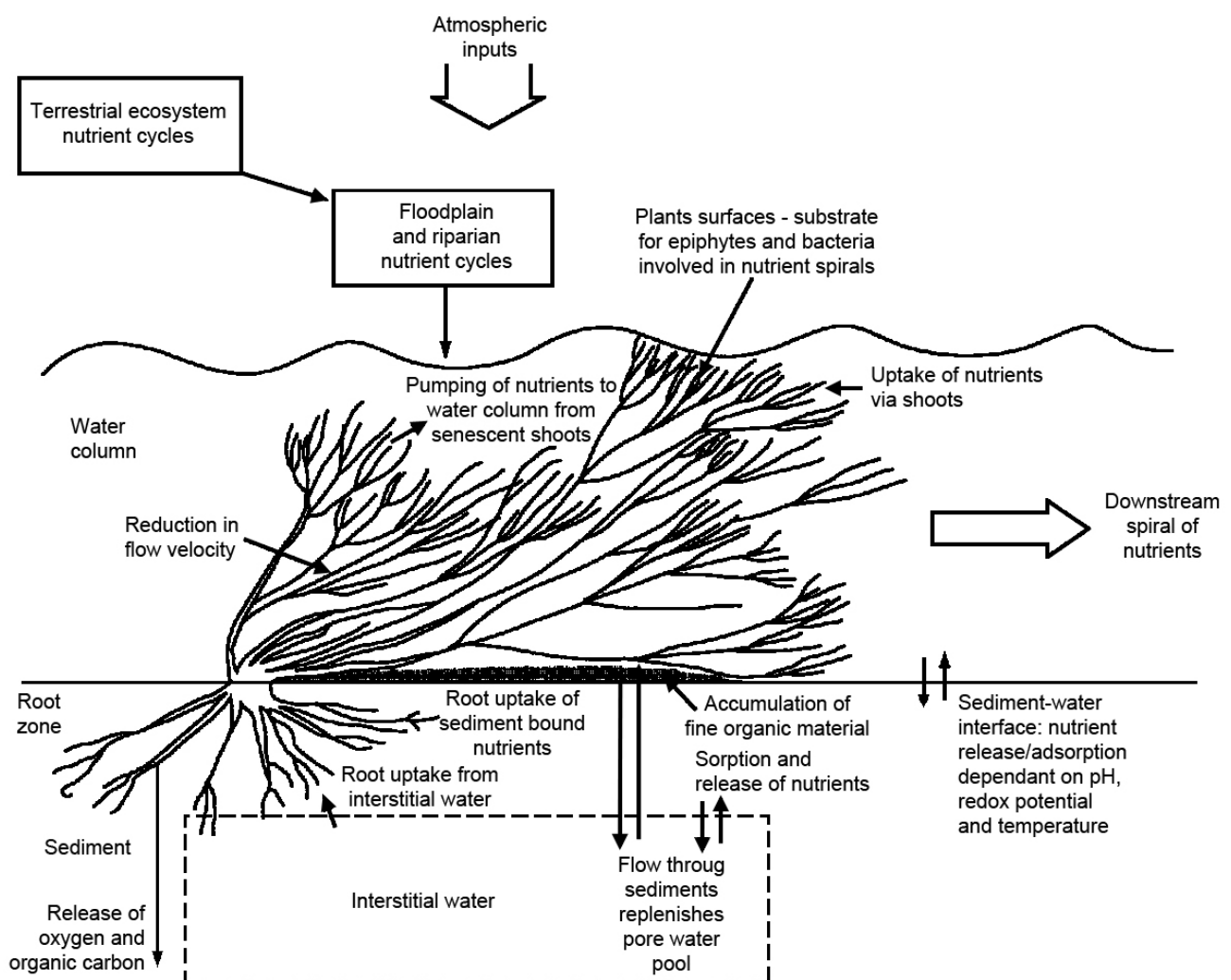


Figure 1.7 : Principaux échanges de nutriments entre les compartiments eau, sédiment et plantes (Clarke et Baldwin 2002).

Le phosphore est essentiel pour la croissance des macrophytes (et de tous les êtres vivants) par la participation des groupements phosphates à maintes formes de liaisons moléculaires. Les groupements phosphates sont aussi indispensables à la vie cellulaire de par leur omniprésence dans les

molécules organiques (Heller et al 1998). Le phosphore se retrouve dans l'environnement sous diverses formes organiques et inorganiques. Les formes inorganiques sont le plus souvent des orthophosphates (forme soluble et assimilable), des pyrophosphates et des formes précipitées ou adsorbées par des cations bi- ou trivalents comme Ca^{2+} , Fe^{3+} et Al^{3+} (Hopkins 2003). Contrairement au carbone et à l'azote, le cycle du phosphore n'incorpore pas de phase aérienne ou de forme volatile (Hopkins 2003). L'accès des plantes aquatiques au phosphore est donc limité au phosphate présent dans les compartiments sédiment et/ou eau, d'autant plus pour les espèces végétales aquatiques. La biodisponibilité du phosphate dépend du pH de l'eau, car la forme alcaline des orthophosphates (HPO_4^{3-}) est peu absorbable (Hopkins 2003). La compétition pour cet élément nutritif est donc importante et le phosphate est considéré le plus souvent comme l'élément limitant pour le développement des espèces et des communautés végétales aquatiques (Carbiener et al 1995).

L'azote est un autre élément essentiel au fonctionnement cellulaire, entre autre par sa présence dans tous les acides aminés et protéines. Il est lui aussi considéré comme étant limitant pour le développement végétal lorsque sa disponibilité est limitée. Il est considéré depuis une dizaine d'années que l'ion ammonium est la source privilégiée en azote pour la croissance des plantes (Cedergreen et Madsen 2003, James et al 2004, Jampeetong et Brix 2009). Il peut cependant devenir inhibiteur lorsque sa concentration devient élevée (Litav et Lehrer 1978, Clarke et Baldwin 2002, Cao et al 2007) essentiellement lorsque le milieu est basique. Bien que les nitrates nécessitent plus d'énergie pour être assimilés (Miller et Cramer 2005), ils sont aussi utilisés comme source d'azote par les macrophytes. Il a été observé que des concentrations élevées en nitrates peuvent conduire à la dominance de macrophytes flottantes non-ancrées, telles que *Lemna* sp., et donc diminuer la richesse spécifique (James et al 2006, Barker et al 2008). Certaines espèces qualifiées d'oligotrophes, comme *Potamogeton coloratus* et *Chara hispida*, sont des espèces nitratophiles ne supportant pas la présence d'azote ammoniacal et vivant dans des eaux aux concentrations élevées de nitrates, avec plus de 20mg/L de NO_3^- (Carbiener et al 1990).

3.3 Facteurs biotiques

3.3.1 Compétition et invasion

La compétition est un phénomène d'interférence entre individus (intra-spécifique) ou entre

taxons (inter-spécifique) dans l'accès à des ressources peu disponibles (Lacoul et Freedman 2006). La compétition influence l'abondance des espèces au sein d'une communauté. En principe la productivité d'une communauté augmente tant que les ressources sont abondantes, puis la communauté entre dans une phase de compétition où les espèces les plus compétitives peuvent remplacer les espèces les moins compétitives (Gopal et Goel 1993).

Le concept de compétition est très intéressant dans l'étude des espèces invasives. Les espèces invasives entrent souvent en compétition entre elles. Ainsi *Elodea nuttallii* remplace progressivement *Elodea canadensis* en Europe (Combroux et al 2002, Amoros et al 2005, Greulich et Trémolières 2006, Hérault et al 2008), et est elle-même remplacée au Royaume-Uni par *Lagarosiphon major* (James et al 2006). En France, *Elodea canadensis*, espèce qualifiée d'invasive encore au 20^{ème} siècle, est maintenant intégrée dans les communautés. En revanche, *Elodea nuttallii*, dont l'apparition est plus récente, peut envahir totalement certains plans d'eau de Lorraine. Son pouvoir invasif semble se stabiliser en Alsace, où elle a été signalée dès les années 1950 (Greulich et Trémolières 2006).

3.3.2 L'herbivorie

Les macrophytes servent de sources de nourriture à de nombreux groupes syntaxonomiques, tels que les invertébrés, les poissons, les reptiles, les oiseaux d'eau et les mammifères (Lacoul et Freedman 2006). L'herbivorie affecte donc l'abondance des macrophytes et la composition des communautés végétales aquatiques. Par exemple la carpe de roseau *Ctenopharyngodon idella* compte dans son régime alimentaire plus de 170 macrophytes et est souvent utilisée dans le but de réduire leur biomasse (Pípalová 2002). Différentes études (Anderson et Low 1976, Jupp et Spence 1977, Kiørboe 1980) ont montré que les oiseaux d'eau peuvent consommer sur une année 30 à 50 % de la biomasse végétale maximale des macrophytes des masses d'eau occupées par ces oiseaux.

4. Zone d'étude : le Rhin Supérieur

4.1 Généralités

Le Rhin est le plus grand fleuve d'Europe occidentale avec une longueur de 1325 km pour un bassin versant de 185 000 km². Il se forme en Suisse par la réunion de deux rivières alpines : l'Hinterrhein et le Vorderrhein. Le débit peut varier entre un minimum de 200 m³/s jusqu'à un maximum de 5700 m³/s, avec un module annuel d'environ 1100 m³/s à Strasbourg. Le Rhin dans son cours supérieur est un fleuve à régime nival, c'est-à-dire avec un débit maximal, et donc des crues fréquentes, en juin/juillet.

Le Rhin est divisé en 5 segments (Fig.1.8). La partie amont du fleuve, de sa source jusqu'au lac de Constance (situé à la frontière de l'Allemagne, de l'Autriche et de la Suisse) est qualifiée de Rhin Alpin. En aval du lac, le fleuve longe la frontière sud de l'Allemagne et marque une limite naturelle entre la Suisse et l'Allemagne : ce segment est nommé Haut-Rhin. Le Rhin vire ensuite vers le nord au niveau de la ville de Bâle et emprunte le fossé rhénan dans lequel s'est formée la plaine alsaco-badoise. Il prend alors le nom de Rhin Supérieur. Le Rhin quitte le fossé rhénan à partir de la ville de Bingen et devient successivement le Rhin Moyen et le Rhin Inférieur avant de se jeter dans la Mer du Nord.



Figure 1.8 : Le Rhin, ses principaux affluents et sa segmentation (modifiée à partir de <http://fr.wikipedia.org/wiki/Fichier:Rhein-Karte.png>)

4.2 Historique des aménagements

Le Rhin a été maintes fois aménagé par l'Homme durant les deux derniers siècles (Fig.1.9) :

✧ le projet de Tulla (1842 - 1876) : durant le second millénaire le Rhin "libre" et changeant fut à l'origine de crues dévastatrices, d'une circulation fluviale difficile et d'une frontière franco-allemande fluctuante. Cette situation amena la France et l'Allemagne d'alors à signer en 1840 une convention dans le but de réduire ces « défauts » par la réalisation du projet d'un ingénieur-colonel badois, Johann Gottfried Tulla. Ce projet a consisté en la construction d'un lit majeur de deux km de large par la mise en place de digues de hautes eaux et d'un lit mineur rectiligne d'une largeur de 200 à 300 m, contraint par des digues submersibles. Le cours du fleuve fut raccourci d'environ 15% entre Bâle et Lauterbourg, soit un raccourcissement de 30 km. Ce raccourcissement ne fut pas sans conséquences, avec une augmentation de la pente, et donc du débit, sur le tronçon concerné. Cette augmentation du débit

entraîna une érosion importante du lit du fleuve et l'apparition de barres rocheuses et de bancs de graviers, pouvant parfois réduire voire bloquer l'accès à certains ports.

☐ une régularisation nécessaire (1906 - 1956) : les problèmes apparus après la correction du lit du Rhin se devaient d'être corrigés pour permettre le transport de marchandises sur le Rhin. C'est dans ce but que des travaux de régularisation du chenal central ont été effectués durant le 20^{ème} siècle. Ces travaux ont consisté en la création d'épis transversaux et de seuils de fond afin de contraindre le fleuve à se stabiliser en incisant les hauts-fonds et en entretenant un chenal régulier et sinusoïdal d'une largeur de 75 à 90 m et d'une profondeur minimale d'1 m 70.

☐ une utilisation moderne du fleuve (1928 - 1959) : le Traité de Versailles signé en juin 1919 entre la France et l'Allemagne octroya à la France le droit exclusif d'aménagement du Rhin supérieur. Ce traité permit ainsi à la Commission Centrale pour la Navigation du Rhin de commencer les préparatifs pour la réalisation du Grand Canal d'Alsace. Ce projet a été proposé pour la première fois dans ses grandes lignes en 1902 par l'ingénieur René Koechlin. A l'origine ce projet consistait à créer un canal latéral dédié à la navigation et à la production d'électricité entre Kembs et Strasbourg, mais finalement ce projet ne concerna que le tronçon entre Kembs et Vogelgrun. Quatre usines hydroélectriques ont été construites sur ce canal, à Kembs (1932), Ottmarsheim (1952), Fessenheim (1957) et Vogelgrun (1959). Il faut aussi noter que la réalisation du Grand Canal d'Alsace s'est accompagnée du creusement d'un contre-canal, dit de drainage, car son usage est de drainer les eaux diffusant à travers la digue. Ce contre-canal, parfois discontinu, s'étend le long du Grand Canal d'Alsace et du Rhin entre Marckolsheim et Neuhaeusel, soit environ sur 80 km, et capte les eaux de nombreux affluents du Rhin.

☐ les aménagements en feston et en ligne : la construction du Grand Canal d'Alsace fut profitable au développement du transport fluvial dans le fossé rhénan. La contrepartie de ce développement économique fut un débit limité du Vieux Rhin qui s'écoule parallèlement au Rhin canalisé, avec une alimentation moindre de la nappe phréatique, ainsi qu'un accès industriel au Rhin limité pour les Allemands. Pour éviter ces problèmes lors de l'aménagement du tronçon suivant entre Vogelgrun et Strasbourg la France et l'Allemagne signèrent la convention de Luxembourg en 1956. Cette convention fut à la base de l'aménagement en feston des chutes de Marckolsheim (1961), Rhinau (1963), Gerstheim (1967) et Strasbourg (1970). Le tronçon en aval de Strasbourg a pour sa part bénéficié d'aménagements en ligne. Une convention franco-allemande, appelée convention de Paris, fut signée en 1969 pour la réalisation des aménagements en ligne de Gambsheim (1974) et Iffezheim (1977).

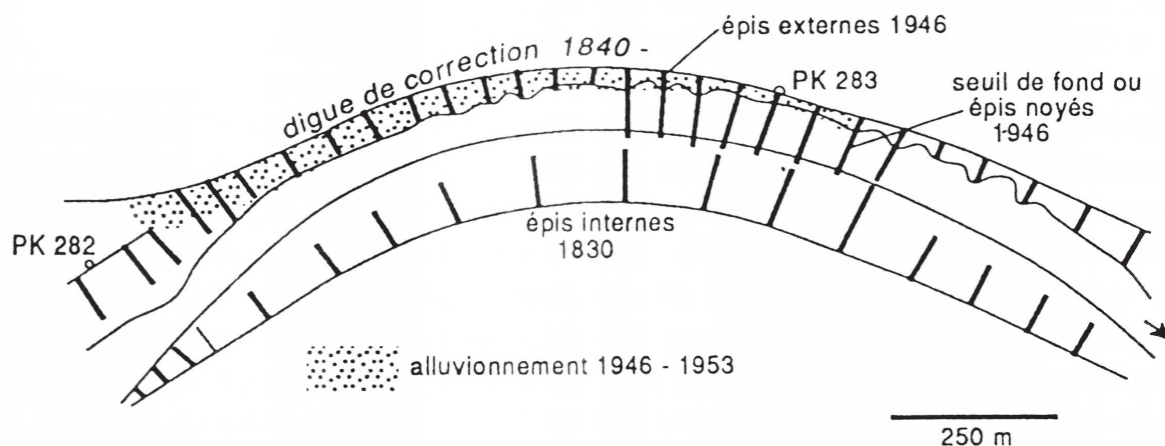


Figure 1.9 : Illustration des différents aménagements du Rhin à l'aval de Bâle (Amoros et Petts 1993).

Ces aménagements ont eu comme conséquence la déconnexion de la plaine alluviale du cours principal. Cette suppression de la dynamique fluviale empêche les anciens bras d'échanger eau, sédiments, flore et faune avec le cours principal. Ces bras s'appauvrissent soit par oligotrophisation soit par hyper eutrophisation, voire comblement. Les forêts alluviales rhénanes, autrefois caractérisées par la présence de différents stades (pionnier à bois tendre, intermédiaires à bois tendre-bois dur et final à bois dur), s'assèchent et ne sont plus inondées régulièrement. Elles perdent leur statut alluvial (Carbiener et Trémolières 2003), et des espèces xérophiles et zonales, tels que les érables (*Acer pseudoplatanus*, *A. campestre*) et le charme (*Carpinus betulus*), remplacent progressivement des espèces tolérantes aux inondations, tels que les saules (*Salix alba*, *Salix fragilis*) et les peupliers (*Populus nigra*, *Populus alba*).

4.3 Programmes de restauration

4.3.1 Le Programme d'Action Rhin (PAR; 1987-2000) et le programme Rhin 2020

Après la seconde Guerre Mondiale les Pays-Bas ont eu beaucoup de difficultés à assurer la potabilité de leur eau à cause de la pollution importante des eaux du Rhin par des dérivés phénoliques rejetés par les industries pétrolières et du sel (NaCl) en provenance des mines de potasse d'Alsace, situées au sud de l'Alsace à proximité de Mulhouse. Les Pays-Bas ont alors pris l'initiative de créer, avec la collaboration de la France, de l'Allemagne, du Luxembourg et de la Suisse, une Commission Internationale pour la Protection du Rhin (CIPR). Cette commission fut instituée à Bâle le 11 juillet

1950 avec pour but le traitement en commun des problèmes liés aux risques d'inondation du Rhin, puis, plus tard, à la qualité de l'eau. Durant les trois décennies suivantes la CIPR permit la signature de plusieurs accords, protocoles et/ou conventions dans le but de protéger le Rhin de divers polluants comme les chlorures. Mais le choc de l'incendie du dépôt Sandoz à Bâle le 1er novembre 1986, et surtout la pollution des eaux du Rhin par des dérivés organiques de mercure et des esters phosphoriques ainsi que l'hécatombe piscicole qui suivit provoquèrent une remise en question générale. Les gouvernements des pays riverains du Rhin chargèrent alors la CIPR de mettre en place un plan de "sauvetage" du Rhin. Et c'est ainsi que le Programme d'Action Rhin (PAR) vit le jour en 1987.

L'objectif principal du PAR était l'assainissement progressif du Rhin pour l'an 2000 au travers de la réimplantation dans le Rhin d'espèces piscicoles disparues tel le saumon, de la potabilité de l'eau du Rhin et d'une pollution minimale des sédiments fluviaux. Le bilan établi après la fin du PAR est positif et a mis en avant sa réussite globale, avec une amélioration de la qualité des eaux du Rhin, une baisse du nombre d'accidents industriels et un regain de "vitalité" dans le Rhin. Ce bilan a aussi été l'occasion de démontrer la nécessité d'un nouveau programme dans la continuité du PAR. La CIPR a ainsi lancé dès l'an 2000 un nouveau programme nommé Rhin 2020 qui se concentre en priorité sur l'écologie, la protection de la nature, la prévention des crues et la protection des eaux souterraines, sans toutefois oublier la surveillance et l'amélioration de la qualité de l'eau (CIPR 2003).

4.3.2 Le programme LIFE-Nature Rhin Vivant et le site Natura 2000 Rhin-Ried-Bruche

Les programmes LIFE (L'Instrument Financier pour l'Environnement) sont des programmes de cofinancement par l'Union Européenne d'actions en faveur de l'environnement dans les pays de la Communauté Européenne et dans d'autres pays (principalement des pays situés dans les Balkans ou bordant la Méditerranée). Le principal objectif de ces programmes est de contribuer à l'élaboration, la mise en œuvre et la mise à jour de la politique législative communautaire dans le domaine de l'environnement dans une perspective de développement durable. Ces programmes ont été mis en place dès 1992. Les programmes LIFE étaient au nombre de trois (LIFE-Tiers Monde, LIFE-Environnement et LIFE-Nature) sur la période allant de 2002 à 2006, dont en particulier le programme LIFE-Nature qui porte des projets de conservation de la nature par le maintien ou le rétablissement d'habitats et/ou d'espèces d'intérêt communautaire.

La Région Alsace et ses partenaires, dont le Conservatoire des Sites Alsaciens (CSA), ont ainsi profité de l'existence du programme LIFE-Nature pour créer le programme LIFE-Nature Rhin Vivant

dans le but d'assurer la pérennité du site Natura 2000 « Rhin-Ried-Bruche ». Le site Natura 2000 « Rhin-Ried-Bruche » est le plus grand site Natura 2000 d'Alsace : il a une surface de 34 434 ha et s'étend sur les zones de la bande rhénane, du Ried Centre Alsace et du Bruch de l'Andlau. Sa grande taille a malheureusement pour conséquence de multiplier les menaces à contrer dans le but de maintenir son intégrité. Les pressions anthropiques agricoles, industrielles et urbaines sont des menaces non négligeables pour les habitats du site, mais le principal problème reste l'alimentation insuffisante en eau du Rhin des habitats alluviaux, les mettant en danger eux et leur fonctionnalité (CSA 2005).

Le programme LIFE-Nature « Rhin Vivant » a permis la mise en place de nombreux projets, tels que des aménagements touristiques et pédagogiques (To sur la figure 1.10), des entretiens de prairies favorables aux orchidées (Pr sur la figure 2.B), des travaux de restauration de cours d'eau (Re sur la figure 1.10) et des restaurations d'habitats forestiers (Fo sur la figure 1.10). Un référentiel des habitats naturels reconnus d'intérêt communautaire dans la bande rhénane (habitats forestiers, palustres, prairiaux et aquatiques) a aussi été établi à l'occasion de la mise en place du programme LIFE-Nature « Rhin Vivant » (CSA et ONF 2004).

Le programme LIFE-Nature « Rhin Vivant » fait partie du programme général LIFE-Nature III qui s'est achevé en 2006. Le programme LIFE+ Nature a pris sa succession dès 2007 et est toujours en cours. De nouveaux projets de restauration ont été mis en place dans le cadre de ce programme, comme par exemple la restauration du l'île du Rohrschollen à Strasbourg.

5. Conclusion

Dans la suite de ce travail nous nous intéressons à la restauration des bras latéraux du Rhin (anciens chenaux de tresses et anastomoses) par reconnexion au fleuve ou au contre-canal de drainage. Ce travail se base sur les concepts de l'écologie de la restauration et utilise les communautés végétales aquatiques comme indicateurs des effets de la reconnexion. L'objectif est ici d'évaluer l'efficacité de la restauration, à plus ou moins long terme, et de vérifier si l'écosystème aquatique a retrouvé sa fonctionnalité à la suite des travaux de restauration.

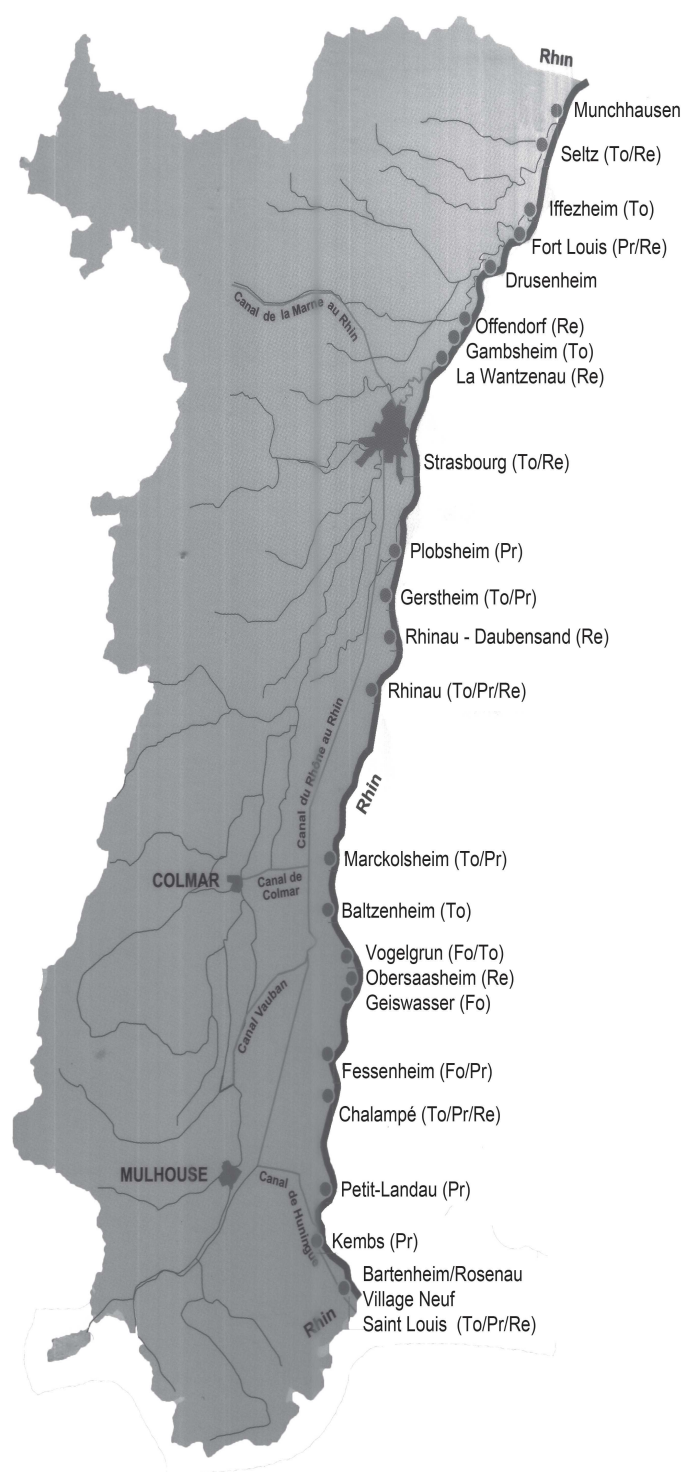


Figure 1.10 : Principaux projets LIFE-Nature Rhin Vivant en Alsace. To = aménagements touristiques et pédagogiques, Pr = entretien de prairies propices aux orchidées, Re = travaux de restauration de cours d'eau, Fo = restauration d'habitats forestiers. Modifiée d'après une figure tirée de la plaquette intitulée : Programme LIFE Rhin Vivant - Restaurer les milieux naturels du Rhin.

Chapitre 2

Matériel et méthodes

1. Présentation et description des sites étudiés

Cette première partie est consacrée à la présentation des sites étudiés et à leur description géomorphologique (cf. 3.3.3 pour la méthode d'obtention des données). Les sites sont d'anciens bras et anastomoses du Rhin situés dans la plaine d'Alsace (Fig2.1) et actuellement connectés soit au Rhin canalisé directement, soit au Vieux-Rhin, soit au contre-canal de drainage (CCD). Le Vieux-Rhin est le nom donné aux chenaux coulant en parallèle des dérivations du Rhin pour les centrales hydroélectriques et pour le Grand Canal d'Alsace.

Les sites étudiés se répartissent en deux groupes : les sites restaurés et les sites de référence. Les sites de référence sont qualifiés comme tels, car ils sont toujours restés connectés à leur chenal d'alimentation, Rhin ou CCD. Les communautés végétales aquatiques de ces sites et leur fonctionnalité écologique actuelle peuvent donc servir de modèles de comparaison appropriés.

Les cartes des sites ont été dessinées à partir de relevés GPS effectués en 2011. Pour la localisation des sites, les fonds de cartes sont issus de la carte IGN disponible sur www.geoportail.fr.

1.1 Stratégie d'échantillonnage

Le suivi des sites a été effectué sur chaque site sur un tronçon de 300 à 500 m de long depuis la connexion au Rhin ou au CCD (avec une exception pour le site EISDW). Cinq transects de 5 m de large ont ensuite été définis et espacés de manière régulière sur ces tronçons afin de réaliser les suivis et les prélèvements (Fig.2.2). Les mesures et prélèvements se sont étalés de 2007 à 2011 en fonction des variables étudiées (Tab.2.1).

Tableau 2.1 : Tableau récapitulatif des années durant lesquelles ont eu lieu les mesures et analyses.

	Année				
	2007	2008	2009	2010	2011
Relevés phytosociologiques	X	X	X	X	X
Banque de diaspores	X				X
Hydrochorie (mimiques + diaspores)					X
Relevés bathymétriques		X		X	X
Mesure du débit				X	X
Granulométrie				X	
Chimie de l'eau		X	X	X	X
Chimie du sédiment			X	X	
Chimie des plantes (N et P)			X	X	

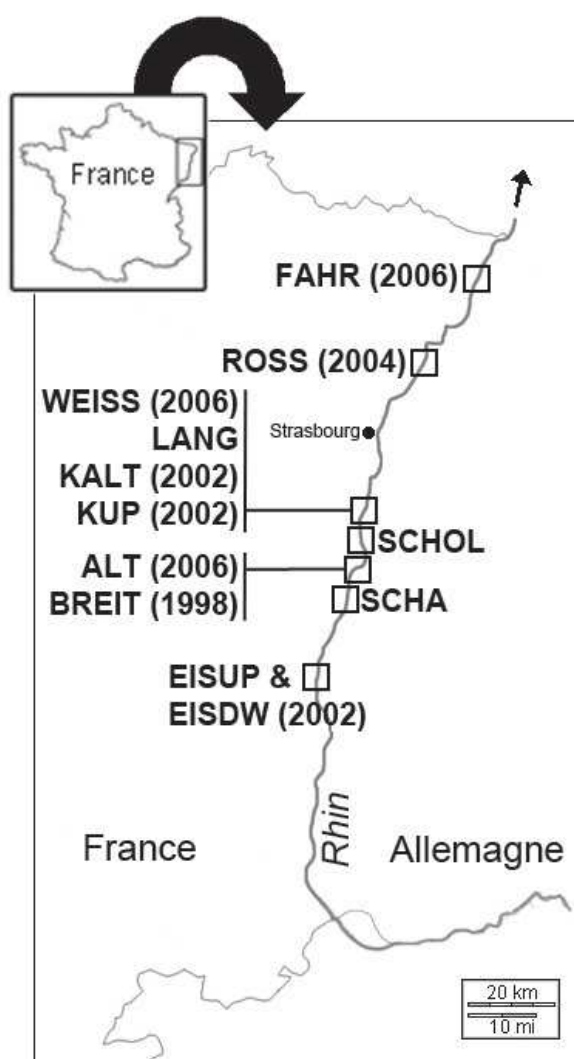


Figure 2.1 : Localisation des sites étudiés.

Entre parenthèses : année de restauration des sites restaurés.

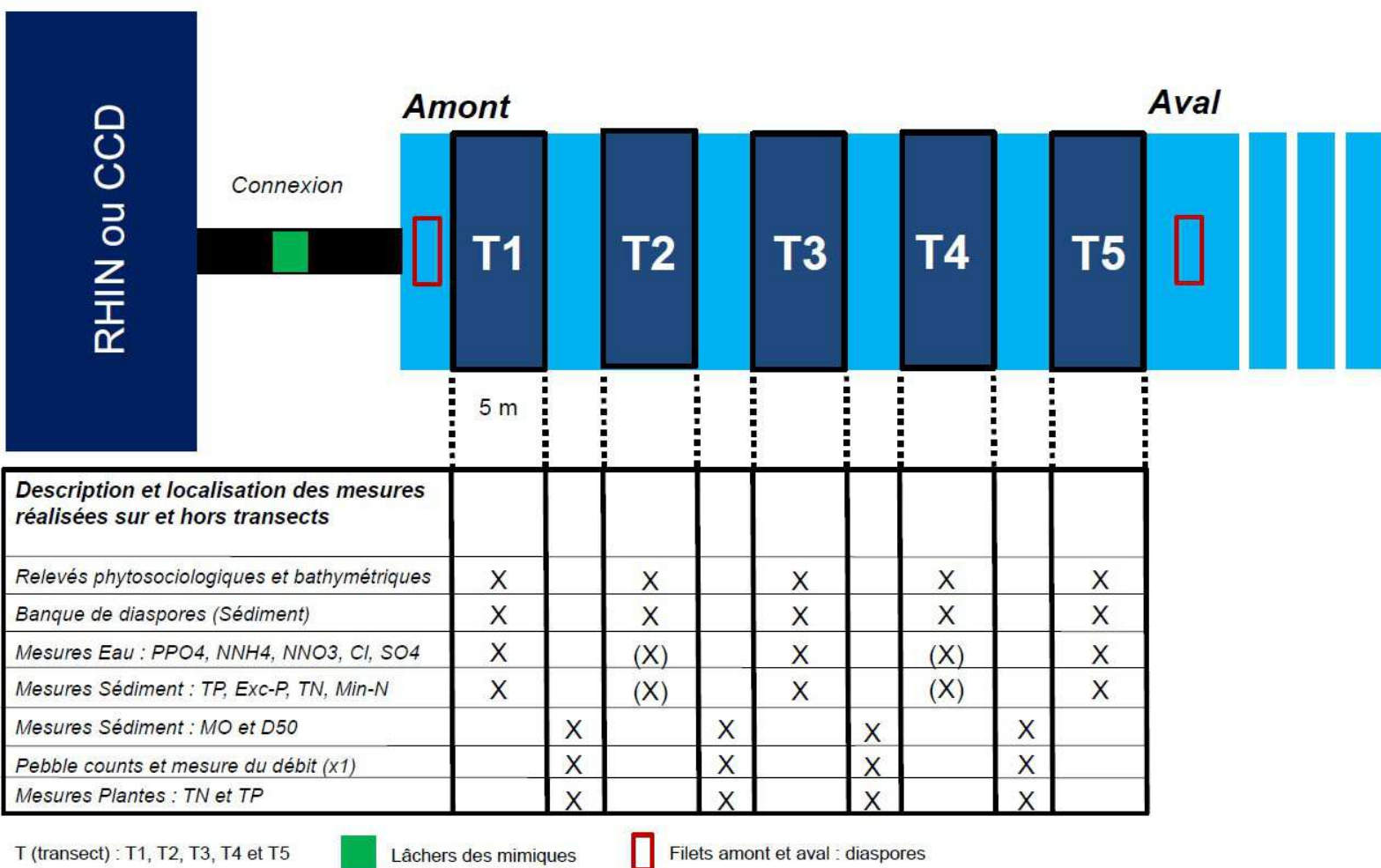


Figure 2.2 : Stratégie d'échantillonnage et emplacement des points de prélèvements et mesures.

1.2 Description des sites connectés au Rhin ou au Vieux-Rhin

Le Schaftheu (SCHA référence)

Le Schaftheu est situé sur l'île de Rhinau, île artificielle créée en 1963 à la suite de l'aménagement en feston du Rhin située à proximité de la ville de Rhinau. Cette grande île (10,5 km de long et jusqu'à 600 m de large) isolée entre le Vieux-Rhin et sa dérivation canalisée s'étire entre la commune de Rhinau au nord et celle de Schoenau au sud. Une partie de l'île de Rhinau, d'une surface de 311 ha, est classée en réserve naturelle nationale depuis 1991.

Le Schaftheu, ancien chenal de tresse, est connecté au Vieux-Rhin par deux ouvrages d'art (Fig.2.3). Le Schaftheu rejoint de nouveau le Vieux-Rhin à son exutoire. Le Schaftheu n'a jamais été déconnecté du chenal principal et est donc considéré comme un site de **référence**. Le tronçon étudié est rectiligne. Le transect 1 a été divisé en deux parties en 2008 (Fig.2.4), un banc de gravier situé en amont du transect en 2007 s'étant déplacé vers l'aval et ayant interrompu le transect. La rive droite en amont du site est fortement incisée par le fort courant, tandis que des dépôts limoneux sont observés dans la partie en rive gauche. La morphologie des transects 2 à 5 est similaire, avec des rives abruptes et une profondeur relativement constante le long des transects. Une diminution de la largeur est observée de l'amont vers l'aval, passant de plus de 20 m de large pour les premiers transects (excluant le transect 1) à 18 m de large pour le transect 5. Des dépôts limoneux sont observés près des berges.

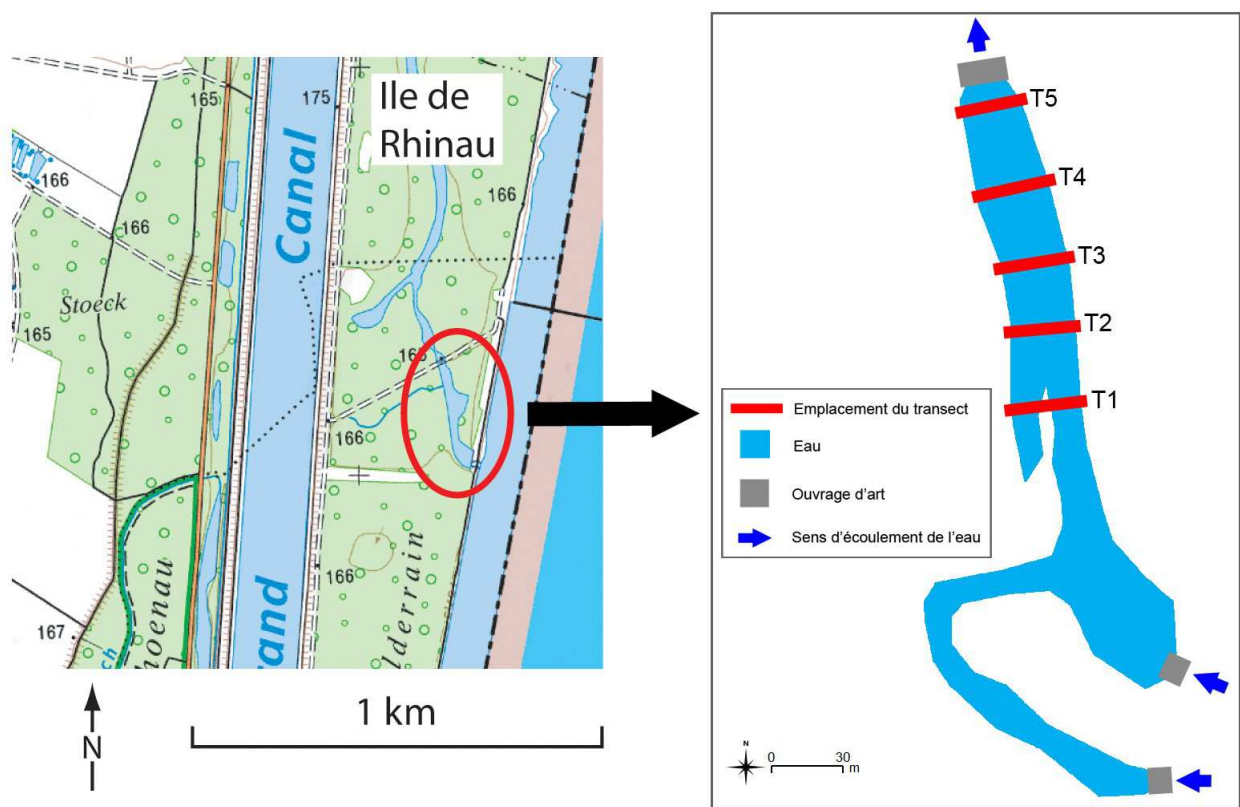


Figure 2.3 : Localisation du Schaftheu (SCHA) et positionnement des transects.

Profils transversaux des cinq transects du Schafftheu

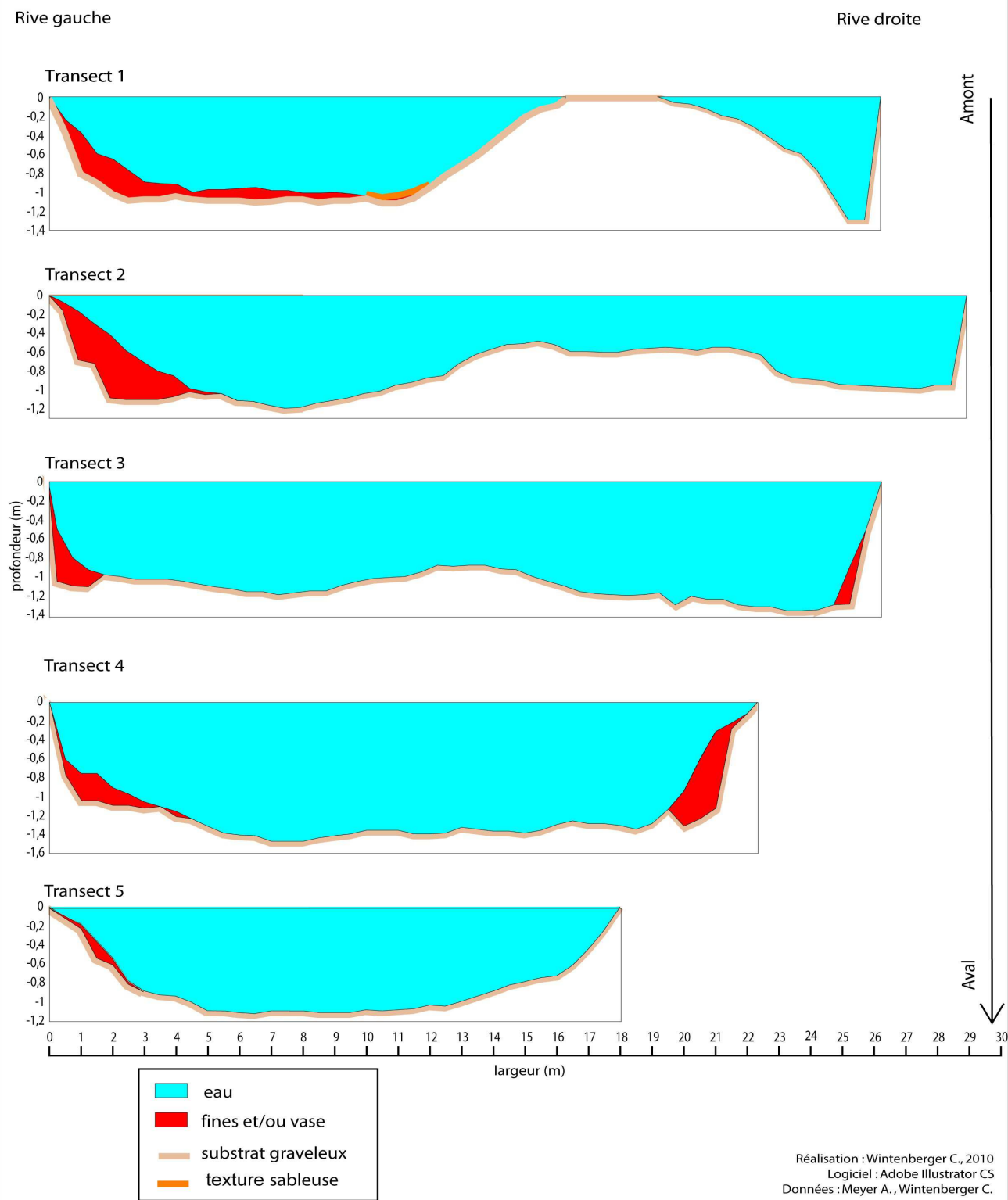


Figure 2.4 : Profils transversaux des transects du Schaftheu (SCHA). Données de 2010.

Le Schollengiessen (SCHOL référence)

Le Schollengiessen est situé sur l'île de Gerstheim, créée lors de l'aménagement en feston du Rhin à proximité de la commune de Gerstheim en 1967. L'île est occupée essentiellement par une forêt alluviale au stade pionnier (saulaie-peupleraie) parcourue par cet ancien chenal de tressage, le Schollengiessen.

Le Schollengiessen est alimenté en eau par le Vieux-Rhin (Fig.2.5), qu'il rejoint à nouveau à son exutoire. Le Schollengiessen n'a jamais été déconnecté et il est considéré comme un site de **référence**. Les cinq transects sont situés sur un tronçon rectiligne à partir de la connexion. Ils ont une morphologie similaire, avec une largeur constante d'environ 26 m et une profondeur maximale comprise entre 2 et 3 m (Fig.2.6). Les dépôts limoneux présentent une épaisseur croissante de l'amont vers l'aval.

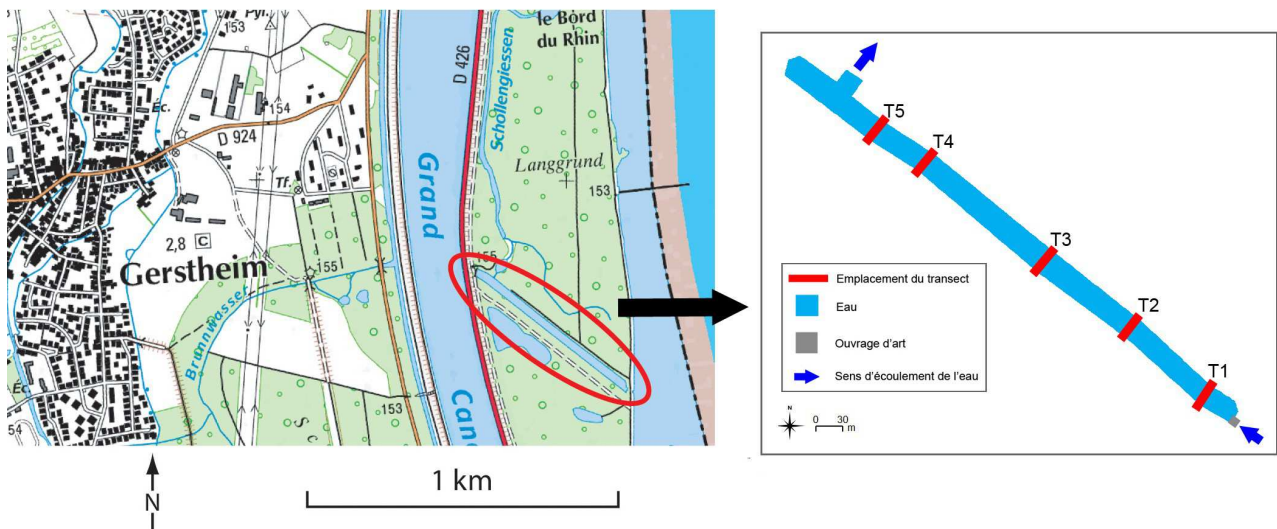


Figure 2.5 : Localisation du Schollengiessen (SCHOL) et positionnement des transects.

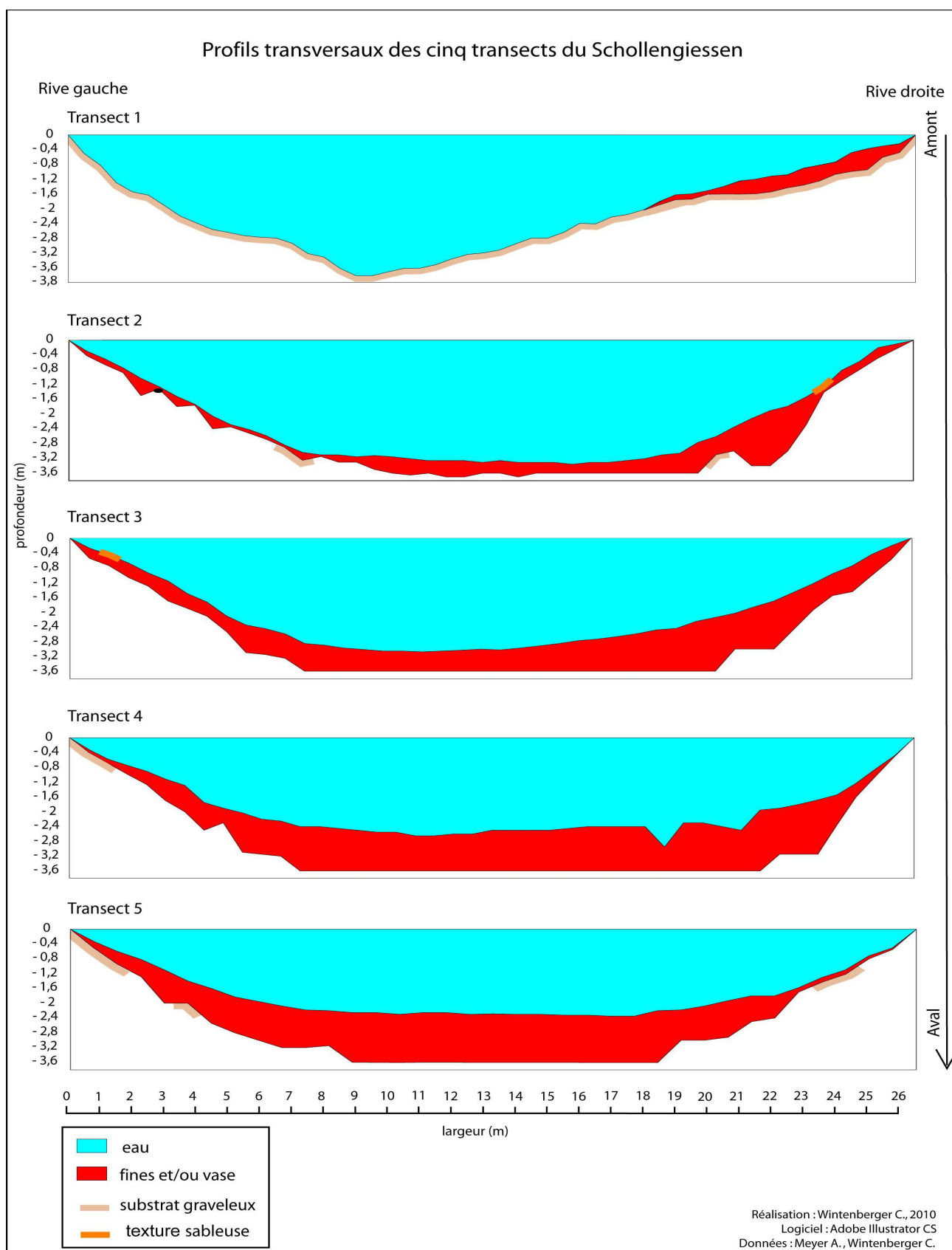


Figure 2.6 : Profils transversaux des transects du Schollengiessen (SCHOL). Données de 2010.

L'Eiswasser (EISUP & EISDW 2002)

L'Eiswasser est une rivière entièrement reconstituée par recreusement d'un ancien chenal à sec et reconnecté en **2002** au Rhin. A son exutoire l'Eiswasser se jette dans le CCD. Les travaux de restauration ont été menés dans le cadre des programmes Interreg IIc et IRMA. La restauration a été pilotée par VNF et EDF et menée en concertation avec les communes d'Artzenheim, Baltzenheim, Biesheim et Kunheim.

Ce site est divisé en deux pseudo-réplicats, car : 1. la zone restaurée est longue (1,1 km), ce qui assure une certaine indépendance des deux pseudo-réplicats ; 2. ces deux sites possèdent une couverture végétale correcte, avec un recouvrement supérieur à 20 %. L'Eiswasser Amont (EISUP) est situé directement après la prise d'eau et l'Eiswasser Aval (EISDW) se situe à environ 1 km en aval du premier site, à proximité de la D52 (Fig.2.7).

Les transects de l'Eiswasser Amont EISUP sont situés à une centaine de mètres de l'ouvrage de prise d'eau. Les transects 1 et 2 sont des transects peu profonds, avec des substrats essentiellement graveleux et de petits dépôts limoneux le long de la rive gauche, la largeur variant de 4 m au transect 1 à 8 m au transect 2 (Fig.2.8). Les transects 3 à 5 sont caractérisés par des dépôts limoneux de faible épaisseur, d'une vingtaine de centimètres en moyenne, le long des transects. Ces trois transects présentent une morphologie différente, avec une largeur de 5 à 6 m, et une profondeur variant entre 0,4 et 1 m.

Les cinq transects de l'Eiswasser Aval EISDW présentent une profondeur constante, entre 0,8 et 1 m (Fig.2.9). La largeur varie selon les transects, entre 7 et 13 m, avec les transects les moins larges en amont (transects 1 et 2) et les plus larges en aval (transect 3 à 5). Les dépôts limoneux sont importants et étendus, atteignant par endroit jusqu'à 80 cm de profondeur, sauf pour le transect 1. Les dépôts forment des plateaux le long des berges pour les transects 3 et 4.

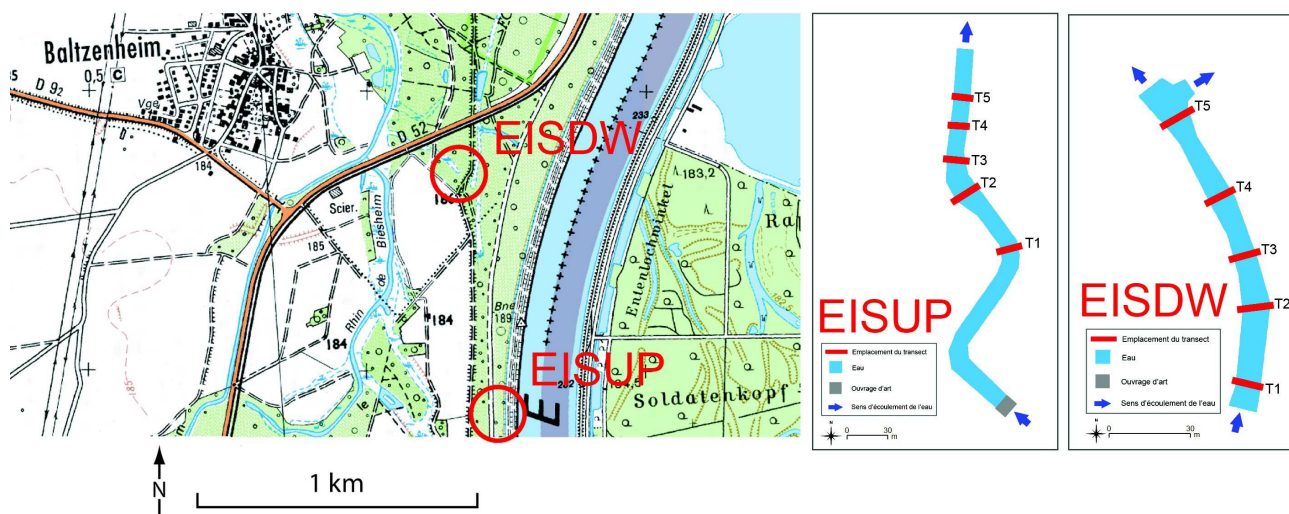


Figure 2.7 : Localisation de l'Eiswasser Amont (EISUP) et Aval (EISDW) et positionnement des transects.

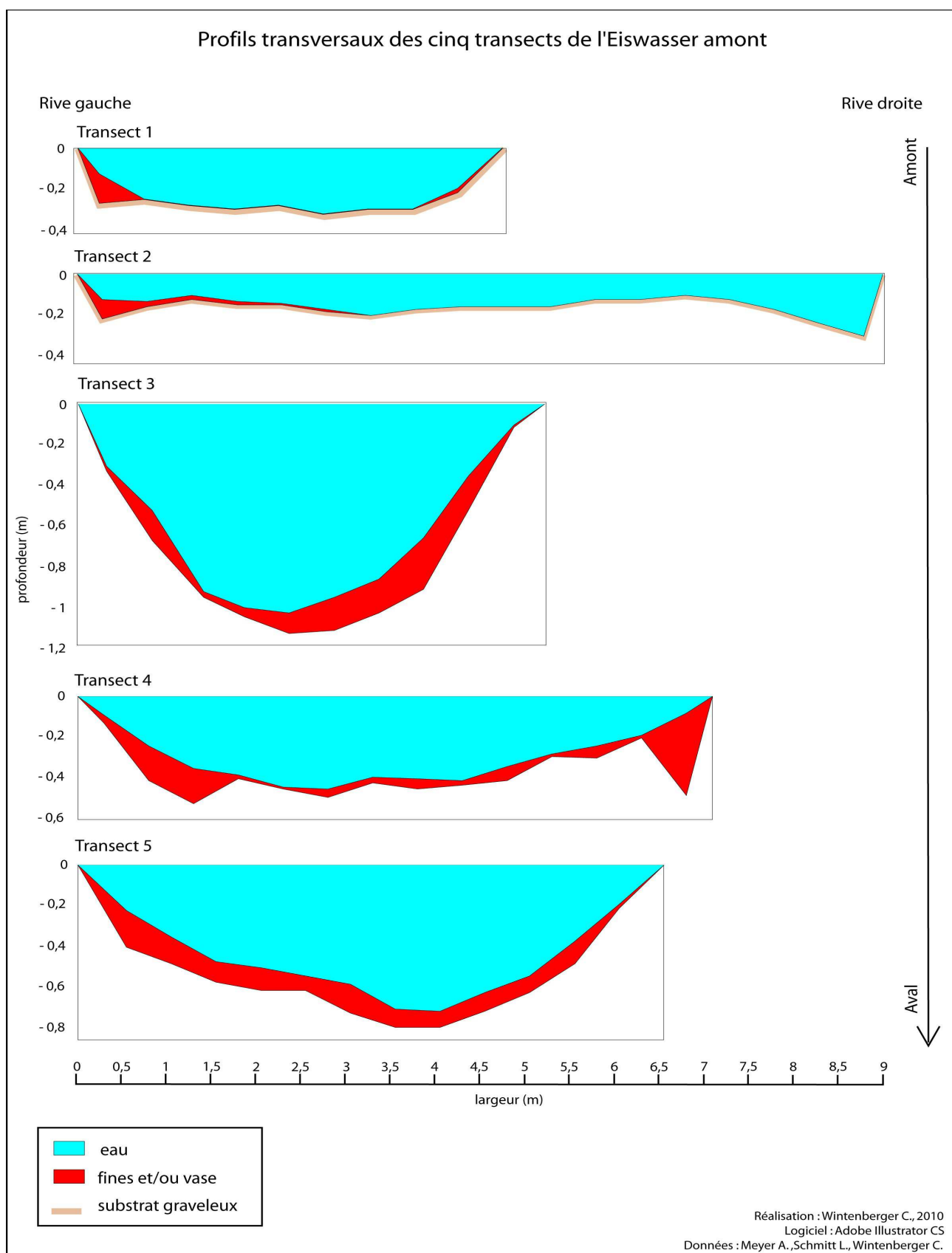


Figure 2.8 : Profils transversaux des transects de l'Eiswasser Amont (EISUP). Données de 2010.

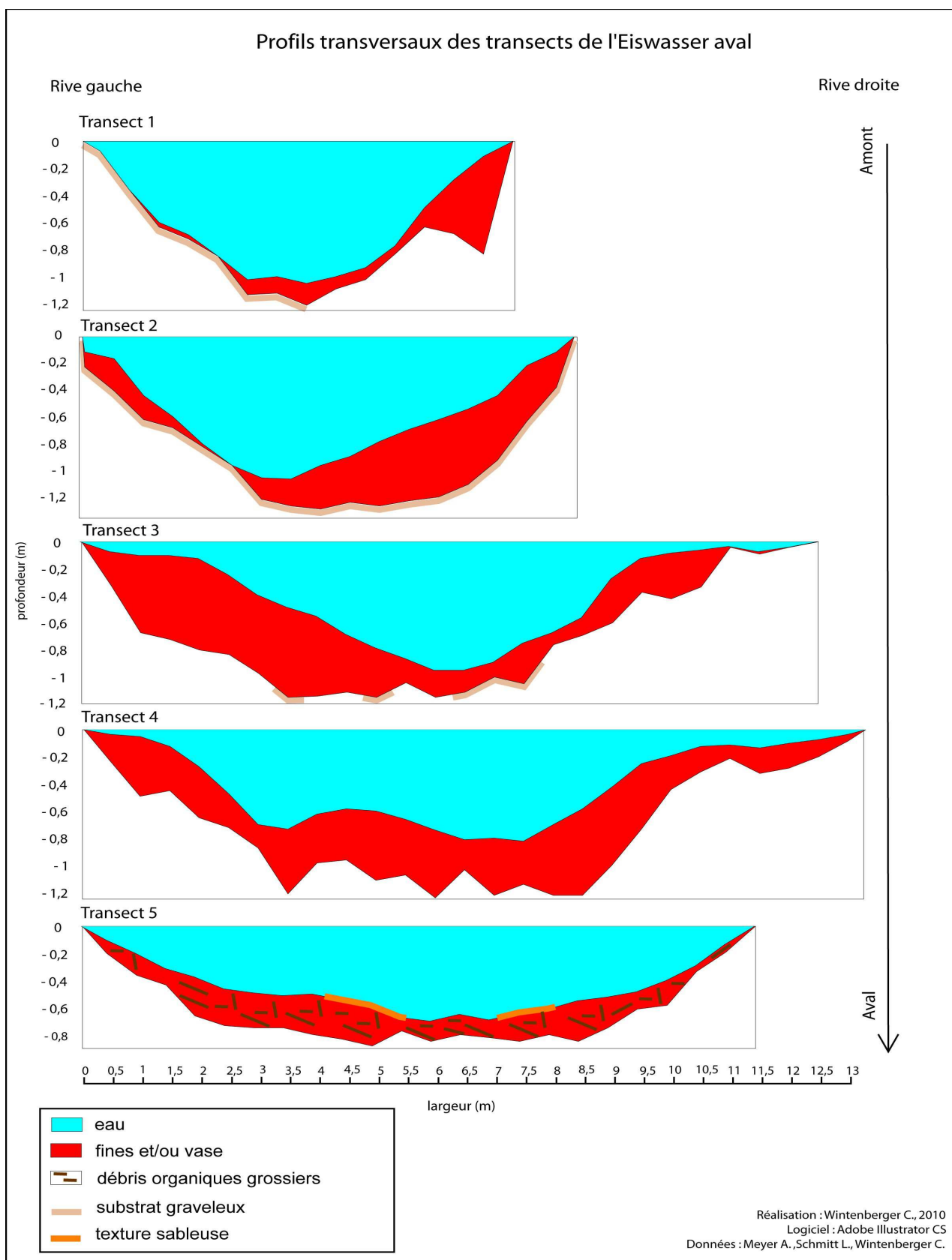


Figure 2.9 : Profils transversaux des transects de l'Eiswasser Aval (EISDW). Données de 2010.

Le Rossmoerder (ROSS 2004)

Le Rossmoerder situé dans le massif forestier alluvial d'Offendorf, au nord de Strasbourg (Fig.2.10) a bénéficié d'une remise en eau et d'un désenvasement. Cette restauration a eu lieu en **2004** dans le cadre du programme LIFE-Nature Rhin Vivant (Action C2 ; LIFE00 NAT/F/007277). La restauration a été pilotée par VNF, le CSA et l'ONF et menée en concertation avec la commune d'Offendorf. L'ouvrage de prise d'eau a été conçu pour permettre un débit de 3 à 7 m³/s avec une maîtrise de ce débit grâce à une vanne pouvant réguler le débit et l'interrompre en cas, par exemple, de pollution de l'eau. Cette partie restaurée rejoint le cours principal du Rossmoerder, qui fait l'interface entre la réserve biologique à l'est et la réserve naturelle nationale de la forêt d'Offendorf. Le cours principal du Rossmoerder se jette dans le CCD à son exutoire.

Le Rossmoerder est alimenté par le Rhin, via le port d'Offendorf. Le tronçon étudié est situé après la connexion. Les transects 1 et 2 sont relativement éloignés l'un de l'autre avec des écarts de 30 m, alors que les transects 3 à 5 sont regroupés, avec des écarts de moins de 10 m (Fig.2.11). Les transects 1 et 2 sont caractérisés par des substrats graveleux et la quasi-absence de dépôts limoneux. Des dépôts limoneux plus conséquents sont observés sur les autres transects, en particulier sur le transect 3. La largeur varie entre 5 et 8 m, les transects 1 et 3 étant les plus larges.

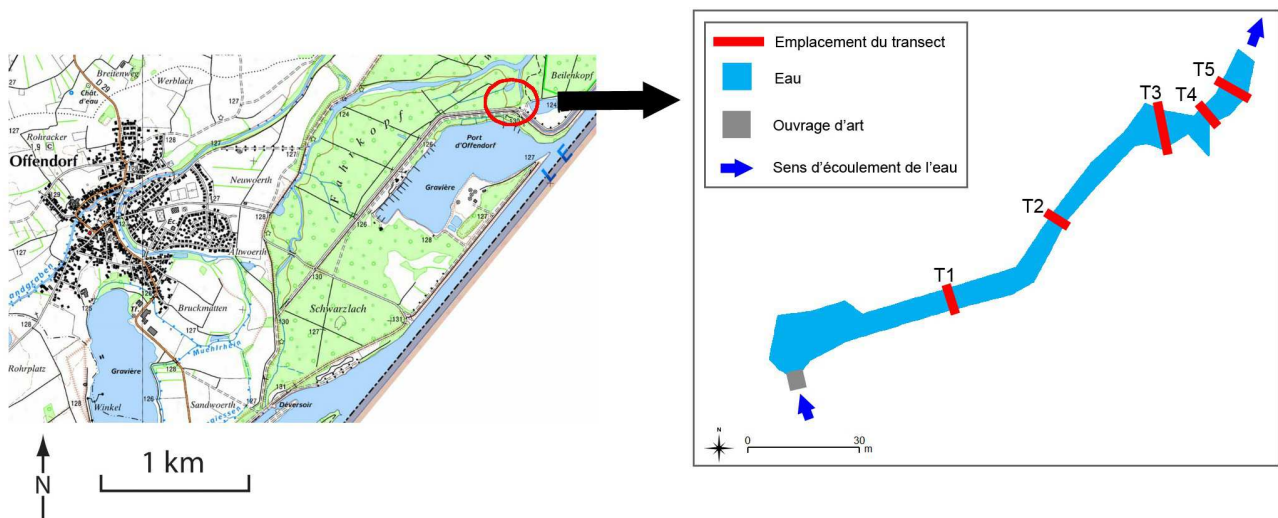


Figure 2.10 : Localisation du Rossmoerder (ROSS) et positionnement des transects.

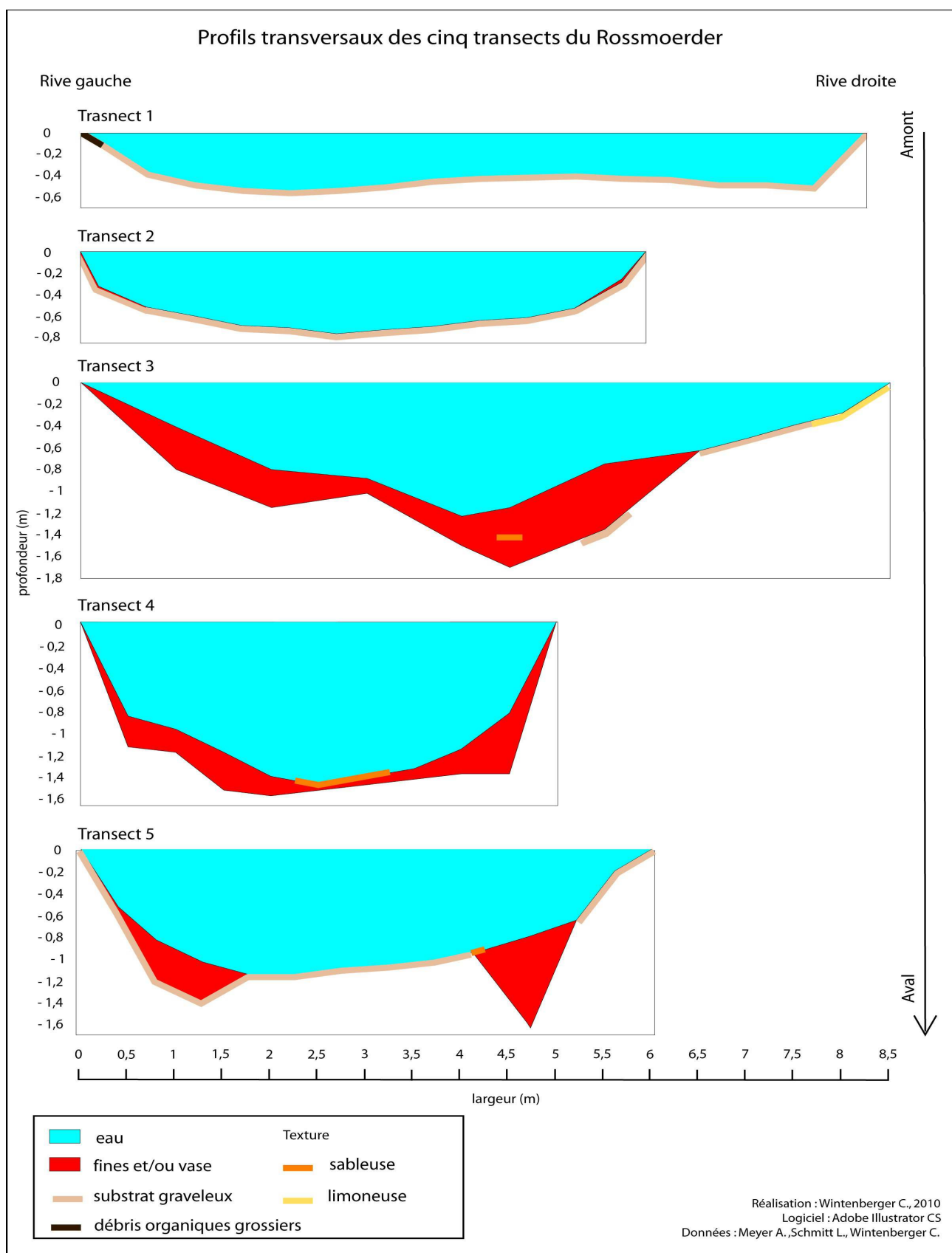


Figure 2.11 : Profils transversaux des transects du Rossmoerder (ROSS). Données de 2010.

Le Fahrgiessen (FAHR 2006)

Le Fahrgiessen longe le massif forestier situé entre Seltz et le Rhin (Fig.2.12). Il a bénéficié en 2006 d'une remise en eau, d'un désenvasement et de coupes sélectives d'arbres sur la rive. Cette restauration a eu lieu dans le cadre du programme LIFE-Nature Rhin Vivant (Action C1 ; LIFE00 NAT/F/007277). La restauration a été pilotée par VNF et le CSA et menée en concertation avec la communauté des communes du delta de la Sauer. Le Fahrgiessen se jette dans la Sauer à Seltz. La Sauer forme un delta avant de se jeter dans le Rhin et ce delta est une réserve naturelle rhénane depuis 1995.

Le Fahrgiessen est alimenté en eau par le Rhin grâce à un ouvrage d'art et passe sous la digue des hautes eaux grâce à un deuxième ouvrage d'art. Il possède une caractéristique particulière : le sens du courant s'inverse lorsque le débit du Rhin est faible (inférieur à $600 \text{ m}^3/\text{s}$) et le Fahrgiessen est alors alimenté en eau par la Sauer.

Le tronçon étudié mesure 28 m de large, et 2 m de profondeur (Fig.2.13). Depuis la reconnexion une fosse d'affouillement s'est progressivement creusée au niveau du transect 1 et a conduit à la formation d'un seuil entre les transects 1 et 2, approximativement 2 ans après la reconnexion. La forte vitesse du courant juste après la connexion empêche la formation de dépôts limoneux au niveau du transect 1, alors que ces dépôts sont importants sur les autres transects avec une épaisseur pouvant atteindre 80 cm. Ces dépôts ne sont pas distribués de manière uniforme sur les transects 2 et 4 : une absence de dépôts fins est observée au milieu du chenal, le substrat y restant graveleux.

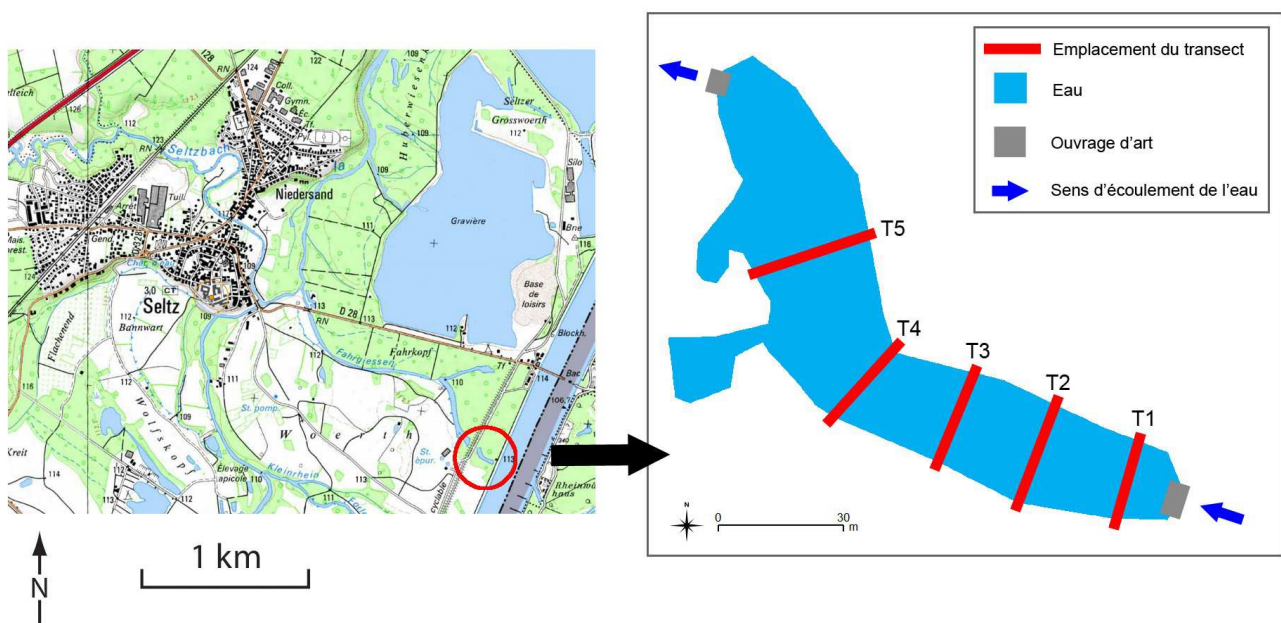


Figure 2.12 : Localisation du Fahrgiessen (FAHR) et positionnement des transects.

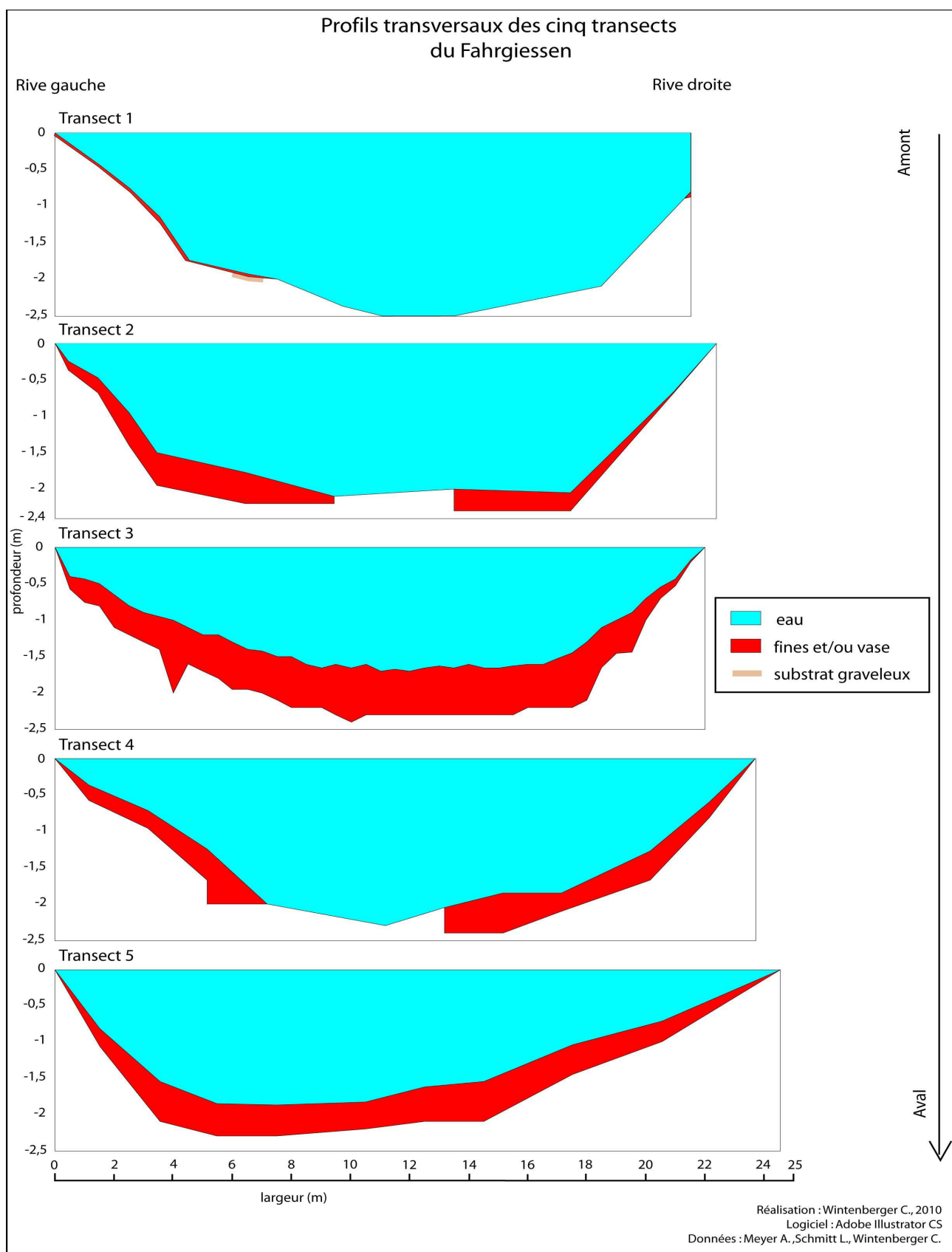


Figure 2.13 : Profils transversaux des transects du Fahrgiessen (FAHR). Données de 2010.

1.3 Description des sites connectés au contre-canal de drainage

L'Altwasser (ALT 2006)

L'Altwasser est une rivière traversant le massif forestier de Rhinau-Daubensand (Fig.2.14). Cette rivière a été restaurée en **2006** dans le cadre du programme LIFE-Nature Rhin Vivant (Action C5 ; LIFE00 NAT/F/007277). La restauration a été pilotée par VNF et l'ONF et menée en concertation avec la commune de Rhinau.

L'Altwasser est alimenté en eau par le CCD par une connexion de surface. L'Altwasser rejoint le CCD à son exutoire. Un ouvrage d'art est situé entre les transects 1 et 2, afin de permettre à la rivière de passer sous la D20.

Les transects de l'Altwasser montrent une grande diversité de profils, avec des profondeurs et largeurs relativement variables (Fig.2.15). Le principal substrat est graveleux et occupe surtout le milieu du chenal. Des blocs sont présents dans les transects 1 et 2. Les dépôts limoneux sont très importants au transect 5, absent du transect 4, peu profond et large, et situés le long des berges sur les autres transects. Les transects 1, 3 et 5 sont les plus profonds, avec une profondeur d'environ 1 m, tandis que les transects 2 et 4 ont une profondeur plus faible de l'ordre de 40 cm. La largeur moyenne est d'environ 6,5 m. Les transects 1 et 3 ont une largeur d'environ 8 m.

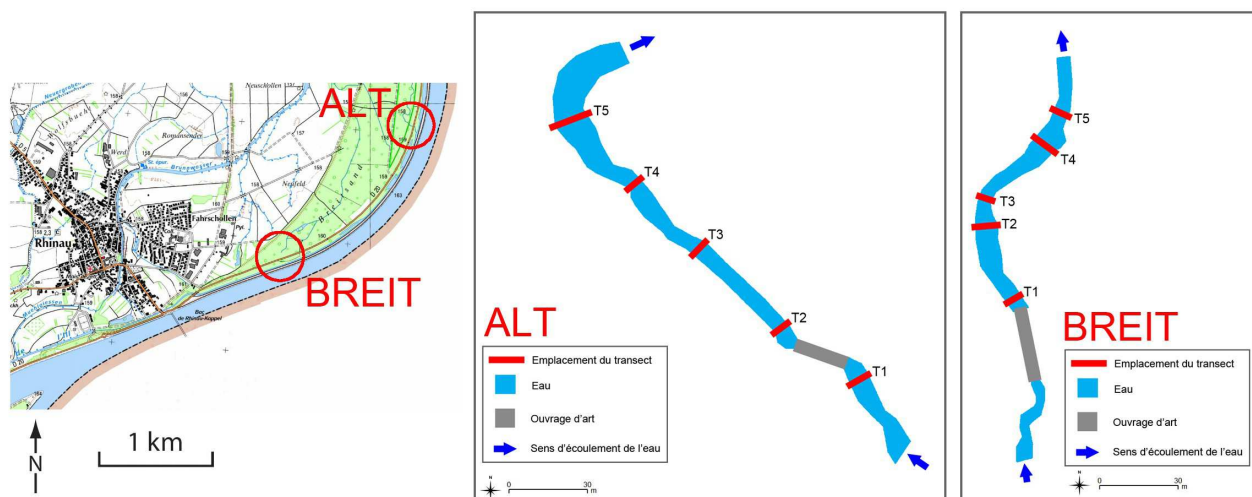


Figure 2.14 : Localisation de l'Altwasser (ALT) et du Breitsandgiessen (BREIT), et positionnement des transects.

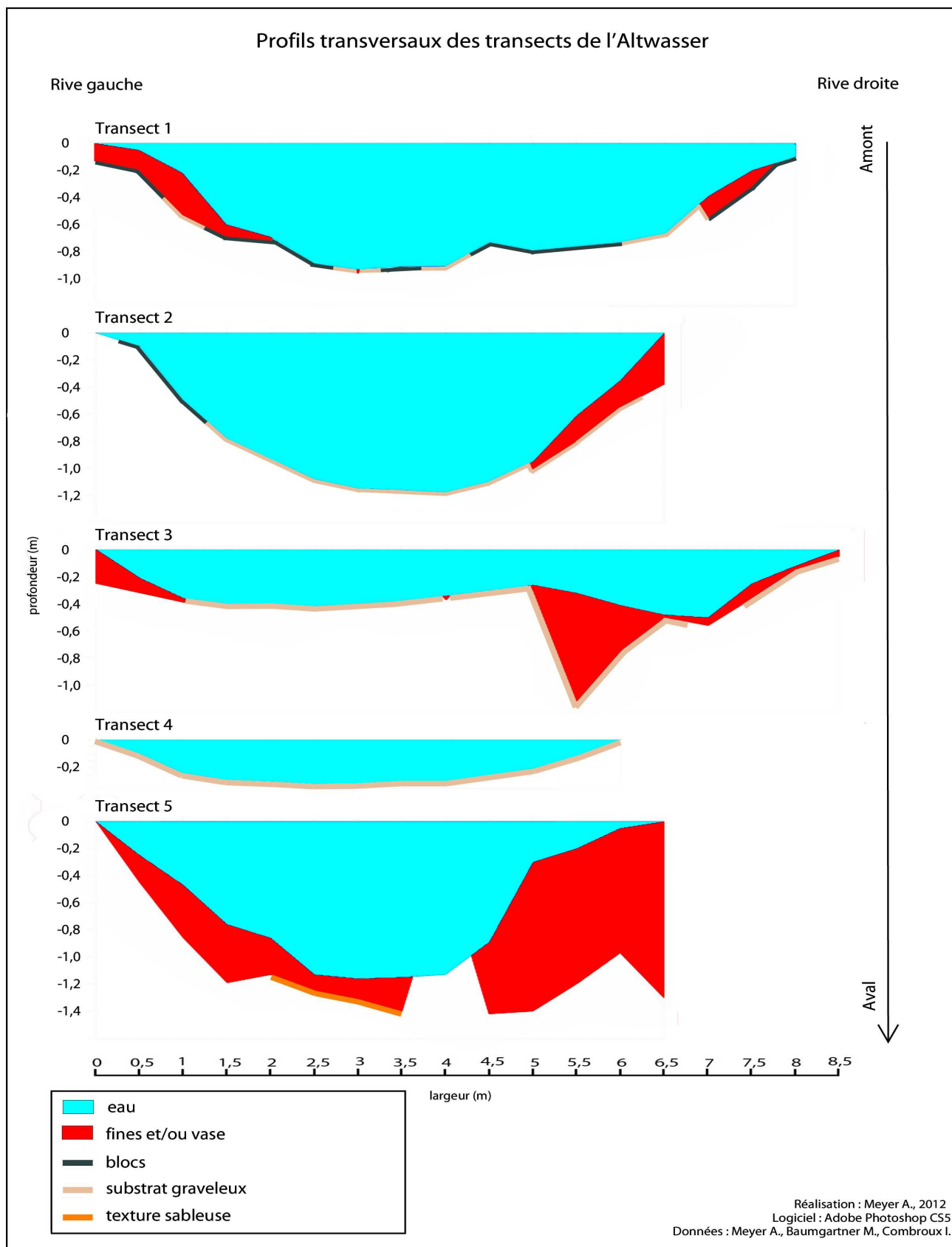


Figure 2.15 : Profils transversaux des transects de l'Altwasser (ALT). Données de 2011.

Le Breitsandgiessen (BREIT 1998)

Le Breitsandgiessen est une rivière traversant le massif forestier de Rhinau-Daubensand (Fig.2.14). Cette rivière a été restaurée en **1998** dans le cadre du Plan d'Action Rhin (PAR). La restauration a été pilotée par VNF et menée en concertation avec la commune de Rhinau.

Le Breitsandgiessen est très similaire à l'Altwasser. Il est connecté par une connexion de surface au CCD, dans lequel il se rejette à son exutoire. Un ouvrage d'art est situé peu après la connexion afin de permettre à la rivière de passer sous la route D20.

Les transects du Breitsandgiessen ont une faible profondeur, comprise généralement entre 0,6 et 0,75 cm (Fig.2.16). Le substrat principal est graveleux, mais il faut noter la présence de substrats plus sableux, en particulier sur les transects 4 et 5. Les dépôts limoneux sont peu étendus et peu épais. Des blocs sont présents sur le transect 1, situé juste après l'ouvrage d'art. La largeur moyenne est d'environ 5 m.

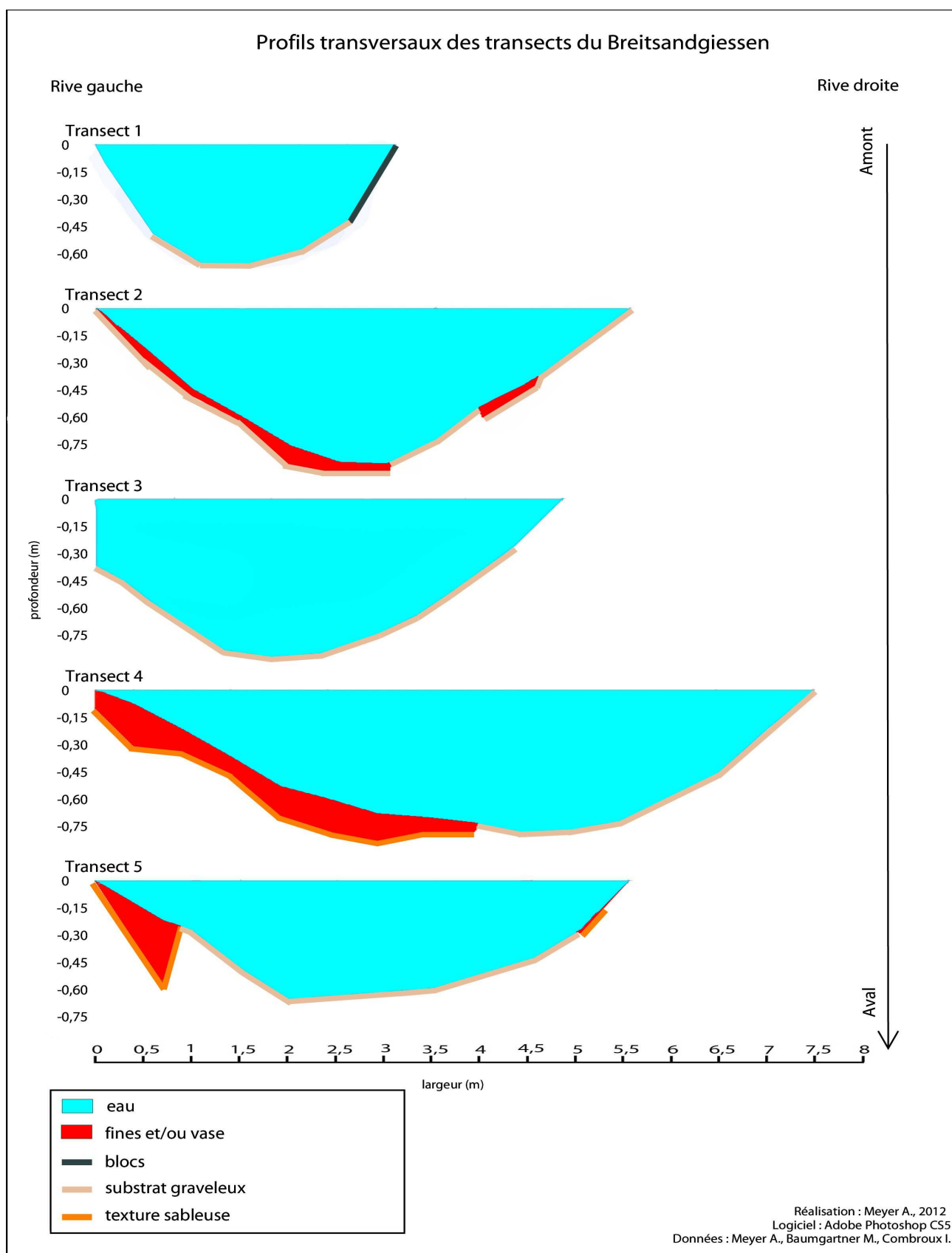


Figure 2.16 : Profils transversaux des transects du Breitsandgiessen (BREIT). Données de 2011.

Le Weisswasser (WEISS 2006)

Le Weisswasser (aussi dénommé Wisswasser) est une rivière située au sud de Strasbourg, à proximité du pont Pfimlin qui enjambe le Rhin (Fig.2.17). Cette rivière a été restaurée en **2006** dans le cadre du programme LIFE-Nature Rhin Vivant (Action C4 ; LIFE00 NAT/F/007277). La restauration a été pilotée par VNF, le CSA et l'ONF et menée en concertation avec la ville de Strasbourg.

Le Weisswasser est connecté au CCD par l'intermédiaire de deux ouvrages d'art. Le Weisswasser rejoint le Bois d'Illkirch-Graffenstaden avant de rejoindre le cours du Rhin Tortu.

Ce site est caractérisé par d'importants dépôts limoneux et la présence de substrats sableux (Fig.2.18). Le transect 1 est particulier, car plus large (10 m) et plus profond (1,2 m) que les autres transects. Les dépôts, couvrant tout le transect, sont très profonds sur ce transect et atteignent 1 m d'épaisseur. Les transects 2 et 3 se démarquent par la présence d'une zone sans dépôts près de la rive gauche et des dépôts plus épais en rive droite, ces deux observations étant sans doute liées à la courbure de la rivière à cet endroit. Les transects 2 à 4 présentent une largeur (6 m) et une profondeur (environ 1m) similaires. Le transect 4 présente une zone sans dépôts désormais située au centre du chenal. D'importants dépôts limoneux sont de nouveau observés sur le transect 5.

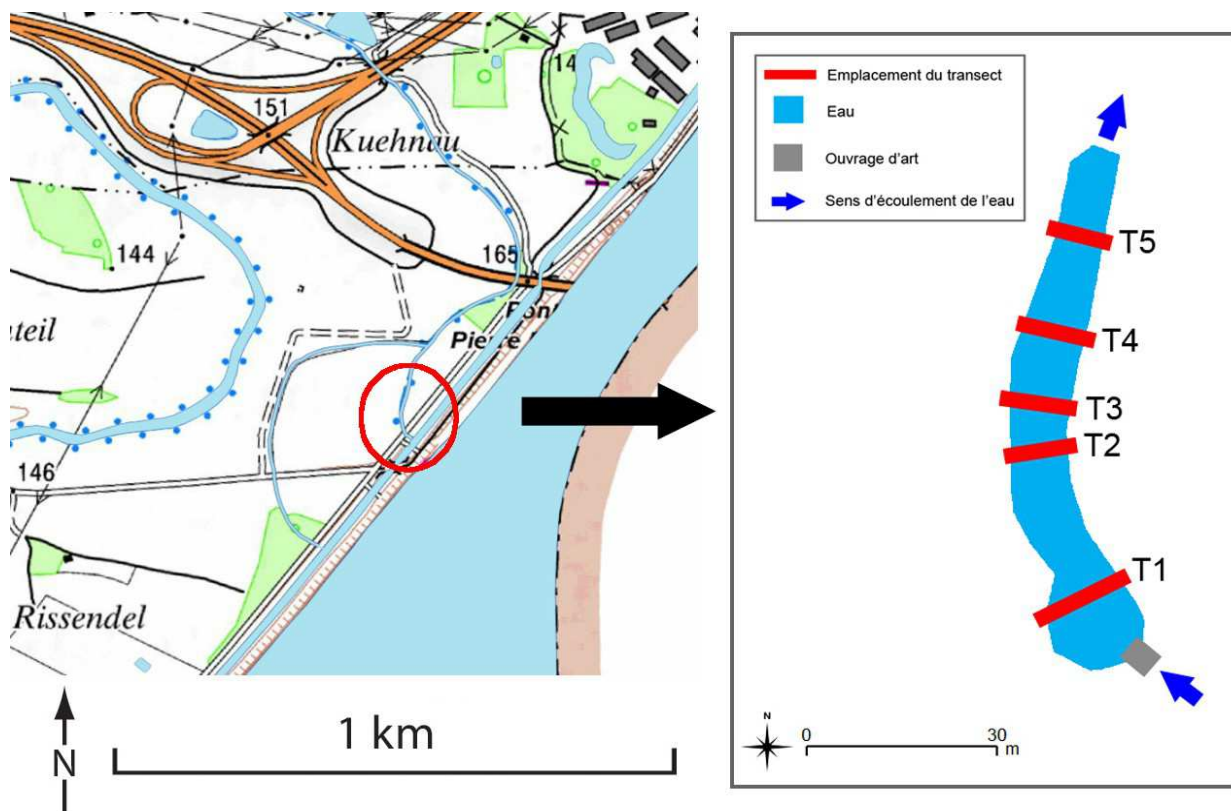


Figure 2.17 : Localisation du Weisswasser (WEISS) et positionnement des transects.

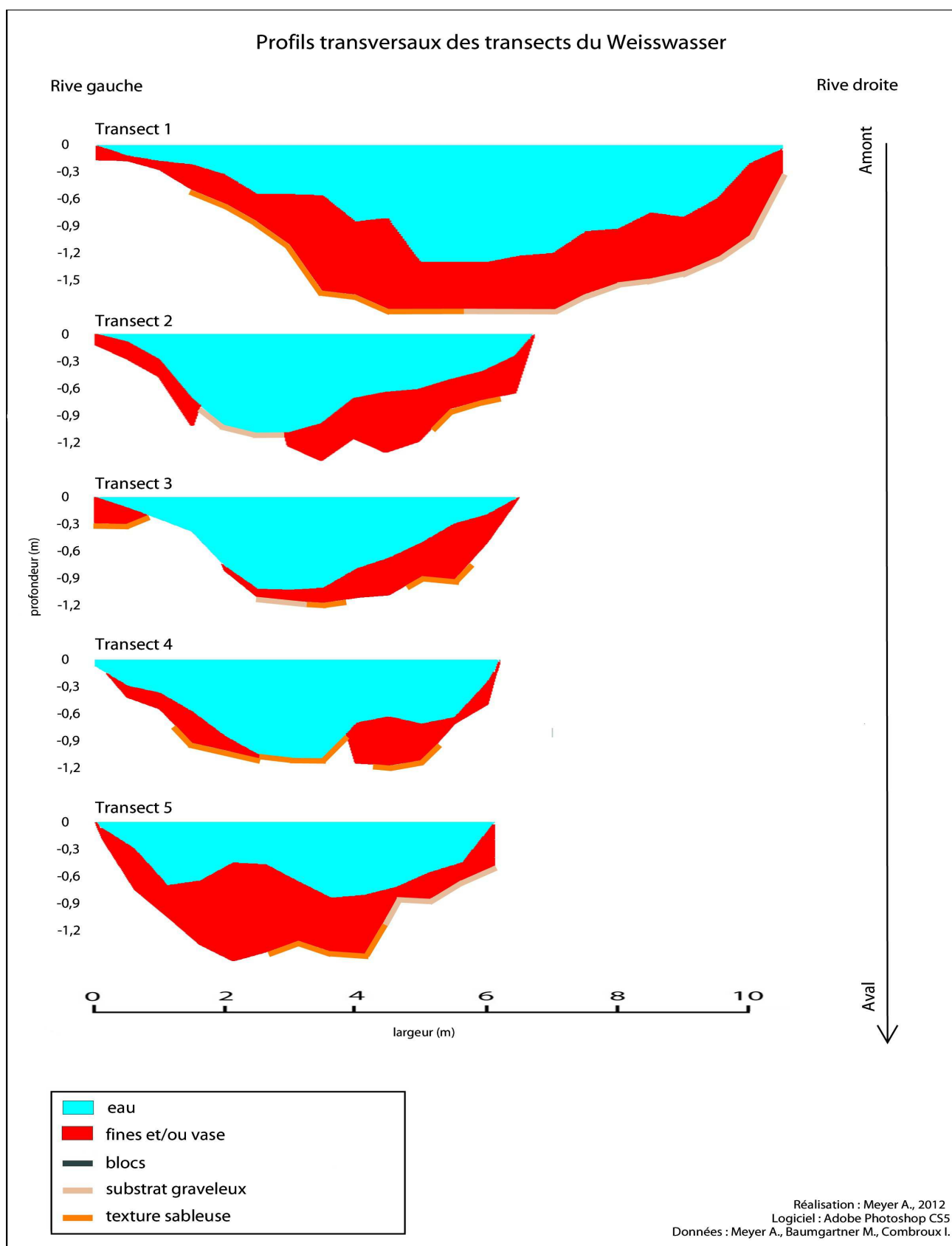


Figure 2.18 : Profils transversaux des transects du Weisswasser (WEISS). Données de 2011.

1.4 Description des sites situés sur le polder d'Erstein

Le polder d'Erstein est un bassin de rétention de crue de 600 hectares, situé sur les territoires des communes d'Erstein, Plobsheim et Nordhouse (Fig.2.19). Il a été construit pour stocker jusqu'à 8 millions de m³ d'eau, sous la maîtrise d'ouvrage de VNF et dans le cadre de convention franco-allemande du 6 décembre 1982. Il est prévu que le polder soit mis en eau pour la rétention des crues dès que le débit du Rhin dépasse 3600 m³/s.

La construction a nécessité 5 ans, de 1999 à 2004, date de la première mise en eau. Elle a conduit à renforcer les digues, à construire des ouvrages de prises d'eau et de vidange et à recalibrer le CCD afin de permettre l'évacuation des eaux.

Dans le polder d'Erstein, il est prévu que les Giessen, anciens bras de tressage et anastomoses du Rhin, soient réalimentés par les eaux du Rhin lorsque le débit du Rhin à Strasbourg dépasse les 1550 m³/s (statistiquement, 50 jours par an). Lors de cet événement, l'ouvrage de prise secondaire (la connexion du Kaltergiessen ; voir Fig.2.19) apporte un débit de 3 à 4 m³/s. Une submersion écologique est prévue, normalement une fois par an, dans le cas où le débit du Rhin est supérieur à 1800 m³/s. Comme pour la redynamisation des Giessen, la mise en eau passe par l'ouverture des ouvrages de prise secondaire. La submersion écologique permet une mise en eau partielle du polder, avec une hauteur d'eau moyenne d'environ 75 cm, et ce pour une durée maximale de 15 jours consécutifs. Le choix des 1800 m³/s correspond au débit à partir duquel le lit majeur était traditionnellement submergé avant la canalisation du Rhin.

Le polder est inventorié comme Zone Nationale d'Intérêt Faunistique et Floristique (ZNIEFF). La majeure partie du massif forestier est classée en forêt de protection, régime forestier spécial interdisant le défrichement et la construction d'infrastructures, et permettant le contrôle de la circulation du public et des véhicules motorisés. La partie est du polder, d'une surface de 180 ha, est classée comme réserve naturelle (réserve naturelle nationale du polder d'Erstein) depuis 1989.

Le Langgiessen s'écoule dans la partie ouest du Polder. Il est connecté au CCD par un ouvrage d'art et est considéré comme un site de **référence**, car il était déjà connecté au CCD avant les travaux d'aménagement du Polder. En aval le Langgiessen se jette dans le canal d'évacuation des eaux du polder.

The map shows the Langscholten polder, a green area surrounded by water (blue). Key features include:

- Geïssenscholten d'Erstein**: A central area within the polder.
- Bois de Sommerley**: A wooded area on the left.
- Wachhoelderie**: A field area in the center.
- Kuhgründ de Dauvrand**: A field area at the bottom.
- Forêt Domaniale**: A forest area on the right.
- Langscholten**: The name of the polder, written in large red letters.
- KUP** and **KALT**: Two specific locations marked with red circles and labeled in large red letters.
- Water Management Infrastructure**: Includes various canals (e.g., 'Canal de la Vierge', 'Canal de la Vierge'), dikes, and a 'Réserve naturelle'.
- Scale and Orientation**: A scale bar indicates 1 km. A north arrow points upwards.

54

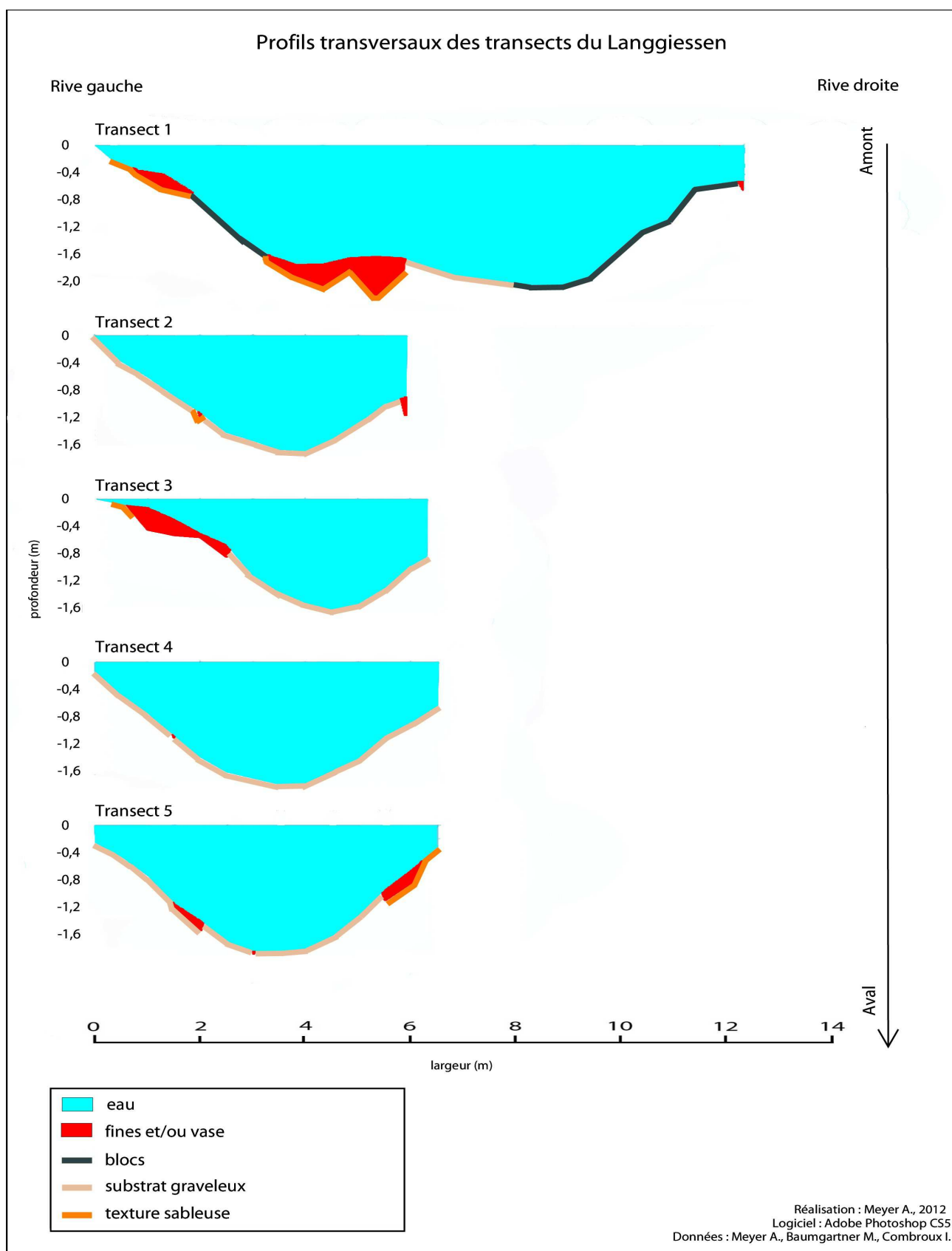


Figure 2.20 : Profils transversaux des transects du Langgiessen (LANG). Données de 2011.

Le Kuppengiessen (KUP 2002)

Le Kuppengiessen s'écoule dans la partie sud-ouest du Polder (Fig.2.19). Les travaux de restauration du Kuppengiessen mis en oeuvre en 2002 ont consisté en la reconnexion de ce bras au CCD par la construction d'un ouvrage à vanne. La connexion au CCD est située en amont de celle du Langgiessen. En aval le Kuppengiessen rejoint le cours du Schutzengiessen.

Les trois premiers transects sont caractérisés par de faibles dépôts et un substrat essentiellement sableux-graveleux (Fig.2.21). La largeur reste relativement constante sur l'ensemble du tronçon étudié, entre 6 et 7 m de large. La profondeur augmente graduellement d'amont en aval, passant de 1m de profondeur au transect 1 à 1,5 m au transect 5. Des dépôts limoneux d'une quarantaine de centimètres d'épaisseur en moyenne sont observés sur les transects 4 et 5, et couvrent presque l'intégralité de ces deux transects.

Le Kaltergiessen (KALT 2002)

Le Kaltergiessen coule dans la partie sud-est du Polder (Fig.2.19). Il est connecté au Rhin seulement lors de la redynamisation des Giessen, c'est-à-dire lorsque le débit du Rhin à Strasbourg dépasse les 1550 m³/s. Ainsi en conditions "normales" le Kaltergiessen est alimenté par les eaux phréatiques, influencées par les eaux d'infiltration du Rhin (VNF 2008) et le courant y est donc très faible. En aval une partie des eaux du Kaltergiessen rejoint le cours du Schutzengiessen, tandis que l'autre s'écoule vers le nord et rejoint un canal de drainage.

Les transects sont situés le long du tronçon prenant naissance juste après le bassin d'expansion situé au niveau de la prise d'eau. Les transects sont morphologiquement similaires, avec une profondeur moyenne de 80 cm et une largeur moyenne de 12 m (Fig.2.22). Les dépôts limoneux sont principalement situés le long des rives, en particulier le long de la rive gauche, et ils couvrent le transect 1 dans son intégralité et presque tout le transect 3. Des substrats graveleux occupent le centre du chenal sur les transects 2, 3 et 5.

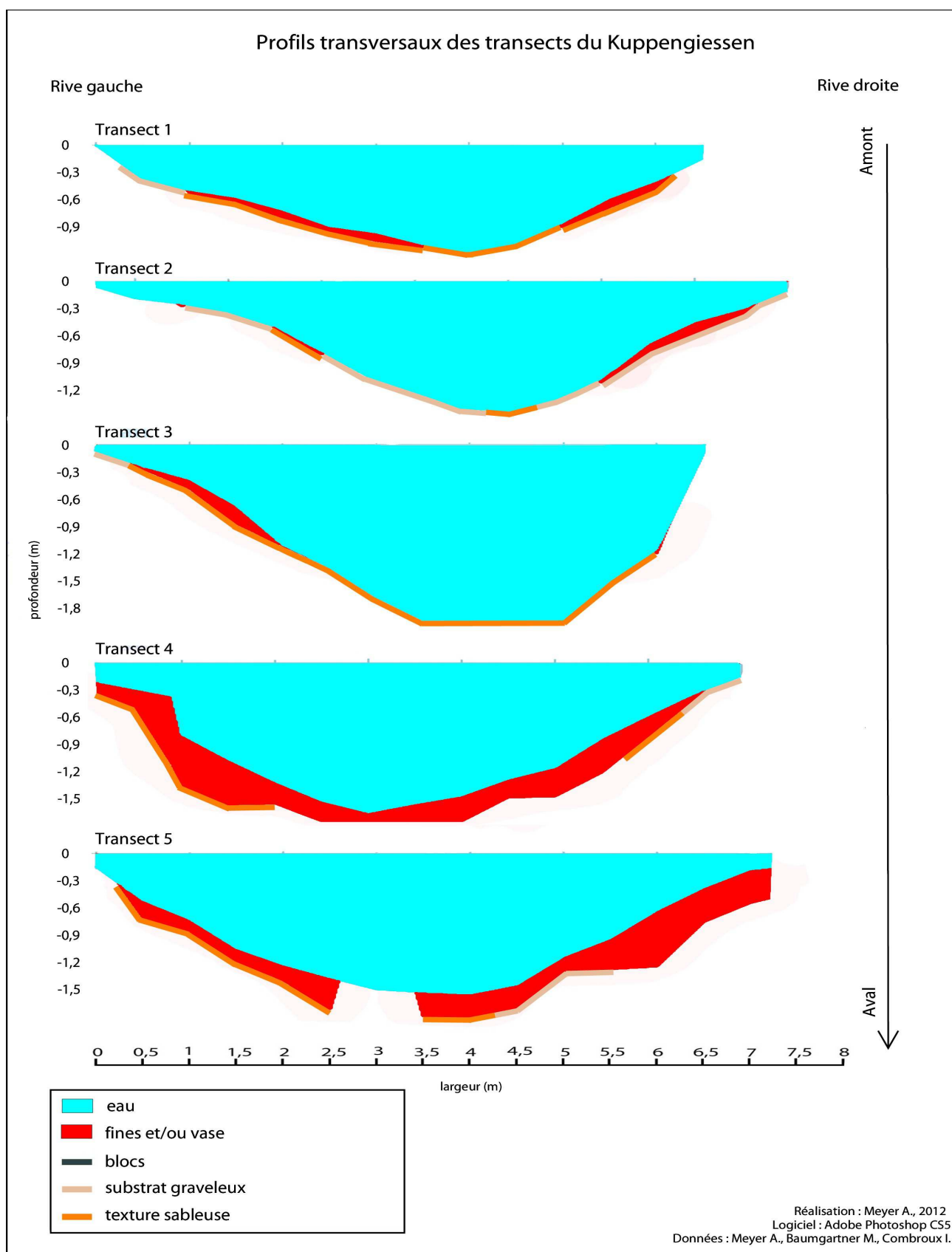


Figure 2.21 : Profils transversaux des transects du Kuppengiessen (KUP). Données de 2011.

2. Paramètres suivis

2.1 Végétation aquatique

2.1.1 Relevés phytosociologiques

Les relevés phytosociologiques effectués prennent en compte uniquement les macrophytes (hydrophytes et hélophytes). Ces relevés ont consisté à identifier les espèces et estimer leur recouvrement sur les surfaces étudiées, transects ou tronçons. Les espèces ont été identifiées grâce à de multiples ouvrages : Société d'Etude de la Flore d'Alsace (1982), Rodriguez et Verdon (1996), Montégut (2003), Bailly et al (2004), Lauber et Wagner (2007), Bailly et Schaefer (2010). La nomenclature suit celles de Preston (1995) et de Tutin et al (1964-1980). Les recouvrements des espèces sont estimés en pourcentage de la surface étudiée et peuvent être ainsi facilement transformés en indice d'abondance de Braun-Blanquet (Braun-Blanquet 1968). Par défaut, le couvert minimum attribué lorsqu'un seul individu est présent est 0.1 %. En complément d'une analyse par transect un relevé phytosociologique a été fait sur l'ensemble du tronçon dans la mesure où la composition floristique s'avérait homogène.

Sur chaque site, les relevés ont été effectués sur les transects et sur l'ensemble du tronçon étudié (du transect 1 à 5). Les relevés ont été effectués à pied en waders lorsque la profondeur le permettait, sinon les sites étaient parcourus en canot pneumatique et les relevés effectués à l'aide d'un hydroscope et d'un râteau.

2.1.2 Analyses des communautés végétales

2.1.2.1 Indices de biodiversité

Pour chaque site et chaque campagne des indices classiques de description des communautés végétales ont été calculés :

Richesse spécifique S

La richesse spécifique est un indice de biodiversité qui consiste simplement à dénombrer le nombre d'espèces d'une zone d'étude. Il a été choisi d'utiliser le terme "richesse spécifique" en lieu et

place de "richesse taxonomique", car la majorité des taxons a été identifiée au niveau de l'espèce.

Indice de Shannon H'

L'indice de Shannon est un indicateur de biodiversité. Il prend en compte la richesse spécifique et la distribution des individus entre les espèces. Il varie entre zéro et un maximum théorique infini, mais il est généralement compris entre zéro et cinq. Une telle valeur peut être atteinte lorsque le site en question a une richesse spécifique importante et une absence d'espèce dominante. Cet indice est calculé avec la formule suivante :

$$[\text{Eq.1}] H' = - \sum (p_i / \ln(p_i))$$

avec p_i la fréquence de l'espèce i sur le site.

Indice d'équitabilité J

L'indice d'équitabilité est un indicateur de biodiversité couplé à l'indice de Shannon. Il permet de mettre en avant la présence d'une ou plusieurs espèces dominantes, et donc l'hétérogénéité des recouvrements des espèces végétales sur les sites. Cet indicateur varie entre zéro et un, avec une valeur proche de zéro lorsque l'hétérogénéité des recouvrements est grande. Cet indice est calculé avec la formule suivante :

$$[\text{Eq.2}] J = H' / \ln(S)$$

avec S la richesse spécifique du site.

Indice de similarité de Sørensen

L'indice de Sørensen (Sørensen 1948) permet de mesurer la diversité bêta entre deux communautés végétales, c'est-à-dire de comparer les listes d'espèces ou de taxons de deux communautés différentes. Il varie entre 0 (aucunes espèces communes) et 1 (toutes les espèces sont présentes dans les deux communautés). Cet indice est calculé de la manière suivante :

$$[\text{Eq.3}] \beta = 2c / (a + b)$$

avec a , la richesse spécifique de la première communauté, b , celle de la deuxième communauté, et c , les espèces communes aux deux communautés.

2.1.2.2 Etude des traits biologiques

La première difficulté lors de l'étude des traits biologiques d'une communauté est de définir quels traits utiliser. Le choix des traits morphologiques et reproductifs dépend des traits caractéristiques des macrophytes aquatiques, e.g. forme de croissance, flexibilité, reproduction végétative et dispersion potentielle. Le choix des traits écologiques est lié aux conditions particulières des zones inondables, e.g. résistance aux variations du niveau d'eau, niveau trophique et sédimentation. La base de données est fondée sur les données disponibles grâce aux travaux effectués par Bornette et al (1994) et Willby et al (2000). Un maximum d'espèces a été inclus dans cette analyse. Ainsi 40 des 44 espèces listées dans le chapitre 3 ont été incluses. *Amblystegium riparium* et *Nitella* sp. n'ont pas été prises en compte à cause de leur faible présence (présentes dans seulement deux relevés sur 49). Les algues (*Hildenbrandia rivularis* et le groupe des macro-algues, incluant *Cladophora* sp., *Enteromorpha intestinalis*, *Hydrodictyon reticulatum*, *Spirogyra* sp. et *Vaucheria* sp.) ont aussi été exclues, car tous les traits choisis ne peuvent être mesurés chez ces taxons. Au lieu d'exclure toutes les Characées du genre *Chara* sp., il a été décidé d'utiliser les traits de *Chara vulgaris* pour l'ensemble des relevés où des Characées étaient présentes, car cette espèce était la principale espèce de *Chara*. Les notes d'affinité de chaque espèce pour chaque modalité sont présentées dans le tableau 2.2, situé à la fin de ce chapitre.

Dans l'analyse de l'évolution temporelle des traits des communautés les données ont d'abord dû être transformées dans un codage flou (d'après Chevenet et al 1994). Un codage flou utilise des scores positifs afin de décrire l'affinité d'une espèce à différents modalités, ici les modalités de chaque trait. Pour chaque relevé phytosociologique et chaque modalité de traits x il a été calculé une note N_x :

$$[\text{Eq.4}] N_x = \sum (\log (R_y + 1) \cdot C_y)$$

avec R_y le recouvrement de l'espèce y dans le relevé (transformé par $\log(x+1)$ afin de normaliser les relevés et de rester cohérent avec les analyses du Chap.3), et C_y le coefficient (0, 1 ou 2) de l'espèce y pour la modalité de trait x. La note N_x est finalement divisée par la somme des notes N_t des différentes modalités d'un même trait pour donner la note finale N_{xf} d'une modalité d'un trait pour un relevé phytosociologique :

$$[\text{Eq.5}] N_{xf} = N_x / \sum (N_t)$$

En résumé, après ces différentes étapes, pour un trait avec 3 modalités (M1, M2 et M3) chaque modalité a une note finale entre 0 et 1, et le total des notes des modalités d'un même trait pour un relevé vaut 1. Exemple : M1 = 0,5 ; M2 = 0,3 et M3 = 0,2.

Les données des traits par espèce ont aussi été utilisées afin de calculer des indices de diversité fonctionnelle. Les indices calculés, FDiv, FEve et FRic, respectivement les indices de divergence fonctionnelle ("fonctionnal divergence"), d'uniformité fonctionnelle ("fonctionnal evenness") et de richesse fonctionnelle ("fonctionnal richness") ont été calculés à l'aide de la librairie FD sous R. Le calcul de ces indices est décrit dans Villéger et al (2008) et se base sur l'analyse de la répartition des espèces au sein d'un espace à T dimensions, avec T le nombre de traits étudiés.

Les indices FDiv et FEve varie entre 0 et 1. Ces deux indices sont liés à la relation entre les abondances des différentes espèces et leurs traits. Dans le cas de FDiv, la divergence est faible (proche de 0) si les espèces les plus abondantes ont des traits parmi les plus courants. A l'inverse la divergence est importante (proche de 1), si les espèces les plus abondantes ont des traits peu courants. L'indice FEve mesure à la fois l'uniformité de la distribution des traits et de l'abondance entre les différentes espèces. Cet indice vaut 1 lorsque ces distributions sont uniformes.

L'indice FRic représente la diversité des traits et de leurs modalités présentées par les espèces. Cet indice n'a pas de maximum théorique, mais il ne peut être négatif. Cet indice est fortement corrélé à la richesse spécifique.

2.1.2.3 Liste et description des traits biologiques

La liste des traits morphologiques et reproductifs étudiés, avec leurs différentes modalités et les codes associés à chaque modalité est donnée ci-dessous.

Taille potentielle : ce trait a pour modalités différentes classes de taille potentielle des macrophytes.

Taille1 : taille potentielle inférieure à 0.08 m

Taille2 : taille potentielle comprise entre 0.08 et 0.3 m

Taille3 : taille potentielle comprise entre 0.3 et 1.0 m

Taille4 : taille potentielle comprise entre 1.0 et 5.0 m

Forme de croissance : ce trait a pour modalités différentes formes de croissance rencontrées chez les macrophytes.

FormeNonAnc : forme non-ancrée

FormeAncFeuFlo : forme ancrée avec feuilles flottantes

FormeAncTusSou : forme ancrée avec tissus de soutien

FormeAncSub : forme ancrée et submergée

Indice morphologique : ce trait a pour modalités les indices morphologiques (IM) des macrophytes. Cet indice est calculé de la manière suivante :

$$[Eq.6] IM = TaillePotentielle \cdot DiamètrePotentiel^2$$

Cet indice est donc proportionnel au volume potentiel de la plante et varie entre 1 et 64 "unités de volume" ("fuzzy volume" units ; Bornette et al 1994), chaque valeur étant assignée à une classe, pour un total de cinq classes, codée de IM1 à IM5.

Flexibilité : ce trait a pour modalités différentes classes d'angles, en degrés, indiquant la résistance à la torsion des tiges des macrophytes.

Flex1 : aucune résistance ($< 10^\circ$)

Flex2 : résistance faible ($10-45^\circ$)

Flex3 : résistance intermédiaire ($45-300^\circ$)

Flex4 : résistance forte ($> 300^\circ$)

Pérennité : ce trait a pour modalités les différentes périodes de pérennité rencontrées chez les macrophytes.

PerenMax : l'espèce a des organes, souterrains ou aériens, pérennes

PerenBiann : l'espèce a une pérennité bisannuelle

PerenAnn : l'espèce a une pérennité annuelle

Phénologie : ce trait est lié à la période de croissance végétative des macrophytes.

PhenoMax : croissance tout au long de l'année

PhenoSaison : croissance durant la saison de végétation

Floraison : ce trait vérifie si l'espèce fleurit ou non.

FloOui : floraison observée

FloNon : floraison non-observée ou rare

Reproduction végétative : ce trait a pour modalités les différents types d'organes participant à la reproduction végétative des macrophytes.

RVBulTub : Bulbes/tubercules

RVRhiSto : Rhizomes/stolons

RVBulTuAp : Bulbilles/turions/apex

RVFrag : Fragments non-spécialisés

Période de reproduction : ce trait a pour modalités les différentes périodes de reproduction des macrophytes au cours de l'année.

ReproMarsMai : de mars à mai

ReproJuinJuil : de juin à juillet

ReproAouSep : d'août à septembre

ReproOct : en octobre

Dispersion potentielle : ce trait a pour modalités les capacités de dispersion des macrophytes.

DispEleve : dispersion élevée (par ex. petites graines volantes; 100-1000)

DispInterm : dispersion intermédiaire (par ex. propagules flottantes; 10-100)

DispFaible : dispersion faible, due par ex. à des potentialités de transport faibles (graines ou propagules non flottantes, ou de faible longévité, ou absentes)

La liste des traits écologiques étudiés, avec leurs différentes modalités et les codes associés à chaque modalité est donnée ci-dessous.

Tolérance variation humidité : ce trait indique la tolérance des macrophytes aux variations d'humidité, et donc à l'exondation.

VarHumiNul : aucune tolérance

VarHumiFaible : tolérance faible

VarHumiMoy : tolérance moyenne

VarHumiForte : tolérance forte

Tolérance sédimentation : ce trait indique la tolérance et la capacité d'adaptation des macrophytes à la sédimentation.

VarSedNul : aucune tolérance

VarSedMoy : niveau d'enracinement variable

VarSedFort : niveau d'enracinement constant

Tolérance trophie : ce trait indique la tolérance des macrophytes à différents niveaux trophiques de l'eau.

Oligo : tolérance aux eaux oligotrophes

Meso : tolérance aux eaux mésotrophes

Eutro : tolérance aux eaux eutrophes

Hypertro : tolérance aux eaux hypertrophes

MO substrat : ce trait indique la tolérance des macrophytes aux teneurs en matières organiques (MO) du sédiment.

MO>10 : tolérance à un sédiment avec moins de 10 % de MO

MO10_40 : tolérance à un sédiment contenant entre 10 et 40 % de MO

MO>40 : tolérance à un sédiment avec plus de 40 % de MO

Stabilité de l'eau : ce trait indique la tolérance des macrophytes à des variations du niveau de l'eau

StabEauOui : l'espèce nécessite un niveau d'eau constant

StabEauNon : l'espèce tolère des variations du niveau d'eau

StabEauTempo : l'espèce tolère un assèchement temporaire de la masse d'eau

2.1.3 Banque de diaspores

Une diaspore désigne tout élément de dissémination végétal, qu'il soit issu ou non d'une reproduction sexuée. L'ensemble des diaspores contenu dans le sédiment est appelé banque de diaspores. La banque de diaspores peut être étudiée grâce à la méthode d'émergence des plantules, modifiée pour la végétation aquatique ("seedling emergence method" ; Thompson et Grime 1979, Bigwood et Inouye 1988, Gross 1990, Combroux et al 2001). Cette méthode consiste à prélever des carottes de sédiment à l'aide d'un carottier et à transférer ce sédiment sous serre et sous différents traitements afin d'identifier les diaspores présentes dans la banque par leur germination. Seuls les cinq premiers centimètres du sédiment sont prélevés, la majorité des diaspores viables se trouvant dans cet horizon (Bonis et al 1995, Dugdale et al 2001). Dix carottes ont été prélevées par transect, ce qui

correspond à une surface prélevée de 200 cm². Elles ont ensuite été mélangées et réparties dans 2 bacs (L = 20 cm, l = 12 cm et h = 13 cm), préalablement remplis avec 1 cm de sable stérile afin de permettre un bon développement racinaire des plantules. Chacun des bacs a subi un traitement particulier : soit une inondation (maintien d'un niveau d'eau d'environ 10 cm et d'un bullage afin d'éviter la stagnation de l'eau), soit une exondation (maintien de l'humidité du sédiment). Les plantules suffisamment développées pour être identifiées ont été retirées, dans le but d'éviter une éventuelle compétition avec d'autres plantules, et identifiées, au niveau de l'espèce lorsque cela est possible. Le type de diaspore ayant généré la plantule a aussi été identifié. La densité D des diaspores par m² pour chaque espèce et site est calculée avec la formule suivante :

$$[\text{Eq.7}] D = (\text{MaxDia} \cdot 3) / (\pi \cdot r^2 \cdot n)$$

avec MaxDia, le nombre maximal de diaspores de l'espèce pour les trois traitements, r, le rayon de l'ouverture du carottier utilisé et n, le nombre de carottes prélevées.

2.1.4 Dispersion de diaspores

L'étude de la dispersion de diaspores sur les tronçons étudiés a été réalisée par la pose de filets (Cellot et al 1998). Les filets utilisés sont des filets à planctons d'ouverture 0,125 m² et avec des mailles de 500 µm. Sur chaque site un filet a été fixé 3 x 30 mn au milieu du lit, avec le bord supérieur dépassant de quelques centimètres, en amont et en aval. Les échantillons sont ensuite rapportés au laboratoire et triés. Les fragments végétaux d'apparence viable, de taille suffisante pour la majorité des espèces, et intacts pour *Lemna* sp. et *Azolla filiculoides*, sont ensuite comptés, identifiés et retirés de l'échantillon. Après ce premier traitement, ce qui restait des échantillons a été placé en serre dans des bacs inondés (voir 2.1.3) afin de permettre l'estimation et l'identification des diaspores viables (graines, rhizomes, fragments, bulbes, bourgeons, turions, etc...).

2.1.5 Etude de la dynamique spatiale des diaspores

L'étude de la dynamique spatiale des diaspores est une étude de la dispersion et des dépôts/arrêts de diaspores sur les sites. Cette dynamique spatiale a été étudiée grâce à des mimiques de diaspores (Andersson et al 2000, Bång et al 2007). Ces mimiques de diaspores sont des perles de bois de diamètre 1 cm, de longueur 1,5 cm et de poids 0,6 g, le poids variant légèrement selon la couleur de la perle. Ces mimiques en bois flottent à la surface de l'eau un certain temps avant de couler. Sur

chaque site il y a eu trois lâchers de 200 perles (une couleur différente par lâcher). Le temps nécessaire pour la première perle de chaque lâcher pour arriver au bout du tronçon étudié (juste après le transect 5) est chronométré. Un temps d'attente d'une heure est nécessaire après les trois lâchers afin de permettre aux perles de se stabiliser et/ou de traverser le tronçon étudié. Après ce temps d'attente le tronçon est parcouru afin de comptabiliser les perles stoppées et d'identifier la raison de ces arrêts (berge, débris, hydrophytes, végétation littorale ou vitesse nulle).

2.2 Paramètres chimiques

2.2.1 Chimie de l'eau

Deux échantillons d'eau de 50 mL ont été prélevés par transects (sites connectés au Rhin : sur tous les transects ; sites connectés au CCD + KALT : sur les transects 1, 3 et 5) lors des campagnes de relevés phytosociologiques, entre 2008 et 2011 (Tab.2.1 et Fig.2.2). Ces échantillons ont été préalablement filtrés à travers un filtre de 0,45 μm et conservés en glacière en attendant le retour au laboratoire. Les échantillons ont été analysés dans les quatre jours suivant la journée du prélèvement.

Les teneurs en orthophosphates (P-PO_4^{3-} ; $\mu\text{g/L}$) et azote ammoniacal (N-NH_4^+ ; $\mu\text{g/L}$) des échantillons ont été mesurées par spectrophotométrie à l'aide d'un auto-analyseur à micro-flux (*Alliance Instruments Futura Integral*). La méthode de dosage des orthophosphates utilise la propriété de complexation des orthophosphates avec le molybdate d'ammonium et le tartrate double d'antimoine et de potassium (norme NF T 90023). Ces trois réactifs forment un complexe jaune réduit ensuite en un complexe bleu par l'acide ascorbique. Le protocole de dosage de l'azote ammoniacal est basé sur la formation d'un complexe coloré entre l'ion ammonium, le salicylate de sodium et du chlore, en milieu alcalin. Les teneurs en chlorure (Cl^- ; mg/L), nitrate (N-NO_3^- ; mg/L) et sulfate (SO_4^{2-} ; mg/L) ont été analysées à l'aide d'un chromatographe ionique (*Dionex DX 120*).

2.2.2 Teneurs en nutriments du sédiment

Des échantillons de sédiment ont été prélevés en 2009 (sites connectés au Rhin) et 2010 (sites connectés au CCD + KALT), au printemps, en été et en l'automne. Deux échantillons de sédiment d'un volume de 120 cm^3 ont été prélevés par transects (sites connectés au Rhin : sur tous les transects ; sites connectés au CCD + KALT : sur les transects 1, 3 et 5 ; Tab.2.1 et Fig.2.2). Les échantillons de

sédiment ont été mis au congélateur dès le retour au laboratoire.

Les échantillons ont été analysés par la SADEF. Ont été analysés le phosphore échangeable (P_2O_5 échangeable phosphorus Exc-P ; g/kg) grâce à la méthode Joret et Hébert (1955), l'azote total (TN ; g/kg) grâce à la méthode NF ISO 13878 (1998) et l'azote minéral (ammonium et nitrate ; mineral nitrogen Min-N ; mg/kg) après extraction sur échantillon frais par une solution de chlorure de potassium molaire. L'ammonium et le nitrate ont été dosés par colorimétrie, avec, respectivement, la méthode de Berthelot (méthode utilisant le bleu indophénol, norme NF T 90015) et la méthode de Griess (méthode utilisant une réduction au cadmium, norme NF EN ISO 13395). Après ces dosages les échantillons ont été séchés et minéralisés avec un mélange d'acide nitrique et d'acide perchlorique. La teneur en phosphore total (TP ; g/kg) des minéralisats a été dosée par spectrométrie à micro-flux comme pour l'eau (cf. 2.2.1).

2.2.3 Teneurs en nutriments des plantes

Des échantillons de plantes ont été prélevés en 2009 (sites connectés au Rhin) et 2010 (sites connectés au CCD + KALT), au printemps, à l'été et à l'automne. Trois échantillons (parties "aériennes", 100 g poids frais) ont été prélevés par espèce, lorsque cela était possible. Afin de ne pas impacter la végétation des transects, les échantillons ont été prélevés en dehors des transects, mais à proximité de ces derniers.

Les échantillons de plantes ont été nettoyés à l'eau, mis à sécher pendant plusieurs semaines à température ambiante et broyés. Pour chaque échantillon, 0,1 g de poudre sèche a été minéralisé à l'acide sulfurique. Cette minéralisation uniquement à l'acide sulfurique nous a ainsi permis d'extraire en une seule manipulation le phosphore total (TP ; % poids sec [PS]) sous forme d'orthophosphates et l'azote total (TN ; % PS) sous forme d'azote ammoniacal. Les teneurs en phosphore total et azote total des minéralisats ont été analysés par spectrométrie à micro-flux (cf. 3.2.1).

A partir de ces résultats des teneurs moyennes en nutriments par site ou par espèce ont été calculées. De plus, une teneur pondérée en nutriments a été calculée pour chaque site, selon l'équation suivante :

$$[\text{Eq.8}] \text{ Teneur pondérée en N ou P} = \Sigma (\text{TX}_i \cdot \text{R}_{iy}) / \text{R}_y$$

avec TX_i la teneur moyenne en N ou P de l'espèce i , R_{iy} le recouvrement de l'espèce i sur le site y , et R_y le recouvrement total des macrophytes sur le site y .

2.3 Paramètres physiques

Les caractéristiques physiques des transects, mesurées et/ou calculées grâce aux méthodes suivantes, sont présentées dans le tableau 2.3 situé à la fin de ce chapitre.

2.3.1 Granulométrie

Deux techniques différentes ont été utilisées pour mesurer la granulométrie des différents substrats (Wintenberger 2010). La méthode de granulométrie laser (NF 13320) a été utilisée pour les sédiments fins, de type argileux, limoneux et/ou sableux (granulométrie < 4 mm). La technique du pebble count (Kondolf 1997) a été utilisée pour les substrats grossiers de type galets. Les mesures de granulométrie ont été utilisées dans le but de calculer une granulométrie moyenne D50 (mm) pour chaque transect (cf. Tab.2.2), en pondérant les valeurs de granulométrie par les surfaces de chaque substrat sur le transect.

La granulométrie laser consiste à utiliser les principes de diffraction et de diffusion d'un faisceau laser lorsqu'il rencontre une particule. La quantité de lumière déviée et la valeur de l'angle de déviation permettent de caractériser la taille de la particule. Un granulomètre laser *LS230* de la gamme *Coulter Beckmann* a été utilisé pour effectuer ces mesures. Cette technique a été utilisée sur 23 échantillons de sédiment provenant de patchs argilo-limoneux ($N = 11$) ou sableux ($N = 12$) situés dans les sites connectés au Rhin.

Le pebble count est une méthode développée par Wolman en 1954 (Kondolf 1997). Elle permet d'analyser la granulométrie du matériel grossier (> 4 mm) constituant le lit d'une rivière sans analyse en laboratoire. Il s'agit pour l'observateur de déterminer des patchs homogènes où conduire le pebble count. Ensuite la méthode consiste à ramasser des galets et à les mesurer. La distance mesurée est la plus longue distance entre deux points du galet, et ce de manière perpendiculaire au plus grand axe, ce qui correspond à la longueur B sur la figure 2.24. Il s'agit de mesurer cette longueur sur une centaine de galets afin d'avoir une représentation statistique significative. Cette technique a été utilisée sur 7 bancs de galets situés dans les sites connectés au Rhin.

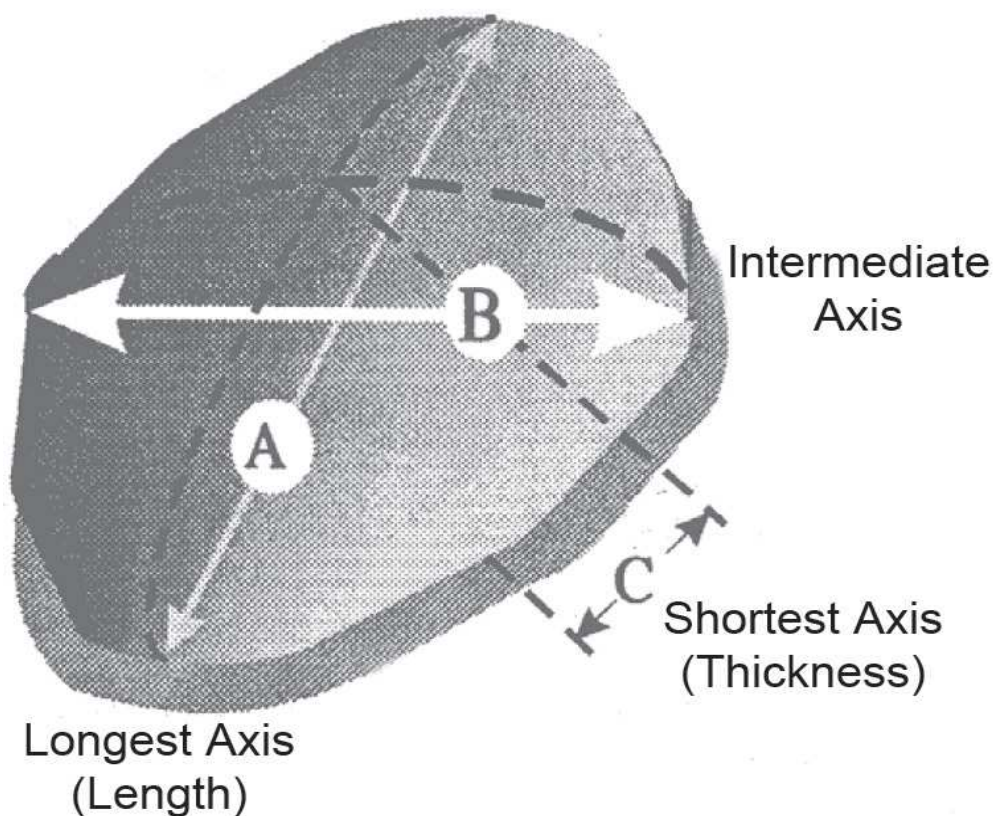


Figure 2.24 : Principe de la mesure d'un galet (Schuett-Hames et al 1994).

2.3.2 Mesure du débit

Le débit est défini comme “le volume d’eau qui passe au travers d’une section par unité de temps” (Bravard et Petit 1997). Les méthodes pour mesurer le débit sont appelées méthode de jaugeage. Le jaugeage par exploration du champ de vitesses consiste à évaluer le débit à partir du produit de la vitesse moyenne du courant et de la section transversale de la rivière. L’évaluation de la vitesse moyenne se fait par des mesures sur l’ensemble de la section car celle-ci varie latéralement et verticalement. L’appareil utilisé pour la mesure des vitesses est une sonde électromagnétique qui permet de mesurer la vitesse instantanée du courant (*OTT Sensa Z300*).

Les jaugeages ont été effectués sur une section transversale de chaque cours d’eau. Le choix de la section se fait sur plusieurs critères. Il est nécessaire de préalablement identifier une portion où le tracé est rectiligne et il est préférable d’éviter les embâcles, la végétation de berges, les macrophytes, ainsi que les zones d’affouillements sous les berges. L’importance de chacun de ces critères en fonction du site est laissée à l’appréciation de l’opérateur.

Le jaugeage s'effectue d'une rive à une autre en se déplaçant le long de la section transversale. L'objectif est d'avoir des mesures sur 10 verticales. A chaque verticale sont notées la distance à la berge et la profondeur au point de mesure, pour évaluer la section transversale. Les mesures de vitesse se font à trois hauteurs d'eau différentes afin de prendre en compte la variation verticale des vitesses. Les hauteurs d'eau habituellement utilisées sont à 0,2, 0,4 et 0,8 fois la profondeur totale (Bravard et Petit 1997).

Les données de jaugeage ainsi obtenues ont été utilisées afin de calculer les débits partiels, les surfaces élémentaires ainsi que le débit total. La surface élémentaire (S_e) est calculée à partir de rectangles unitaires formés par les profondeurs entre deux points de mesure et la distance entre ces deux points (Fig.2.25). Le débit partiel (Q_p) est calculé pour chaque surface élémentaire par le produit de la surface et des vitesses mesurées selon l'équation suivante :

$$[\text{Eq.9}] \quad Q_p = S_e \cdot 0,25 (V_{0,2} + 2 \cdot V_{0,4} + V_{0,8})$$

La somme de ces débits partiels donne le débit total. La vitesse moyenne de la section transversale est calculée par le rapport du débit sur la somme des surfaces élémentaires.

Les débits ont été mesurés au moins deux fois sur chaque site. Ces débits ont été utilisés pour calculer un débit moyen du site. Une vitesse moyenne du courant (m/s) a été calculée pour chaque transect en divisant le débit moyen du site par la surface mouillée du transect (largeur par profondeur moyenne ; cf. 2.3.3 et Tab.2.3).

2.3.3 Etude de la bathymétrie

Les mesures de bathymétrie ont consisté à mesurer la largeur, la profondeur d'eau ainsi que la hauteur de sédimentation pour chaque transect de chaque site. La méthode part du postulat que la hauteur de sédimentation correspond à la hauteur entre le fond du lit et le substrat dur. La méthode consiste à se déplacer le long du transect et à faire des mesures, aussi régulières que possible en fonction des conditions de terrain, le long du transect. Les mesures sont effectuées à l'aide d'une mire graduée tous les dix centimètres, ou tous les 50 cm pour les transects larges (près de 20 m) et/ou profond (supérieur à 1,2 m). La hauteur d'eau est mesurée en posant la mire à la surface du lit, puis la mire est enfoncée dans les sédiments jusqu'à atteindre le lit graveleux.

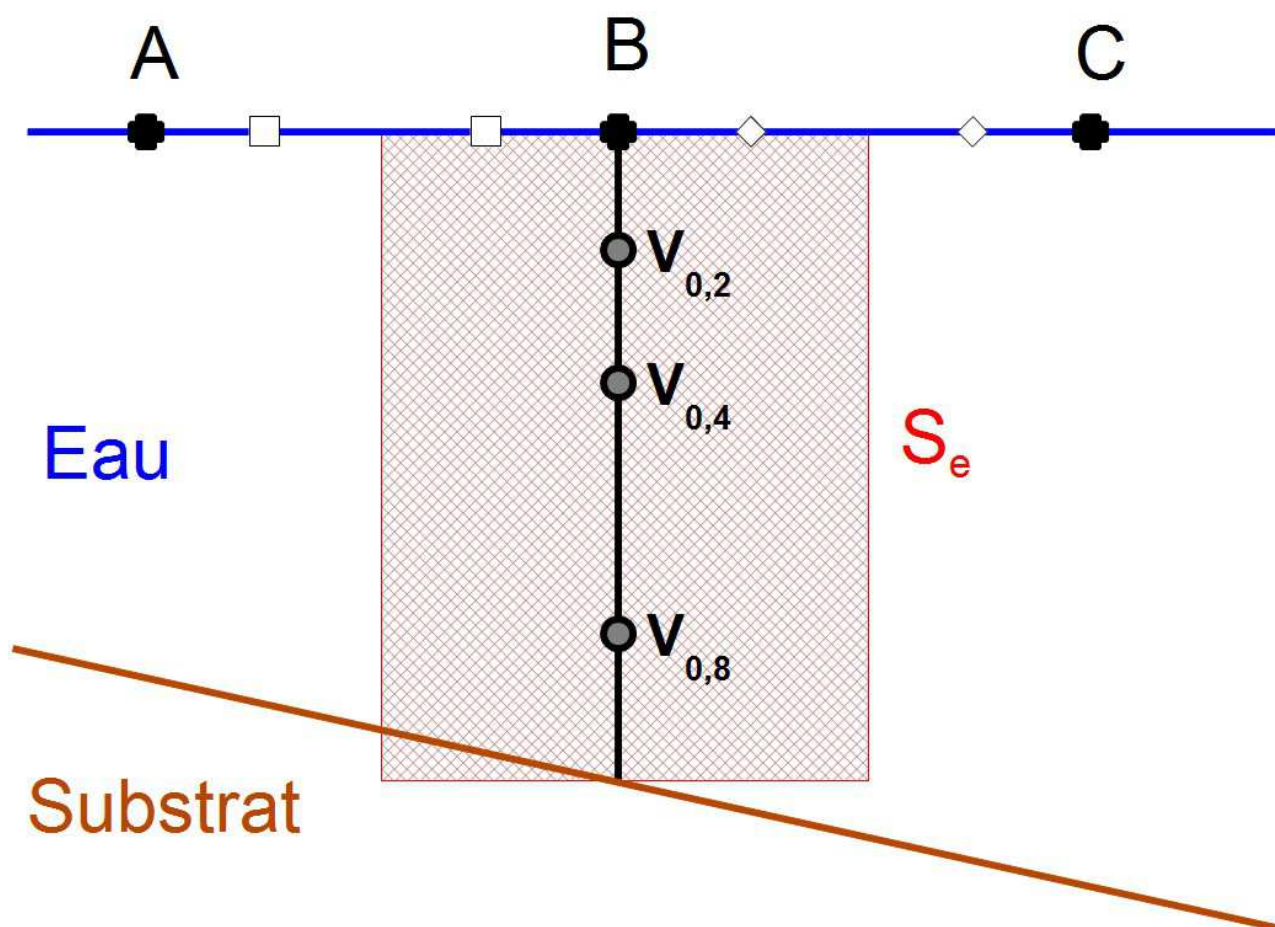


Figure 2.25 : Principe de mesure de la surface élémentaire (S_e) et du débit partiel (Q_p).

2.3.4 Ombrage

L'ombrage, utilisé ici comme un indicateur de la disponibilité de la lumière à la surface de l'eau, a été estimé comme l'inverse de l'ouverture de la canopée. Un indice d'ombrage a été attribué à chaque transect : 1 pour 75-100 % d'ouverture de la canopée (o.c.), 2 pour 50-75 % o.c., 3 pour 25-50 % o.c. et 4 pour 0-25 % o.c.. L'ouverture de la canopée a été estimée directement au-dessus de l'ensemble du transect.

3. Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées sous R v2.13.0 (R Core Team 2012).

L'analyse en composantes principales (ACP) a été utilisée afin d'identifier les principaux facteurs physico-chimiques permettant de différencier les sites entre eux : c'est une méthode mathématique d'analyse des données qui consiste à rechercher les directions de l'espace qui représentent le mieux les corrélations entre n variables aléatoires. L'ACP a l'avantage de résumer un ensemble de variables corrélées en un nombre réduit de facteurs non corrélés. Une variante de cette analyse, qualifiée d'intra-groupe, a été appliquée au jeu de données des facteurs physico-chimiques afin de mettre en évidence les principaux facteurs qui caractérisent des groupes de sites définis a priori (cf. Chap.3). Les ACP ont été effectuées sous R grâce aux bibliothèques suivantes : RCmdr, FactoMineR et ade4.

Les relations entre les différentes variables ont été étudiées grâce aux modèles linéaires généralisés, aux calculs de corrélations, généralement de Kendall, et à des régressions non-linéaires. Le modèle linéaire généralisé, semblable au test de l'ANOVA (ANalysis Of VAriance), permet de tester l'effet de un ou plusieurs facteurs quantitatifs ou qualitatifs sur une variable quantitative choisie. La corrélation de Kendall, tau, est calculée pour une paire de variables numériques. Cette corrélation non-paramétrique se base sur les différences de rangs entre chaque paire de valeur et elle est comprise entre -1 et 1. Ce test de corrélation ne permet donc pas de vérifier le type de relation mathématique entre les deux variables, mais seulement l'existence d'une corrélation entre ces deux variables. En revanche la régression non-linéaire permet d'identifier la relation mathématique entre deux variables quantitatives. Les régressions non-linéaires ont été effectuées sous R grâce à la bibliothèque nls2.

L'analyse factorielle des correspondances a été appliquée sur les données floristiques et phytosociologiques afin de caractériser et comparer les sites entre eux, mais aussi de définir des trajectoires temporelles. Une analyse par codage flou (cf. Chap.2, partie 2.1.2.2, Chevenet et al 1994) a été appliquée sur les traits biologiques et écologiques (Tableau 2.2). Cette analyse multivariée est utilisée dans l'analyse de grands tableaux de données exprimées dans la même unité et formant, souvent, des tableaux de contingence, c'est-à-dire issus de comptages ou mesures de recouvrement. L'analyse des correspondances sert à déterminer et à hiérarchiser toutes les dépendances entre les lignes et les colonnes du tableau. Les analyses de correspondances ont été effectuées sous R grâce à la bibliothèque vegan.

Tableau 2.3 : Caractéristiques physiques des transects (T1 à T5) de l'ensemble des sites étudiés. Les données de bathymétrie présentées ici sont celles de la campagne de 2010.

Site	ALT					BREIT					EISUP					EISDW				
Transect	T1	T2	T3	T4	T5	T1	T2	T3	T4	T5	T1	T2	T3	T4	T5	T1	T2	T3	T4	T5
Largeur (m)	7.7	6.3	8.3	5.7	6.5	3.1	5.5	4.8	7.4	5.5	4.7	9.0	5.2	7.1	6.6	7.2	8.4	12.6	13.2	11.4
Profondeur moyenne (m)	0.56	0.71	0.31	0.21	0.6	0.36	0.47	0.56	0.47	0.39	0.21	0.14	0.55	0.27	0.41	0.58	0.54	0.28	0.38	0.43
Profondeur maximale (m)	0.93	1.18	0.50	0.32	1.16	0.65	0.86	0.87	0.78	0.65	0.32	0.30	1.02	0.45	0.71	1.05	1.05	0.95	0.82	0.70
Vitesse moyenne du courant (m/s)	0.19	0.18	0.31	0.67	0.21	0.77	0.33	0.32	0.25	0.40	0.83	0.65	0.29	0.43	0.30	0.22	0.20	0.26	0.18	0.19
D50 moyen (mm)	18.71	42.47	36.35	46.71	3.41	31.18	15.71	46.71	17.64	31.18	29.79	14.06	0.03	0.02	0.03	23.40	5.24	0.07	0.05	0.05
Indice d'ombrage	1	2	3	3	4	2	4	4	4	4	4	3	3	3	3	3	2	1	3	3

Site	FAHR					KALT					KUP					LANG				
Transect	T1	T2	T3	T4	T5	T1	T2	T3	T4	T5	T1	T2	T3	T4	T5	T1	T2	T3	T4	T5
Largeur (m)	21.5	22.5	21.0	23.7	24.5	12.4	12.2	13.0	12.4	12.4	6.5	7.4	6.5	6.9	7.2	12.3	5.9	6.3	6.5	6.5
Profondeur moyenne (m)	1.40	1.07	1.24	1.25	1.16	0.73	0.62	0.55	0.52	0.51	0.67	0.70	1.18	0.94	0.91	1.28	1.08	0.86	1.17	1.15
Profondeur maximale (m)	2.50	2.05	1.70	2.30	1.87	1.17	0.89	0.88	0.97	0.82	1.18	1.43	2.00	1.70	1.55	2.05	1.70	1.63	1.80	1.85
Vitesse moyenne du courant (m/s)	0.07	0.09	0.08	0.07	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.54	0.46	0.31	0.37	0.36	0.17	0.42	0.50	0.36	0.36
D50 moyen (mm)	25.50	0.03	0.04	0.02	0.03	0.04	22.40	5.31	25.25	21.67	3.43	21.86	3.47	3.03	0.06	5.97	43.14	26.74	46.71	30.08
Indice d'ombrage	1	1	2	2	2	3	2	1	1	2	2	2	3	1	2	3	4	3	4	2

Site	ROSS					SCHA					SCHOL					WEISS				
Transect	T1	T2	T3	T4	T5	T1	T2	T3	T4	T5	T1	T2	T3	T4	T5	T1	T2	T3	T4	T5
Largeur (m)	8.3	5.7	8.5	4.0	6.0	18.3	25.7	26.6	22.3	18.0	26.0	23.5	21.5	22.0	18.0	10.5	6.8	6.5	6.2	6.1
Profondeur moyenne (m)	0.4	0.54	0.59	1.17	0.75	0.67	0.75	1.03	1.12	0.83	2.08	2.29	1.94	1.92	1.71	0.67	0.57	0.61	0.60	0.48
Profondeur maximale (m)	0.58	0.76	1.23	1.50	1.15	1.30	1.19	1.36	1.47	1.13	3.80	3.35	3.08	2.65	2.35	1.30	1.10	1.03	1.09	0.84
Vitesse moyenne du courant (m/s)	0.20	0.21	0.13	0.14	0.14	0.47	0.30	0.21	0.23	0.38	0.01	0.01	0.02	0.02	0.03	0.05	0.09	0.09	0.10	0.12
D50 moyen (mm)	36.38	35.93	0.02	0.00	0.00	25.86	34.63	39.92	33.52	40.04	31.16	0.05	0.05	0.05	0.05	0.11	6.28	0.09	0.10	0.11
Indice d'ombrage	1	4	2	4	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	4	2	4	3

Chapitre 3

Dynamique de la végétation dans les bras restaurés

L'objectif principal de ce chapitre est d'identifier les communautés présentes dans les sites restaurés et les facteurs qui influencent la composition de ces communautés, de comparer les communautés entre elles, et en particulier celles des sites restaurés et celles des sites de référence, ainsi que d'analyser leur dynamique au cours du temps, après les travaux de restauration.

Les hypothèses quant aux facteurs influençant les communautés des sites restaurés sont les suivantes :

- la végétation aquatique est d'abord influencée par la qualité trophique de l'eau provenant du chenal d'alimentation (Rhin ou CCD).
- la végétation aquatique est influencée secondairement par les modifications des caractéristiques physiques du bras restauré.
- le temps écoulé depuis la restauration influence la composition de la communauté et l'abondance des espèces. Il existe une dynamique temporelle de recolonisation après la restauration. Les trajectoires des sites restaurés tendent à les rapprocher de l'état des sites de référence.

Cette étude se base sur une analyse et un suivi temporel des relevés phytosociologiques effectués dans le cadre de cette thèse, ou effectués par le laboratoire lors de précédents relevés. Cette analyse est couplée à une analyse des caractéristiques physico-chimiques et de leur modification après restauration.

1. Article : Vegetation dynamics in side-channels reconnected to the Rhine River: what are the main factors controlling communities trajectories after restoration?

(Hydrobiologia, DOI 10.1007/s10750-013-1512-y)

Abstract

The hydraulic management of large rivers led to a disconnection of side-channels. Restoration works were to reconnect these side-channels to the main course in order to recover hydrological and

ecological functions. The aim of the study was to analyze the vegetation dynamics after restoration and to link it to the change in chemical and hydro-geomorphological characteristics. Changes in species richness, cover and composition of the macrophytes communities were studied in nine side-channels of the Rhine river (France) after reconnection which occurred between 1998 and 2006. Vegetation dynamics was surveyed between 2007 and 2011 and compared to the ones of three target side-channels (never disconnected). Three vegetation communities were identified: one characterized by rheophilic species, a second one by mesotrophic species and a third one by eutrophic species. Distribution of communities depended mainly on the flow velocity and the sediment texture of the side-channels. The floristic composition of communities evolved rapidly and remained stable a few years after restoration. Changes in species richness and cover remained relatively low in all side-channels over the study period. Time after restoration did not affect the dynamics of colonization. Reconnection allowed the restored side-channels to exhibit vegetation dynamics similar to those of the target side-channels.

Glossary			
Code	Species	Code	Species
Algae	Macro-algae: <i>Cladophora</i> sp. <i>Enteromorpha intestinalis</i> (L.) Nees <i>Hydrodictyon reticulatum</i> (L.) Lager. <i>Spirogyra</i> sp. <i>Vaucheria</i> sp.	Myo.pa Myr.sp Myr.ve Nas.of Nit.sp Oen.fl Pha.ar Phr.au Pot.be Pot.cr Pot.gr Pot.lu Pot.no Pot.pc Pot.pf Ran.fl Ran.tr Ror.am Sag.sa Spa.em Spi.po Ver.an Ver.be Zan.pa	<i>Myosotis palustris</i> Hill <i>Myriophyllum spicatum</i> L. <i>Myriophyllum verticillatum</i> L. <i>Nasturtium officinale</i> R. Brown <i>Nitella</i> sp. <i>Oenanthe fluviatilis</i> (Bab.) Coleman <i>Phalaris arundinacea</i> L. <i>Phragmites australis</i> (Cav.) Steud. <i>Potamogeton berchtoldii</i> Fieb. <i>Potamogeton crispus</i> L. <i>Potamogeton gramineus</i> L. <i>Potamogeton lucens</i> L. <i>Potamogeton nodosus</i> Poirét <i>Potamogeton pectinatus</i> L. <i>Potamogeton perfoliatus</i> L. <i>Ranunculus fluitans</i> Lam. <i>Ranunculus trichophyllus</i> Chaix <i>Rorippa amphibia</i> (L.) Besser <i>Sagittaria sagittifolia</i> L. <i>Sparganium emersum</i> Rehm. <i>Spirodela polyrrhiza</i> (L.) Schleid. <i>Veronica anagallis-aquatica</i> L. <i>Veronica beccabunga</i> L. <i>Zannichellia palustris</i> L.
Amb.ri	<i>Amblystegium riparium</i> (Hedw.) Schimp.		
Azo.fi	<i>Azolla filiculoides</i> Lam.		
Ber.er	<i>Berula erecta</i> (Huds.) Coville		
But.um	<i>Butomus umbellatus</i> L.		
Cal.ob	<i>Callitriche obtusangula</i> Le Gall		
Cer.de	<i>Ceratophyllum demersum</i> L.		
Cha.sp	<i>Chara</i> sp.		
Elo.ca	<i>Elodea canadensis</i> Michaux		
Elo.nu	<i>Elodea nuttallii</i> (Planch.) St John		
Fon.an	<i>Fontinalis antipyretica</i> Hedw.		
Gro.de	<i>Groenlandia densa</i> (L.) Fourr.		
Hil.ri	<i>Hildenbrandia rivularis</i> (Lieb.) J. Agardh		
Iri.ps	<i>Iris pseudacorus</i> L.		
Lem.mi	<i>Lemna minor</i> L.		
Lem.mu	<i>Lemna minuta</i> Humb., Bonpl. And Kunth		
Lem.tr	<i>Lemna trisulca</i> L.		
Lyc.eu	<i>Lycopus europaeus</i> L.		
Men.aq	<i>Mentha aquatica</i> L.		

1.1 Introduction

In order to prevent floods, produce hydroelectricity, promote navigation and/or gain land for farming many large rivers around the world were channelized in the last century. Consequently floodplains and side-channels were disconnected from the main channel, especially in braided and anastomosing river reaches. In some cases such disconnected side-channels were mainly fed by groundwater and were subject to changes in aquatic vegetation, often evolving from eutrophic to oligotrophic communities (Bornette & Amoros 1991, Trémolières et al 1993, Bornette et al 1996, Bornette et al 1998). Moreover the disappearance of flow and fluvial dynamics after a permanent channel disconnection, the decline of aquatic habitats in the floodplain and/or subsequent terrestrialization (Schmitt et al 2011) usually led to a loss of species and habitat diversity.

For the last 30 years restoration projects have been set up in order to recover the structure and functions of floodplain ecosystems, i.e. diversity of habitats and species, water purification, flood mitigation. Such projects were conducted, notably, as well as in North America (Bernhardt et al 2005, 2007), Australia (Brooks & Lake 2007) or Europe, for the Danube river (e.g. Schiemer et al 1999), the Rhône river (e.g. Henry et al 2002) or the Rhine river (e.g. Nienhuis et al 2002). Monitoring was clearly recommended for every restoration project (Lindenmayer & Likens, 2010). As an example, the benefits of channel reconnections could be assessed through the evaluation of fluvial dynamics recovering, the improvement in fauna and flora dispersal between the floodplain habitats, or the increase in biodiversity (both genetic, species and ecosystems).

Although many side-channel restoration programs have been realized around the world, restoration practitioners highlighted the fact that little or no monitoring usually followed the restoration works (Bernhardt et al 2007, Brooks & Lake 2007). It is now obvious that long term surveys are needed (Stefanik & Mitsch 2012). Therefore there is a lack of knowledge about the vegetation change and the factors which induce changes in restored side-channels. The macrophyte compartment is already known to be influenced not only by regional conditions, such as longitudinal connectivity and river basin isolation (Demars & Harper 2005), but also by local abiotic conditions such as temperature, light availability, flow shear stress or energy, structure of physical habitats, substrate types, nutrient availability and pH (Lacoul & Freedman 2006, Hrivnak et al 2007). According to Pedersen et al (2006), a higher connectivity enhances the quantity and diversity of propagules supply in restored side-channels. Moreover with a higher connectivity, a contrasted water supply (groundwater and/or surface water) should favor species diversity and plant cover (Amoros et al 2005). The increase in habitat

diversity usually led to an increase in macrophyte diversity (Pedersen et al 2007). Some surveys of vegetation after channel reconnections in European rivers showed a rapid colonization, with expanding competitive species, like *Elodea nuttallii*, *Elodea canadensis* and *Myriophyllum spicatum* (Henry & Amoros 1996, Biggs et al 1998, Combroux et al 2002, Henry et al 2002, Pedersen et al 2007). Riis et al (2004) found that colonization of artificial stream channels (macrophyte growth and arrival of new species) was not affected by flow regime variations, such as high flow events. Near-total colonization (> 90% macrophyte cover) of these channels is usually achieved in less than 2 years (between 75 and 98 weeks), whatever the flow regime. On the other hand, Riis and Biggs (2003) showed that macrophyte abundance and diversity were negatively linked to flood disturbance frequency, because of plant uprooting associated with bed sediment erosion. Components of early colonizing communities could thus be explained through the analysis of environmental parameters. However, as few restoration projects are followed by long term monitoring, very few studies identify the processes that influence post restoration trajectories of communities.

Restoration projects of the Rhine floodplain consisted of recreating upstream hydrological connections of disconnected side-channels. We hypothesized that the vegetation dynamics within the reconnected side-channels should be characterized by (1) a first stage of rapid vegetation colonization, species richness and cover exhibiting high fluctuations and an exponential increase in the first vegetation seasons, (2) a second stage of community stabilization with communities composition and dynamics closely related to the hydro-geomorphological and chemical characteristics of the side-channel. During this second stage, communities composition should be firstly influenced by the water chemistry as commonly demonstrated (e.g. Carbiener et al 1990, Haury et al 2006) and secondly by hydro-geomorphological characteristics of the restored side-channels.

We thus identify vegetal succession trajectories after restoration and the factors influencing dynamics of colonization. Macrophyte communities dynamics were analyzed in restored side-channels in a comparison with target side-channels. We chose side-channels never disconnected to the main channel as target side-channel sensu Clewell & Aronson (2007), i.e. 'actual ecosystems on which restoration planning is based and that can serve as a basis for evaluating the completed restoration project'.

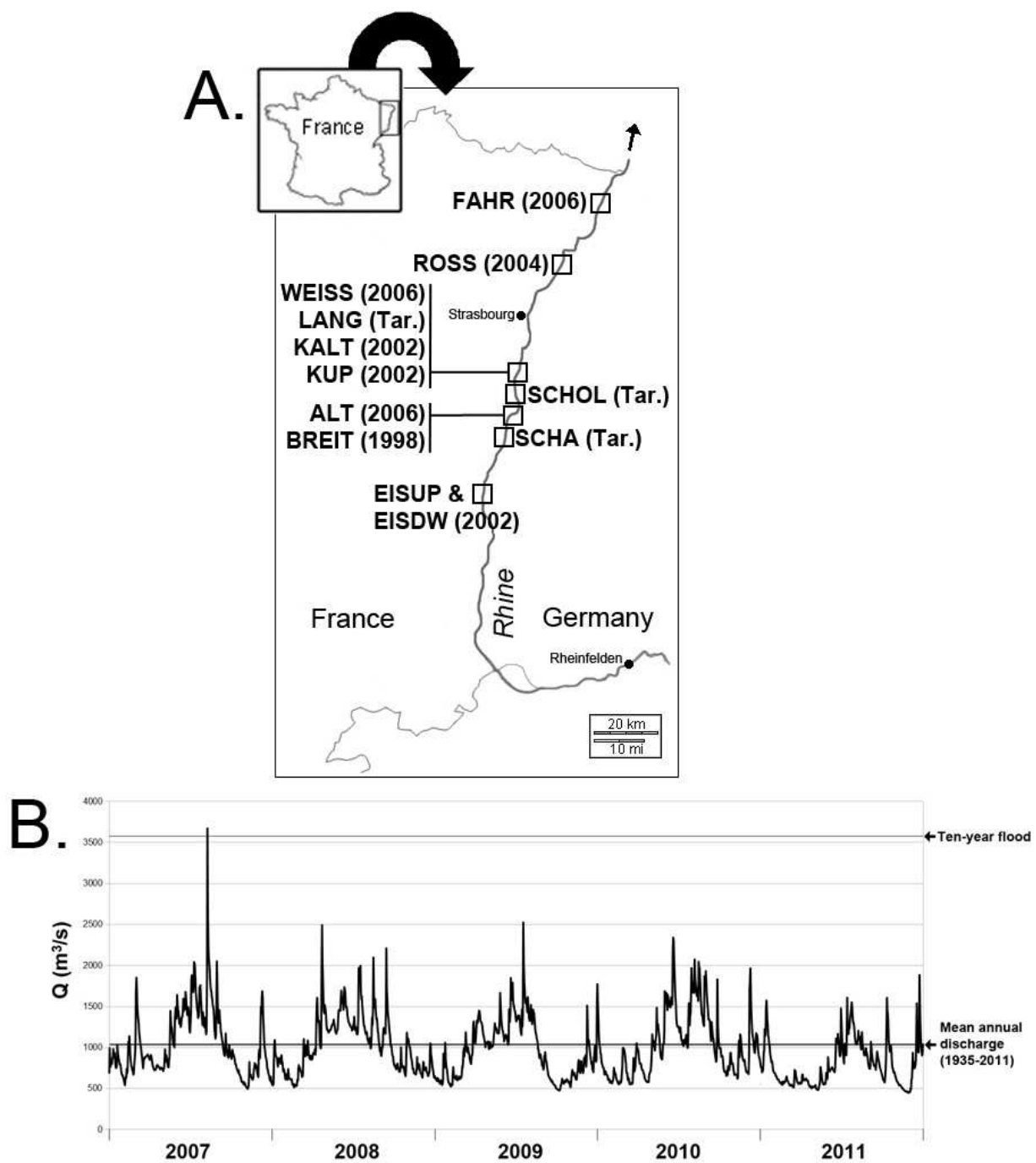


Figure.3.1 : A. Location of the studied side-channels. In brackets: year of restoration. Tar. = target side-channel. B. Daily discharge of the Rhine river from 2007 to 2011, measured at Rheinfelden (Switzerland) where the discharge is broadly the same as in the Rhine near the sites due to the absence of large tributaries (OFEV – <http://www.hydrodaten.admin.ch/fr/2091.html>)

1.2 Material and Methods

Study sites

Twelve sites in 11 side-channels were monitored. Six were connected to the main channel (Group 1) and six others to a drainage channel flowing along the main channel and mainly fed by groundwater (Group 2; Fig.3.1 & Tab.3.1).

Group 1 consisted of two target and four restored sites. The Schollengiessen (SCHOL) and the Schaftheu (SCHA) located in artificially fixed (created by the channelization) and regularly-flooded islands were considered as target side-channels. Two sites were located on a side-channel restored in 2002, the Eiswasser: one close to the connection to the Rhine river (Eiswasser Upstream; EISUP), and the second one 1-km downstream (Eiswasser Downstream; EISDW). Even though they were situated on a single side-channel, these two sites were geomorphologically different, as the upstream part was narrow and shallow, with a higher current velocity, whereas the downstream part was relatively wider and deeper, with a lower current velocity. The Rossmoerder (ROSS) was reconnected to the Rhine river in 2004, and the Fahrgiessen (FAHR) in 2006.

Group 2 consisted mainly of side-channels connected to the Rhine Drainage Channel (RDC). The Langgiessen (LANG), a target site, and the Kuppengiessen (KUP) restored in 2002, were located in the Erstein polder zone, a reflooded sector since 2004. The Breitsandgiessen (BREIT) was reconnected to the RDC in 1998, the Altwasser (ALT) and the Weisswasser (WEISS) in 2006. The Kaltergiessen (KALT), located in the Erstein polder, is temporarily connected to the Rhine river when the discharge exceeds 1550 m³/s at the nearest power plant station (Gerstheim hydropower unit).

Methods

On each site, plants were surveyed on a stretch located close to the reconnection. Length of the stretch ranged between 100 and 200m. Percentage cover was allocated to each taxon, following the Braun-Blanquet phytosociological method (Braun-Blanquet 1968).

The aquatic vegetation in Group 1 was monitored seasonally (spring, summer and autumn) between 2007 and 2009, and only in summer in 2010 and 2011. In Group 2, the aquatic vegetation was monitored seasonally in 2010 and 2011. Former surveys, when available (Conservatoire des Sites Alsaciens & Office National des Forêts 2004), were also used in order to assess mid-term evolution of the vegetation: surveys in 2006 and 2008 in LANG, KALT and KUP, and one survey in 2005 in BREIT. Surveys raw data are available in Table 3.2.

Geomorphological and chemical parameters were measured in three cross-sections evenly distributed on the surveyed stretch of the side-channel.

Water (50 mL) and sediment (120 cm³; upper layer) were sampled in the 3 cross-sections of every side-channel, in 2008 and 2009 for Group 1 and in 2010 for Group 2. Water samples were filtered with a 0.45 µm mesh filter. Phosphate P-PO₄ (µg/L) and ammonium N-NH₄ (µg/L) were measured by spectrophotometry (protocols follow those described in Meyer et al 2013). Chloride (Cl, mg/L), nitrate (N-NO₃, mg/l) and sulfate (SO₄, mg/L) were measured by ionic chromatography (Dionex DX120).

In sediment, exchangeable phosphorus (P₂O₅ Exc-P; g/kg) was measured according to the Joret & Hébert method (Joret & Hébert 1955). Total phosphorus (TP; g/kg) was analyzed after drying for 24 hours at 70°C and digesting with a mixture of perchloric and nitric acids. TP was measured as P-PO₄ in the mineralized solution by spectrophotometry. Total nitrogen (TN; g/kg) was analyzed with the NF ISO 13878 method (1998). Ammonium and nitrate (mineral nitrogen Min-N; mg/kg) were analyzed after extraction with KCl (1 mol/L): ammonium was analyzed by spectrophotometry and nitrate by ionic chromatography (APHA 1985).

Channel width was measured in all cross-sections (Group 1 and 2 side-channels) in 2011. Water depth and substrate type (clay/silt, sand, pebble/gravel) were determined every 50 cm, along the cross-sections. A mean value of grain size (D₅₀; mm) was calculated for each cross-section by weighting each value by the number of times the substrate type was located along the cross-section. Laser granulometry analyses (LS230 COULTER BECKMANN) were conducted in 2010 for clay/silt and sand patches on several samples of Group 1 side-channels and established values were: D₅₀ = 39.36 µm (*n* = 11) for clay/silt patches and D₅₀ = 210.25 µm (*n* = 12) for sand patches. Mean grain size of gravel and pebble patches was based on pebble counts (Kondolf 1997): D₅₀ (as mean length of b-axis) = 46.71 mm (*n* = 7 samplings, with 100 measured pebbles per sampling).

Discharge (*Q*; m³/s) was measured with a magnetic field current meter (OTT Sensa Z300) on one cross-section (the most suitable) on each side-channel. Discharge was measured at least twice the same year in each side-channel. Mean water velocity (*v*; m/s) was calculated as:

$$v = Q / A$$

where Q was the discharge and A the wetted area on the cross section (m^2).

$$A = w \cdot d$$

where w was the width of the water table (m) and d the mean depth of the water area (m).

Mean boundary shear stress (τ ; N/m^2) was calculated as described in Schmitt et al 2001:

$$\tau = \rho \cdot g \cdot d \cdot S$$

where ρ was the specific weight of water (1000 kg/m^3), g the acceleration due to gravity (9.81 m/s^2), d the mean depth of the water area (m) and S the slope of the studied side-channel (m/m). Slopes were calculated by dividing the slope of the floodplain by the channel sinuosity (Schmitt et al 2001).

Shade was estimated as the inverse of canopy openness. A shade index was attributed to each cross-section: 1 for 75-100% of canopy openness (co.), 2 for 50-75% co., 3 for 25-50% co. and 4 for 0-25% co. Canopy openness was estimated directly above the whole cross-section.

All the statistical analyses were carried out with the R program (v2.13.0; R Development Core Team 2011). A principal component analysis and a between-class analysis were made on the chemical and hydro-geomorphological parameters of the side-channels in order to find the main discriminating gradients. Vegetation cover were log-transformed ($\log(x+1)$). A correspondence analysis was used to assess the trajectory (temporal sequences of biotic expression sensu Clewell and Aronson (2007) of the macrophyte communities. Abbreviations which were used for all species names in all statistical analyses are available in the glossary.

1.3 Results

Characteristics of side-channels

Water was meso- to eutrophic, with P-PO₄ ranging from 13 to 42 $\mu\text{g/L}$ and N-NH₄ from 9 to 33 $\mu\text{g/L}$ (Tab.3.1). Few differences in the hydrochemical parameters between sites were noticed. Side-channels differed more with regard to physical parameters such as width, mean depth and grain size. Grain size varied from clay to pebbles. Discharge values were comprised between 0.36 in WEISS and 2.7 m^3/s in LANG (SCHA and KALT excluded). SCHA, a target side-channel, exhibited a higher discharge (max. of 5.7 m^3/s), whereas the mean discharge in KALT was nearly null due to the long periods of disconnection. High differences in aquatic vegetation were observed between sites. Species

richness was relatively high in all studied side-channels, ranging between 10 and 27 taxa/site. Alpha biodiversity estimated by Shannon index (H') ranged from 1.5 to 2.8. Total plant cover presented more differences between sites, as it ranged from 7 to 81 % in ROSS and KUP respectively. Restored side-channels globally exhibited higher species richness and Shannon index than target side-channels.

Differences in physical and chemical parameters between the side-channels were analyzed by a Principal Component Analysis (PCA; Fig.3.2). The first two axes accounted for 47.3 % of the total inertia and showed two gradients. A hydro-geomorphological gradient showed a marked opposition between wide and deep side-channels with fine and nutrient-rich sediment and low water velocity (negative scores on axis F1 and positive scores on axis F2) and narrow side-channels with coarse-grained sediment, high energy and high shade index (positive scores on axis F1 and negative scores on axis F2; Fig.3.2A). The sites were mainly distributed along this gradient. There was no clear distinction between the two groups of side-channels (connected to the RDC or the Rhine river). The second gradient was linked especially to water chemical variables. The LANG side-channel characterized by higher nitrate, phosphate and sulfate in the water, together with a high chloride concentration (positive scores on both axes F1 and F2; Fig.3.2A & Tab.3.1) clearly contrasted with the other sites.

Pairwise correlation (Spearman's rank test; $n = 36$) showed that width was negatively correlated to the shade index ($r = -0.70$; $p < 0.001$). Min-N in sediment was positively correlated to TN ($r = 0.57$; $p < 0.05$), to TP ($r = 0.68$; $p < 0.001$), and to Exc-P ($r = 0.66$; $p < 0.01$). TP was also positively correlated to TN ($r = 0.70$; $p < 0.001$). Nitrate and sulfate were positively linked ($r = 0.65$; $p < 0.01$). Other tested pairs showed no significant correlations.

Table 3.1 : Vegetation and physico-chemical characteristics of the side channels. ^a mean values calculated over the study period ($n = 3$); ^b values from the 2011 vegetation survey; ^c mean values $\pm$ sd ($n = 3$). S = species richness; H' = Shannon index; Σ cover = total percentage cover.

River network: Rhine					River network: RDC							
Sites	SCHA	SCHOL	EISUP	EISDW	KALT	ROSS	FAHR	LANG	BREIT	KUP	ALT	WEISS
Type	Target	Target	Restored 2002	Restored 2002	Restored 2002	Restored 2004	Restored 2006	Target	Restored 1998	Restored 2002	Restored 2006	Restored 2006
Year of reconnection	-	-						-				
Physical Factors ^a												
Width (m)	22.2	22.2	6.5	10.7	12.5	6.5	22.6	7.5	5.3	6.9	6.9	7.2
Depth (m)	0.88	1.99	0.32	0.44	0.59	0.69	1.22	1.11	0.45	0.88	0.48	0.59
Q (m ³ /s)	5.73	0.79	0.82	0.91	0.01	0.65	2.07	2.7	0.85	2.37	0.81	0.36
Water velocity (m/s)	0.32	0.02	0.50	0.21	0.00	0.16	0.08	0.36	0.41	0.41	0.31	0.09
Shear stress (N/m ²)	5.61	0.00	2.48	1.95	2.87	2.37	0.00	5.43	2.20	4.32	2.34	2.87
Grain size (mm)	34.80	6.27	8.79	5.76	14.93	14.49	5.13	30.53	28.49	6.37	29.53	1.35
Shade index	1.0	1.0	3.2	2.4	1.8	2.8	1.6	3.2	3.6	2.0	2.6	2.8
Vegetation ^b												
S	17	13	10	16	25	10	23	18	21	21	27	23
H'	2.00	1.48	2.24	1.95	2.10	1.57	2.77	2.30	1.64	2.05	2.17	2.11
Σ _{cover} (%)	24.4	39.5	16.8	17.2	39.4	6.9	21.4	22.1	35.0	81.0	35.6	44.7
Water ^c												
P-PO ₄ ³⁻ (µg/L)	24 (± 9)	25 (± 11)	13 (± 5)	15 (± 7)	15 (± 2)	21 (± 11)	19 (± 12)	42 (± 11)	19 (± 1)	11 (± 3)	24 (± 6)	17 (± 2)
N-NH ₄ ⁺ (µg/L)	19 (± 29)	32 (± 21)	10 (± 11)	9 (± 11)	32 (± 10)	23 (± 24)	33 (± 58)	25 (± 21)	28 (± 8)	30 (± 11)	25 (± 5)	29 (± 25)
N-NO ₃ ⁻ (mg/L)	1.5 (± 0.3)	1.4 (± 0.1)	1.3 (± 0.1)	1.3 (± 0.1)	1.0 (± 0.1)	1.3 (± 0.3)	1.2 (± 0.5)	2.0 (± 0.1)	1.2 (± 0)	1.4 (± 0.1)	1.2 (± 0.1)	1.2 (± 0.1)
Chlorides (mg/L)	21.3 (± 6.6)	19.9 (± 4.3)	18.2 (± 4.8)	19.2 (± 4.9)	15.0 (± 1.0)	23.5 (± 1.6)	20.4 (± 1.4)	30 (± 1.1)	21.2 (± 0.3)	28.3 (± 1.2)	20.8 (± 0.4)	26 (± 2.0)
Sulfates (mg/L)	31.8 (± 5.5)	29.7 (± 3.8)	31.6 (± 2.2)	32.5 (± 2.6)	29.2 (± 1.0)	30.2 (± 1.8)	30.5 (± 2.2)	34.7 (± 0.9)	30.7 (± 0.3)	32.6 (± 0.9)	30.5 (± 0.3)	30.4 (± 0.8)
Sediment ^c												
TP (g/kg)	0.4 (± 0.2)	0.5 (± 0.1)	0.6 (± 0.2)	0.5 (± 0.1)	0.5 (± 0.1)	0.3 (± 0.2)	0.7 (± 0.2)	0.6 (± 0.1)	0.5 (± 0.1)	0.5 (± 0.1)	0.6 (± 0.2)	0.8 (± 0.2)
Exc-P (mg/kg)	56 (± 17)	77 (± 36)	44 (± 17)	65 (± 19)	87 (± 34)	34 (± 21)	145 (± 48)	118 (± 44)	62 (± 30)	52 (± 42)	104 (± 21)	116 (± 57)
TN (g/kg)	2.3 (± 3.0)	3.6 (± 4.9)	4.2 (± 5.0)	7 (± 13.4)	2.1 (± 0.3)	2.2 (± 4.5)	7.9 (± 10.0)	4.4 (± 1.5)	2.2 (± 1.4)	2.7 (± 2.6)	4.9 (± 1.7)	7 (± 2.6)
Min-N (mg/kg)	5.4 (± 7.3)	6.4 (± 6.1)	6.5 (± 5.5)	12.4 (± 15.0)	20.7 (± 12.3)	2.6 (± 5.0)	30.3 (± 41.9)	28.5 (± 12.1)	14.6 (± 10.8)	18.3 (± 18.5)	33.3 (± 10.8)	51.6 (± 36.2)

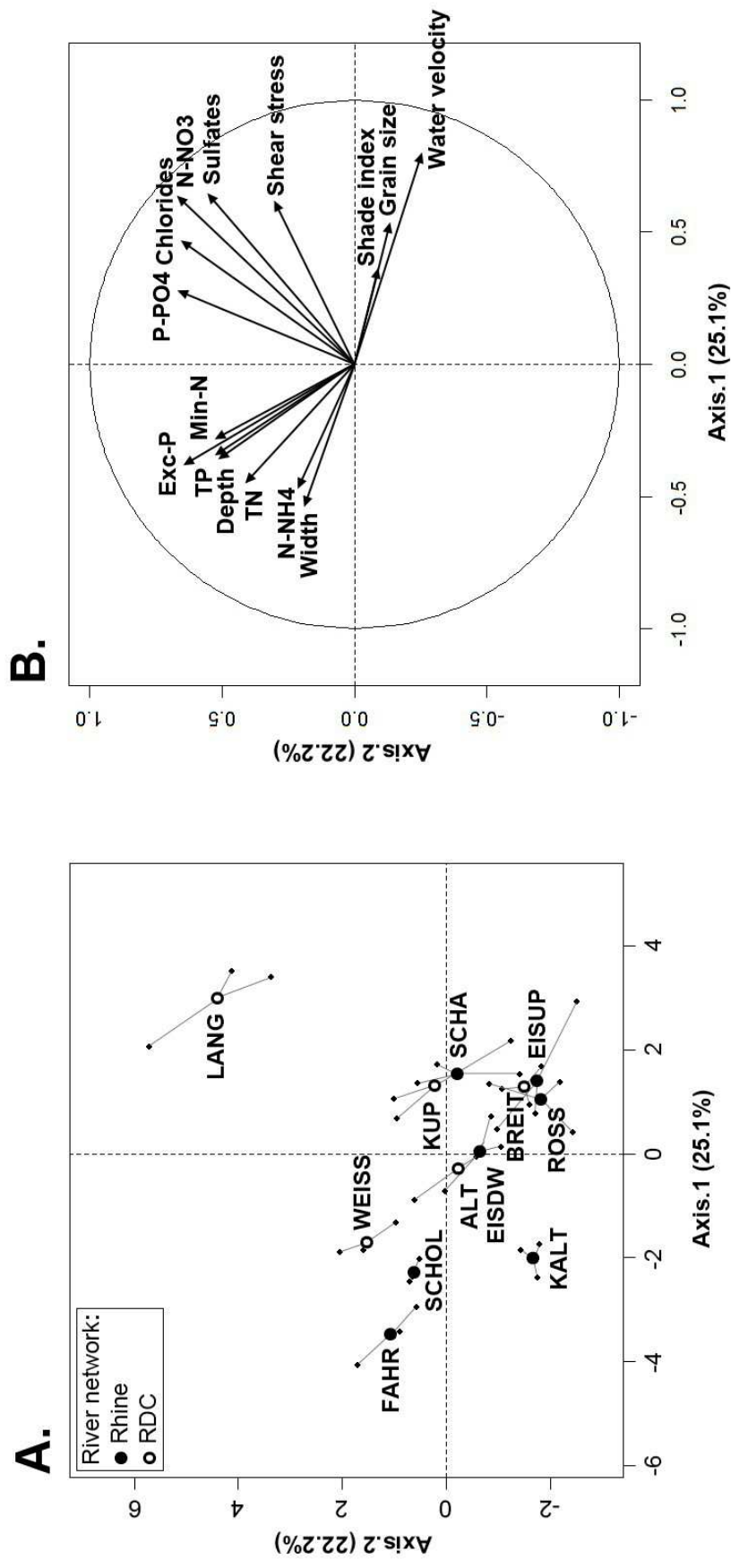
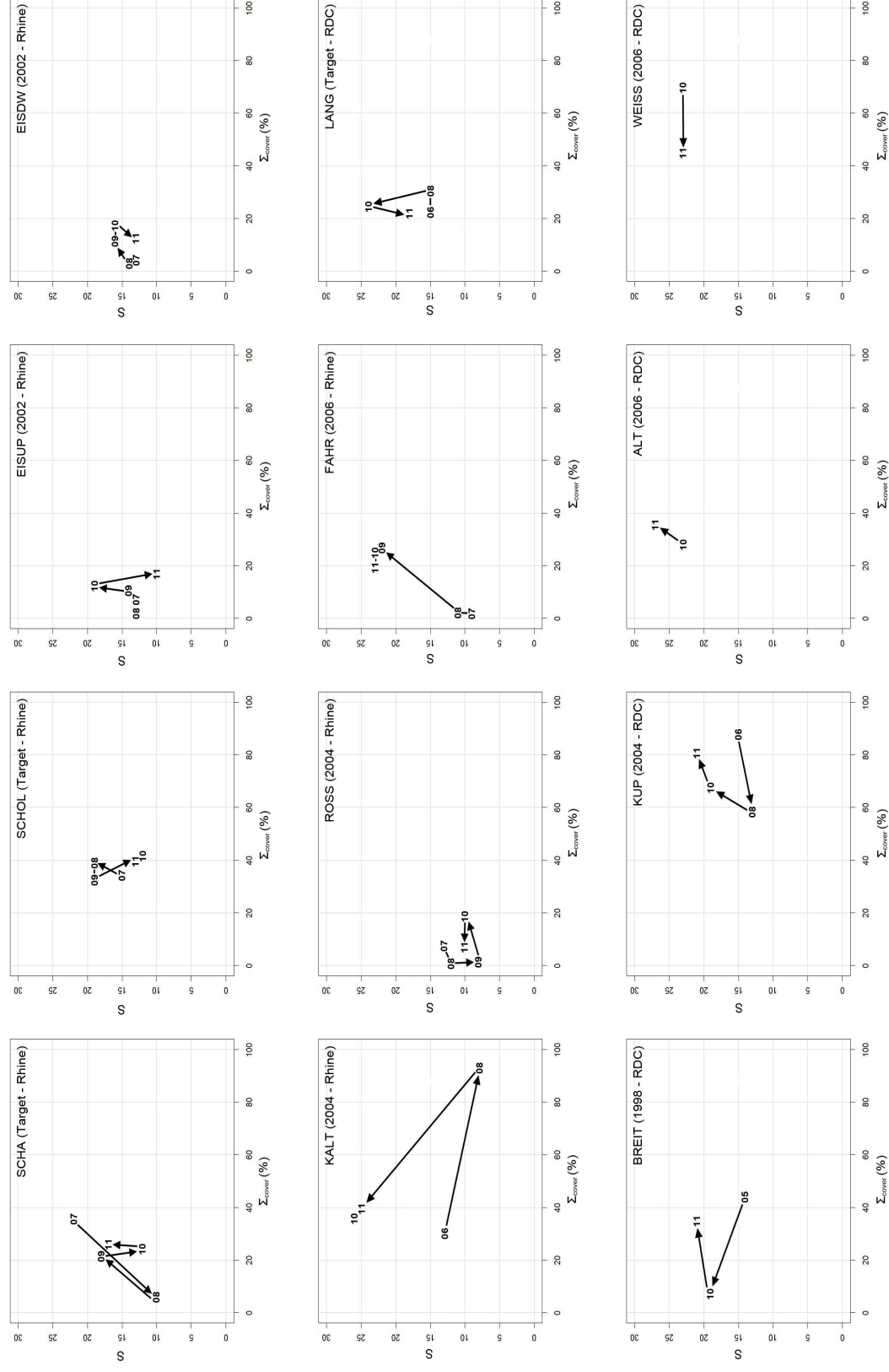


Figure 3.2 : Factorial maps from a normalized PCA (F1xF2) of the hydro-geomorphological and chemical parameters, $n = 36$.

A. Projection map of the 36 cross-sections and the side-channels. B. Projection map of the variables



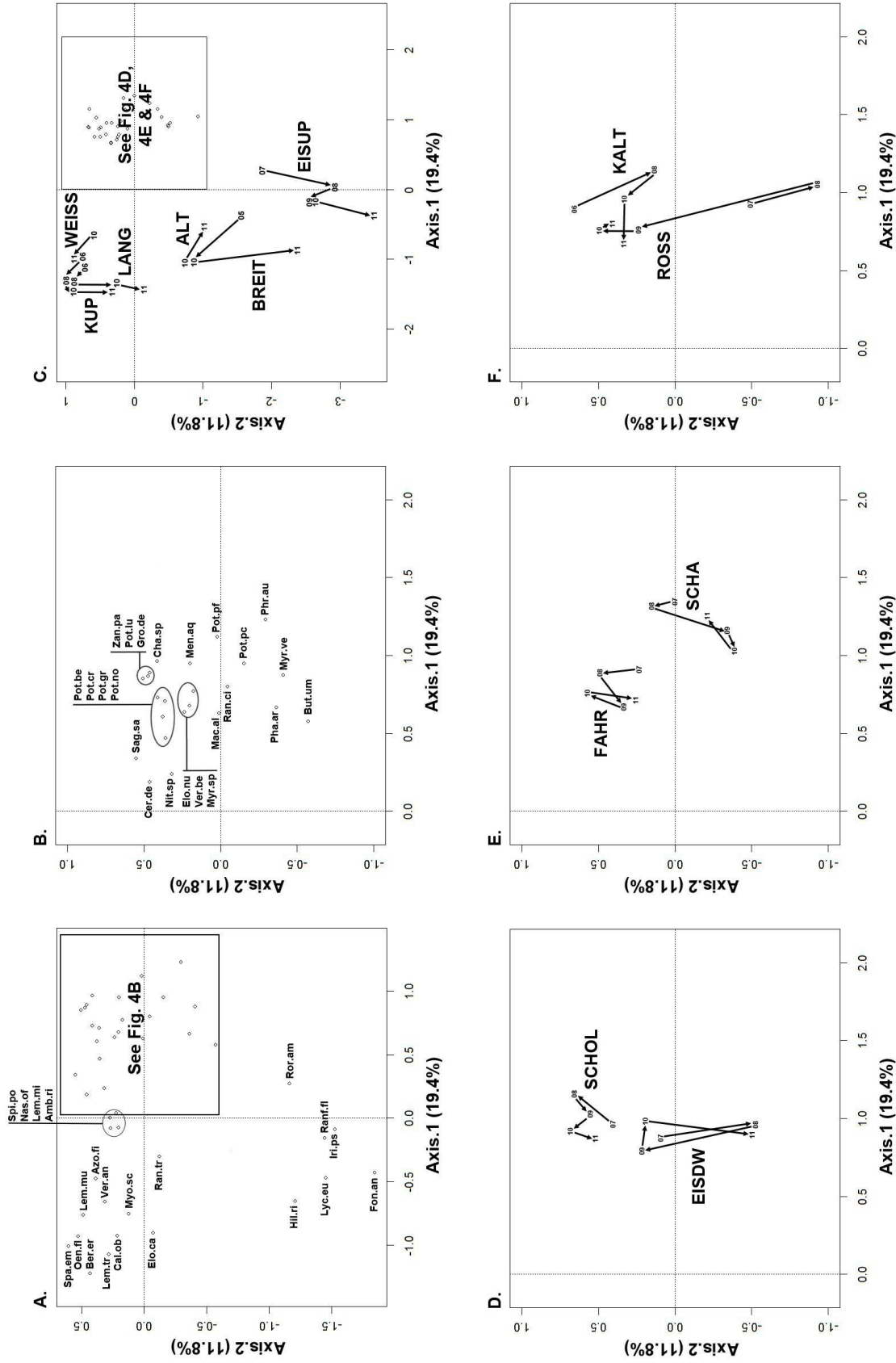


Figure 3.4 : Temporal trajectories of the macrophyte communities in the side-channels on the F1xF2 plan of a correspondence analysis.

Each point corresponds to a past survey. $n = 49$. Abbreviations: see glossary.

A. & B Species projections. C, D, E & F Trajectories of the studied sites

Post-restoration vegetation dynamics

The ALT and WEISS side-channels were surveyed only in 2010 and 2011 (Fig.3.3), which did not allow a correct assessment of the temporal vegetation change. Only FAHR clearly exhibited a rapid increase in plant richness and cover which remained stable two years after reconnection. Target side-channels, SCHA, SCHOL and LANG, and some reconnected ones, EISUP, EISDW and ROSS, exhibited a trajectory showing relatively low fluctuations of species richness and cover. The side-channels KALT, BREIT and KUP exhibited higher richness in the last surveys, in 2011 for BREIT and KUP, and in 2010 and 2011 for KALT, but with high variations of plant cover within the 3 or 4 years surveyed.

The species ordination plan (PCA; Fig.3.4) showed that the first axis clearly differentiated mesotrophic communities with *Callitriche obtusangula*, *Berula erecta* and *Sparganium emersum* (negative scores) from eutrophic communities (positive scores) with *Elodea nuttallii* and species of *Potamogeton* (*P. perfoliatus*, *P. pectinatus*, *P. lucens*, *P. gramineus*, *P. nodosus*, *P. berchtoldii* and *P. crispus*). The negative scores on the second axis were characterized by rheophilic communities with *Ranunculus fluitans*, *Fontinalis antipyretica* and *Hildenbrandia rivularis*.

The side-channels were roughly divided into three groups. The first group comprised side-channels connected to the RDC and was characterized by mesotrophic macrophyte communities dominated by *Callitriche obtusangula*, *Berula erecta* and *Sparganium emersum* (LANG, KUP and WEISS; Fig.4A & 4C). Macrophyte communities in these sites followed a similar temporal trajectory: the dominant species pool shifted from *S. emersum* to *C. obtusangula* and *B. erecta* within few years after restoration. WEISS, for which reconnection was very recent (2006), seemed to support the very beginning of this trajectory, with the cover of *S. emersum* decreasing from 9.5 to 2.0 % between 2010 and 2011 and cover of *C. obtusangula* increasing from 20.0 to around 30 % during the same period (cf. Tab.3.2).

The second group consisted of side-channels connected to the Rhine river or to the RDC with macrophyte communities dominated by rheophilic species (ALT, BREIT and EISUP; Fig.3.4A & 3.4C) such as the algae *Hildenbrandia rivularis*, the angiosperm *Ranunculus fluitans* and the bryophyte *Fontinalis antipyretica*. These side-channels followed similar temporal trajectories, from a community dominated by species which colonized channels with low energy (*Elodea canadensis* in ALT, *E. nuttallii* and *C. obtusangula* in BREIT or algae in EISUP), to rheophilic species such as *Ranunculus fluitans* and *Hildenbrandia rivularis*.

The third group comprised side-channels connected to the Rhine river (Fig.3.4B, 3.4D, 3.4E &

3.4F). These side-channels could be further separated by the community observed in 2011. On one hand, ROSS, FAHR and KALT exhibited vegetation trajectories initiated with different communities but all leading to the establishment of a plant community similar to the one observed in SCHOL, a target side-channel. This one showed a stable state dominated by *P. pectinatus*, *E. nuttallii* and *C. demersum*, with low fluctuations appearing as a short and circular trajectory on the factorial map. FAHR and KALT exhibited quite similar trajectories. They quickly evolved from a community with *Potamogeton* species, to a community dominated by *E. nuttallii*, *C. demersum* and *M. spicatum*. ROSS had an original trajectory from the two species of *Myriophyllum*, *M. verticillatum* (only present in 2007) and *M. spicatum*, to a community characterized by the absence of *Potamogeton* species and a rapid increase in *Elodea nuttallii* cover.

On the other hand, EISDW exhibited a temporal trajectory toward the community similar to the one observed in SCHA, a target side-channel exhibiting a stable state dominated by *P. perfoliatus* and *P. pectinatus*, with fluctuations appearing as a short trajectory on the factorial map. Actually the trajectory of the restored EISDW was mainly linked to the annual presence (2008 and 2011) or absence (2007, 2009 and 2010) of *Myriophyllum verticillatum*. The trajectories of EISDW and SCHA were close as these two side-channels were the ones with higher cover of *Phalaris arundinacea*.

Table 3.2 : Vegetation surveys of the side-channels: species richness (S), total cover (%) and species cover (%) over the study period.

River network: Rhine		SCHOL																								EISUP												EISDW												KALT												ROSS												FAHR																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																			
		SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCHOL						SCH			

River network: RDC

	LANG						BREIT						KUP						ALT						WEISS					
	2006	2008	2010	2011	2005	2010	2011	2006	2008	2010	2011	2010	2011	2010	2011	2010	2011	2010	2011	2010	2011	2010	2011	2010	2011					
S	15	15	24	18	14	19	21	15	13	19	21	23	27	23	27	23	27	23	27	23	27	23	27	23	27					
Σ_{cover} (%)	22.5	30.7	24.5	22.1	44.1	7.3	35.0	87.8	58.3	67.5	81.0	28.1	35.6	69.7	44.7															
Algae	3.0	-	≤ 0.1	≤ 0.1	-	≤ 0.1	0.4	0.5	≤ 0.1	0.6	0.3	0.3	3.4	≤ 0.1	≤ 0.1															
Amb.ri	-	-	≤ 0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-															
Azo.fi	-	-	0.2	≤ 0.1	-	-	≤ 0.1	-	-	≤ 0.1	≤ 0.1	0.3	≤ 0.1	0.3	1.5															
Ber.er	7.0	9.8	11.7	6.7	1.5	0.3	0.2	7.0	15.0	35.0	45.0	0.5	0.4	0.5	0.4															
But.um	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-															
Cal.ob	4.5	7.1	1.3	2.0	9.0	1.0	0.7	20.0	9.0	10.0	8.3	0.6	2.4	20.0	28.3															
Cer.de	0.5	-	≤ 0.1	≤ 0.1	≤ 0.1	≤ 0.1	0.4	0.6	3.0	0.3	≤ 0.1	≤ 0.1	0.2	17.5	3.7															
Cha.sp	-	-	≤ 0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	≤ 0.1	-	-	-															
Elo.ca	0.8	≤ 0.1	0.5	≤ 0.1	≤ 0.1	0.5	0.5	1.0	1.6	0.8	0.2	3.5	1.7	0.6	0.1															
Elo.nu	3.0	2.3	≤ 0.1	0.2	9.0	≤ 0.1	≤ 0.1	4.0	1.6	0.3	≤ 0.1	0.8	1.5	1.5	0.2															
Fon.an	-	≤ 0.1	0.5	-	15.0	1.8	3.7	-	-	-	-	≤ 0.1	0.5	0.8	-															
Gro.de	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-															
Hil.ri	-	-	1.8	8.3	-	0.5	25.7	-	-	0.3	5.0	14.0	22.7	-	-															
Iri.ps	-	≤ 0.1	≤ 0.1	≤ 0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	≤ 0.1	≤ 0.1														
Lem.mi	0.3	-	≤ 0.1	≤ 0.1	-	0.3	≤ 0.1	4.0	-	≤ 0.1	0.4	0.3	≤ 0.1	0.6	1.2															
Lem.mu	0.3	≤ 0.1	0.4	≤ 0.1	-	0.3	≤ 0.1	5.0	≤ 0.1	≤ 0.1	0.5	0.3	≤ 0.1	7.6	2.2															
Lem.tr	0.8	1.6	0.2	0.7	≤ 0.1	1.8	0.5	20.0	7.6	1.0	1.3	5.5	0.7	0.5	3.5															
Lyc.eu	0.4	≤ 0.1	-	-	-	-	1.7	-	-	≤ 0.1	0.2	-	≤ 0.1	-	-															
Men.aq	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-															
Myo.pa	-	≤ 0.1	≤ 0.1	≤ 0.1	≤ 0.1	≤ 0.1	≤ 0.1	0.5	-	0.6	0.3	0.8	0.2	0.8	≤ 0.1															
Myr.sp	-	≤ 0.1	≤ 0.1	≤ 0.1	≤ 0.1	≤ 0.1	≤ 0.1	-	-	≤ 0.1	-	≤ 0.1	0.4	≤ 0.1	0.2															
Myr.ve	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	≤ 0.1															
Nas.of	-	-	-	-	≤ 0.1	≤ 0.1	≤ 0.1	≤ 0.1	≤ 0.1	-	≤ 0.1	≤ 0.1	0.2	2.8	0.4															
Nit.sp	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	≤ 0.1	-															
Oen.fi	0.3	-	0.2	0.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.8	0.4															
Pha.ar	-	≤ 0.1	≤ 0.1	≤ 0.1	≤ 0.1	≤ 0.1	-	-	-	-	-	≤ 0.1	≤ 0.1	≤ 0.1	≤ 0.1															
Phr.au	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-															
Pot.be	0.3	-	-	-	-	-	0.2	-	≤ 0.1	≤ 0.1	-	≤ 0.1	≤ 0.1	2.6	≤ 0.1															
Pot.cr	-	-	-	-	-	-	-	-	-	≤ 0.1	≤ 0.1	-	≤ 0.1	-	-															
Pot.gr	-	-	≤ 0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-															
Pot.lu	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-															
Pot.no	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-															
Pot.pc	-	-	-	-	1.5	-	-	-	-	-	-	≤ 0.1	≤ 0.1	-	-															
Pot.pf	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-															
Ran.ci	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-															
Ran.fi	-	≤ 0.1	-	≤ 0.1	7.5	≤ 0.1	0.4	0.6	≤ 0.1	-	0.5	≤ 0.1	≤ 0.1	3.8	≤ 0.1															
Ran.tr	-	-	0.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-															
Ror.am	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-															
Sag.sa	≤ 0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-															
Spa.em	4.0	9.4	3.3	3.3	-	-	≤ 0.1	20.0	20.3	17.5	16.7	0.3	≤ 0.1	9.5	2.0															
Spi.po	0.3	-	≤ 0.1	-	-	≤ 0.1	≤ 0.1	1.0	-	≤ 0.1	0.2	≤ 0.1	≤ 0.1	≤ 0.1	≤ 0.1															
Ver.an	-	≤ 0.1	3.3	-	≤ 0.1	≤ 0.1	0.2	3.5	≤ 0.1	0.8	1.5	≤ 0.1	≤ 0.1	≤ 0.1	≤ 0.1															
Ver.be	-	-	-	-	-	≤ 0.1	-	-	-	-	0.2	-	≤ 0.1	-	-															
Zan.pa	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-															

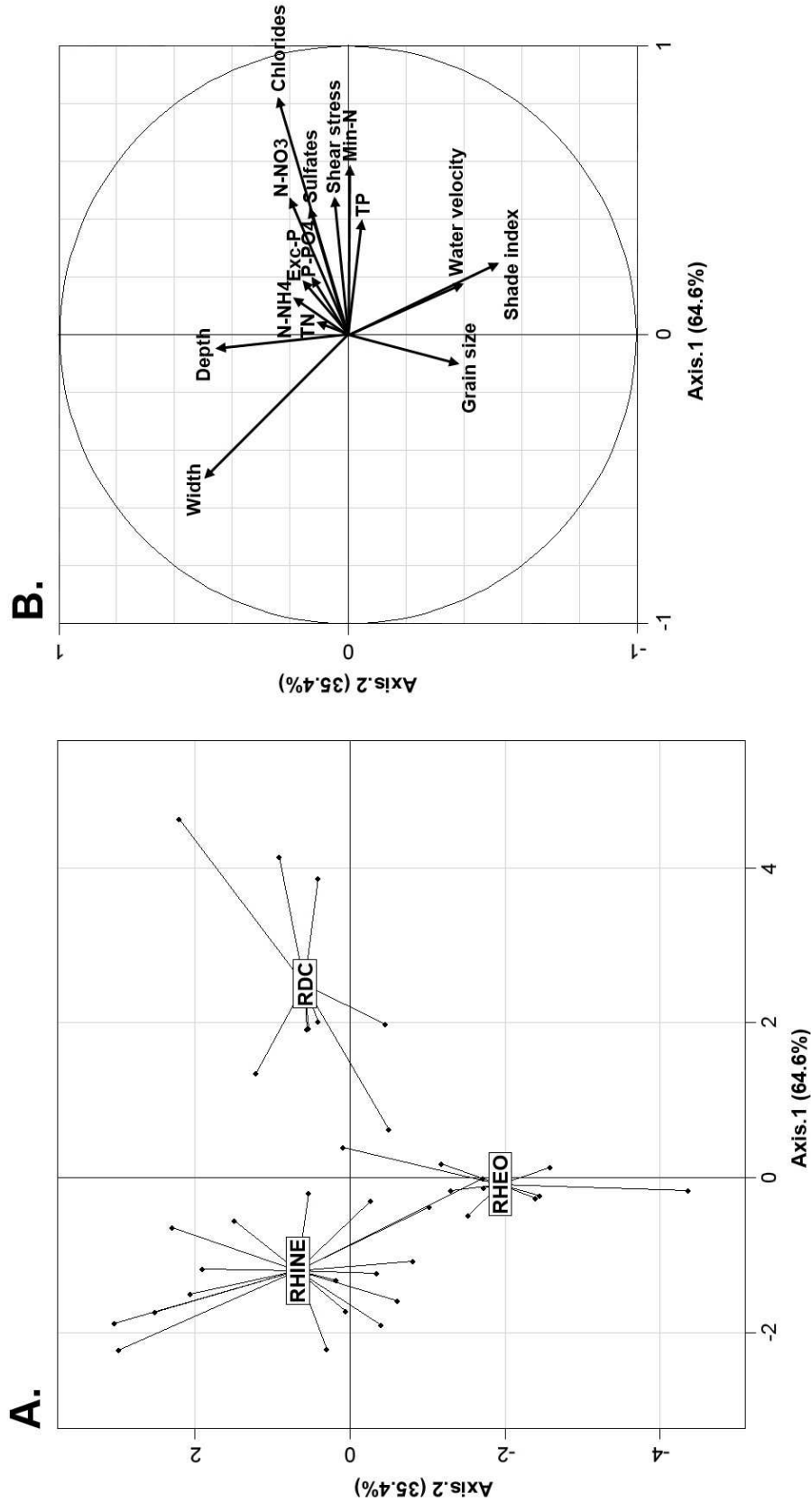


Figure 3.5 : Between-class analysis of the physico-chemical parameters defining the three identified groups of side-channels. RHINE regroups combined data of SCHA, SCHOL, EISDW, FAHR and KALT, RDC with LANG, KUP and WEISS, RHEO with ALT, BREIT & EISUP. $n = 36$. A. Projection map of the groups. B. Projection map of the variables

Physico-chemical characteristics linked to macrophyte communities

The three communities previously identified were used to *a posteriori* combine the side-channels:

- (i) a community dominated by *Potamogeton* sp., *E. nuttallii*, *M. spicatum* and/or *C. demersum* was found in the side-channels SCHA, SCHOL, EISDW, KALT, ROSS and FAHR, which is called group RHINE;
- (ii) a community dominated by *B. erecta*, *C. obtusangula* and/or *S. emersum* in the side-channels LANG, KUP and WEISS, which is called group RDC;
- (iii) and a community dominated by *R. fluitans*, *H. rivularis* and/or *F. antipyretica* in the side-channels ALT, BREIT and EISUP, which is called group RHEO.

A between-class analysis was used to identify the discriminating physico-chemical characteristics of these groups (Fig.3.5). This analysis was carried out on the same dataset used in Fig.3.2.

The first axis accounted for 64.6 % of the total inertia and differentiated the RHINE group from the RDC one. On this axis the RHINE group was characterized by high width and low shear stress, whereas the RDC group was defined by a little higher nitrogen and phosphate content in the water and the sediment, higher concentrations of chloride and sulfate and high shear stress. The second axis accounted for 35.4 % of the total inertia and differentiated the RHINE and RDC groups to the RHEO one. On this axis, the RHEO group was defined by coarse grain size, high water velocity and high value of shade index, whereas the RHINE and RDC groups were defined by higher width and depth.

1.4 Discussion

Main factors controlling communities in restored side-channels

As the side-channels fed by the Rhine river are supplied by eutrophic waters whereas the side channels fed by the Rhine Drainage Channel (RDC) are supplied by mesotrophic waters, we could have expected some differences in water chemistry (especially N and P) between the two groups of sites. However, phosphorus and nitrogen concentrations in water were similar in these two groups. The main differences between the two groups consisted of the development of different macrophyte communities. The communities of the Rhine were clearly dominated by eutrophic species (Robach et al 1996), whereas side-channels connected to the RDC exhibited macrophyte communities dominated by mesotrophic species as it could have been expected based on the water supply. But we also identified a third community clearly related to the water velocity. These three communities were already observed by Tremp (2007) in the Upper Rhine floodplain area where they were linked to physical features such as grain size and flow velocity. Baart et al (2010) also observed that, in rehabilitated wetlands, water velocity and sediment grain size in shallow water area were the best predictors of macrophytes distribution. Our results confirmed that communities composition are firstly influenced by hydro-geomorphological characteristics rather than water chemistry. We here demonstrated that the vegetation of reconnected streams would be dependent on water chemistry only in reaches with low water velocity and fine sediment grain size. The composition of vegetation in reconnected streams with higher water velocity was quite similar whatever the water chemistry and the type of supply.

Dynamics of vegetation and link to environmental characteristics

Variations in species richness and total cover remained slight over the 5 years study period in most of the restored and target side-channels. This result suggested that species richness and vegetation cover were already established and stable within the early 5 years after restoration, although equilibrium between species could change (i.e. multiple stable states could exist). According to Biggs et al (1998), Henry et al (2002) and Amoros et al (2005), increase in plant cover happened quickly after restoration works, in less than 4 years. As our observations generally occurred several years after the reconnection, we could not observe whether plant communities exhibited drastic evolutions within a four-year period after the restoration work, except for FAHR and ALT, reconnected in 2006. Actually, the side-channel FAHR exhibited immediate strong colonization by macrophytes. Then the established community remained unchanged over the study period (from 2008 to 2011) which is consistent with

results of the previous authors.

The temporal trajectories of the floristic composition, richness and cover of communities seemed to depend mainly on changes in the hydro-geomorphological characteristics. After restoration works, hydro-geomorphological changes were observed - i.e. fine sedimentation, bedload wave migration or local bank erosion - but remained weaker than it could occur in some target side-channel (i.e. in SCHA, pers. obs.).

Vegetation of the eutrophic channels connected to the Rhine river showed a first stage colonized by *Potamogeton* species which evolved rapidly towards two alternative stable states characterized either by the absence of the exotic *Elodea nuttallii* or by its great abundance. In Danish lowland streams Sand-Jensen et al (2000) and Riis and Sand-Jensen (2001) showed that *P. crispus*, *P. pectinatus* and *P. perfoliatus* withstood physical disturbances and remained abundant in these lowland streams, especially in wide ones. Many *Potamogeton* species are also known to prefer slow-flowing side-channels (Janauer et al 2010). Side-channels with high presence of *Potamogeton* species in their community - i.e. SCHA, SCHOL, FAHR and KALT - did exhibit such characteristics, underlying the greater importance of physical conditions than chemical ones in the dynamics of the communities after restoration.

Patches of *P. pectinatus* also occasionally occurred in the RDC, in the transects very close to the connection, but not further in the reconnected side-channel. The RDC is a large channel, ~10m- wide, with only one forested bank and bright lighting. By contrast, side-channels connected to the RDC are narrower (mean width ~ 7m) and exhibit a higher shade index as they are situated in forested areas. *P. pectinatus* requires high light availability (Madsen & Adams 1989) and this preference could explain its absence in the RDC-connected side-channels.

The high variation in species richness and total cover of KALT was unique in this study and could be explained by its temporary connection to the Rhine river depending on a Rhine discharge (upstream connection when the discharge exceeds 1550 m³/s), which usually happened 50 days per year (Schmitt et al 2009). Thus, during the lowwater periods this side-channel was fed by phreatic waters and had a very low discharge and water velocity. In summer 2007, a record flood of the Rhine river, with a return period of 10 years (Fig1 B), may have brought a lot of propagules and/or nutrient-rich sediments in this side-channel. Pedersen et al (2006) hypothesized that an increase of species richness and total cover within a relatively short period of time is related to a diverse and plentiful

propagule supply. Therefore, the variations in flow regime could explain the sudden vegetation cover variations, especially when connections occur during a season when the density of propagules dispersed in the river's water flow is very high. A study on this possible supply is in progress in some of the restored side-channels.

Risk of invasion by exotic species

Colonization by invasive species is a high risk when restoration works create new biotopes opened to every colonizer, as it is the case after reconnection. The two exotic *Elodea* species, *E. canadensis* and *E. nuttallii*, were commonly observed in the restored side channels. However, *E. canadensis* was only observed in the side-channels connected to the RDC, confirming that this species is now integrated in the local mesotrophic community (Greulich & Trémolières 2006). Former studies on restored rivers in Europe implied that *E. canadensis* was one of the favored species during recolonization processes (Henry et al 1996, Biggs et al 1998). However, *E. nuttallii* introduced in Europe in the middle of 20th century possessed a higher competitive ability compared to *E. canadensis* (Barrat-Segretain 2001, Thiébaud 2005), and replaced *E. canadensis* as the dominant species in side-channels of large rivers (Combroux et al 2002, Amoros et al 2005, Greulich & Trémolières 2006). Based on the characteristics of the side-channels, we hypothesized that variables that could lead to communities dominated by *Potamogeton* or *Elodea* are physical, and that colonization by *Elodea* may be promoted when fluvial dynamics (high flow velocity and shear stress, gravel and pebble mobilization, etc...) disappear. The side-channel SCHA did exhibit hydro-geomorphological dynamics and had a higher cover of *Potamogeton* species and a lower cover of *E. nuttallii*. By contrast, EISDW, submitted to the same *Elodea*'s propagule pressure than SCHA (connected to the same channel) is characterized by a very high cover of *E. nuttallii*. It exhibited sedimentation of fine-grained sediment, which usually favored the colonization by *E. nuttallii* (Demars & Harper 2005) and we thus observe an increase in *Elodea* cover over the study period. The *E. nuttallii* population was probably at the beginning of its invasive phase in this site, as its cover remained low compared to the available surface of fine-grained sediment.

In the side-channel ROSS, *E. nuttallii* was also the main colonizing species, and its cover increased over the study period. However, in the same time period this side-channel was also colonized by invasive benthic zebra mussels, *Dreissena polymorpha*. In 2011, it covered more than 25 % of the side-channel bottom. New questions arose from this situation: will *E. nuttallii* progressively replace *D. polymorpha*, or will its cover progression be impeded by the existing cover of *D. polymorpha*?

Competition for benthic encroachment between two invasive species *D. polymorpha* and *Elodea nuttallii* should be further studied.

1.5 Conclusion

This study highlighted that macrophyte recolonisation in restored side-channels of large rivers is a process that can occur rapidly. The absence of major changes in the communities during the surveyed years also implied that the community appearing in the early stages after the restoration work may be stable for a relatively long time, including annual fluctuations of dominant species. Restored side-channels globally exhibited plant cover and species richness similar to those observed in the target side-channels. Variations in cover and species richness remained low in most of the side-channels. Only the more recently restored side-channels did exhibit high variations in cover and species richness. The communities which colonized the side-channels depended primarily on the hydro-geomorphological conditions, providing that the trophic level was high enough to be a non-discriminating factor in the side-channels.

Among the exotic species, *E. nuttallii* was essentially observed in side-channels connected to the Rhine river, whereas *E. canadensis* was only present in side-channels connected to the RDC. These observations confirmed that *E. nuttallii* is currently replacing *E. canadensis* as a major colonizing and potentially invasive species. However the presence of *E. nuttallii* seemed not to impede presence of *Potamogeton* species, which are declining at least in some part of Europe (Sand-Jensen et al 2000, Riis & Sand-Jensen 2001).

In this study most of restored side-channels exhibited similar vegetation dynamics and community to those of the target side-channels. Upstream reconnection can therefore be considered as a good way to restore aquatic vegetation communities within the reaches very close to the connection. The hydro-geomorphological factors as the primary factors probably explaining the community composition also highlighted that restoration work should include monitoring of such factors. In order to observe evolution in the community, it is therefore necessary to start monitoring immediately after restoration work, as done notably by Henry et al (2002), and, when possible, long-term monitoring in order to evaluate the stability of communities.

2. Résumé des principaux résultats et discussion complémentaire

Nous venons de voir que trois communautés végétales ont été recensées sur les sites restaurés et de référence : la première communauté est caractérisée par des espèces dites "eutrophes" (*E. nuttallii*, *C. demersum*, *M. spicatum*, *P. pectinatus* et *P. perfoliatus*), la deuxième communauté par des espèces dites "mésotrophes" (*B. erecta*, *C. obtusangula* et *S. emersum*) et la troisième communauté par des espèces "rhéophiles" (*R. fluitans*, *F. antipyretica* et *H. rivularis*). Les sites aux communautés "eutrophes" (SCHA, SCHOL, EISDW, ROSS, FAHR et KALT) sont des sites larges et profonds avec une faible force tractrice, les sites colonisés par des communautés "mésotrophes" (LANG, KUP et WEISS) sont des sites profonds avec une forte énergie tractrice et des eaux ayant des concentrations plus élevées en ions et nutriments, et les sites avec des communautés "rhéophiles" (EISUP, ALT et BREIT) sont des sites peu profonds et peu larges, avec une granulométrie grossière et un ombrage important. Ces observations confirment la deuxième hypothèse, c'est-à-dire que les communautés sont prioritairement influencées par les caractéristiques physiques des sites. Les sites avec des communautés "eutrophes" ou "mésotrophes" ont des eaux de qualité chimique semblable, de type méso-eutrophe. Cette absence de différence invalide la première hypothèse, tout du moins un effet direct de la qualité trophique de l'eau. Un effet indirect, par décalage temporel, est néanmoins envisageable. Trémolières et Szwab (2007) ont en effet observé une discordance entre qualité trophique de l'eau et communauté dans des cours d'eau similaires à ceux étudiés dans le cadre de cette thèse. Ainsi, la mauvaise qualité trophique passée de l'eau pourrait avoir favorisé des communautés eutrophes, qui subsistent encore aujourd'hui alors que la qualité trophique de l'eau s'est améliorée. Ou, dit autrement, les communautés actuelles sont influencées par la qualité trophique passée de l'eau de leur chenal d'alimentation, Rhin ou CCD. Ce décalage temporel pourrait être expliqué par deux hypothèses : soit le sédiment a accumulé beaucoup de nutriments lorsque le niveau trophique de l'eau était élevé et cette accumulation continue d'influencer les communautés, soit la disparition des communautés mésotrophes au profit des communautés eutrophes est à l'origine d'un manque de "sources" de diaspores d'espèces mésotrophes pour la recolonisation des sites.

Bien que des variations temporelles de la richesse spécifique et du recouvrement total soient observées, les communautés se stabilisent rapidement après les travaux de restauration (reconnexion) et nous n'observons pas de changement majeur de la composition des communautés. En excluant les communautés "rhéophiles", les sites restaurés ont des communautés similaires à celles des sites de référence. Les trajectoires des sites restaurés sont aussi similaires à celles de sites de référence.

La recolonisation des sites restaurés par la végétation aquatique est un phénomène rapide. Seul ROSS a un "retard" de recolonisation, peut-être à cause du port d'Offendorf situé entre sa connexion et le chenal du Rhin, et/ou peut-être à cause de *Dreissena polymorpha* (moule zébrée). Le port limite les apports de diaspores à partir du Rhin et *Dreissena polymorpha* est une espèce invasive de macro-invertébré qui s'est accaparée une surface importante des substrats du ROSS (25 %). FAHR est le seul site où il est possible d'observer une augmentation rapide du recouvrement total et de la richesse spécifique, confortant par là l'idée d'une recolonisation rapide. Cet événement est effectivement survenu dans les 4 ans après la restauration et n'a duré qu'une année. La dernière hypothèse n'est donc que partiellement validée : le temps écoulé depuis la restauration influence seulement la phase de recolonisation, c'est-à-dire une phase durant laquelle la communauté se forme et croît en recouvrement. Cette phase est apparemment très rapide, et dure moins de quelques années. Après cette phase, la communauté se stabilise et devient indépendante vis-à-vis du temps écoulé depuis la restauration.

Chapitre 4

Rôle du niveau trophique dans la dynamique de colonisation des bras restaurés

Le niveau trophique d'un milieu aquatique intègre l'accumulation des nutriments azote et phosphore dans les trois compartiments : les plantes, l'eau et le sédiment. En effet, selon leur source et leur disponibilité, les nutriments sont des éléments limitant ou favorisant le développement de la végétation aquatique (Lacoul et Freedman 2006). Des études ont d'ores et déjà montré l'importance et le rôle du niveau trophique dans le développement de la végétation et la recolonisation par la végétation aquatique de bras latéraux des grands fleuves européens (Trémolières et al 1993, Bornette et Heiler 1994, Henry et al 1996, 2002, Bornette et al 1996). Or la reconnexion implique une modification du niveau trophique : la déconnexion des bras est à l'origine de phénomènes d'oligotrophisation (Bornette et Heiler 1994, Henry et al 1996), alors que les bras sont reconnectés à un chenal aux eaux eutrophes. Ainsi ce changement de niveau trophique a sans doute un rôle dans la recolonisation. Les questions posées sont donc les suivantes :

- Quelle est la capacité d'accumulation des nutriments dans l'eau, les sédiments et les macrophytes des bras restaurés ? Est-elle comparable à celle des bras de référence ?
- Quelles sont les facteurs qui influencent cette dynamique ?
- Est-ce que la capacité d'une espèce à accumuler les nutriments va influencer sa capacité et vitesse à coloniser un bras restauré ?

Plusieurs hypothèses peuvent être émises comme réponses à ces questions. La première hypothèse est que la dynamique des nutriments d'un bras restauré diffère de celle d'un bras de référence, celle-ci serait liée au temps passé depuis la restauration. La deuxième hypothèse est que la capacité à accumuler des nutriments par une espèce influence sa capacité à coloniser un bras, les espèces nécessitant moins de nutriments pour croître ayant une compétitivité supérieure. Nous analysons plus particulièrement le phosphore, souvent considéré comme élément limitant dans le développement végétal aquatique.

Pour vérifier ces hypothèses nous avons quantifié les nutriments, phosphore et azote, dans l'eau,

le sédiment et les plantes des sites étudiés. Ces mesures ont été effectuées au printemps, à l'été et en automne pendant une année, en 2009 pour les sites connectés au Rhin et en 2010 pour les sites connectés au CCD (+ KALT).

Un premier volet a porté sur les bras reconnectés au Rhin et fait l'objet d'une publication dans Restoration Ecology.

1. Article : Dynamics of nutrient contents (phosphorus, nitrogen) in water, sediment and plants after restoration of connectivity in side-channels of the river Rhine. (Restoration Ecology, 2013)

Abstract

During the last century, canalization of the Rhine river led to disconnection of side-arms, over-sedimentation of these channels, loss of the fluvial dynamics and aquatic vegetation change or disappearance. Recent restoration projects aim to reconnect disconnected arms to the main channel. The objective of this study was to assess the nutrient dynamics in restored channels during the vegetation colonization process. In spring, summer and autumn 2009, the phosphorus and nitrogen contents were measured in water, sediment and plants, sampled in six channels, two reference sites and four restored ones at different dates. Aquatic vegetation was monitored during the same period.

Sites were mesotrophic, related to the water nutrient concentrations. However, vegetation communities indicated a eutrophic level, as they were dominated by species like *Elodea nuttallii*, *Myriophyllum spicatum* and *Potamogeton perfoliatus*. Sites were discriminated by P content and mineral nitrogen in the sediment. We showed an effect of species and season on the plant nutrient content, but there was no relationship between plant nutrient content and nutrients in water and sediment. A negative correlation between mean N plant content and the cover of each species was found. Vegetation characteristics (species richness and cover) and bioavailable phosphorus in the sediment were also correlated.

In the restored side-arms of the river Rhine, phosphorus-rich sediment seems to be important in the recolonization dynamics, as it was linked to higher species richness, whereas nitrogen played a role in the colonization patterns as a growth limiting factor.

1.1 Introduction

Since the beginning of the last century, large rivers have been intensively channelized worldwide. River beds were strongly modified by human activities such as bed straightening, embankment and canalization in order to improve river navigability, avoid floods or produce hydroelectricity (Brookes 1988). These hydraulic works led to the disconnection of side-channels and subsequent floodplain changes *i.e.* over-sedimentation or terrestrialization of these channels (Bravard et al. 1986; Bornette & Heiler 1994), loss of fluvial dynamics (Hohensinner et al. 2004; Schmitt et al. 2007), change in trophic status and in macrophyte communities (Trémolières et al. 1993; Bornette & Heiler 1994). Recently, many restoration projects aimed to reflood alluvial zones and reconnect former side-channels to the main channel (program LIFE Nature Rhin Vivant 2002-2006; Schwab et al. 2008). The success of restoration works was usually assessed through the monitoring of ecological changes. Several taxonomic and syntaxonomic groups were monitored to assess ecological changes in restored channels, such as macroinvertebrates (Marchetti et al. 2010), fish (Trexler 1995; Miller et al. 2010), birds (Weller 1995) or plant communities (Small et al. 1996; Combroux et al. 2002).

Plant communities are one of the three favoured syntaxonomic groups, when assessing the success of restoration projects (Bernhardt et al. 2007). Aquatic macrophyte communities were shown to be sensitive to many abiotic factors, such as temperature, light availability, flow velocity, substrate types, nutrient availability and pH, which could be modified by hydraulic works or human activities (Haslam 1978). The importance of these factors depends on the size of the studied area (Lacoul & Freedman 2006). Therefore, within a restored stream, macrophyte communities could be impacted by a subset of these factors. For example, in lowland restored streams in Denmark, Pedersen et al. (2006) showed that bank morphology, bed level and management intensity exerted a strong influence on macrophyte community diversity and composition. They also showed that macrophyte colonization could be controlled by sedimentation. In another context, Henry et al. (1996) showed that dredging sediment in a cut-off channel within the Rhone floodplain increased groundwater supply, which led to a change in the water trophic status, from eutrophic to mesotrophic. Colonization of this channel was then characterized by mesotrophic plant species (Henry et al. 2002). Disconnections usually led to oligotrophication (Bornette & Heiler 1994; Henry et al. 1996) and subsequent reconnection allowed eutrophic water from nearby rivers to feed the restored channels. Nevertheless, links between trophic status within restored streams and macrophyte recolonization processes remain largely unknown. The trophic status of a waterbody is firstly related to phosphorus and in some cases to nitrogen (Clarke &

Wharton 2001; Fabris et al. 2009). It strongly influences the composition and distribution of aquatic macrophyte communities (e.g. Robach et al. 1996; Demars & Edwards 2007). Moreover, aquatic macrophytes assimilate more or less nutrients from the sediment and/or from the water column (Chambers et al. 1989; Robach et al. 1995). The source of uptake depends on both species and environmental conditions encountered by those species (Baldy et al. 2007).

In this study, we tested the following hypothesis: nutrient concentrations (phosphorus and nitrogen) in water and/or sediment, and the time elapsed since the restoration works influence the recolonisation process. We argued that

1. the expected increase in nutrient concentration in water and/or sediment would lead to the dominance of eutrophic plant species.
2. the nutrient uptake capacity of one species could have an effect on its capacity to colonize newly created sites, to settle and overcome other species.
3. there is a threshold in nutrient concentration in water and/or sediment below which no plant optimal growth can be reached. Phosphorus would be the limiting factor, due to its low bioavailability.
4. channels reconnected to the same river experience similar temporal changes in vegetation cover and composition.

1.2 Methods

Study sites

The study was conducted in five side-channels in the upper Rhine river floodplain (Fig.4.1): Schollengiessen (SCHOL), Schaftheu (SCHA), Eiswasser (EIS), Rossmoerder (ROSS) and Fahrgiessen (FAHR). The Schollengiessen and Schaftheu side-channels are located in semi-natural islands created by the Rhine canalization during the seventies. These two channels were considered as reference sites, as they remained connected to the Rhine river after canalization. The other channels which were disconnected by canalization were reconnected in the last decade: Eiswasser in 2002, Rossmoerder in 2004 and Fahrgiessen in 2006 (Fig.4.1).

Six sites were sampled: two sites on the EIS, one close to the connection waterworks (Eiswasser Upstream; EISUP) and the second ca. 1 km downstream (Eiswasser Downstream; EISDW), and only

one site close to the connection on the other channels. The length of the reconnected stretches was relatively short, between 300 and 500 m, and their width varied between 5 and 29 m.

In each site, we selected three five-meter wide and evenly distributed cross-sections. The cross-sections were considered as one plot. The first cross-section was placed near the connection waterworks, except for EISDW.

Sampling methods

The sites were monitored in 2009 during three campaigns: in spring, summer and autumn. For each campaign and each site we estimated the percentage cover of macrophyte species for each cross-section. We took two 50 mL water samples and two sediment samples ($\sim 120 \text{ cm}^3$; upper layer) per cross-section. Three samples (shoots $\sim 100\text{g}$ fresh weight) of the most common plant species were collected per site close to cross-sections.

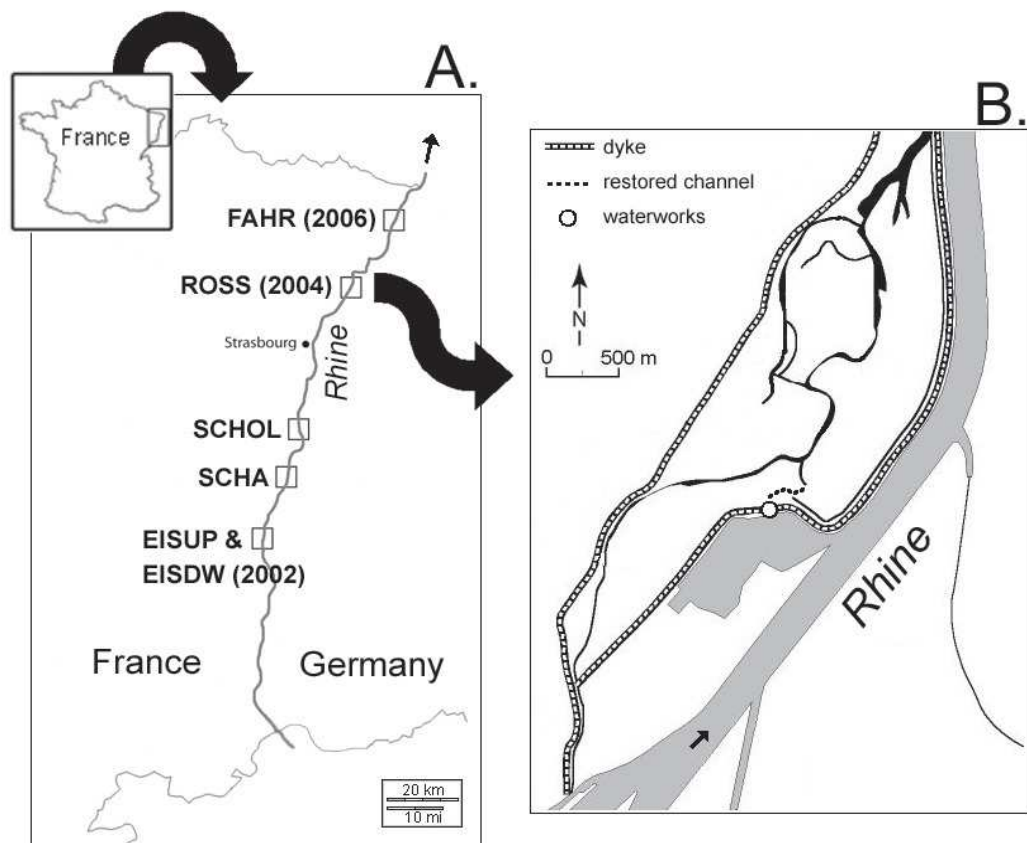


Figure 4.1 : A. Location of the studied side-channels. The numbers within brackets are the years when the restoration works were carried out. B. Location of the waterworks and the restored part of the Rossmoerder river.

Chemical analyses

Water : Water samples were filtered with a 0.45 μm “mesh”. Concentrations of N-NH_4^+ ($\mu\text{g/L}$) and P-PO_4^{3-} ($\mu\text{g/L}$) were determined by spectrophotometry with a micro flux auto-analyzer. Concentrations of chloride (Cl^- ; mg/L), nitrate (N-NO_3^- ; mg/L) and sulfate (SO_4^{2-} ; mg/L) were determined by ionic chromatography.

Sediment : Exchangeable phosphorus (P_2O_5 Exc-P; g/kg) was measured according to the Joret & Hébert method (Joret & Hébert 1955). Total phosphorus (TP; g/kg) was analyzed after drying for 24 hours at 70°C and digesting with a mixture of perchloric and nitric acids. Total phosphorus was determined in the digests as phosphate after formation of a molybdate blue complex (American Public Health Association 1985). Total nitrogen (TN; g/kg) was analyzed with the NF ISO 13878 method (1998). Ammonium and nitrate (mineral nitrogen Min-N; mg/kg) were analyzed after extraction with KCl 1 mol l^{-1} : ammonium was analyzed by the indophenol blue method and nitrate by ionic chromatography (American Public Health Association 1985).

Plant : After drying at laboratory temperature, the samples were ground in a laboratory mill. Then 0.1 g of each sample were digested with 10 mL sulfuric acid and 75 mL ultrapure water at 160°C for 120 minutes, then at 350°C for 200 minutes. Phosphorus (P content; % dried weight [DW]) and nitrogen (N content; % DW) contents were thus measured in the digested solutions as concentrations of P-PO_4^{3-} and N-NH_4^+ , using the same procedure as previously described for water and sediment.

Statistical analyses

All statistical analyses were carried out with the R program (v2.10.0; R Development Core Team 2010). A principal component analysis was used to identify the main factors accounting for the differences between the seasons and between the sites. The existence of relationships between all the studied variables was tested by using generalized linear models and correlation analyses. As many data did not follow a Gaussian distribution, the correlations were calculated as Kendall's tau.

Table 4.1 : Cover, frequency and nutrient contents of the plant species. Cover by site is mean percentage cover calculated for all campaigns (Spring, Summer and Autumn). Species were classified using their frequency (number of sites where the species occurred), and their mean cover on all sites. The values for the nutrient content and the N:P ratio of each species are means of all samples, $\pm$ standard error of the mean (SEM). *N* number of plant samples.

Species	Frequency	Mean cover (%)	Cover (%) by site					Nutrient contents (% DW) and N:P ratio				
			SCHA	SCHOL	EISUP	EISDW	ROSS	FAHR	P content	N content	N:P ratio	N
<i>Elodea nuttallii</i> (Planch.) St John	6	6.2	4.8	19.3	≤ 0.1	0.7	0.7	12.0	0.45 (± 0.17)	2.46 (± 0.64)	6.1 (± 2.5)	38
<i>Potamogeton perfoliatus</i> L.	6	1.6	7.1	2.0	≤ 0.1	≤ 0.1	≤ 0.1	0.2	0.33 (± 0.11)	2.59 (± 0.82)	8.3 (± 3.6)	19
<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	6	1.1	0.4	1.7	0.2	3.7	≤ 0.1	0.7	0.40 (± 0.14)	2.40 (± 0.60)	6.5 (± 2.2)	33
<i>Cladophora</i> sp.	6	0.7	0.5	1.4	0.5	1.3	≤ 0.1	0.8	0.35 (± 0.08)	2.90 (± 0.69)	8.8 (± 2.8)	7
<i>Phalaris arundinacea</i> L.	6	0.5	0.5	≤ 0.1	0.4	1.7	≤ 0.1	≤ 0.1	0.30 (± 0.08)	1.60 (± 0.61)	5.4 (± 1.8)	4
<i>Lemna minor</i> L.	6	0.2	≤ 0.1	≤ 0.1	0.4	0.5	≤ 0.1	≤ 0.1	-	-	-	-
<i>Potamogeton pectinatus</i> L.	5	2.1	7.5	0.7	0.7	0.8	-	2.7	0.32 (± 0.12)	2.28 (± 0.57)	7.8 (± 2.9)	23
<i>Hildenbrandia rivularis</i> (Lieb.) J. Agardh	5	0.4	1.0	≤ 0.1	1.0	≤ 0.1	≤ 0.1	-	-	-	-	-
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	4	0.8	-	2.7	-	0.7	0.2	1.0	0.32 (± 0.09)	2.31 (± 0.77)	7.7 (± 2.7)	18
<i>Ranunculus fluitans</i> Lam.	4	0.6	0.2	≤ 0.1	2.8	-	-	0.7	0.41 (± 0.18)	2.32 (± 0.62)	6.5 (± 2.3)	13
<i>Spirodela polyrrhiza</i> (L.) Schleid.	4	≤ 0.1	≤ 0.1	0.1	-	≤ 0.1	-	≤ 0.1	-	-	-	-
<i>Fontinalis antipyretica</i> Hedw.	3	0.6	-	≤ 0.1	3.4	-	-	0.2	0.32 (± 0.04)	2.10 (± 0.38)	6.7 (± 1.0)	7
<i>Sparganium emersum</i> Rehm.	3	0.2	≤ 0.1	-	≤ 0.1	-	-	1.3	0.36 (± 0.03)	2.89 (± 1.14)	8.0 (± 2.5)	3
<i>Callitriche obtusangula</i> Le Gall	3	0.2	-	≤ 0.1	0.7	-	-	0.2	0.38 (± 0.08)	2.60 (± 0.63)	7.2 (± 2.7)	4
<i>Hydrodiction reticulatum</i> (L.) Lager.	3	≤ 0.1	≤ 0.1	0.3	-	0.3	-	-	-	-	-	-
<i>Vaucheria</i> sp.	3	≤ 0.1	≤ 0.1	-	≤ 0.1	≤ 0.1	-	-	-	-	-	-
<i>Veronica anagallis-aquatica</i> L.	2	≤ 0.1	≤ 0.1	-	-	0.7	-	-	0.55 (± 0.19)	2.91 (± 0.74)	5.7 (± 2.0)	11
<i>Nasturtium officinale</i> R. Brown	2	≤ 0.1	≤ 0.1	-	-	0.3	-	-	0.45 (± 0.22)	3.99 (± 1.27)	9.4 (± 1.7)	2
<i>Iris pseudacorus</i> L.	2	≤ 0.1	≤ 0.1	-	0.2	-	-	-	-	-	-	-
<i>Berula erecta</i> (Huds.) Coville	2	≤ 0.1	≤ 0.1	0.2	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lemna minuta</i> Humb., Bonpl. And Kunth	2	≤ 0.1	-	≤ 0.1	-	-	-	≤ 0.1	-	-	-	-
<i>Azolla filiculoides</i> Lam.	2	≤ 0.1	-	≤ 0.1	-	-	-	≤ 0.1	-	-	-	-
<i>Myosotis palustris</i> Hill	2	≤ 0.1	≤ 0.1	≤ 0.1	-	-	-	-	0.29	4.09	14.0	1
<i>Rorippa amphibia</i> (L.) Besser	2	≤ 0.1	≤ 0.1	-	-	-	-	≤ 0.1	-	-	-	-
<i>Potamogeton berchtoldii</i> Fieb.	1	0.6	-	-	-	-	-	≤ 0.1	0.40 (± 0.03)	3.09 (± 0.56)	7.8 (± 1.7)	3
<i>Chara vulgaris</i> (L.) Wall.	1	0.5	-	3.0	-	-	-	3.4	0.41 (± 0.13)	2.72 (± 0.53)	7.0 (± 1.6)	6
<i>Potamogeton nodosus</i> Poiret	1	0.5	-	-	-	-	-	-	0.16 (± 0.05)	1.18 (± 0.49)	7.5 (± 0.9)	2
<i>Potamogeton gramineus</i> L.	1	≤ 0.1	-	-	-	-	-	3.0	0.42 (± 0.15)	3.30 (± 1.24)	7.9 (± 0.4)	3
<i>Ranunculus trichophyllus</i> Chaix	1	≤ 0.1	-	-	-	-	-	0.3	0.21	3.69	17.8	1
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Steud.	1	≤ 0.1	-	-	-	0.2	-	-	0.28	2.55	9.0	1
<i>Enteromorpha intestinalis</i> (L.) Nees	1	≤ 0.1	0.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lemna trisulca</i> L.	1	≤ 0.1	-	≤ 0.1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Potamogeton crispus</i> L.	1	≤ 0.1	-	≤ 0.1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith	1	≤ 0.1	-	-	-	-	-	≤ 0.1	-	-	-	-
<i>Zannichellia palustris</i> L.	1	≤ 0.1	-	-	≤ 0.1	-	-	≤ 0.1	-	-	-	-
<i>Elodea canadensis</i> Michaux	1	≤ 0.1	-	-	-	-	-	≤ 0.1	-	-	-	-
<i>Spirogyra</i> sp.	1	≤ 0.1	-	-	-	≤ 0.1	-	-	-	-	-	-
<i>Veronica beccabunga</i> L.	1	≤ 0.1	-	-	-	≤ 0.1	-	-	-	-	-	-

1.3 Results

Vegetation

Thirty-eight species were identified in all sites. Species richness was lowest at ROSS, whereas FAHR, the most recently restored site, exhibited the highest species richness, with 21 species (Table 4.2). The four other sites showed an intermediate species richness with ca. 15 species. Six species were found in every site (Table 4.1): the algae, *Cladophora* sp. (Ulvophyceae), the exotic species, *Elodea nuttallii* (western waterweed), two species generally found in eutrophic waters, *Myriophyllum spicatum* (European water milfoil) and *Potamogeton perfoliatus* (redhead grass), the helophyte, *Phalaris arundinacea* (reed canary grass), and the free-floating species, *Lemna minor* (common duckweed). The two species *Potamogeton pectinatus* (fennel pondweed) and *Hildenbrandia rivularis* (Hildenbrandiaceae) were found on all the sites except for ROSS (*P. pectinatus*) and FAHR (*H. rivularis*). In the reference site SCHA the macrophyte community was dominated by three eutrophic species: *P. pectinatus*, *P. perfoliatus* and *E. nuttallii*, whereas the SCHOL site was dominated by only one species, *E. nuttallii*. Macrophyte communities in ROSS and FAHR were also dominated by *E. nuttallii*, but the macrophyte community in FAHR included six species only found in this site, *Potamogeton nodosus* (longleaf pondweed), *Potamogeton berchtoldii* (small pondweed), *Potamogeton crispus* (curly-leaf pondweed), *Potamogeton gramineus* (variable leaf pondweed), *Nuphar lutea* (yellow water-lily) and *Elodea canadensis* (Canadian waterweed). The macrophyte community in EISUP was dominated by *Fontinalis antipyretica* (willow moss) and *Ranunculus fluitans* (river water crowfoot), whereas the macrophyte community in EISDW was dominated by *M. spicatum*.

Water and sediment physico-chemistry

Water N-NO₃⁻ (~1.3 mg/L), chloride (~20 mg/L) and sulfate (~32 mg/L) were similar in all sites (Table 4.2). ROSS, FAHR and the reference sites exhibited similar water P-PO₄³⁻, close to 22 µg/L, whereas EISUP and EISDW exhibited a lower water P-PO₄³⁻ concentration (11 µg/L). Water N-NH₄⁺ highly varied between the sites. The more recently restored channel, FAHR, had a maximum water N-NH₄⁺ of ~50 µg/L. The other restored sites (EISUP, EISDW and ROSS) showed a water N-NH₄⁺ of ~12 µg/L, whereas the reference sites exhibited intermediate water N-NH₄⁺ (SCHA: 29µg/L; SCHOL: 23 µg/L).

Sediment TN and Min-N highly varied between the sites. In the sediment of FAHR TP, Exc-P, Min-N and TN content showed highest values (Table 4.1), whereas the smallest nutrient contents were

measured in ROSS and the reference site SCHA. The two sites EISUP and EISDW showed different nutrient contents in the sediment, despite their similar water chemistry.

Table 4.2 : Vegetation and physico-chemical characteristics of the studied sites.

* maximum data observed in 2009. Seasons of observation are in brackets: autumn (Au.) and summer (Su.); S species richness; § average values (for water and sediment: average of every campaign, $N = 18$).

Sites		SCHA	SCHOL	EISUP	EISDW	ROSS	FAHR
Type	Year of reconnection	Reference	Reference	Restored	Restored	Restored	Restored
		-	-	2002	2002	2004	2006
Mean width (m)		22.7	28.2	7.2	11.0	6.3	22.6
Mean depth (m)		0.9	2	0.4	0.6	0.8	1.7
Vegetation*	S	15 (Au.)	16 (Su.)	14 (Su.)	16 (Su.)	7 (Au.)	21 (Au.)
	Cover (%)	37 (Au.)	30 (Au.)	15 (Au.)	9 (Su.)	1 (Au.)	32 (Au.)
Plants§	P content (% DW)	0.34	0.33	0.34	0.44	0.34	0.46
	N content (% DW)	2.58	2.25	2.3	2.44	2.57	2.70
	N	33	36	26	39	15	48
Water§	P-PO ₄ ³⁻ (µg/L)	21	21	11	11	23	20
	N-NH ₄ ⁺ (µg/L)	29	23	11	13	12	49
	N-NO ₃ ⁻ (mg/L)	1.39	1.37	1.31	1.33	1.20	1.01
	Chlorides (mg/L)	21.5	20.8	18.5	19.3	23.3	19.7
	Sulfates (mg/L)	33.4	32.6	32.5	33.7	31.0	32.2
Sediment§	TP (g/kg)	0.38	0.51	0.66	0.52	0.34	0.72
	Exc-P (g/kg)	0.06	0.08	0.04	0.07	0.04	0.15
	TN (g/kg)	2.64	4.30	5.04	8.58	2.60	9.39
	Min-N (mg/kg)	11.3	26.7	8.7	20.0	13.2	50.9

A normalized PCA on chemical variables discriminated seasons and sites (Fig.4.2). All variables were either significantly linked to the first or the second axis. The first axis accounted for 30.8 % of the inertia and was defined by the water chemistry (P-PO₄³⁻, N-NH₄⁺, N-NO₃⁻, chloride and sulfate) and sediment TN, which discriminated the seasons. The second axis accounted for 21.7 % of the inertia and was defined by sediment Exc-P, TP and Min-N and water N-NO₃⁻, which discriminated the sites. However, there was no clear distribution according to the date of reconnection. The FAHR site was not

included in this analysis, as prior analyses had shown that it differed highly from the other sites by its sediment nutrient content.

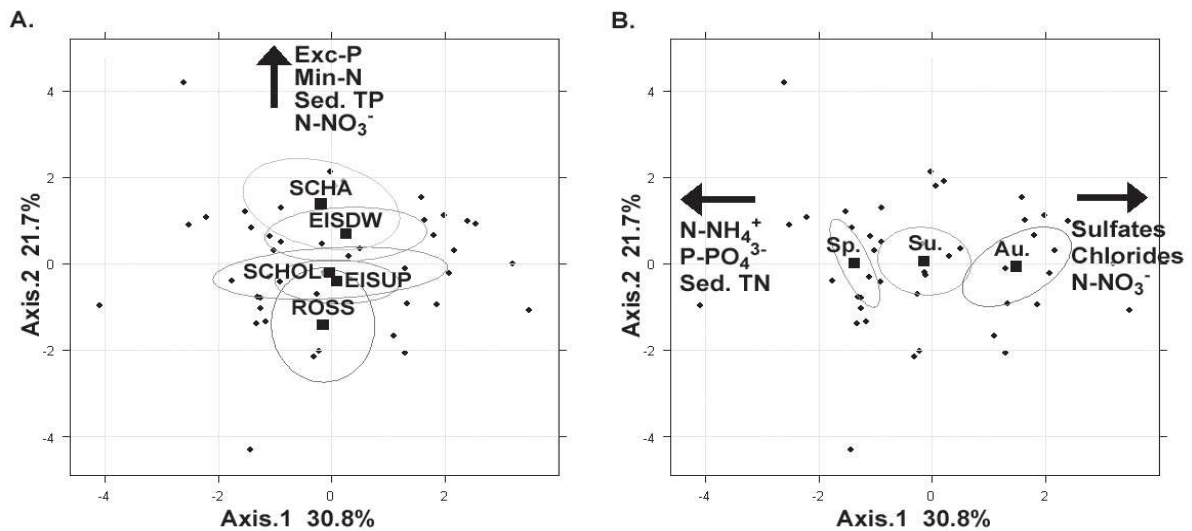


Figure 4.2 : Factorial maps from a normalized principal component analysis (F1xF2) of the water and sediment chemistry, excluding data from the site FAHR. A. Factorial map showing confidence ellipses for studied sites. B. The same factorial map showing confidence ellipses for seasons. Sp. Spring; Su. Summer; Au. Autumn.

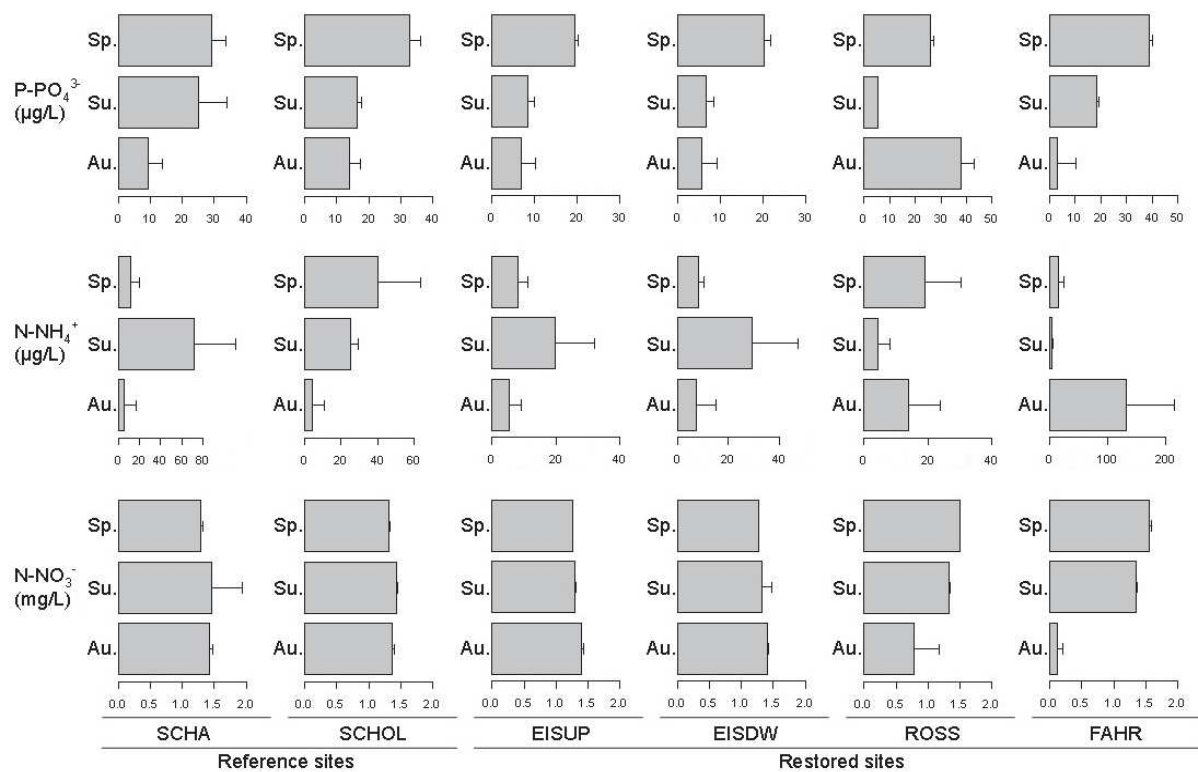


Figure 4.3 : Seasonal variation of the nutrient concentrations in the water in 2009. Mean $\pm$ SEM, $N=6$.

Sp. Spring; Su. Summer; Au. Autumn.

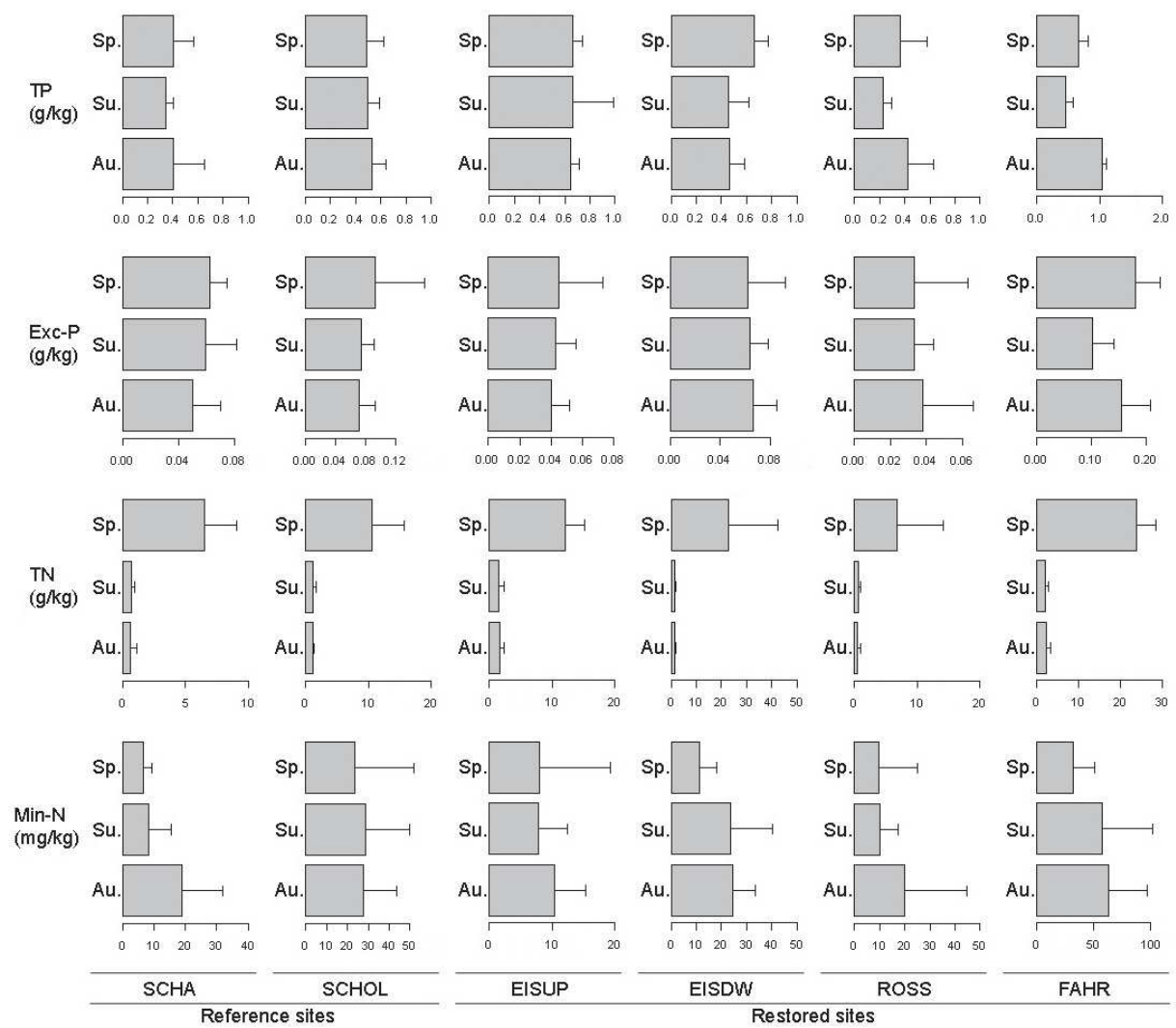


Figure 4.4 : Seasonal variations of the nutrient contents in the sediment over 2009.

Mean $\pm$ SEM, $N = 6$. Sp. Spring; Su. Summer; Au. Autumn.

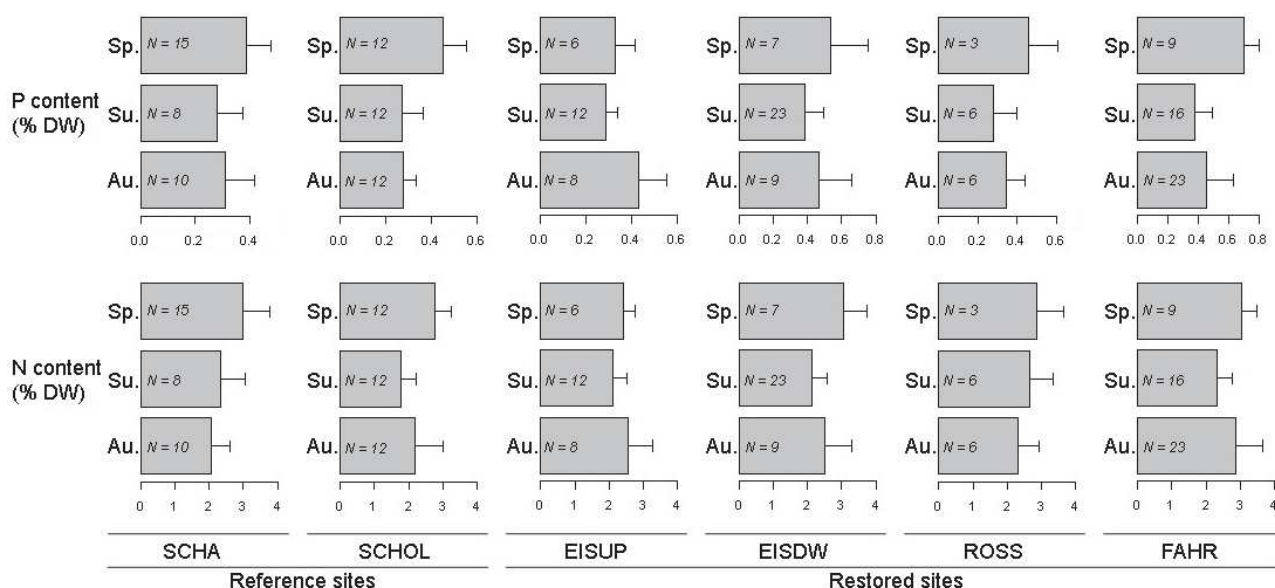


Figure 4.5 : Phosphorus and nitrogen contents of aquatic macrophytes in 2009.

Mean $\pm$ SEM. Sp. Spring; Su. Summer; Au. Autumn.

Seasonal variations of nutrient concentrations in water and sediment

We observed seasonal variations of nutrient concentrations in the water (Fig.4.3) and in the sediment (Fig.4.4). EISUP, EISDW and the reference sites SCHA and SCHOL exhibited a stable water N-NO_3^- over the year, whereas there was a minimum in autumn in ROSS and FAHR. Water P-PO_4^{3-} was higher in spring and lower in autumn in all sites except for ROSS. EISUP, EISDW, and the reference site SCHA exhibited similar seasonal variations of water N-NH_4^+ , with a maximum observed in summer.

Seasonal changes in sediment Exc-P, TP, TN and Min-N were generally similar in all sites (Fig.4.4). Sediment Exc-P and TP remained stable over the year, whereas TN and Min-N varied over the seasons, with a maximum during spring for TN, and with a minimum during spring and a maximum during autumn for Min-N.

Plant nutrient content

P content was highest in plants of FAHR and EISDW (~0.45 % DW; Table 4.2), whereas P content was lower in plants of the other sites without differences between sites (~0.34 % DW). The plants in FAHR also exhibited the highest N content (2.7 % DW), whereas the plants in EISUP and the

reference site SCHOL showed the lowest values (~2.3 % DW).

Seasonal variations of N and P contents remained low (Fig.4.5). The lowest N contents were observed during summer in EISUP, EISDW and the reference site SCHOL. The lowest P contents were also observed during summer, but in all sites. N and P contents were significantly correlated (Tables 4.3 & 4.4). However, N and P contents showed no significant relationship with nitrogen and phosphorus concentrations of water and sediment (Table 4.3). The generalized linear model showed that plant nutrient contents varied significantly between the species, but not between the sites. N content also varied significantly between the seasons.

Plant species differed in nutrient uptake. *Azolla filiculoides* (water fern) and *Nasturtium officinale* (watercress) were the most nitrogen-accumulating species (Table 4.1), with N contents of around 4 % DW. *Veronica anagallis-aquatica* (water speedwell), *E. nuttallii* and *N. officinale* were the most phosphorus-accumulating species, with P contents of 0.55, 0.45 and 0.45 % DW respectively. *Chara vulgaris* (common stonewort) exhibited the lowest phosphorus and nitrogen accumulation, with a P content of 0.16 % DW and a N content of 1.18 % DW. Except for *A. filiculoides* and *P. gramineus*, all species showed a mean N:P ratio below 10 (Table 4.1).

Table 4.3 : Effects of nutrient concentrations in plants, water and sediment, and of sites, seasons and species on the nutrient contents in plants. Results are summarized from a Generalized Linear Model analysis. $N = 197$. NS not significant, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

	Factor	Plants	
		P content	N content
Plants	P content	-	***
	N content	***	-
Water	P- PO_4^{3-}	NS	NS
	N- NH_4^+	NS	NS
	N- NO_3^-	NS	NS
Sediment	TP	NS	NS
	Exc-P	NS	NS
	TN	NS	NS
	Min-N	NS	NS
	Sites	NS	NS
	Seasons	NS	**
	Species	**	***

Table 4.4 : Correlation table (Kendall's tau) between all characteristics measured in the cross-sections.

$N = 54$. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

		Water		Sediment				Plants		Vegetation	
		N-NH ₄ ⁺	N-NO ₃ ⁻	TP	Exc-P	TN	Min-N	P content	N content	Cover	Species richness
Water	P-PO ₄ ³⁻	-0.18	-0.03	-0.16	-0.20 *	-0.05	0.03	0.04	-0.03	-0.11	-0.20 *
	N-NH ₄ ⁺		0.00	0.02	0.13	-0.10	0.04	-0.11	-0.05	0.10	0.14
	N-NO ₃ ⁻			-0.17	0.05	-0.02	-0.20 *	-0.07	-0.10	0.15	0.11
Sediment	TP				0.27 **	0.33 ***	0.10	0.00	-0.05	0.07	-0.12
	Exc-P					0.27 **	0.01	-0.09	-0.10	0.23 *	0.23 *
	TN						0.06	0.20 *	0.23 *	0.10	0.03
	Min-N							0.04	0.05	-0.10	-0.05
Plants	P content								0.66 ***	0.09	0.10
	N content									0.16	0.12
Vegetation	Cover										0.54 ***

Relationships between nutrients, cover and richness

Significantly positive correlations were observed in sediment samples of all cross-sections between TP and Exc-P, TP and TN, and Exc-P and TN (Table 4.4). Sediment Exc-P was also positively linked to the vegetation cover and the species richness, whereas water P-PO₄³⁻ was negatively linked to Exc-P and the species richness. Sediment TN was positively linked to P and N contents in the plant. Water N-NO₃⁻ was negatively linked to sediment Min-N.

The mean N content of each species correlated significantly and negatively with their mean cover (Kendall's tau = 0.39, $p < 0.05$). Plant P content was not linked to cover and frequency.

The vegetation cover and the species richness of each section were significantly correlated (Kendall's tau = 0.54, $p < 0.001$).

1.4 Discussion

Although all studied sites were connected to the eutrophic river Rhine (in 2009: ~100 µg/L N-NH₄⁺ and 20 µg/L P-PO₄³⁻; Trémolières et al. 1993, Trémolières & Szwab 2007), they exhibited a relatively low level of nitrogen and phosphorus concentrations in the water, indicating mesotrophic conditions (Robach et al 1996). However, mainly species typical for eutrophic waters, such as *Elodea nuttallii*, *Myriophyllum spicatum* and *Potamogeton perfoliatus*, were found in all the sites. Trémolières and Szwab (2007) revealed a discrepancy between the water's trophic level and the macrophyte communities in disconnected side-channels of Rhine floodplain. They concluded that vegetation

change may take a long time. In our study, a future vegetation change is unlikely, due to the strong relationship between vegetation structure and sediment richness and to the absence of such vegetation change in the reference sites, despite their mesotrophic waters. Moreover, we observed that only sediment nutrient content discriminated sites, whereas water chemistry did not. These results suggest that the trophic level of the sites is mainly expressed by nutrient stored in sediment and not by water nutrient, and thus it could explain the lack of accordance between the water's trophic status and the vegetation.

At the scale of cross-sections, sediment Exc-P was correlated to sediment TP and TN, despite the high seasonal variation of TN. Sediment Exc-P was also positively linked to plant cover and species richness. We thus could conclude that sediments rich in available phosphorus led to an increase in species richness and vegetation cover, despite the low water trophic level. The observed correlation between sediment TN and plant nutrient contents also tended to show that a nutrient-rich sediment supported more species with higher nitrogen content.

The relationship between nutrients in the sediment and vegetation was probably also linked to the substrate texture, and therefore to the morphology of the restored side-channels which favoured the deposition of fine-grained sediment. Other studies (Demars & Harper 2005; Pedersen et al. 2006) pointed out the importance of such factors on macrophyte communities. In the Upper Rhine floodplain, Tremp (2007) already showed that physical parameters, such as current, shading, turbidity and maximum depth, allowed a satisfactory prediction of the distribution patterns of the 25 most frequent hydrophytes. Furthermore, most reconnected sites were largely colonized by *E. nuttallii* (covering ca. 1/3 of the communities), which could enhance the relationship between sediment nutrient content and vegetation cover. It has been demonstrated that *Elodea* species significantly reduce water velocity within plant patches (Pachuta & Molski 1992), and thus increase the deposition of fine-grained and nutrient-rich sediment (Kleeberg et al. 2010b). It has also been shown that the relative growth rate of *E. nuttallii* is positively linked to the nutrient contents in the sediment, whereas species such as *Myriophyllum spicatum*, which only accounted for 6% of the vegetation cover in this study, did not exhibit such a relationship (Angelstein et al. 2009). With this deposition enhancing effect, *E. nuttallii* favoured its own growth and at the same time the nearby colonization by other species.

The species, which colonized the restored sites, showed significantly different nutrient contents. In spite of different environmental conditions, the range of nutrient contents in the plants detected in our study was similar to values found in numerous other studies (Baldy et al. 2007; Demars & Edwards

2007; Badr & Fawzy 2008). *Azolla filiculoides* was the species with the highest N content in our study. This is coherent with the fact that *A. filiculoides* is known to be an efficient nitrogen-fixer species (Costa et al. 2009). On the other hand, *Chara vulgaris*, a species of low nutritional value (Chambers et al. 1991), was the species which exhibited the lowest nutrient content.

The GLM showed no significant relationship between the nutrient contents of each plant sample and the sediment and water nutrients, while numerous studies suggested a link between the whole plant compartment, water and sediment compartments (Thiébaud & Muller 2003; Baldy et al. 2007; Badr & Fawzy 2008; Angelstein et al. 2009; Kleeberg et al. 2010a). Our finding suggests that such a relationship should not be studied as a relationship between compartments only, as the plant compartment is more complex than expected. Obviously, plant species differ in their relations with water and sediment regarding nutrient accumulation. Aquatic plants may uptake nutrients from either or both water and sediment (Lacoul & Freedman 2006). Some species could indifferently shift from one nutrient source to another, as was demonstrated for *Callitriche obtusangula* and *Berula erecta* (water parsnip) by Baldy et al. (2007). As already shown by Demars and Edwards (2007), N:P ratios of plants were highly correlated and species-dependant in our study, and were just weakly influenced by N and P changes in the water and the sediment.

In our study, nearly all species exhibited a N:P ratio inferior to 11, which would indicate nitrogen as a limiting factor (Mainstone & Parr 2002; Güsewell 2004). This result seems to be in contradiction with a common hypothesis that phosphorus could be a limiting factor in freshwater ecosystems due to its low bioavailability (Fardeau & Dorioz 2000; Güsewell 2004). Carr and Chambers (1998), who measured N:P ratios lower than 11, found that macrophyte biomass was primarily affected by sediment phosphorus, but they suggested that if phosphorus was available in sufficient quantities for the growth of aquatic plants, nitrogen may become a limiting factor. Spencer and Ksander (2003) also concluded that sediment nitrogen availability could limit growth and distribution of macrophytes, especially of rooted ones. We observed seasonal variations of sediment TN and plant nitrogen, whereas sediment TP exhibited no variation, which is conform to the nitrogen-limitation hypothesis. Furthermore, the availability of nitrate might be reduced by denitrification which is enhanced by submerged macrophytes and fine-grained deposits (Forshay & Dodson 2011).

All the restored sites have been restored for less than 10 years. We hypothesized that each restored site should exhibit similar vegetation dynamics. These dynamics should, after an undetermined

elapsed time, lead to a species richness and percentage cover similar to those observed in the reference sites. We actually did not observe such similarities. Even after seven years of reconnection in EISUP and EISDW aquatic vegetation was still not similar to the vegetation of the reference sites, characterized by two dominant species, *Potamogeton pectinatus* and *Potamogeton perfoliatus*.

The restored and reference sites exhibited similar seasonal nutrient dynamics. The time elapsed since the reconnection seemed to have no effect either on the vegetation colonization rate or on the nutrient dynamics of the restored sites. Our results indicate that a three-year-old reconnection like in FAHR was sufficient for the site's functioning to reach the targeted nutrient dynamics.

2. Dynamique des nutriments dans les sites reconnectés au Contre-Canal de Drainage (CCD)

Dans la seconde partie de ce chapitre nous nous intéressons à la dynamique des nutriments dans l'eau, le sédiment et les plantes des sites reconnectés au CCD (LANG, BREIT, KUP, ALT et WEISS + KALT ; cf. Chap.2).

2.1 Caractéristiques générales des sites connectés au CCD

Les six sites présentent une richesse spécifique élevée, avec un minimum de 17 espèces observées par site et un maximum de 26 (Tab.4.5). Les deux sites les plus riches sont KALT et WEISS. En termes de couvert végétal les valeurs évoluent entre 16 (BREIT) et 91 % (WEISS). Les communautés du LANG, KUP et WEISS sont dominées par *Berula erecta*, *Callitriche obtusangula* et/ou *Sparganium erectum*, tandis que celles d'ALT et BREIT sont dominées par l'algue *Hildenbrandia rivularis* et la bryophyte *Fontinalis antipyretica* (Tab.3.2.2). La communauté du KALT est dominée par *Elodea nuttallii* et regroupe de nombreuses espèces de *Potamogeton*, comme *P. berchtoldii*, *P. crispus*, *P. lucens*, *P. pectinatus* et *P. perfoliatus*.

Les teneurs en phosphore (TP) et azote (TN) dans les plantes présentent peu de variations sur l'ensemble des sites, respectivement entre 0,33 et 0,4 % du poids sec, et entre 3,22 et 3,99 % du poids sec (Tab.4.5). L'espèce avec les teneurs les plus basses en azote et phosphore est *Myosotis scorpioides* et celle avec la plus haute teneur en phosphore est *Nasturtium officinale* (Tab.4.6). Le ratio N:P varie beaucoup selon les espèces, entre 6,9 et 18,8.

L'ensemble des sites est parcouru par une eau méso-eutrophe avec des teneurs en phosphates comprises entre 20 et 40 µg/L P-PO₄ et en azote ammoniacal entre 20 et 30 µg/L (Tab.4.5). Les eaux du LANG ont une concentration plus élevée en orthophosphates (presque le double de celle des autres sites) et plus faible en azote ammoniacal. La majorité des sites présentent une concentration de nitrate proche de 1 mg/L, à l'exception des eaux du LANG. Les eaux du LANG, KALT et WEISS ont des concentrations en chlorures proche de 30 mg/L, alors que les eaux du BREIT, KUP et ALT ont des concentrations plus proches de 20 mg/L. Les sulfates présentent très peu de variations entre les sites, avec une moyenne de 30 mg/L. Ces deux éléments sont souvent utilisés comme traceur hydrologique et permettent ainsi de vérifier l'origine des eaux - eau du Rhin ou eau phréatique.

Tableau 4.5 : Caractéristiques de l'eau, du sédiment et de la végétation. ^a Maximum observé en 2010. Entre parenthèses: saison d'observation du maximum. ^b Moyenne calculée sur l'ensemble des mesures effectuées en été et à l'automne 2010. $N = 6$

Sites		LANG	BREIT	KALT	KUP	ALT	WEISS
Type	Année de reconnexion	Référence	Restauré 1998	Restauré 2002	Restauré 2002	Restauré 2006	Référence 2006
Largeur moyenne (m)		7.5	5.3	12.5	6.9	6.9	7.2
Profondeur moyenne (m)		1.11	0.45	0.59	0.88	0.48	0.59
Végétation ^a	S	18 (Aut.)	17 (Eté)	26 (Eté)	18 (Eté)	18 (Eté)	21 (Eté)
	Recouvrement (%)	29 (Aut.)	16 (Aut.)	49 (Aut.)	90 (Eté)	41 (Aut.)	91 (Eté)
Plantes ^b	Teneur en P (% PS)	0.39	0.4	0.33	0.35	0.37	0.42
	Teneur en N (% PS)	3.47	3.23	3.43	3.76	3.22	3.99
	N	28	23	15	41	28	46
Eau ^b	P-PO ₄ ³⁻ (µg/L)	42.9	25.9	19.3	20.5	30.7	22.9
	N-NH ₄ ⁺ (µg/L)	19.6	28.8	32.1	29.4	25.0	32.7
	N-NO ₃ ⁻ (mg/L)	1.95	1.23	0.98	1.38	1.17	1.23
	Chlorures (mg/L)	30	21.3	15.0	28.3	20.9	26.3
	Sulfates (mg/L)	34.7	30	29.2	31.8	29.6	29.7
Sédiment ^b	TP (g/kg)	0.63	0.46	0.53	0.46	0.57	0.76
	Exc-P (g/kg)	0.12	0.06	0.09	0.05	0.10	0.12
	TN (g/kg)	4.38	2.16	2.09	2.73	4.92	6.96
	Min-N (g/kg)	0.03	0.01	0.02	0.0	0.03	0.05

Dans les sédiments les teneurs en phosphore total et phosphore échangeable varient respectivement entre 0.46 et 0.76 g/kg, et entre 0.05 et 0.12 g/kg. Les sédiments du LANG et du WEISS sont les plus riches en phosphore, tandis que les quatre autres sites ont des sédiments moins riches, et avec des valeurs comparables. Les teneurs en azote total et azote minéral varient respectivement entre 2.09 et 6.96 g/kg, et entre 0.01 et 0.05 g/kg. Le site avec le sédiment le plus riche en azote est le WEISS.

Tableau 4.6 : Recouvrement moyen (%; en 2010) et teneurs en nutriments (% poids sec) des différentes espèces observées et/ou prélevées. * les teneurs en nutriments sont celles de *Cladophora* sp.

Espèce	Recouvrement (%) par site						Teneur en nutriments (% PS) et ratio N:P			N
	LANG	BREIT	KALT	KUP	ALT	WEISS	Teneur en P	Teneur en N	Ratio N:P	
Algues*	≤ 0.1	0.4	0.2	0.3	3.4	≤ 0.1	0.32 (± 0.11)	3.90 (± 0.90)	12.93 (± 3.98)	7
Azo.fi	≤ 0.1	≤ 0.1	-	≤ 0.1	≤ 0.1	1.5	0.38 (± 0.05)	4.23 (± 0.09)	11.13 (± 1.23)	3
Ber.er	6.7	0.2	-	45.0	0.4	0.4	0.39 (± 0.09)	3.54 (± 0.75)	9.50 (± 3.07)	29
But.um	-	-	≤ 0.1	-	0.2	≤ 0.1	0.44	3.05	6.93	1
Cal.ob	2.0	0.7	≤ 0.1	8.3	2.4	28.3	0.45 (± 0.14)	3.69 (± 0.71)	9.07 (± 3.63)	34
Cer.de	≤ 0.1	0.4	≤ 0.1	≤ 0.1	0.2	3.7	0.37 (± 0.13)	3.15 (± 0.96)	9.23 (± 3.19)	4
Elo.ca	≤ 0.1	0.5	-	0.2	1.7	0.1	0.34 (± 0.12)	3.57 (± 0.78)	12.29 (± 6.23)	16
Elo.nu	0.2	≤ 0.1	21.8	≤ 0.1	1.5	0.2	0.29	3.69	12.72	1
Fon.an	-	3.7	-	≤ 0.1	0.8	-	0.34 (± 0.11)	3.37 (± 0.03)	10.60 (± 3.44)	2
Gro.de	-	-	≤ 0.1	-	-	-	0.34 (± 0.05)	4.26 (± 0.28)	12.53 (± 1.58)	3
Hil.ri	8.3	25.7	-	5.0	22.7	-	-	-	-	-
Iri.ps	≤ 0.1	-	≤ 0.1	-	-	≤ 0.1	-	-	-	-
Lem.mi	≤ 0.1	≤ 0.1	10.0	0.4	≤ 0.1	1.2	-	-	-	-
Lem.mu	≤ 0.1	≤ 0.1	≤ 0.1	0.5	≤ 0.1	2.2	-	-	-	-
Lem.tr	0.7	0.5	-	1.3	0.7	3.5	0.37 (± 0.09)	3.20 (± 0.70)	8.89 (± 1.94)	26
Lyc.eu	-	1.7	≤ 0.1	0.2	≤ 0.1	-	-	-	-	-
Myo.pa	≤ 0.1	≤ 0.1	0.4	0.3	0.2	≤ 0.1	0.19 (± 0.01)	2.80 (± 0.09)	14.77 (± 1.58)	2
Myr.sp	≤ 0.1	≤ 0.1	1.8	-	0.4	0.2	0.50	3.62	7.24	1
Myr.ve	-	-	≤ 0.1	-	-	≤ 0.1	-	-	-	-
Nas.of	-	≤ 0.1	1.0	≤ 0.1	0.2	0.4	0.46 (± 0.16)	4.46 (± 0.27)	10.57 (± 3.72)	5
Oen.fl	0.2	-	-	-	-	0.4	0.24 (± 0.07)	4.18 (± 1.30)	18.84 (± 8.45)	5
Pha.ar	≤ 0.1	-	0.5	-	≤ 0.1	≤ 0.1	-	-	-	-
Phr.au	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Pot.be	-	0.2	0.2	-	≤ 0.1	≤ 0.1	0.44 (± 0.13)	3.64 (± 0.77)	9.08 (± 3.43)	7
Pot.cr	-	-	≤ 0.1	≤ 0.1	≤ 0.1	-	0.32	4.11	12.84	1
Pot.lu	-	-	0.2	-	-	-	0.25 (± 0.07)	3.39 (± 0.68)	14.65 (± 6.40)	4
Pot.pc	-	-	1.4	-	≤ 0.1	-	0.22	2.91	13.23	1
Pot.pf	-	-	0.4	-	-	-	-	-	-	-
Ran.fl	≤ 0.1	0.4	≤ 0.1	0.5	≤ 0.1	≤ 0.1	0.25 (± 0.02)	3.37 (± 0.66)	13.92 (± 3.92)	2
Ror.am	-	-	0.2	-	≤ 0.1	-	-	-	-	-
Spa.em	3.3	≤ 0.1	-	16.7	≤ 0.1	2.0	0.40 (± 0.15)	3.64 (± 0.63)	10.51 (± 5.10)	23
Spi.po	-	≤ 0.1	0.4	0.2	≤ 0.1	≤ 0.1	-	-	-	-
Ver.an	-	0.2	≤ 0.1	1.5	≤ 0.1	≤ 0.1	0.33	3.83	11.61	1
Ver.be	-	-	0.4	0.2	≤ 0.1	-	-	-	-	-

2.2 Evolution saisonnière des nutriments dans l'eau, le sédiment et les plantes des sites connectés au CCD

Les concentrations en orthophosphate dans l'eau atteignent un maximum au printemps et restent plus faibles en été et à l'automne pour la majorité des sites (Fig.4.6). Seul le LANG présente une concentration en orthophosphates dans l'eau identique tout au long de l'année. Les sites présentent des concentrations en azote ammoniacal dans l'eau maximales en été et minimales à l'automne. Seul le LANG montre une augmentation de la concentration au cours de l'année.

L'observation des teneurs en nutriments dans le sédiment ne permet pas de mettre en avant l'existence de tendances partagées par plusieurs sites. Néanmoins il est possible de noter l'évolution saisonnière globalement parallèle de l'ensemble des formes de nutriments. De plus, les teneurs en phosphore total dans le sédiment sont plus faibles en automne pour une partie des sites (LANG, KALT, ALT et WEISS).

Pour les plantes les teneurs en phosphore et azote total restent globalement stables au cours de l'année pour l'ensemble des sites.

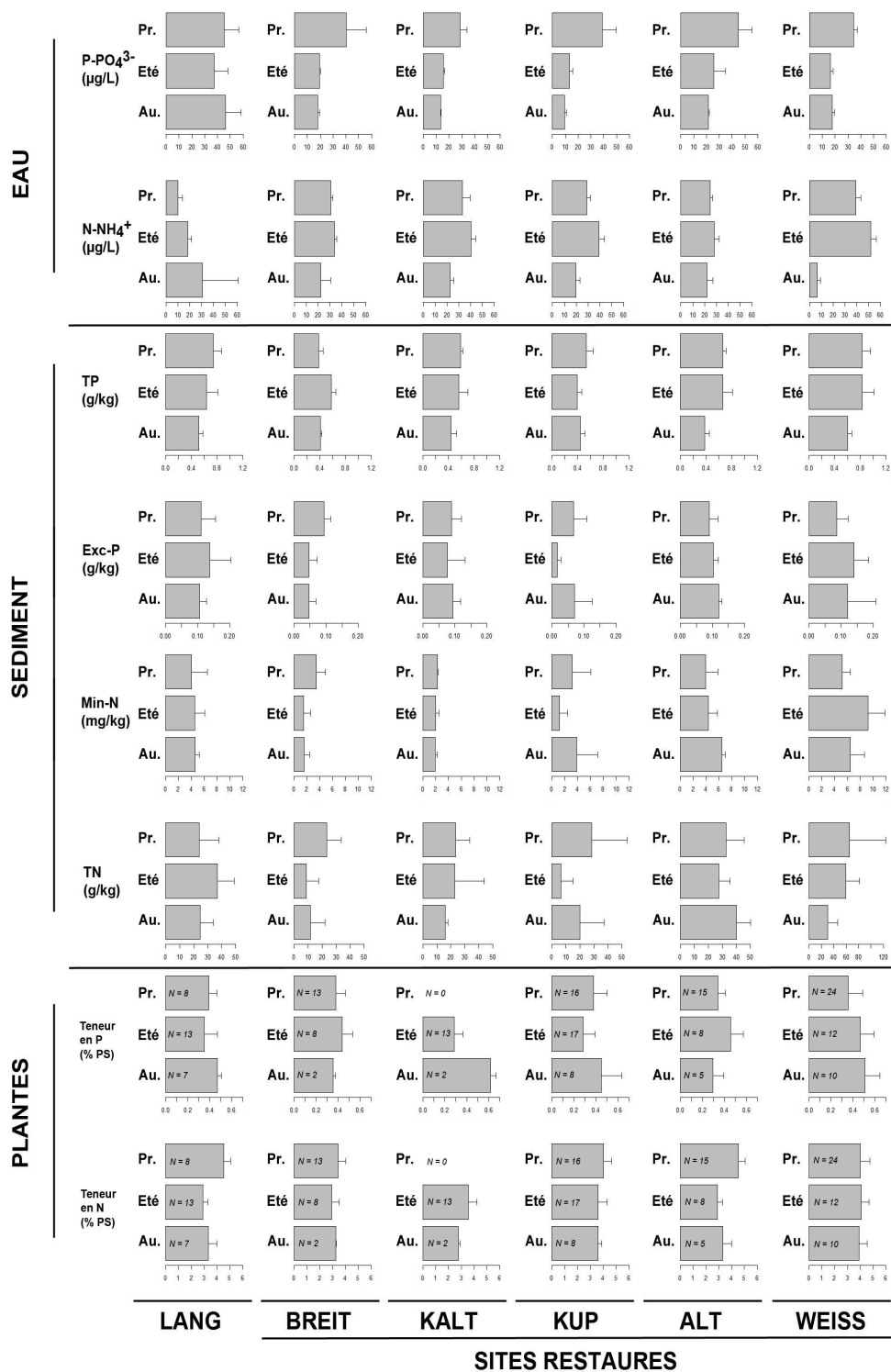


Figure 4.6 : Variations saisonnières en 2010 (Printemps Pri. et Automne Au.) des teneurs et concentrations en nutriments dans l'eau, le sédiment et les plantes. Moyenne ± écart-type. $N = 54$ pour l'eau et le sédiment.

3. Dynamique des nutriments, tous sites confondus

Dans cette dernière partie est présentée une analyse de la dynamique des nutriments entre les différents compartiments fondée sur les données de l'ensemble des 12 sites d'étude, connectés au Rhin et au CCD.

3.1 Caractéristiques chimiques de l'eau et du sédiment

Afin de déterminer les facteurs chimiques discriminant les 12 sites, nous avons appliqué une analyse en composantes principales sur les variables de la chimie de l'eau et du sédiment (Fig.4.7). L'axe 1 permet d'expliquer 30,4 % de l'inertie. Cet axe est significativement relié aux teneurs en phosphore total, échangeable et en azote minéral du sédiment, et à la concentration en azote ammoniacal de l'eau. L'axe 2 discrimine moins les 12 sites et permet d'expliquer 20,6 % de l'inertie. Cet axe est lié significativement aux concentrations en chlorures, sulfates et nitrates de l'eau. A noter l'étonnante distance séparant les sites du LANG et du KUP sur cet axe, alors que ces deux sites sont connectés au contre-canal de drainage, les connexions étant relativement proches l'une de l'autre. L'eau du KUP contient moins de nitrates que celle du LANG.

Les centroïdes des saisons (non-indiqués sur la Figure 4.7) sont tous regroupés au centre du plan factoriel (recoupement des axes), indiquant ainsi une faible variation saisonnière de l'ensemble des variables chimiques sur l'ensemble des sites.

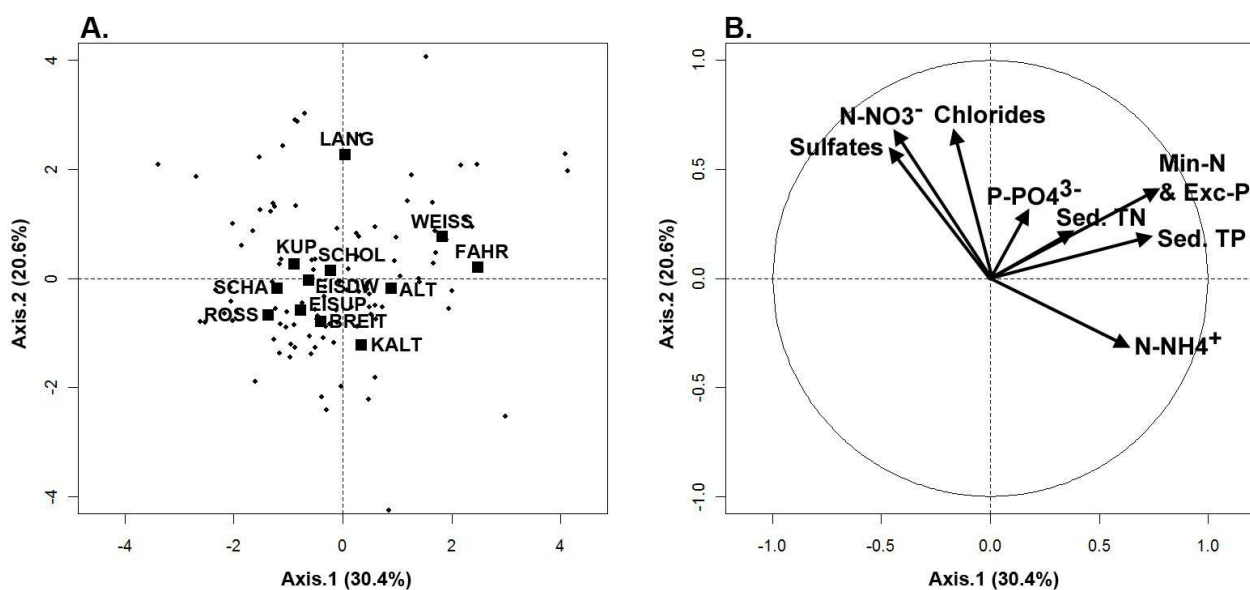


Figure 4.7 : Analyse en composantes principales de la chimie des 12 sites (axes 1 et 2). Données de 2009 pour SCHA, SCHOL, EISUP, EISDW, ROSS et FAHR. Données de 2010 pour LANG, BREIT, KALT, KUP, ALT et WEISS. $N = 108$. A. Projection des sites sur le plan factoriel F1xF2. B. Projection des variables sur le plan factoriel F1xF2.

3.2 Teneurs en P et N dans les plantes

Dans cette partie est abordée de manière générale l'accumulation en nutriments dans les plantes. Sont présentés dans un premier temps les variations entre les espèces, et les relations entre leur accumulation et les teneurs en nutriments dans l'eau et le sédiment, puis avec leur abondance. Dans un deuxième temps sont étudiées l'accumulation en P et N dans les plantes par site et les relations avec les différents paramètres mesurés sur les sites.

Les teneurs en phosphore total dans les plantes des espèces les plus abondantes (les plus prélevées, avec $n \geq 10$) sont présentées sous la forme de boîtes à moustaches dans la figure 4.8 (voir aussi Tab.4.7). La majorité des espèces présentent des teneurs médianes en phosphore total proche de 0,4 % PS, avec une majorité des échantillons entre 0,2 et 0,5 % PS. Quelques espèces présentent une dispersion et une médiane des teneurs plus grandes que pour les autres espèces : il s'agit de *C. obtusangula*, *E. nuttallii*, *M. spicatum*, *R. fluitans* et *S. emersum*. L'espèce principale avec la plus haute

teneur en phosphore est *V. anagallis-aquatica*. Les espèces prélevées et présentes dans les sites connectés au CCD ont des teneurs en phosphore similaires aux espèces prélevées et présentes dans les sites connectés au Rhin.

Les teneurs en azote total dans les plantes des espèces principales sont présentées sous la forme de boîtes à moustaches dans la figure 4.9 (voir aussi Tab.4.7). Les espèces se divisent en deux groupes. Un premier groupe est constitué d'espèces prélevées surtout dans les sites connectés au CCD. Ces espèces présentent des teneurs en azote total comprises majoritairement entre 3 et 4 % PS, avec une dispersion entre 2 et 5 % PS. Il s'agit de *B. erecta*, *C. obtusangula*, *Cladophora* sp., *E. canadensis*, *L. trisulca*, *P. berchtoldii* et *S. emersum*. Le deuxième groupe est constitué des espèces, *C. demersum*, *E. nuttallii*, *M. spicatum*, *P. pectinatus*, *P. perfoliatus* et *R. fluitans*, qui présentent des teneurs comprises en moyenne entre 2 et 3 % PS, et une dispersion comprise entre 1 et 4 % PS. L'hélophyte *V. anagallis-aquatica* a une position intermédiaire entre ces deux groupes.

De nombreux facteurs influencent les teneurs en nutriments des plantes (Tab.4.6). Nous avons testé l'impact des teneurs locales en nutriments dans l'eau, le sédiment et la plante sur l'accumulation individuelle des échantillons de plantes. Les teneurs en phosphore et azote totaux de la plante sont fortement corrélées entre elles. Elles présentent des variations significatives selon les sites, les saisons et les espèces. La teneur en phosphore total de la plante est très fortement corrélée à la teneur en phosphore échangeable du sédiment. La teneur en azote total n'est pas liée significativement à celle de l'eau ou du sédiment,

Tableau 4.6 : Résumé des résultats d'un modèle linéaire généralisé (GLM) testant l'impact des différents facteurs sur les teneurs en nutriments des plantes. NS non-significatif, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$. $N = 376$

Factor	Plants	
	P content	N content
Plants	P content	-
	N content	***
Water	P- PO_4^{3-}	NS
	N- NH_4^+	-
Sediment	TP	NS
	Exc-P	***
	TN	-
	Min-N	NS
Sites	*	***
Seasons	*	**
Species	*	***

Le tableau 4.7 présente les teneurs moyennes de P et N des espèces, leur ratio N:P moyen et leur abondance sur la période 2010-2011. L'abondance consiste en leur recouvrement total et leur fréquence, c'est-à-dire le nombre de relevés où elles étaient présentes, sur cette période.

Les relations entre ces variables ont été étudiées par une analyse des corrélations linéaires de Pearson. Afin de vérifier la condition de normalité, le recouvrement total et le ratio N:P ont été préalablement transformés en logarithme. Les teneurs moyennes en phosphore et azote total des espèces ne sont pas significativement corrélées avec leur abondance. Seul le ratio N:P est significativement corrélé avec le recouvrement total ($r = -0,52$; $p < 0,05$) et avec la fréquence ($r = -0,58$; $p < 0,01$). Il apparaît aussi que les teneurs moyennes en phosphore total des espèces ne sont pas corrélées avec la teneur moyenne en azote total. Cependant le recouvrement total est fortement corrélé à la fréquence ($r = 0,73$; $p < 0,001$).

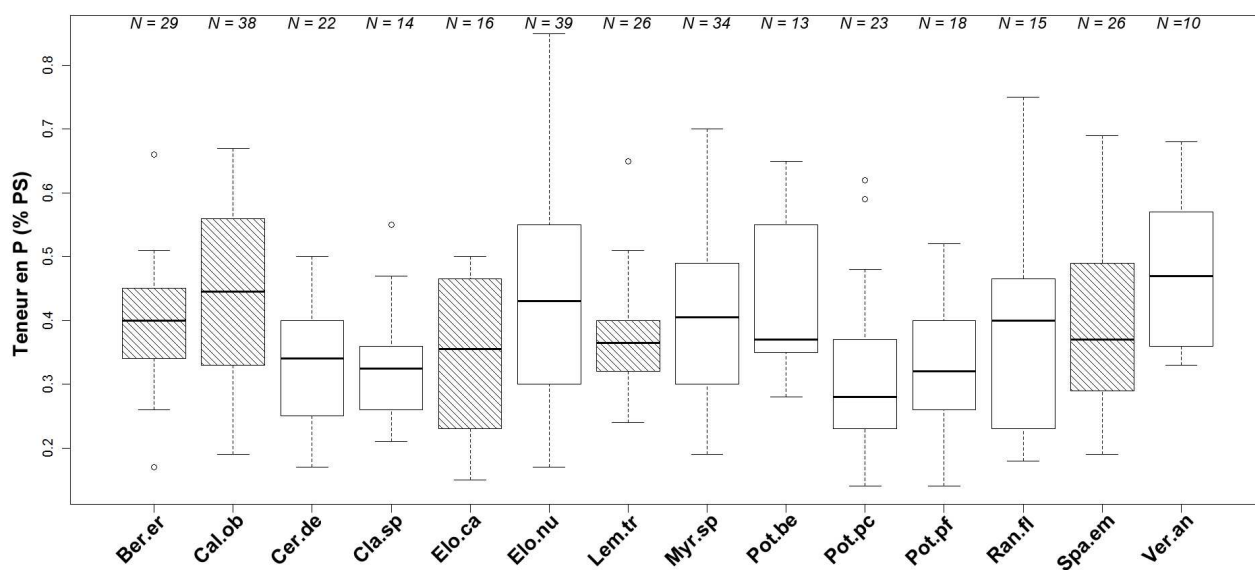


Figure 4.8 : Boîtes à moustaches des teneurs en phosphore total dans les espèces dont $N \geq 10$. Les rayures indiquent les espèces principalement prélevées dans les sites connectés au CCD.

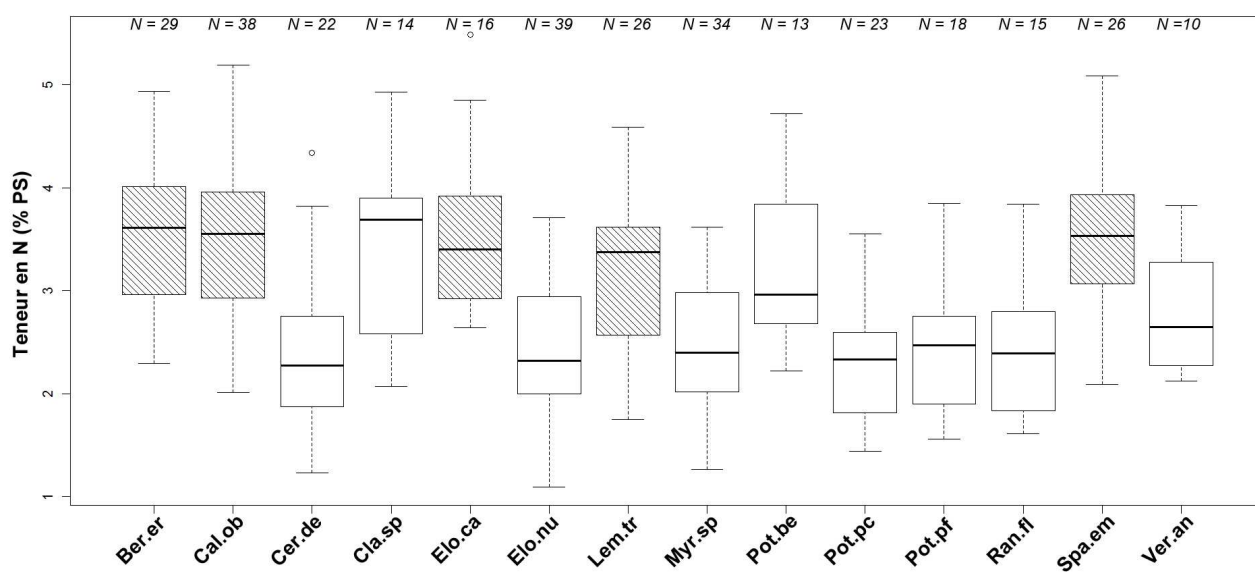


Figure 4.9 : Boîtes à moustaches des teneurs en azote total dans les espèces dont $N \geq 10$. Les rayures indiquent les espèces principalement prélevées dans les sites connectés au CCD.

Tableau 4.7 : Teneurs en nutriments (% poids sec) et abondance (recouvrement total et fréquence sur la période 2010-2011) de l'ensemble des espèces prélevées dans les 12 sites. * les teneurs en nutriments sont celles de *Cladophora* sp.

Espèce	Teneur en nutriments (% PS) et ratio N:P			N	Végétation 2010-2011	
	Teneur en P	Teneur en N	Ratio N:P		Recouvrement total (%)	Fréquence
Algae*	0.33 (± 0.09)	3.40 (± 0.93)	10.81 (± 3.97)	14	79.3	22
Azo.fi	0.36 (± 0.06)	4.20 (± 0.10)	11.88 (± 1.79)	4	3.3	15
Ber.er	0.39 (± 0.09)	3.54 (± 0.75)	9.50 (± 3.07)	29	141.2	11
But.um	0.44	3.05	6.93	1	1.6	12
Cal.ob	0.45 (± 0.14)	3.58 (± 0.78)	8.87 (± 3.56)	38	127.3	15
Cer.de	0.33 (± 0.10)	2.47 (± 0.85)	7.95 (± 2.82)	22	57.8	20
Chasp	0.15 (± 0.04)	1.75 (± 1.05)	11.89 (± 7.66)	3	10.5	5
Elo.ca	0.34 (± 0.12)	3.57 (± 0.78)	12.29 (± 6.23)	16	12.5	15
Elo.nu	0.44 (± 0.17)	2.49 (± 0.67)	6.32 (± 2.66)	39	329.6	23
Fon.an	0.32 (± 0.05)	2.38 (± 0.65)	7.56 (± 2.29)	9	30.7	11
Gro.de	0.34 (± 0.05)	4.26 (± 0.28)	12.53 (± 1.58)	3	0.5	2
Lem.tr	0.37 (± 0.09)	3.20 (± 0.70)	8.89 (± 1.94)	26	46.1	14
Myo.pa	0.19 (± 0.01)	2.80 (± 0.09)	14.77 (± 1.58)	2	4.2	13
Myr.sp	0.40 (± 0.14)	2.43 (± 0.63)	6.51 (± 2.17)	34	34.2	20
Nas.of	0.46 (± 0.16)	4.32 (± 0.61)	10.24 (± 3.18)	7	6.7	10
Oen.fl	0.24 (± 0.07)	4.18 (± 1.30)	18.84 (± 8.45)	5	1.9	5
Pha.ar	0.30 (± 0.08)	1.60 (± 0.61)	5.39 (± 1.75)	4	24.5	21
Pot.be	0.42 (± 0.12)	3.21 (± 0.80)	8.12 (± 2.85)	13	13.7	10
Pot.cr	0.32	4.11	12.84	1	1.6	6
Pot.gr	0.21	3.69	17.57	1	2.8	3
Pot.lu	0.25 (± 0.07)	3.39 (± 0.68)	14.65 (± 6.40)	4	1.9	4
Pot.no	0.42 (± 0.15)	3.30 (± 1.24)	7.90 (± 0.42)	3	6.1	3
Pot.pc	0.31 (± 0.12)	2.31 (± 0.57)	8.07 (± 3.04)	23	78.2	12
Pot.pf	0.32 (± 0.11)	2.46 (± 0.61)	8.30 (± 3.79)	18	39.2	8
Ran.ci	0.29 (± 0.01)	3.09 (± 0.76)	10.81 (± 2.41)	2	0.5	2
Ran.fl	0.38 (± 0.18)	2.46 (± 0.71)	7.49 (± 3.51)	15	33.4	18
Ran.tr	0.24	3.67	15.29	1	0.7	3
Ror.am	0.40 (± 0.03)	3.09 (± 0.56)	7.70 (± 1.68)	3	2.0	5
Spa.em	0.40 (± 0.14)	3.56 (± 0.72)	10.22 (± 4.91)	26	109.9	14
Ver.an	0.47 (± 0.13)	2.84 (± 0.62)	6.54 (± 2.70)	10	6.9	16

Afin de limiter l'influence de l'échantillonnage, qui varie selon les espèces et les sites (cf. Chap.2, Tab.4.7, Fig.4.5 et 4.6), il a été décidé de calculer une teneur pondérée des nutriments dans le compartiment plante des sites, tenant compte de leur abondance. Cette teneur pondérée a été calculée pour chaque site et chaque année, selon l'équation suivante :

$$[\text{Eq.8}] \text{ Teneur pondérée en P ou N} = \Sigma (\text{TXi} \cdot \text{Riy}) / \text{Ry}$$

avec TXi la teneur moyenne en N ou P de l'espèce i, Riy le recouvrement de l'espèce i sur le site y, et Ry le recouvrement total des macrophytes sur le site y. Cette teneur pondérée a été calculée pour chaque année où des relevés phytosociologiques étaient disponibles (cf. Chap.3). Vu que nous n'avons pas de valeur pour chaque espèce et pour toutes les années, nous avons postulé que les différences inter-annuelles pour les teneurs en nutriments des espèces étaient négligeables.

Les valeurs ainsi obtenues sont présentées dans la figure 4.10 pour le phosphore total et dans la figure 4.11 pour l'azote total.

L'ensemble des sites présentent une teneur pondérée en phosphore total comprise entre 0,3 et 0,4 % PS. La significativité des différences inter-annuelles n'a pas été étudiée. Cependant nous pouvons observer qu'il y a peu de variations inter-annuelles.

Dans les sites connectés au CCD, les plantes du LANG, KUP et WEISS présentent une teneur pondérée en phosphore proche de 0,4 % PS, contrairement à celles de ALT et BREIT, qui ont une teneur plus proche de 0,35 % PS. La teneur pondérée est globalement stable dans le temps pour l'ensemble des sites connectés au CCD.

Parmi les sites connectés au Rhin, les plantes du KALT présentent la teneur pondérée en phosphore la plus forte, tandis que celles de EISUP et SCHA sont les plus basses. La teneur est globalement stable dans le temps pour EISUP, EISDW, KALT et le site de référence SCHA, et elle est plus instable pour FAHR, ROSS et le site de référence SCHO. La teneur dans le site EISDW est supérieure à celle d'EISUP. Les plantes du site de référence SCHOL ont une teneur pondérée en phosphore plus forte que celle du deuxième site de référence SCHA.

Globalement il ne semble pas y avoir de différence d'accumulation entre les sites connectés au CCD ou au Rhin. Il est cependant possible d'observer que les trois sites avec les teneurs pondérées en phosphore les plus fortes sont les trois sites situés sur le polder d'Erstein (LANG, KALT et KUP).

L'ensemble des sites présente une teneur pondérée en azote dans les plantes comprise entre 2,5

et 3 % PS. Comme pour la teneur pondérée en phosphore la significativité des différences inter-annuelles n'a pas été étudiée. Et comme pour le phosphore nous observons qu'il y a peu de variations inter-annuelles.

Les sites connectés au CCD ont une teneur pondérée en azote (plus de 3 % PS) supérieure à celle des sites connectés au Rhin. Seul BREIT présente une teneur plus faible que les autres sites connectés au CCD. La teneur pondérée en azote est globalement stable dans le temps pour l'ensemble des sites connectés au CCD.

Les différences entre les teneurs pondérées en azote sont peu marquées entre les sites connectés au Rhin, avec une teneur proche de 2,5 % PS pour l'ensemble de ces sites. La teneur pondérée en azote est globalement stable dans le temps pour l'ensemble des sites connectés au Rhin. Toutefois nous pouvons observer que la teneur pondérée est plus importante en 2007 pour EISUP, FAHR et le site de référence SCHOL.

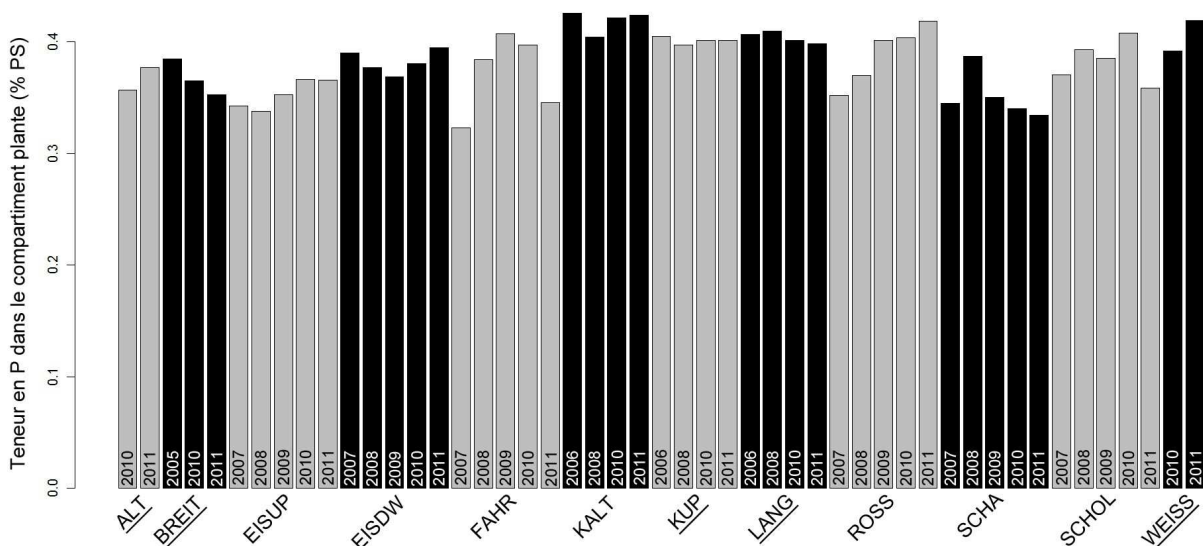


Figure 4.10 : Accumulation du phosphore pondérée par les recouvrements de chaque année dans le compartiment plante de chaque site. Les sites dont le nom est souligné sont connectés au CCD, les autres étant connectés au Rhin.

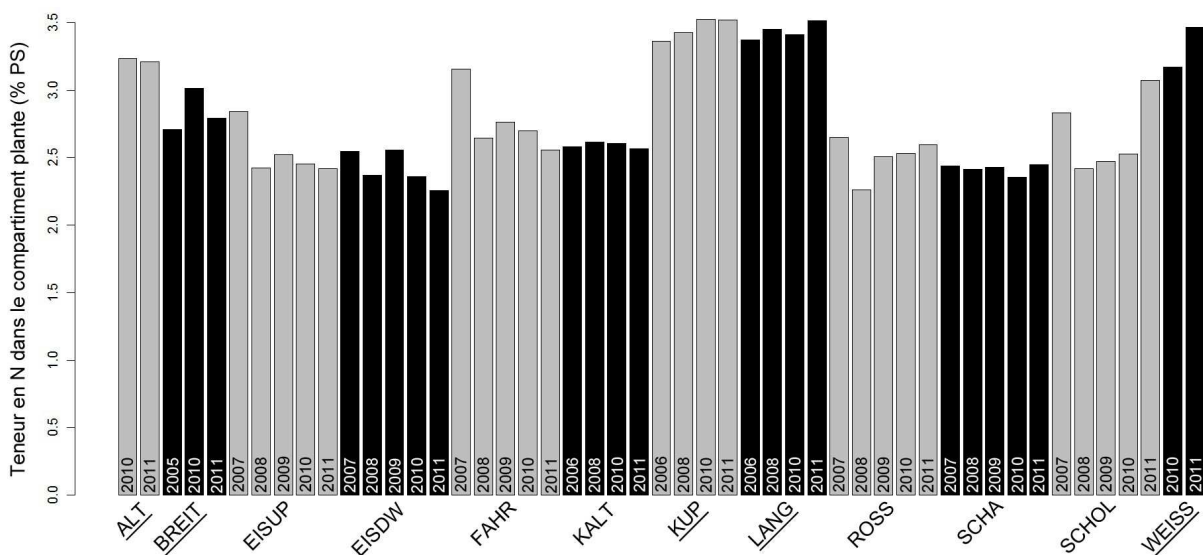


Figure 4.11 : Accumulation d'azote pondérée par les recouvrements de chaque année, dans le compartiment plante de chaque site. Les sites dont le nom est souligné sont connectés au CCD, les autres étant connectés au Rhin.

L'étude des corrélations entre les moyennes des variables par site permet de compléter les précédentes observations (Tab.4.8), en précisant les relations entre et dans les compartiments plutôt que les liens entre accumulation individuelle et environnement local. Les teneurs en nutriments dans le sédiment sont corrélées entre elles, et les nutriments biodisponibles à partir du sédiment (Exc-P et Min-N) sont corrélés positivement avec la richesse spécifique et/ou le recouvrement de la végétation. La teneur pondérée en azote total des plantes de chaque site est corrélée négativement avec la vitesse moyenne du courant. A noter qu'il n'y a pas de corrélation entre les teneurs pondérées par site en phosphore et azote totaux des plantes alors qu'elle existe si nous considérons les teneurs non pondérées.

Tableau 4.8 : Corrélations (Tau de Kendall) entre les moyennes par site des variables mesurées. Les paramètres physiques sont des moyennes de l'ensemble des mesures. Pour les nutriments et la végétation : données de 2009 pour SCHA, SCHOL, EISUP, EISDW, ROSS et FAHR, données de 2010 pour LANG, BREIT, KALT, KUP, ALT et WEISS.* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$. Q débit, S richesse spécifique. $N = 12$.

Facteurs		Nutriments par compartiment						Plantes	
		Eau		Sédiment				Teneur pondérée en P	Teneur pondérée en N
		P-PO ₄ ³⁻	N-NH ₄ ⁺	TP	Exc-P	TN	Min-N		
Eau	P-PO ₄ ³⁻	-	0.15	-0.11	0.25	-0.06	0.09	0.24	-0.15
	N-NH ₄ ⁺	-	-	0.08	0.25	0.00	0.21	0.12	0.33
Sédiment	TP	-0.11	0.08	-	0.58*	0.60**	0.57*	0.29	0.2
	Exc-P	0.25	0.25	-	-	0.55*	0.68**	0.41	0.25
	TN	-0.06	0.00	-	-	-	0.55*	0.33	0.06
	Min-N	0.09	0.21	-	-	-	-	0.42	0.27
Plantes	Teneur pondérée en P	0.33	0.21	0.23	0.35	0.18	0.33	-	0.18
	Teneur pondérée en N	-0.03	0.39	0.14	0.12	-0.12	0.03	-	-
Paramètres physiques	Largeur moyenne	-0.05	0.11	0.19	0.30	0.17	0.20	-0.17	0.17
	Profondeur moyenne	0.25	0.34	0.02	0.19	-0.06	0.15	0	0.31
	Q	0.15	-0.33	-0.11	0.02	0.06	0.09	0.12	-0.21
	Vitesse du courant	0.05	-0.41	-0.17	-0.23	-0.08	-0.23	0.23	-0.47*
	D50	0.39	-0.33	-0.29	-0.25	-0.42	-0.15	-0.21	0.00
	Ombrage	0.11	-0.20	0.13	0.07	0.08	-0.05	0.26	-0.11
Végétation	Recouvrement	0.09	0.52*	0.26	0.35	0.3	0.45*	0.3	0.21
	S	0.34	0.31	0.38	0.68*	0.25	0.56*	0.44	0.34

4. Discussion

L'ajout des données sur les nutriments des sites connectés au CCD (+ KALT) à celles étudiées dans le cadre de l'article fait varier certains résultats, bien que les conclusions générales de l'article ne soient pas remises en cause. Dans l'article nous n'avons pas pu identifier de sources principales (eau et/ou sédiment) pour les nutriments contenus dans les plantes, alors qu'avec les nouvelles données nous observons que les teneurs en phosphore dans les plantes sont significativement liées à la teneur en phosphore échangeable dans le sédiment. Les relations observées entre les compartiments ne sont pas non plus les mêmes. Seules les corrélations entre les teneurs en nutriments dans le sédiment et la végétation (richesse spécifique et recouvrement) sont observées à la fois dans l'article et la deuxième partie de ce chapitre.

L'hypothèse de départ pour les dynamiques saisonnières est que la dynamique des nutriments d'un bras restauré diffère de celle d'un bras de référence, selon le temps écoulé depuis la restauration. Dans les sites connectés au Rhin, les dynamiques saisonnières des nutriments dans les trois compartiments sont similaires entre les sites de référence et les sites restaurés, quelque soit le temps

écoulé depuis leur restauration. Mais pour les sites connectés au CCD les dynamiques saisonnières ne sont pas les mêmes selon les sites. En excluant le site de référence LANG, les sites connectés au CCD présentent néanmoins des dynamiques similaires, quelque soit le temps écoulé depuis leur restauration. L'hypothèse de travail n'est pas validée : la dynamique saisonnière des trois compartiments dans les sites restaurés n'est pas liée au temps écoulé et peut être comparable à celle des sites de référence, lorsque les sites restaurés présentent des caractéristiques physico-chimiques similaires à celles des sites de référence, c'est-à-dire même alimentation en eau et même substrat dominant.

L'eau prélevée sur l'ensemble des sites présente une qualité comparable, de type méso-eutrophe. Peu de sites se différencient des autres quant à la qualité chimique de leurs eaux : seuls LANG et KALT se distinguent clairement des autres. Le KALT est alimenté en eau par voie phréatique en dehors des épisodes de crue, et cette alimentation est influencée par les eaux d'infiltration issues du Rhin (VNF 2008). Le LANG est particulier, car il a une chimie de l'eau différente de celle du KUP alors que ces deux sites sont tous les deux connectés au CCD et proches l'un de l'autre, séparés par une distance peu importante (2 km). Il est possible que cette différence soit liée à l'apport des eaux de la Lachter, rivière phréatique rejoignant le CCD en aval de la connexion du KUP et en amont de celle du LANG (le Muhlbach sur la Fig.2.19, cf. Chap.2). En effet la Lachter a une eau avec une teneur en nitrates plus élevée que celle du CCD (~4,5 mg/L contre 1,4 mg/L dans le CCD; Trémolières et al 1993) et cet apport d'eau plus chargée en nitrates pourrait expliquer la légère différence entre les eaux du KUP et du LANG.

Le principal facteur expliquant les différentes dynamiques saisonnières des teneurs en nutriments dans l'eau semble être la connexion, c'est-à-dire l'origine de l'eau (Rhin ou CCD) et la position géographique des bras. En effet les bras connectés au même cours d'eau ont des dynamiques saisonnières semblables. Dans le cas des bras connectés au Rhin les dynamiques du FAHR et du ROSS sont similaires entre elles, mais elles se démarquent de celles des autres bras connectés au Rhin, en particulier par la faible concentration en nitrates observée en automne. Cette différence est sans doute liée à la position géographique de ces bras : ces deux bras sont connectés au Rhin après la confluence de celui-ci avec l'Ill, son principal affluent dans la plaine alsacienne (~60 m³/s à Strasbourg). La chimie de l'eau de l'Ill, eutrophe et fortement polluée (Trémolières et al 1994), influence sans doute la chimie de l'eau du Rhin, et donc les dynamiques saisonnières.

Il apparaît qu'au final le principal facteur différenciant les bras soit les teneurs en nutriment dans

le sédiment. Les différentes formes mesurées (phosphore échangeable et total, azote minéral et total) sont corrélées entre elles, indiquant qu'un sédiment riche en nutriment l'est pour toutes les formes. Cette différence d'accumulation de nutriment dans les sédiments est liée à la nature (granulométrie) du substrat retrouvé dans les bras : un sédiment avec une granulométrie fine (argilo-limoneuse) contient plus de matières organiques et donc de nutriments adsorbés susceptibles d'être échangés ou minéralisés à partir de la MO (Tyson 1995).

Au niveau du sédiment les variations saisonnières sont faibles. Seul l'azote total varie significativement au cours de l'année. Cette variation est très marquée pour les bras connectés au Rhin et prélevés en 2009, mais l'est beaucoup moins dans les bras principalement connectés au CCD et prélevés en 2010. Il est possible que ces différences soient liées à l'hétérogénéité des substrats. Il apparaît que les sites connectés au CCD (+ KALT) et prélevés en 2009 ont des substrats plus hétérogènes et plus grossiers (granulométrie moyenne de $18,5 \pm 12,9$ mm) que les sites connectés au Rhin et prélevés en 2009 (granulométrie moyenne de $12,5 \pm 8,8$ mm).

Les sites avec des sédiments riches en nutriment sont les sites avec les couverts végétaux et/ou les richesses spécifiques les plus élevés (FAHR, KALT et WEISS). Des corrélations positives ont pu être mises en évidence entre teneur en nutriments dans le sédiment et la richesse spécifique et le recouvrement des sites. Il est possible que ce résultat soit lié au fait que certaines espèces parmi celles identifiées, en particulier *Elodea nuttallii*, privilégient des sédiments fins, propices à l'enracinement et riches en nutriments. Demars et Harper (2005) ont ainsi montré que la présence d'*Elodea* sp., *C. demersum* et *S. emersum* est significativement associée à la présence importante de sédiments fins. De plus les macrophytes, en ralentissant la vitesse de l'eau, participent aux dépôts de sédiments fins (Haslam 1978, Schneider et Melzer 2004, Kleeberg et al 2010b). Enfin, il a été démontré par Angelstein et Schubert (2008) qu'*Elodea nuttallii* est capable d'excréter du phosphore depuis ses racines dans le sédiment. Ainsi l'ensemble de ces interactions sédiments fins - macrophytes explique probablement les relations observées entre les teneurs en nutriments dans le sédiment et la végétation.

Le phosphore et l'azote accumulés dans les plantes sont fortement liés, et toutes les valeurs mesurées sont supérieures aux seuils critiques relevés par Gerloff et Kromholz (1966) pour le phosphore et l'azote, respectivement de 0,13 et 1,3 % PS.

Une des hypothèses de ce chapitre est que la capacité à accumuler des nutriments par une espèce influence sa capacité à coloniser un bras. Nous n'avons pas observé de relations significatives entre teneurs en nutriments et abondance des espèces. Cependant, les espèces avec les ratios N:P les

plus faibles sont les espèces les plus fréquentes et avec les plus grands recouvrements. Un ratio inférieur à 11 indique que l'azote est limitant dans la croissance des macrophytes (Mainstone et Parr 2002, Güsewell 2004). Ainsi les espèces qui peuvent croître tout en conservant un ratio N:P faible sont peut-être favorisées lorsque l'azote devient limitant.

La principale source de phosphore semble être le sédiment, en particulier le phosphore échangeable. Thiébaud (2005) et Demars et Edwards (2007) observent que l'accumulation en phosphore dans les plantes est à la fois corrélée aux teneurs en phosphore total dans l'eau et le sédiment. Pour des gammes comparables de teneurs en phosphore dans l'eau et le sédiment, les teneurs en phosphore total dans les plantes que nous observons, entre 0,20 et 0,50 % PS, sont similaires aux teneurs observées par Thiébaud (2005), mais supérieures à celles relevées par Demars et Edwards (2007), qui observent en général des teneurs comprises entre 0 et 0,40 % PS. Les teneurs en phosphore dans les plantes varient significativement, mais faiblement, selon les espèces, les bras et les saisons.

Nous n'avons pas pu identifier une source principale, eau ou sédiment, pour l'azote des plantes. Cependant les espèces présentent des teneurs différentes en azote, alors que nous n'observons que de faibles différences pour les teneurs en phosphore dans les plantes selon les espèces, les bras et les saisons. Les espèces retrouvées principalement dans les bras connectés au Rhin et caractéristiques d'eaux eutrophes (*E. nuttallii*, *C. demersum*, *M. spicatum*, *P. pectinatus* et *P. perfoliatus*) accumulent moins d'azote que les espèces retrouvées principalement dans les bras connectés au CCD et caractéristiques d'eaux mésotrophes (*B. erecta*, *C. obtusangula*, *S. emersum* et *E. canadensis*). Ce résultat est cohérent avec d'autres études, comme James et al (2006) qui ont montré qu'*E. canadensis* accumule plus d'azote qu'*E. nuttallii*. Melzer et Kaiser (1986) relèvent une accumulation d'azote importante chez *B. erecta* et *C. obtusangula*, avec des valeurs comprises entre 3 et 5 % PS, mais sans préciser les concentrations en azote dans l'eau. Il est peut-être tout simplement envisageable que les espèces mésotrophes accumulent plus d'azote en général, afin de pallier une disponibilité plus faible en azote minéral (ammoniacal et/ou nitrique) lorsque cela est le cas. Toutefois une espèce oligotrophe telle que *Potamogeton coloratus* accumule peu d'azote (Melzer et Kaiser 1986), tout du moins en comparaison avec *B. erecta*, *C. obtusangula* et *E. canadensis*, et remet en question cette première hypothèse. Cette espèce considérée comme nitratophile exige plus d'azote nitrique disponible dans l'eau et de ce fait ne l'accumule pas ou peu.

Les teneurs pondérées en nutriments dans les plantes par site sont globalement stables au cours du temps. Les quelques variations observées ici et là, souvent juste une année, peuvent sans doute être

imputées, vu la méthode de calcul, à des apparitions/disparitions de certaines espèces pour certains relevés.

Il est intéressant de voir que la teneur pondérée en azote total dans les plantes des sites est négativement corrélée à la vitesse moyenne du courant. Cette relation est pour le moins originale, car Baldy et al (2007) ont observé que l'accumulation en phosphore par *B. erecta* et *C. obtusangula* était négativement corrélée à la vitesse du courant. La question se pose alors de savoir pourquoi nous n'observons pas ce genre de relation entre le phosphore et la vitesse, mais entre l'azote et la vitesse.

Chapitre 5

Stratégies et traits biologiques

Dans ce chapitre sont analysées les stratégies adaptatives des espèces aquatiques observées dans les différents sites afin de répondre aux questions suivantes :

- ☐ les changements physico-chimiques induits par la restauration (e.g. modification du niveau trophique, augmentation de la vitesse du courant, apports de sédiment) privilégient-ils certaines stratégies adaptatives lors de la phase de recolonisation ?
- ☐ les stratégies adaptatives évoluent-elles au cours du temps après la restauration ? Existe-t-il des chronoséquences de stratégies ?

Les stratégies sont représentées par des traits morphologiques, reproductifs et écologiques. En effet les traits biologiques sont des métriques qui, lorsqu'elles sont correctement choisies et mesurées, permettent une approche chiffrée et comparative des stratégies adaptatives des espèces (Willby et al 2000).

L'hypothèse ici est que la reconnexion favoriserait des espèces qui présentent des traits facilitant la dispersion et la reproduction végétative (dispersion potentielle élevée et intermédiaire, reproduction végétative avec rhizomes, stolons et fragments non-spécialisés), une tolérance au niveau trophique de l'eau (oligotrophe et mésotrophe pour le CCD, eutrophe et hypertrophe pour le Rhin) et une tolérance à des variations du niveau d'eau (tolérance faible à forte aux variations d'humidité et tolérance à une instabilité du niveau d'eau). La fréquence de ces traits augmenterait avec le temps, avant d'atteindre un plateau lorsque la communauté se stabilise.

1. Caractéristiques morphologiques, de reproduction et écologiques des espèces

Le tableau des traits des espèces (cf. Chap.2 Tab.2.2) est analysé par le biais d'une analyse des correspondances de type "fuzzy" afin d'identifier d'éventuels groupes d'espèces présentant des traits identiques (groupes de réponses), et des stratégies adaptatives similaires.

1.1 Traits morphologiques et reproductifs

Les résultats des analyses des correspondances de type "fuzzy" pour les traits morphologiques et reproductifs des espèces retrouvés dans les sites sont donnés dans les figures 5.1 et 5.2.

L'axe 1 explique 29,3 % de l'inertie et discrimine clairement les espèces flottantes de type Lemnides (scores positifs sur la figure 5.1 des espèces *Lemna trisulca*, *L. minor*, *L. minuta*, *Azolla filiculoides* et *Spirodela polyrhiza*) et leurs traits (petite taille, IM = 1, forme non-ancrée, absence de floraison et reproduction végétative par apex ; Fig.5.2), des autres espèces, ayant des scores négatifs. Ainsi cet axe est principalement corrélé à la taille potentielle, la forme de croissance, l'index morphologique, la floraison et la reproduction végétative (Fig.5.2). Il est aussi intéressant de noter la position intermédiaire de *Ceratophyllum demersum* sur cet axe. Cette position est liée au fait que *C. demersum* a de nombreux traits en commun avec les Lemnides, et en particulier le fait d'être non-ancré.

L'axe 2 avec 12,4 % de l'inertie est principalement corrélé à la dispersion potentielle, la forme de croissance, l'index morphologique, la flexibilité, la phénologie et la reproduction végétative. Il oppose les hélrophytes peu flexibles, à IM élevé, dispersion élevée liée à la production de graines, de forme dressée avec présence de tissus de soutien, et à reproduction végétative avec bulbes et/ou tubercules (scores positifs sur l'axe 2), aux hydrophytes ancrées flexibles, submergées et ancrées, avec ou sans feuilles flottantes, à IM faible et reproduction végétative basée sur la fragmentation (scores négatifs sur l'axe 2).

L'axe 3, non-représenté sur les figures 5.1 et 5.2, représente 9,9 % de l'inertie et est principalement corrélé à la flexibilité et à la phénologie. Comme l'axe 2, il oppose les hélrophytes aux hydrophytes ancrées et plus flexibles.

Deux autres traits, la pérennité et la période de reproduction, sont très peu corrélés aux axes et ne semblent donc pas être déterminants pour la différenciation des espèces en termes de traits biologiques.

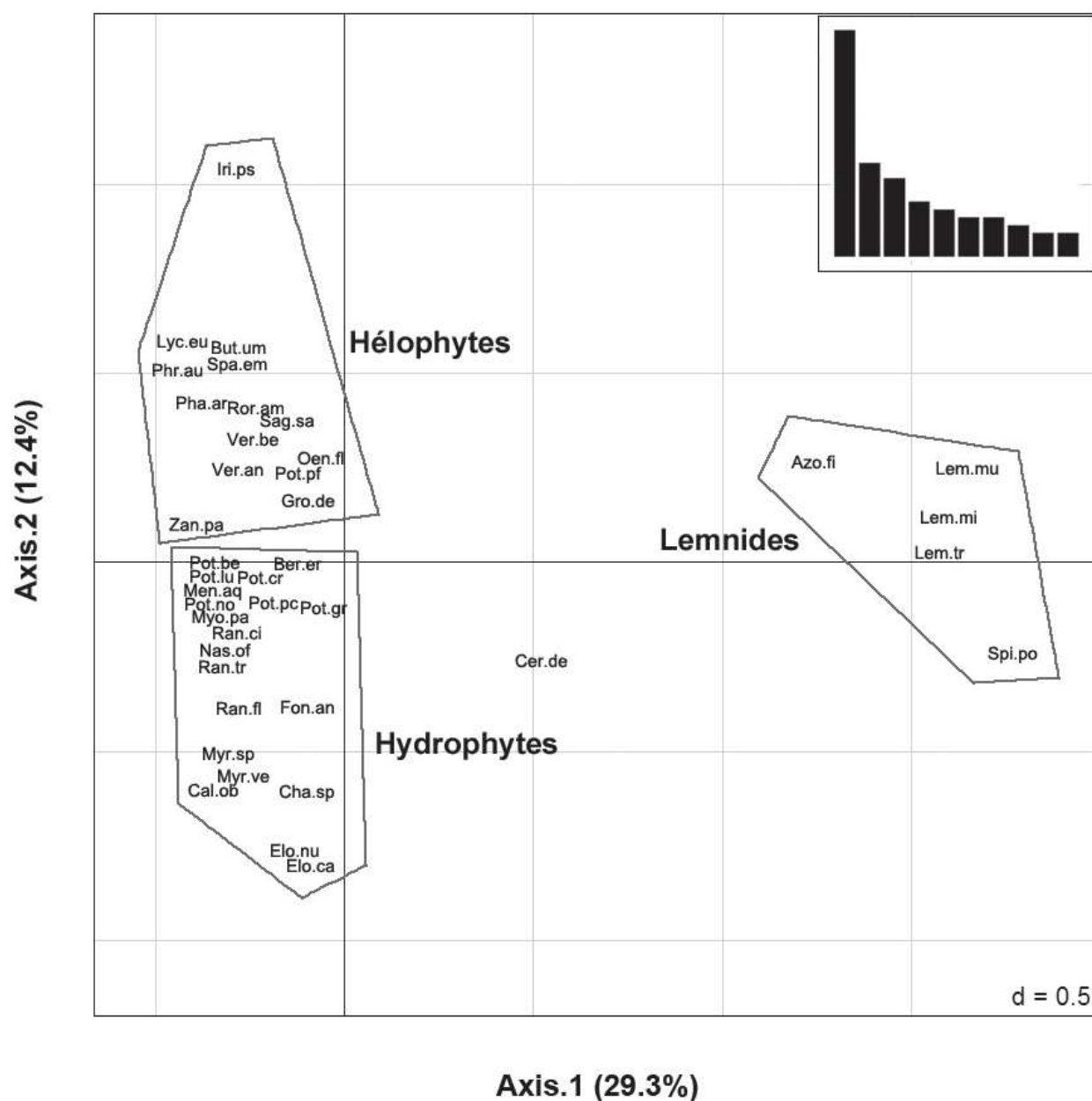


Figure 5.1 : Projection des espèces sur le plan factoriel F1xF2 d'une analyse des correspondances de type "fuzzy" des traits morphologiques et reproductifs. En haut à droite : graphique des valeurs propres.

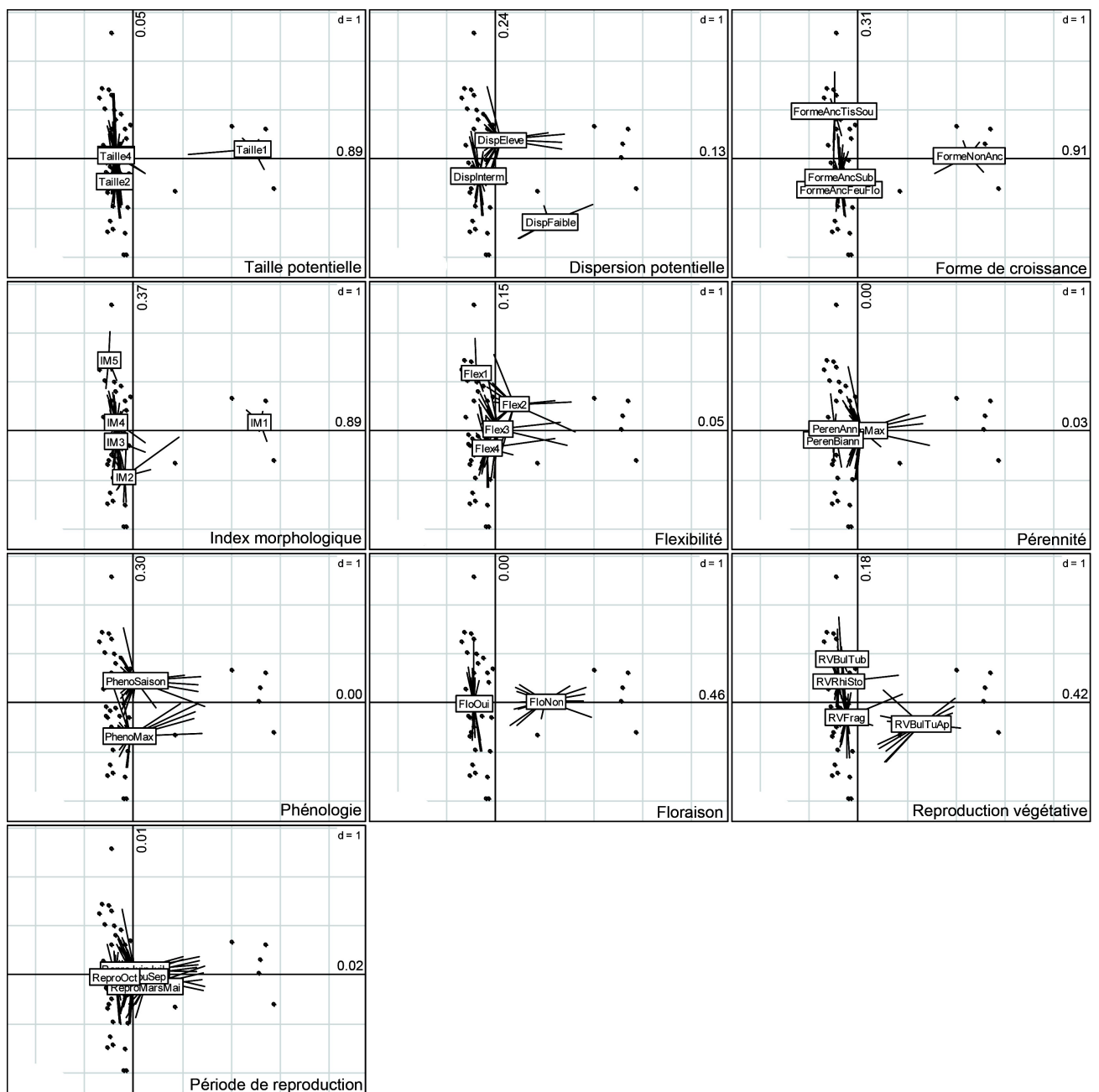


Figure 5.2 : Projection des différents traits sur le plan factoriel F1xF2 d'une analyse des correspondances de type "fuzzy" des traits morphologiques et reproductifs . Sur chaque axe est indiqué le coefficient de corrélation du groupe de traits avec cet axe.

1.2 Traits écologiques

Les résultats de l'analyse des correspondances de type "fuzzy" pour les traits écologiques des espèces recensées dans les sites sont représentés sur les figures 5.3 et 5.4.

L'axe 1 explique 27,1 % de l'inertie et l'axe 2 19,1 %. Seuls deux traits sur les cinq traits écologiques étudiés sont mis en avant par l'analyse. Le premier trait, la tolérance aux variations d'humidité, est fortement corrélé (corrélations $> 0,8$) aux deux axes, tandis que le second, la tolérance à la trophie de l'eau, l'est beaucoup moins (corrélations de 0,3 à l'axe 1 et 0,1 à l'axe 2).

L'axe 1 oppose les espèces à tolérance nulle aux variations d'humidité et tolérante à l'hypertrophie et à l'eutrophie (scores positifs) aux espèces avec une résistance faible à forte aux variations d'humidité et tolérante à une trophie de l'eau plus faible (scores négatifs). Ainsi cet axe oppose la grande majorité des hydrophytes (entre autres : *Potamogeton* sp. *Elodea* sp., les Lemnides, *Myriophyllum* sp.) aux héliophytes et à certaines hydrophytes tolérant les variations d'humidité (*Ranunculus circinatus*, *R. trichophyllus*, *R. fluitans*, *Callitriche obtusangula*, *Groenlandia densa*, *Sagittaria sagittifolia*, *Chara* sp.) pouvant fréquemment développer des formes terrestres. L'axe 2 discrimine les héliophytes des hydrophytes tolérant des variations d'humidité. Les espèces tolérant de faibles variations d'humidité ont des scores positifs (*R. circinatus*, *R. trichophyllus* et *Chara* sp.), celles tolérant des variations moyennes d'humidité ont des scores proches de zéro (*C. obtusangula*, *Veronica anagallis-aquatica*, *V. beccabunga*, *Nasturtium officinale*, *Butomus umbellatus*, *Iris pseudoacorus* et *Lycopus europaeus*), et celles tolérant de fortes variations d'humidité ont des scores négatifs (*Myosotis palustris*, *Berula erecta*, *Groenlandia densa*, *Ranunculus fluitans*, *Rorippa amphibia*, *Phalaris arundinacea*, *Phragmites australis*, *Fontinalis antipyretica*, *Sagittaria sagittifolia* et *Mentha aquatica*).

Les trois autres traits écologiques, la tolérance à la sédimentation, les teneurs en MO du substrat et la stabilité de l'eau, sont peu corrélés aux axes et ne sont donc pas déterminants pour la différenciation des espèces (Fig.5.4).

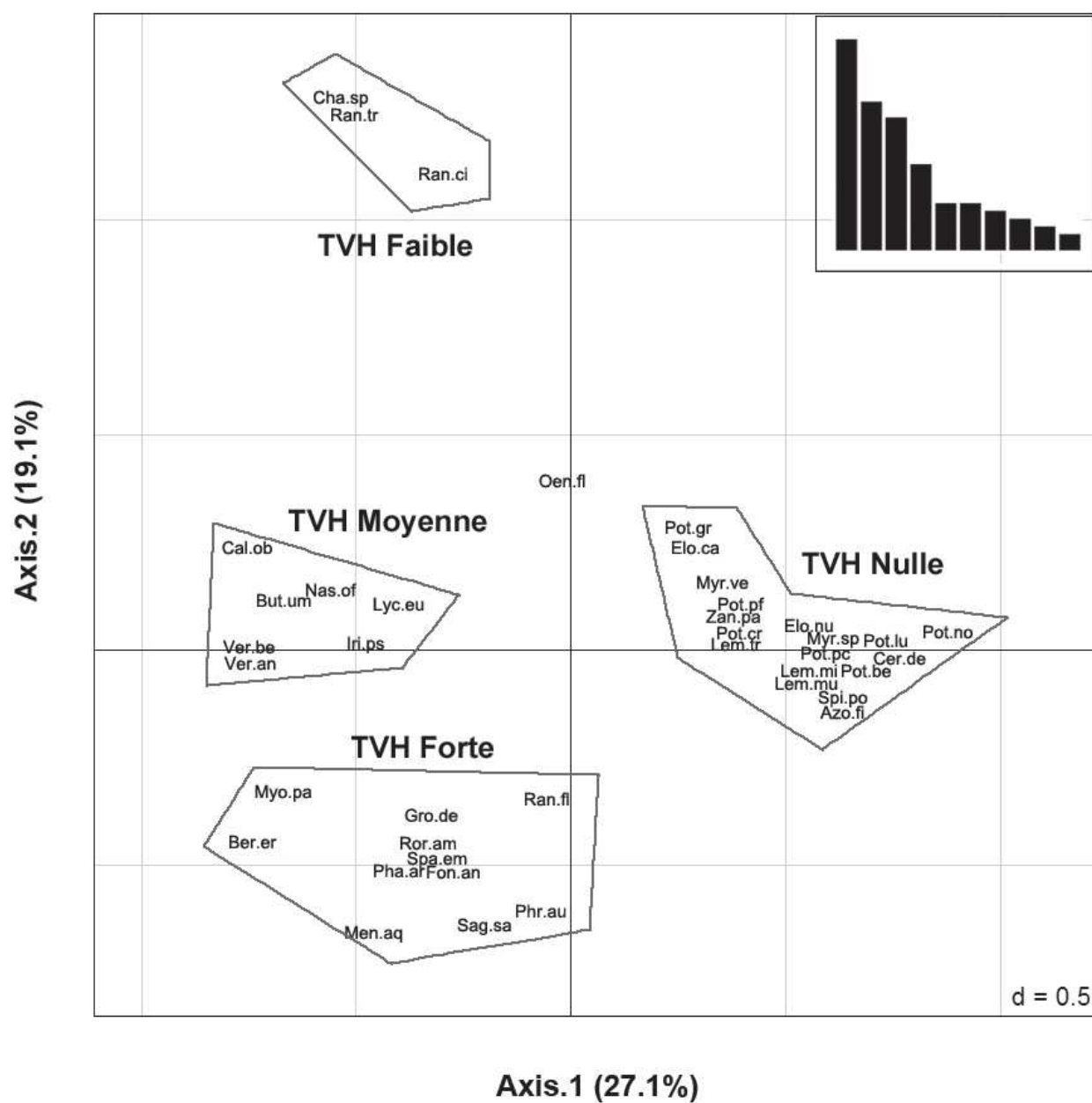


Figure 5.3 : Projection des espèces sur le plan factoriel F1xF2 d'une analyse des correspondances de type "fuzzy" des traits écologiques. TVH tolérance aux variations d'humidité.

En haut à droite : graphique des valeurs propres.

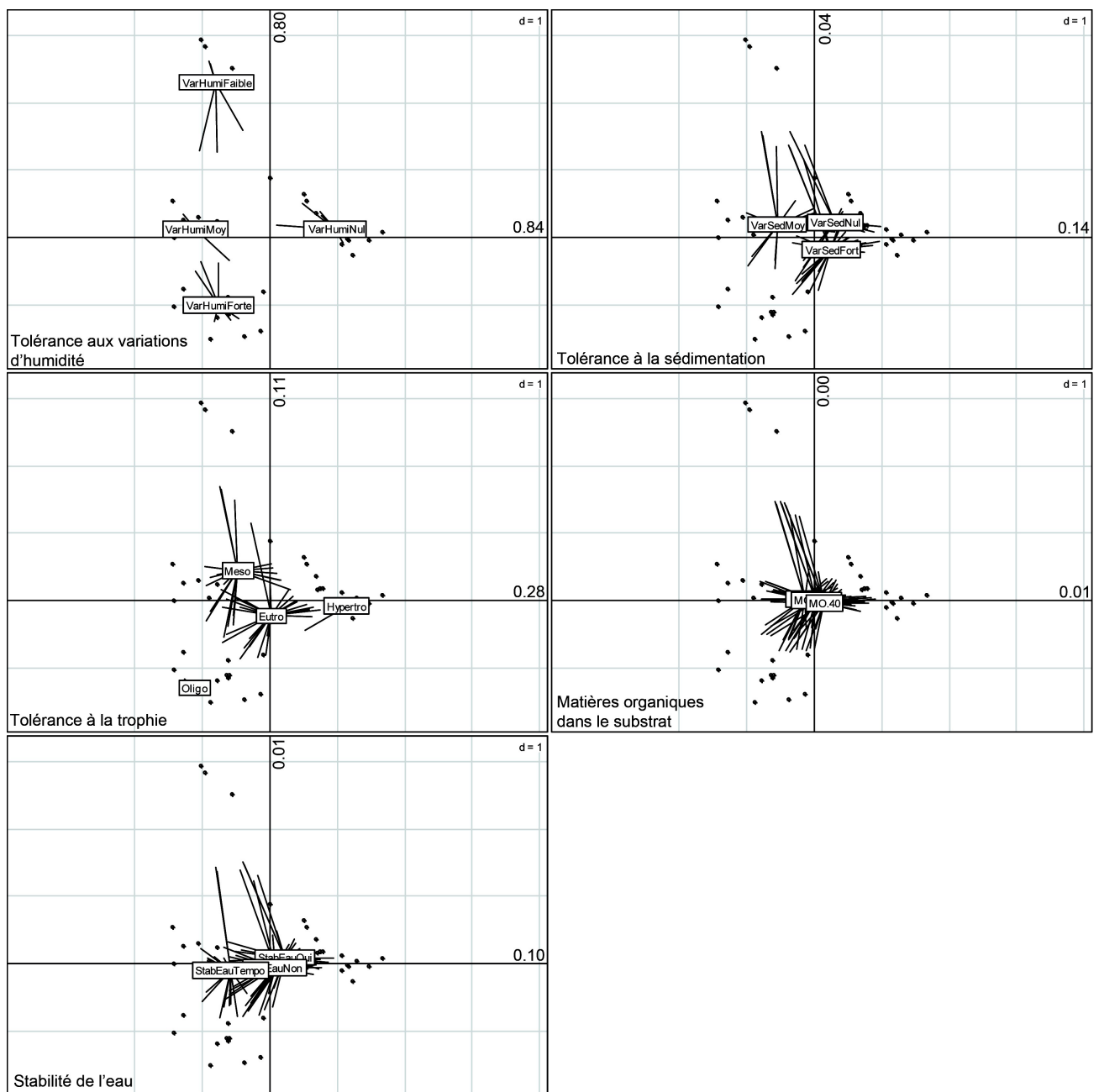


Figure 5.4 : Projection des différents traits sur le plan factoriel F1xF2 d'une analyse des correspondances de type "fuzzy" des traits écologiques. Sur chaque axe est indiqué le coefficient de corrélation du groupe de traits avec cet axe.

2. Evolution temporelle des traits

L'évolution temporelle des fréquences des traits sur chaque site est étudiée par une analyse des correspondances de type "fuzzy". La méthode de calcul des fréquences des traits est présentée dans le chapitre 2.

L'objectif ici est d'identifier les principaux traits dans les sites et la variation de leur fréquence au cours du temps.

2.1 Evolution temporelle des traits morphologiques et reproductifs

L'évolution temporelle des traits morphologiques et reproductifs est présentée dans les figures 5.5 et 5.6.

L'axe 1 explique 29,2 % de l'inertie (Fig.5.6). Cinq traits, la taille potentielle, la dispersion potentielle, la forme de croissance, l'index morphologique et la flexibilité, sont faiblement corrélés à cet axe, avec des coefficients de corrélation compris entre 0,05 et 0,10 (Fig.5.5). Ainsi un score négatif sur cet axe indique que les traits liés à une petite taille (inférieure à 8 cm) et à un indice morphologique faible ($IM = 1$) sont plus fréquents. L'axe 2 explique 19,9 % de l'inertie. Les corrélations sont également faibles et toutes inférieures à 0,10. Les trois traits les plus corrélés avec l'axe 2 sont la dispersion potentielle, la forme de croissance et la reproduction végétative. Ces axes opposent des traits d'hydrophytes (scores positifs ; formes submergées, flexibilité importante, dispersion faible, reproduction végétative par fragmentation et/ou production de bulbilles, turions et/ou apex) à des traits d'hélophytes (scores négatifs ; présence de tissus de soutien, flexibilité faible, dispersion élevée par production de graines, reproduction végétative par production de tubercules et/ou de bulbes). L'axe 3, non-représenté sur les figures 5.5 et 5.6, explique 13,0 % de l'inertie et est faiblement corrélé, par ordre d'importance, à la floraison, la forme de croissance et la reproduction végétative. Comme l'axe 2, il oppose des traits d'hydrophytes (scores négatifs) aux traits hélophytes (scores positifs), et n'apparaît donc pas pertinent dans cette analyse.

Les sites ALT et WEISS ont des trajectoires avec un score négatif sur l'axe 1 et un score positif sur l'axe 2, indiquant des variations de la fréquence des traits liés aux hydrophytes non-ancrées de petite taille. Cette fréquence augmente entre 2010 et 2011 pour WEISS, et diminue sur la même période pour ALT. Le BREIT part d'une position centrale sur le plan factoriel en 2005, et donc d'une situation où aucun trait n'est dominant. Sa trajectoire vers la gauche montre d'abord une augmentation de la

fréquence des hydrophytes de petite taille, avec finalement en 2011 un équilibre entre les fréquences des traits des hydrophytes non-ancrées et des héliophytes de petite taille. Les trajectoires du KUP et du LANG ont un score négatif sur l'axe 1. Cette position montre que les traits des espèces de petites tailles sont fréquents quelle que soit l'année. Seul leur score sur l'axe 2 montre un changement important, avec des scores de plus en plus négatifs. Ce changement traduit une augmentation de la fréquence des traits d'héliophytes et une diminution de celle des traits des hydrophytes non-ancrées de petites tailles.

Les autres sites (SCHA, SCHOL, EISUP, EISDW, FAHR, KALT et ROSS) ont majoritairement des relevés avec des scores positifs sur l'axe 1. Cette position montre que les traits d'espèces de grande taille (> 8 cm, $IM > 1$) sont les plus fréquents quelque soit l'année. Tout d'abord il est intéressant de noter l'opposition des trajectoires des deux sites de référence, le SCHOL et le SCHA. La trajectoire du SCHOL montre que les traits d'hydrophytes de grande taille sont les plus fréquents sur ce site (score positif sur l'axe 2), tandis que celle du SCHA montre que les traits d'héliophytes de grande taille (score négatif) sont les plus fréquents pour celui-ci. Dans les deux cas, ces fréquences augmentent avec le temps. La trajectoire d'EISUP est similaire à celle du SCHA, bien que les traits des héliophytes de grande taille soient moins fréquents. Les sites EISDW, FAHR et KALT ont des trajectoires situées le long de l'axe 1 montrant un équilibre entre les fréquences des traits des hydrophytes et des héliophytes de grande taille. Le KALT finit sa trajectoire en 2011 par une augmentation de la fréquence des traits des hydrophytes de petite taille. Le FAHR et l'EISDW finissent leur trajectoire avec des positions relativement centrales sur le plan factoriel, indiquant un équilibre entre les fréquences des traits des hydrophytes et des héliophytes, et sans doute une diversité plus importante des tailles potentielles. Le ROSS est le site avec la plus grande trajectoire. Les traits des héliophytes de grande taille sont plus fréquents en 2007, 2008 et 2009, et les traits des hydrophytes de grande taille sont plus fréquents en 2010 et 2011.

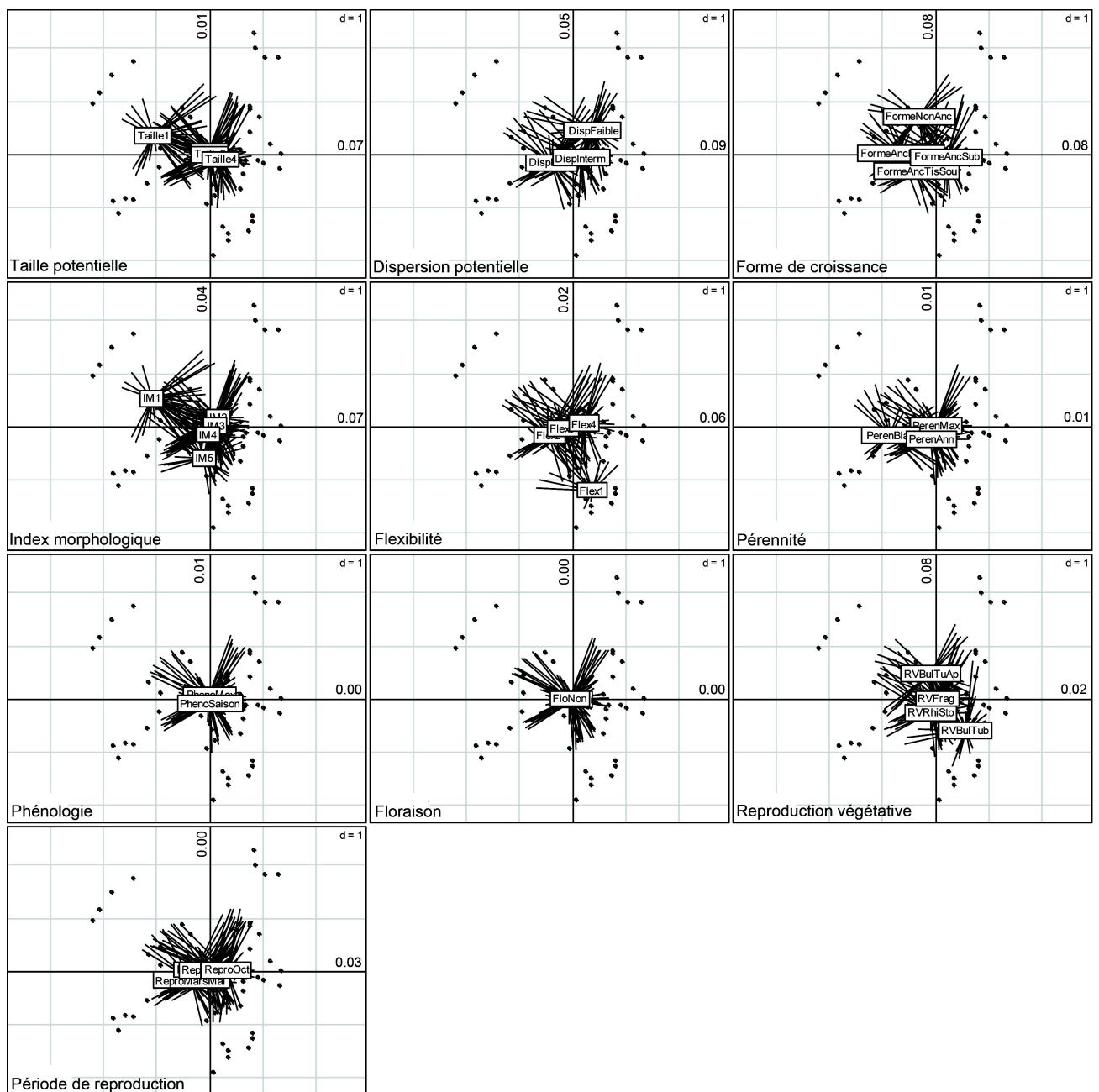


Figure 5.5 : Projection des différents traits sur le plan factoriel F1xF2 d'une analyse des correspondances de type "fuzzy" des traits morphologiques et reproductifs. Sur chaque axe est indiqué le coefficient de corrélation du groupe de traits avec cet axe.

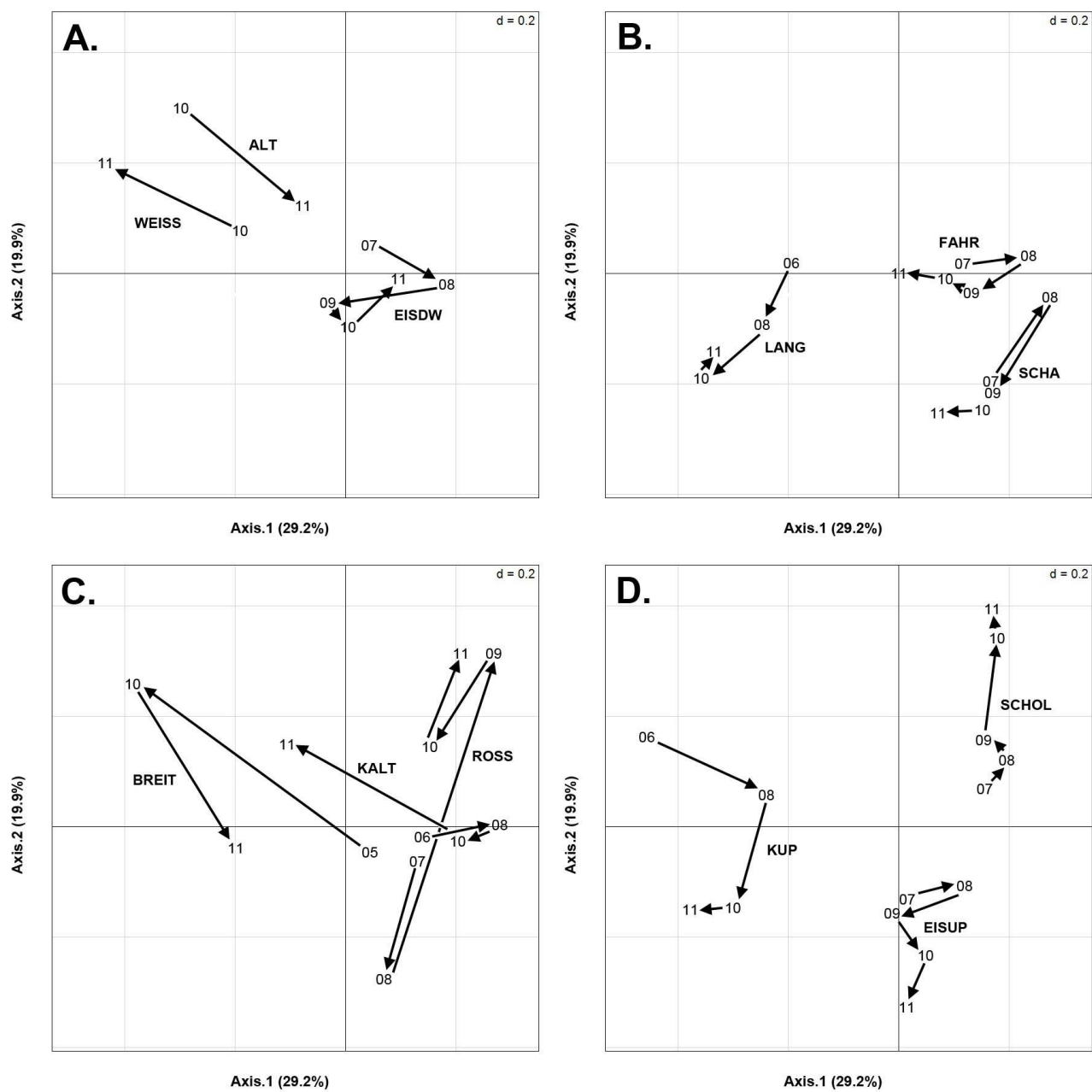


Figure 5.6 : Trajectoire temporelle des sites sur le plan factoriel F1xF2 d'une analyse des correspondances de type "fuzzy" des traits morphologiques et reproductifs. Les trajectoires sont représentées sur 4 figures afin de limiter leur chevauchement et donc d'améliorer la lisibilité.

Les nombres correspondent aux années des relevés.

2.2 Evolution temporelle des traits écologiques

L'axe 1 du plan factoriel explique 64,3 % de l'inertie (Fig.5.8). Il est corrélé à la tolérance aux variations d'humidité et à la trophie (Fig.5.7). Cet axe oppose principalement des espèces mésotrophes ou oligotrophes, avec une tolérance aux variations d'humidité forte ou moyenne, et tolérant la sédimentation (scores positifs) à des espèces hypertrophes ou eutrophes, ne tolérant pas de variations de l'humidité ni de la sédimentation (scores négatifs). L'axe 2 et l'axe 3 (non-représenté dans les figures 5.7 et 5.8) expliquent respectivement 14,6 et 8,5 % de l'inertie et ne sont que très faiblement corrélés aux cinq traits. L'axe 1 est clairement plus important que les axes 2 et 3, et, effectivement, les trajectoires des sites sont principalement situées le long de l'axe 1.

La majorité des communautés des sites (FAHR, KUP, KALT, SCHA, LANG, EISUP et EISDW) présente une augmentation dans le temps de la fréquence des traits de tolérance (moyenne et forte) aux variations d'humidité et des traits mésotrophes et/ou oligotrophes, en particulier dans les derniers relevés. Seul ROSS présente une trajectoire inverse, avec une augmentation dans le temps de la fréquence des traits eutrophes et/ou hypertrophes et des traits de non-tolérance (tolérance faible à nulle) aux variations d'humidité. Les sites restants (SCHOL, BREIT, ALT et WEISS) ont des trajectoires, vis-à-vis de l'axe 1, nulles. Cette absence de trajectoires indique que les fréquences des traits écologiques ne varient pas au cours du temps sur ces sites.

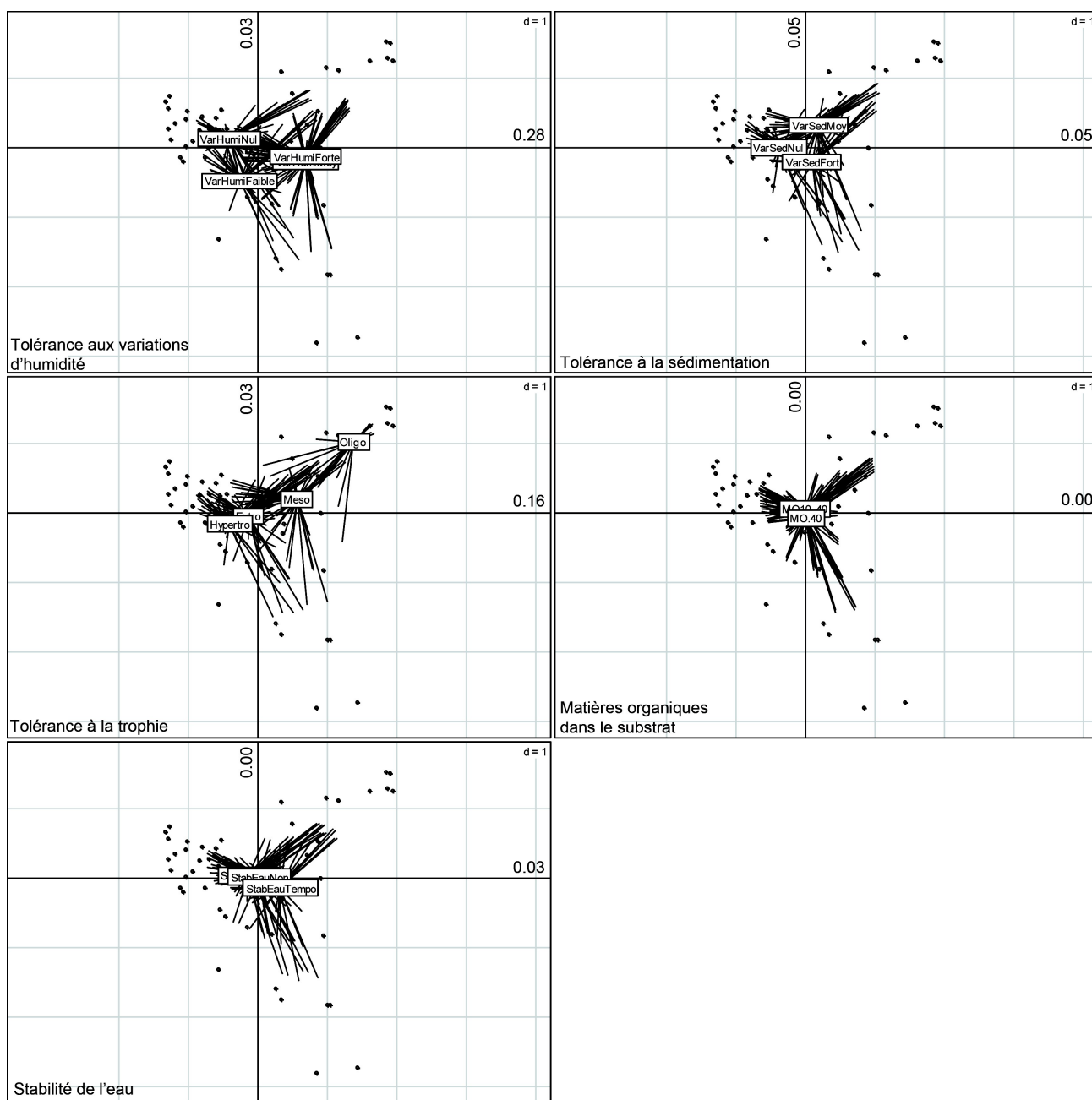


Figure 5.7 : Projection des différents traits écologiques sur le plan factoriel F1xF2 d'une analyse des correspondances de type "fuzzy" des traits écologiques. Sur chaque axe est indiqué le coefficient de corrélation du groupe de traits avec cet axe.

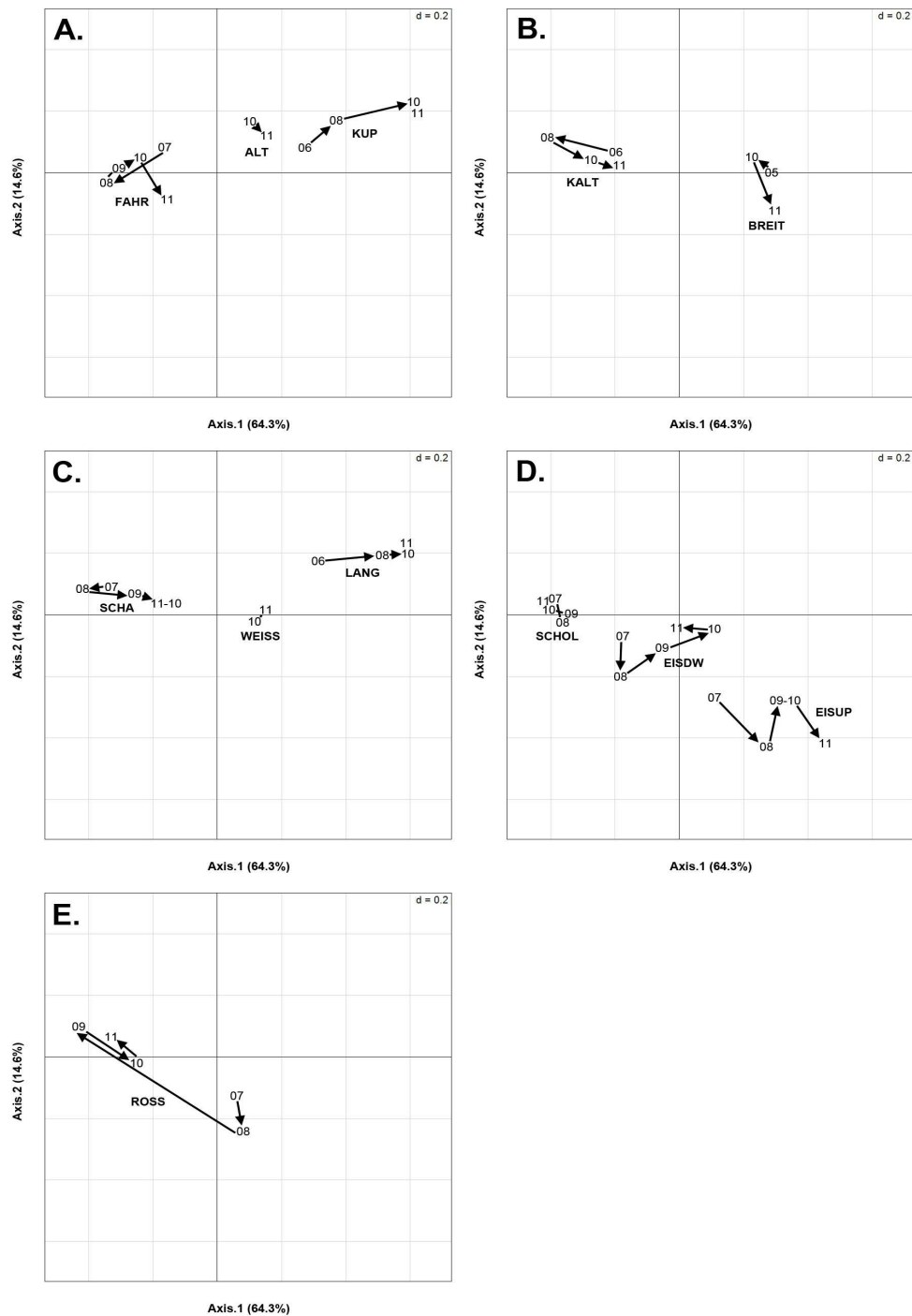


Figure 5.8 : Trajectoire temporelle des sites sur le plan factoriel F1xF2 d'une analyse des correspondances de type "fuzzy" des traits écologiques. Les trajectoires sont représentés sur 5 figures afin de limiter leur chevauchement et donc d'améliorer la lisibilité. Les nombres correspondent aux années des relevés.

3. Analyse des indices de diversité fonctionnelle

La diversité des traits, et donc des stratégies, est analysée par l'intermédiaire d'indices de diversité fonctionnelle (Villéger et al 2008 ; voir aussi Petchey et Gaston 2002, 2006).

Il est possible de comparer les indices de sites entre eux, mais seulement en utilisant une ANOVA à un facteur, qui est un test de comparaison des moyennes. Un tel test camoufle les tendances inter-annuelles, et il a donc été choisi de s'en passer et de privilégier la description des tendances inter-annuelles par site sans tester leur significativité.

L'indice de divergence fonctionnelle FDiv varie entre 0 et 1. La divergence est faible (proche de 0) si les espèces les plus abondantes ont les traits les plus fréquents. A l'inverse la divergence est importante (proche de 1), si les espèces les plus abondantes ont des traits peu courants. Pour les sites connectés au Rhin, l'indice de divergence fonctionnelle varie annuellement, mais sans tendance à l'augmentation ou à la diminution, sur SCHA, EISUP et FAHR, entre, respectivement, 0,65 et 0,90, entre 0,54 et 0,85 et entre 0,71 et 0,91 (Fig.5.9 et Tab.5.1). A l'inverse l'indice de diversité fonctionnelle reste relativement stable entre 2007 et 2011 pour SCHOL, EISDW, KALT et ROSS, et varie en moyenne entre 0,80 et 0,90, Toutes ces valeurs élevées indiquent ainsi que les espèces les plus abondantes ont des traits divergents.

L'indice d'uniformité fonctionnelle FEve, qui varie entre 0 et 1, mesure à la fois l'uniformité de la distribution des traits et celle de l'abondance des espèces. Cet indice vaut 1 lorsque ces distributions sont uniformes. L'indice d'uniformité fonctionnelle varie aussi beaucoup selon les sites (Fig.5.10 et Tab.5.1). Pour SCHOL il varie annuellement, entre 0,40 et 0,67. Pour SCHA, EISUP et EISDW il diminue une première année avant d'augmenter jusqu'à atteindre, respectivement, une valeur de 0,70, 0,67 et 0,63 en 2011. L'indice d'uniformité fonctionnelle diminue globalement avec le temps sur KALT, passant de 0,75 à 0,61 entre 2006 à 2011, tandis qu'il augmente sur ROSS, passant de 0,43 à 0,75 entre 2007 et 2011. L'indice d'uniformité fonctionnelle est le plus haut en 2007 pour FAHR, atteignant le maximum de 0,82, mais baisse les années suivantes et passe à environ 0,50 pour les trois années suivantes, pour finalement remonter légèrement en 2011 à 0,66.

L'indice de divergence fonctionnelle montre des tendances marquées des variations inter-annuelles sur les sites connectés au CCD (Fig.5.9 et Tab.5.1). Ainsi il augmente avec le temps sur BREIT, passant de 0,60 à 0,73 entre 2005 et 2011, tandis qu'il diminue avec le temps pour KUP, passant de 0,86 à 0,72 entre 2006 et 2011. Pour ALT et WEISS, l'indice de divergence fonctionnelle reste globalement stable entre 2010 et 2011, entre 0,80 et 0,90, L'indice de divergence fonctionnelle du

LANG passe de 0,87 à 0,66 de 2006 à 2008, avant de remonter à 0,80 en 2011.

L'indice d'uniformité fonctionnelle diminue globalement pour LANG et KUP, passant respectivement de 0,72 à 0,55 et de 0,74 à 0,60, entre 2006 et 2011 (Fig.5.10 et Tab.5.1). Cet indice augmente globalement avec le temps pour BREIT, passant de 0,42 à 0,72 entre 2005 et 2011. L'indice d'uniformité fonctionnelle reste stable entre 2010 et 2011 pour ALT et WEISS, proche respectivement de 0,65 et 0,55.

L'indice de richesse fonctionnelle FRic est fortement corrélé avec la richesse spécifique (corrélation de Spearman : $\rho = 0,84$, $p < 0,001$; Fig.5.11 et Tab.5.1). Ainsi les sites qui voient leur richesse spécifique augmenter avec le temps voient aussi leur indice de richesse fonctionnelle augmenter avec le temps, tels que pour KALT, FAHR, BREIT, KUP et ALT. De manière générale il apparaît que l'indice de richesse fonctionnelle est plus élevé pour SCHA que pour SCHOL. Il est aussi intéressant de noter que des différences faibles de richesse spécifique peuvent néanmoins provoquer une grande disparité de la richesse fonctionnelle. Ainsi alors que FAHR et KALT ont des richesses spécifiques proches en 2010 et 2011, KALT a un indice d'uniformité fonctionnelle largement supérieur à celui du FAHR. La situation est identique entre FAHR et ALT.

Les indices de Shannon H' et d'équitabilité J sont donnés dans le Tableau 5.1. Ces deux indices sont fortement corrélés entre eux (corrélation de Spearman: $\rho = 0,84$, $p < 0,001$). Ils varient respectivement entre 1,29 et 2,94, et entre 0,37 et 0,79.

L'indice de Shannon H' est presque systématiquement plus faible en 2008 que pour les autres années (Fig.5.11 et Tab.5.1), surtout en comparaison avec 2007 et 2009. Cette différence est marquée essentiellement pour des sites connectés au Rhin (EISUP, EISDW, KALT, SCHA et SCHOL). Parmi les sites connectés au CCD et étudiés en 2008, seul LANG montre une baisse similaire en 2008. Cette baisse existe aussi en 2008 pour FAHR, mais elle est moins marquée que pour les autres sites concernés. Seul ROSS a un comportement inverse, c'est-à-dire que l'indice de Shannon est plus élevé en 2008 qu'en 2007 et 2009. Cette irrégularité de 2008 est aussi observée pour d'autres indices. L'indice de divergence fonctionnelle est plus faible en 2008 pour EISUP, EISDW et LANG, mais plus élevé en 2008 pour FAHR, KALT et SCHA. L'indice d'uniformité fonctionnelle est plus faible en 2008 pour EISUP, EISDW, KUP, LANG et SCHOL.

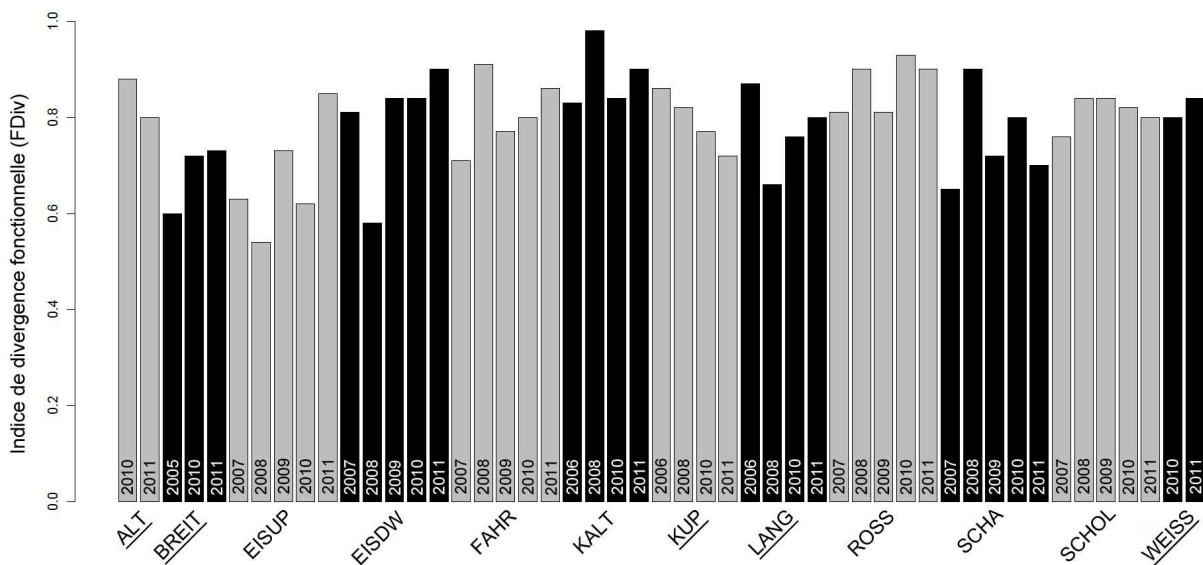


Figure 5.9 : Indices de divergence fonctionnelle (FDiv) par site et par année.

Les sites dont le nom est souligné sont connectés au CCD, les autres étant connectés au Rhin.

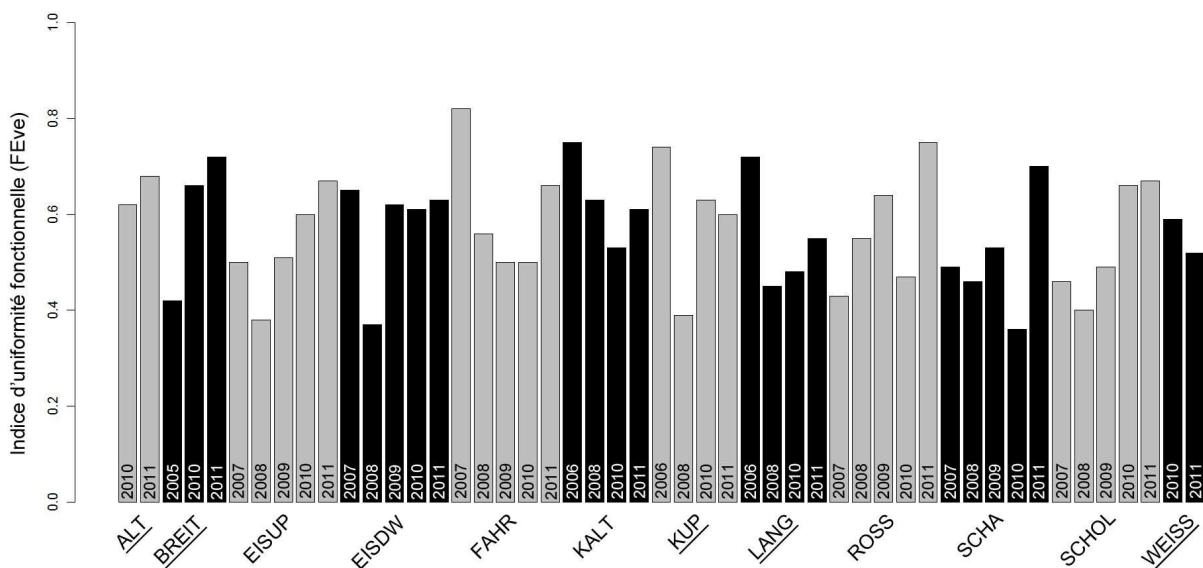


Figure 5.10 : Indices d'uniformité fonctionnelle (FEve) par site et par année.

Les sites dont le nom est souligné sont connectés au CCD, les autres étant connectés au Rhin.

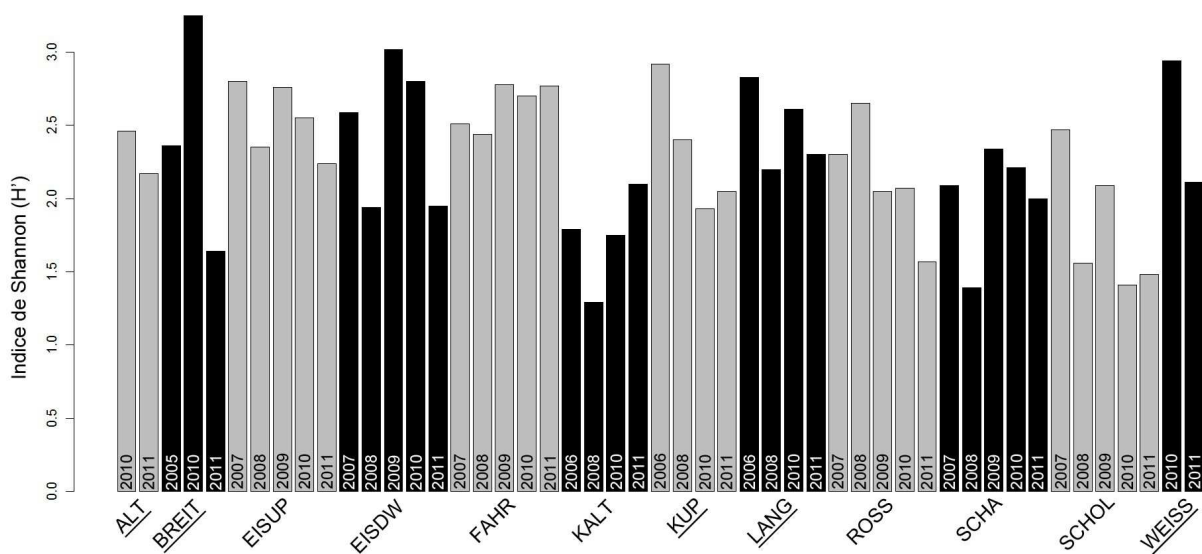


Figure 5.11 : Indices de Shannon (H') par site et par année.

Les sites dont le nom est souligné sont connectés au CCD, les autres étant connectés au Rhin.

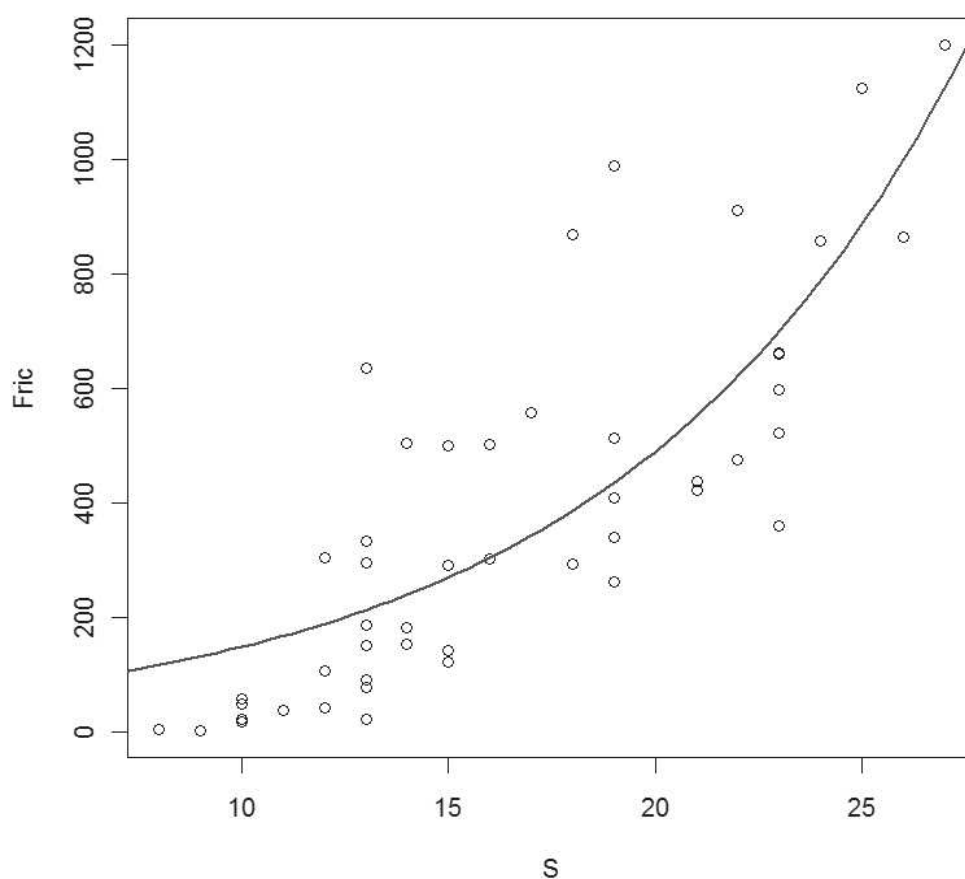


Figure 5.12 : Indice de richesse fonctionnelle en fonction de la richesse spécifique.

Courbe de régression : $y = e^{0,12x + 3,82}$, $R^2 = 0,66$.

Tableau 5.1 : Récapitulatif des indices de diversité fonctionnelle et de diversité spécifique. Fric richesse fonctionnelle, Fdiv divergence fonctionnelle, Feve uniformité fonctionnelle, S richesse spécifique, H' indice de Shannon, J indice d'équitabilité.

Site	Année	Fdiv	Feve	Fric	S	H'	J	Site	Année	Fdiv	Feve	Fric	S	H'	J
SCHA	2007	0.65	0.49	912	22	2.09	0.47	LANG	2006	0.87	0.72	293	15	2.83	0.72
	2008	0.90	0.46	49	10	1.39	0.42		2008	0.66	0.45	500	15	2.20	0.56
	2009	0.72	0.53	870	18	2.34	0.56		2010	0.76	0.48	858	24	2.61	0.57
	2010	0.80	0.36	43	12	2.21	0.62		2011	0.80	0.55	294	18	2.30	0.55
	2011	0.70	0.70	559	17	2.00	0.49	BREIT	2005	0.60	0.42	184	14	2.36	0.62
SCHOL	2007	0.76	0.46	122	15	2.47	0.63		2010	0.72	0.66	263	19	3.25	0.76
	2008	0.84	0.40	515	19	1.56	0.37		2011	0.73	0.72	438	21	1.64	0.37
	2009	0.84	0.49	410	19	2.09	0.49	KUP	2006	0.86	0.74	142	15	2.92	0.75
	2010	0.82	0.66	107	12	1.41	0.39		2008	0.82	0.39	91	13	2.40	0.65
	2011	0.80	0.67	79	13	1.48	0.40		2010	0.77	0.63	341	19	1.93	0.45
EISUP	2007	0.63	0.50	188	13	2.80	0.76		2011	0.72	0.60	423	21	2.05	0.47
	2008	0.54	0.38	297	13	2.35	0.64	ALT	2010	0.88	0.62	663	23	2.46	0.54
	2009	0.73	0.51	154	14	2.76	0.73		2011	0.80	0.68	1200	27	2.17	0.46
	2010	0.62	0.60	990	19	2.55	0.60	WEISS	2010	0.80	0.59	524	23	2.94	0.65
	2011	0.85	0.67	24	10	2.24	0.67		2011	0.84	0.52	598	23	2.11	0.47
EISDW	2007	0.81	0.65	151	13	2.59	0.70								
	2008	0.58	0.37	506	14	1.94	0.51								
	2009	0.84	0.62	503	16	3.02	0.75								
	2010	0.84	0.61	302	16	2.80	0.70								
	2011	0.90	0.63	636	13	1.95	0.53								
KALT	2006	0.83	0.75	22	13	1.79	0.48								
	2008	0.98	0.63	5	8	1.29	0.43								
	2010	0.84	0.53	865	26	1.75	0.37								
	2011	0.90	0.61	1125	25	2.10	0.45								
ROSS	2007	0.81	0.43	334	13	2.30	0.62								
	2008	0.90	0.55	305	12	2.65	0.74								
	2009	0.81	0.64	6	8	2.05	0.68								
	2010	0.93	0.47	18	10	2.07	0.62								
	2011	0.90	0.75	58	10	1.57	0.47								
FAHR	2007	0.71	0.82	4	9	2.51	0.79								
	2008	0.91	0.56	39	11	2.44	0.70								
	2009	0.77	0.50	476	22	2.78	0.62								
	2010	0.80	0.50	361	23	2.70	0.60								
	2011	0.86	0.66	661	23	2.77	0.61								

4. Discussion

L'analyse des traits met en avant différents groupes permettant de différencier les espèces observées. L'analyse des traits morphologiques et reproductifs différencie trois groupes selon principalement leur forme de croissance : les hydrophytes non-ancrées de petite taille (e.g. les Lemnides), les héliophytes et les hydrophytes pouvant développer des formes terrestres (e.g. *Phalaris arundinacea* et *Veronica* sp.) et les hydrophytes ancrées (e.g. *Potamogeton* sp et *Elodea* sp.). L'analyse des traits écologiques différencie surtout quatre groupes selon leur tolérance aux variations d'humidité, c'est-à-dire selon leur tolérance aux exondations.

Les trois groupes fonctionnels identifiés grâce aux traits morphologiques et reproductifs, c'est-à-dire les hydrophytes non-ancrées de petite taille, les héliophytes et les hydrophytes pouvant développer des formes terrestres, et les hydrophytes ancrées, correspondent aux trois groupes identifiés par Bornette et al (1994), pour un panel d'espèces proche du nôtre et avec de nombreux traits similaires. Bernez et al (2006) ont identifié quatre groupes fonctionnels de macrophytes, correspondant globalement aux trois groupes identifiés ici, mais avec une division supplémentaire du groupe des héliophytes. Ali et al (1999) et Willby et al (2000) ont respectivement identifié 9 et 20 groupes fonctionnels de macrophytes, et dans les deux cas ont identifié un groupe correspondant au groupe identifié ici des hydrophytes non-ancrées de petites tailles. Cette caractérisation plus fine par Ali et al (1999) et Willby et al (2000) a été rendue possible, respectivement, par l'utilisation de traits morphologiques plus nombreux et plus ciblés que ceux utilisés dans le cadre de cette étude, et par l'utilisation d'analyses statistiques plus puissantes.

L'évolution temporelle des différents traits confirme l'importance des trois groupes fonctionnels identifiés. L'analyse de l'évolution temporelle des traits morphologiques et reproductifs met ainsi en évidence que c'est la fréquence des traits des espèces non-ancrées de petite taille par rapport aux traits des autres espèces qui différencie principalement les trajectoires des sites connectés au CCD des sites connectés au Rhin. Ces traits sont plus fréquents dans les sites connectés au CCD (LANG, KUP, ALT, BREIT et WEISS). Leur fréquence peut augmenter avec le temps (KALT et WEISS), diminuer (ALT, LANG et KUP) ou varier de manière plus ou moins régulière (BREIT). Ces variations peuvent être liées à l'existence ou l'absence de variations du débit, et donc d'une dynamique hydrologique. La reconnexion empêche la stagnation de l'eau, et donc le développement d'hydrophytes non-ancrées de petite taille, c'est-à-dire les Lemnides, et diminue la fréquence de ces espèces et de leurs traits avec le temps (Henry et Amoros 1996), comme par exemple pour LANG et KUP. A l'inverse, l'absence de

redynamisations régulières ces dernières années (observations personnelles ; cf. Chap.2, partie 1.4) pour KALT a entraîné une augmentation de la fréquence de ces espèces entre 2010 et 2011. La faible vitesse du courant observée dans le site WEISS, couplée à un recouvrement végétal important (cf. Chap.3), diminuant d'autant la vitesse du courant (Haslam 1978, Schneider et Melzer 2004, Kleeberg et al 2010b), permet aussi une augmentation de la fréquence des Lemnides.

Les traits opposant hélophytes et hydrophytes ancrées permettent de distinguer principalement les trajectoires des sites connectés au Rhin. Les sites avec une présence non négligeable d'hélophytes (SCHA et EISUP) s'opposent aux sites avec peu ou pas d'hélophytes (SCHOL et ROSS). Il est intéressant de noter que seul le ROSS a parmi les sites connectés au Rhin une trajectoire impliquant une diminution de la fréquence des traits d'hélophytes au profit des traits des hydrophytes ancrées. Cette trajectoire est liée à la diminution de l'abondance des espèces d'hélophytes dans les relevés du ROSS, telles que *Phragmites australis*, *Phalaris arundinacea* et *Veronica* sp. (cf. Chap.3). Il est probable que cette opposition des sites selon les traits des hélophytes et des hydrophytes ancrées soit liée à des évolutions morphologiques des sites, avec des sites ayant des berges moins abruptes abritant plus d'hélophytes. Pedersen et al (2006) ont en effet montré que le recouvrement des hélophytes est corrélé à la pente de la berge à l'interface terre-eau. La recolonisation des sites par les hélophytes pourrait être un processus indépendant de la recolonisation des sites par les hydrophytes. Cette indépendance peut s'expliquer par l'absence, ou tout du moins la faible compétition entre ces deux groupes de macrophytes, parce qu'elles ne colonisent pas le même milieu. Les hélophytes colonisent les bords du chenal, lorsque la morphologie du chenal le permet, et les hydrophytes colonisent des eaux de profondeur variable, souvent avec une position centrale dans le chenal.

Henry et al (1996) observent aussi un léger décalage temporel, de l'ordre de quelques mois, dans la recolonisation par les macrophytes : les hélophytes recolonisent un site perturbé par des inondations après les hydrophytes submergées ou émergées. Un tel décalage n'est pas apparent ici pour la majorité des sites. La recolonisation est un processus rapide, et il est fort probable qu'un tel décalage temporel soit seulement observable durant les premières années après la restauration. Le fait que nous l'observons ici si tardivement sur EISUP montrent que certains paramètres, à identifier, pourraient ralentir la recolonisation par les hélophytes. Par exemple, la vitesse moyenne du courant d'EISUP est plus élevée que celle d'EISDW, où un tel retard de croissance des hélophytes n'est pas observé. Or la vitesse du courant influence les dépôts de diaspores (Riis et Sand-Jensen 2006 ; cf. Chap.6). De plus les hélophytes privilégient la reproduction sexuée pour leur dispersion, à l'inverse des hydrophytes. Or les processus de recolonisation favorisent la reproduction végétative, entre autres par fragmentation ou

croissance clonale (Bornette et al 1994, Henry et al 1996, Combroux et al 2001, 2002).

Les tolérances aux variations d'humidité et à la trophie de l'eau sont les principaux traits dont les variations expliquent les trajectoires des sites dans l'analyse de l'évolution des traits écologiques. Les trajectoires de la majorité des sites montrent une augmentation avec le temps de la fréquence des traits de tolérance moyenne à forte aux variations d'humidité et des traits oligo- et mésotrophes. Ces trajectoires sont liées à l'augmentation du recouvrement d'espèces telles que *B. erecta*, *C. obtusangula* et *S. emersum* sur LANG et KUP, ou de diverses hélophytes (par ex. *P. arundinacea*, *Butomus umbellatus* et *Veronica* sp.) sur EISUP, EISDW, SCHA, FAHR et KALT. Les sites SCHOL, ALT, BREIT et WEISS ne montrent pas de variations des fréquences de ces traits, soit par manque de relevés (ALT et WEISS), soit parce que la végétation est déjà "stable" (BREIT), soit parce qu'il n'y a pas d'hélophytes (SCHOL). Une autre hypothèse pouvant expliquer cette absence de variations des fréquences est le régime hydrologique. Les sites connectés au CCD et non situés sur le polder, c'est-à-dire ALT, BREIT et WEISS, sont soumis à un régime hydrologique très stable. Le niveau de l'eau du CCD, et donc de ces sites, varie peu au cours de l'année. Tous les autres sites ont des débits liés, de manière directe (SCHA, SCHOL, KALT, FAHR, ROSS, EISUP et EISDW) ou indirecte (LANG et KUP) au régime hydrologique du Rhin.

Seul le ROSS a une trajectoire originale dans ce contexte : il est le seul site où les communautés végétales évoluent d'espèces mésotrophes tolérant l'exondation vers des espèces eutrophes qui ne tolèrent que de faibles variations du niveau d'eau. Comme pour l'évolution temporelle des traits morphologiques et reproductifs, cette trajectoire pourrait être liée à une diminution du recouvrement de certaines hélophytes méso-eutrophes (*P. australis*, *P. arundinacea* et *Veronica* sp.) et à une augmentation du recouvrement d'espèces eutrophes et/ou hypertrophes (*E. nuttallii*, *C. demersum* et *M. spicatum*) dans les relevés du ROSS.

Une hypothèse de départ considérant les métriques fonctionnelles serait que la divergence fonctionnelle diminuerait avec le temps, alors même que la richesse fonctionnelle et l'uniformité fonctionnelle augmenterait. Ces changements seraient liés à une augmentation progressive de la richesse spécifique et du couvert végétal. Or comme il a déjà été démontré dans le chapitre sur l'évolution temporelle de la végétation (Chap.3), la richesse spécifique et le couvert végétal n'évoluent pas de manière linéaire dans le temps. Ces paramètres évoluent d'une manière complexe, presque cyclique, avec de multiples apparitions/disparitions d'espèces et des variations importantes du couvert

végétal selon les années. Cette "complexité temporelle" se retrouve dans l'évolution dans le temps des différents indices de diversité fonctionnelle, et il est donc difficile de conclure sur l'existence de quelconques tendances, en particulier au sein des sites restaurés. Nous pouvons cependant observer l'existence de valeurs remarquables pour les indices des relevés de 2008. Une hypothèse peut expliquer cette irrégularité. Nous observons peut-être un effet tardif de la crue décennale du Rhin en 2007 (avec un débit proche des 5000 m³/s) sur la végétation des sites : déracinement et destruction des macrophytes, décapage et diminution de la banque de diaspores, modification des flux de diaspores (Henry et al 1996). Par exemple en 2008 le recouvrement de *P. pectinatus* et *P. perfoliatus* diminue fortement sur SCHA et *E. nuttallii* devient l'espèce dominante. Ce changement provoque une augmentation ponctuelle de la divergence fonctionnelle (Fig.5.9).

Les sites dont la végétation est dominée par *Elodea nuttallii* ont des indices de divergence fonctionnelle élevés, souvent supérieurs à 0,80 (SCHOL, EISDW, KALT, ROSS et FAHR). Effectivement, *E. nuttallii* présentent quelques traits peu fréquents chez les autres espèces présentes sur ces sites (Tab.2.2). Le site ALT est aussi concerné par cette observation, étant donné que sa végétation comporte une part non négligeable d'*E. nuttallii* et *E. canadensis*. Les deux sites EISUP et BREIT, aux indices de divergence fonctionnelle globalement les plus bas, quels que soient les relevés, présentent des communautés rhéophiles, montrant une homogénéité des traits écologiques. La question est : l'hydro-géomorphologie particulière de ces sites (faible largeur, ombrage important, granulométrie grossière, vitesse du courant élevée) promeut-elle certains traits en particulier, et donc limite-t-elle une divergence fonctionnelle ?

L'analyse de l'évolution temporelle de l'indice d'uniformité fonctionnelle est peu concluante. Quelques observations sont néanmoins possibles. De nombreux sites (SCHA, SCHOL, EISUP, ROSS, BREIT et ALT) présentent un indice d'uniformité fonctionnelle élevé en 2011, comparé aux indices des relevés précédents sur un même site, mais est-ce un phénomène ponctuel ou l'uniformité fonctionnelle augmente-t-elle avec le temps ? L'absence d'articles analysant l'évolution temporelle d'indices fonctionnels empêche pour le moment de répondre à cette question. Les sites avec les indices d'uniformité fonctionnelle globalement les plus élevés (en moyenne, supérieurs à 0,60) sont EISDW, ALT et BREIT. Les communautés de ces sites ont en commun d'inclure à la fois des hydrophytes ancrées et des héliophytes, et il est envisageable que cette diversité fonctionnelle explique ces indices plus élevés que dans les autres sites.

L'indice de richesse fonctionnelle est fortement corrélé à la richesse spécifique. Certaines tendances sont quand même observables. En-dessous d'une douzaine d'espèces la richesse fonctionnelle

est souvent faible (inférieure à 200 ; voir Fig.5.12), ce qui signifie que ces espèces ont sans doute de nombreux traits en commun. Les relevés avec les richesses spécifiques les plus faibles ne sont pas forcément les plus anciens, et donc peuvent être considérés comme des événements ponctuels. Lors de ces événements de "simplification" de la communauté, quelle que soit la raison, il semblerait donc que les espèces permanentes, celles qui ne disparaissent pas, aient des traits en commun, peut-être tout simplement liés aux conditions locales.

Il faut aussi noter que la courbe de régression est une exponentielle, alors que dans Villéger et al (2008), la relation entre richesse fonctionnelle et richesse spécifique est logarithmique. Il est possible, et sans doute logique, que la "véritable courbe" soit une sigmoïde, c'est-à-dire que la richesse fonctionnelle atteigne un plateau à partir d'une certaine valeur de richesse spécifique. Lors d'une recolonisation l'évolution de la richesse fonctionnelle en fonction de la richesse spécifique se ferait en trois phases (phase I, II et III dans la figure 5.13). Durant la phase I, la densité des plantes est faible et des espèces d'un même groupe fonctionnel peuvent cohabiter au sein d'un même site sans entrer en compétition : ces espèces sont redondantes et la richesse fonctionnelle est faible. Durant la phase II de nouvelles espèces s'installent dans les niches écologiques encore vacantes : le nombre de groupes fonctionnels et donc la richesse fonctionnelle augmentent. La densité et la compétition augmentent au sein des groupes fonctionnels : les espèces les moins compétitives disparaissent, mais ces disparitions sont contrebalancées par la colonisation par les nouvelles espèces, plus nombreuses. Durant la phase III, toutes les niches sont occupées, la compétition est maximale et un maximum de groupes fonctionnels sont présents : la "saturation fonctionnelle" de la communauté est atteinte.

L'hypothèse émise au début de ce chapitre, c'est-à-dire que la reconnexion favorise des espèces aux traits facilitant la dispersion et la reproduction végétative, et avec des traits de tolérance à un niveau trophique élevé de l'eau et à des variations du niveau d'eau, est partiellement vérifiée. Les relevés étudiés ici, souvent effectués longtemps après les travaux de restauration, ne permettent pas d'observer une augmentation de la fréquence des traits liés à la dispersion et à la reproduction végétative. Les trajectoires des traits morphologiques et reproductifs sont liées à l'équilibre entre les différentes formes de croissance. La fréquence des traits eutrophes et hypertrophes augmente uniquement pour ROSS, et la fréquence des traits mésotrophes et oligotrophes augmente pour LANG et KUP. La fréquence des traits de tolérance moyenne à forte aux variations du niveau d'eau augmente sur les sites dont l'hydrologie est la plus variable.

Les conditions environnementales locales influencent donc la recolonisation en privilégiant

certaines traits selon les caractéristiques des sites restaurés. L'hydrologie, la géomorphologie et le niveau trophique de l'eau apparaissent ici comme étant les éléments les plus déterminants pour les stratégies.

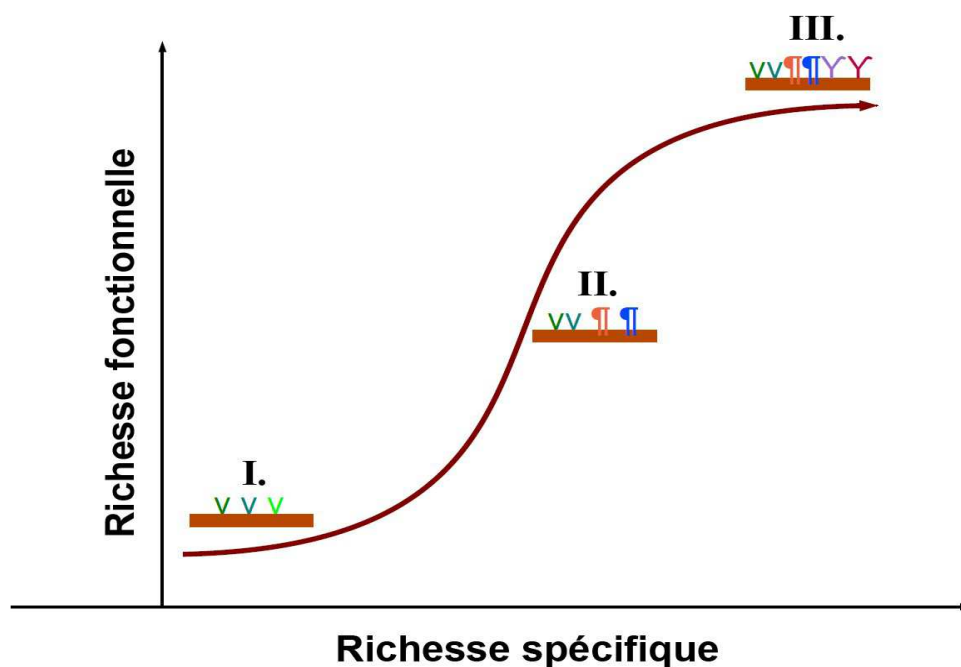


Figure 5.13 : Evolution théorique de la richesse fonctionnelle en fonction de la richesse spécifique.

Chaque symbole coloré correspond à une espèce et les mêmes symboles correspondent à un groupe fonctionnel. Se référer au texte pour l'explication.

Chapitre 6

Flux et banque de diaspores

Ce chapitre se concentre sur l'étude de deux sources possibles de la recolonisation d'un bras restauré par la végétation aquatique. Ces deux sources sont la banque de diaspores et la dispersion des diaspores par hydrochorie. Ce chapitre est divisé en trois parties. La première partie s'intéresse à la dispersion, par l'intermédiaire des flux de diaspores de végétaux aquatiques entrants et sortants des tronçons étudiés, et aux relations entre ces flux et la végétation établie. La deuxième partie est consacrée à la dispersion intra-site de ces diaspores par l'utilisation de mimiques. La troisième et dernière partie s'intéresse aux banques de diaspores contenues dans le sédiment, à leur évolution dans le temps et à leur lien avec la végétation établie.

Les questions posées sont les suivantes :

- ☐ la composition des communautés est-elle liée à la composition des flux de diaspores et/ou à la banque présente dans le substrat ?
- ☐ quels sont les facteurs qui vont influencer les flux de diaspores (amont, aval ou intra-site) ou la banque dans les sites restaurés ?

Les hypothèses sont les suivantes :

- ☐ la composition des flux amont est influencée par le chenal principal (Rhin ou CCD) et les flux aval sont influencés par la composition de la communauté établie : le niveau trophique du chenal principal promeut les espèces tolérantes à ce niveau dans les flux, et les sites avec une végétation abondante et diversifiée exportent des diaspores.
- ☐ la dispersion intra-site des diaspores est influencée par les débris ligneux, la végétation littorale et la végétation aquatique, qui ralentissent les flux, et par la vitesse du courant, qui empêche les dépôts et arrêts des diaspores lorsqu'elle est forte.
- ☐ la composition de la banque de diaspores évolue avec le temps, avec une augmentation de l'importance des graines et des rhizomes, et une diminution de celle des fragments.
- ☐ la composition des communautés est liée plus fortement à celle des flux de diaspores qu'à la banque de diaspores.

1. Etude des flux de diaspores

1.1 Composition et importance des flux

Les flux amont et aval ont été étudiés en 2011 sur huit sites restaurés, ALT, BREIT, EISUP, EISDW, FAHR, KUP, ROSS et WEISS. Des filets ont été posés sur ces sites afin de capter une partie des flux de diaspores et donc d'estimer l'importance et la composition de ces flux. Les diaspores ont été identifiées et dénombrées dans les échantillons prélevés grâce aux filets.

Au total, 23 espèces différentes ont été récupérées dans les filets. Le nombre d'espèce varie entre 0 et 17, respectivement pour ROSS aval et ALT aval (Tab.6.1). La richesse spécifique d'ALT, BREIT et FAHR dépasse la dizaine d'espèces, quel que soit le flux, amont ou aval, à l'inverse des autres sites, EISUP, EISDW, KUP et WEISS. La richesse spécifique de BREIT, FAHR, ROSS et WEISS, est plus grande dans le flux amont. En revanche, la richesse spécifique est plus grande dans le flux aval pour ALT, EISUP et EISDW. La richesse spécifique du flux amont est égale à celle du flux aval pour KUP.

Tous sites confondus, le flux total amont est d'environ 250 000 diaspores/jour. Le flux total amont est égal au flux total aval. Les espèces non-ancrées, comme les Lemnides et *A. filiculoïdes*, sont les espèces avec la plus forte quantité de diaspores en dérive : elles représentent 84 % de l'ensemble des flux de diaspores. Les quatre espèces *R. fluitans*, *E. canadensis*, *E. nuttallii* et *C. obtusangula* ont une quantité moyenne de diaspores en dérive, avec des flux totaux compris entre 10000 et 25000 diaspores/jour. Les quatre autres espèces *P. berchtoldii*, *C. demersum*, *M. spicatum*, *Cladophora sp.* et *P. pectinatus* ont une faible quantité de diaspores en dérive, avec des flux totaux compris entre 1000 et 5000 diaspores/jour. Toutes les espèces restantes ont peu de diaspores en dérive, avec des flux totaux inférieurs à 1000 diaspores/jour.

Toutes espèces confondues, les flux totaux amont ou aval par site varient entre 0 et 108235 diaspores/jour, respectivement pour ROSS aval et FAHR aval. Les flux aval sont supérieurs aux flux amont pour tous les sites, sauf ROSS et WEISS. Le flux total amont est comparable au flux total aval pour KUP. Les sites avec les flux les plus importants sont aussi les sites avec les plus grandes richesses spécifiques relevées dans les filets : en effet la richesse spécifique des flux est corrélée aux flux de diaspores/jour (corrélation de Spearman, $\rho = 0,80$, $p < 0,001$, $N = 16$). En excluant les diaspores des Lemnides et d'*A. filiculoïdes*, les flux totaux varient entre 0 et 15 940 diaspores/jour, respectivement pour ROSS aval et ALT aval. Comme auparavant ces flux totaux amont sont majoritairement supérieurs

aux flux totaux aval. De plus ces flux totaux sont aussi corrélés à la richesse spécifique des flux (corrélation de Spearman, $\rho = 0,75$, $p < 0,001$, $N = 16$). Les flux totaux excluant les diaspores des Lemnides et d'*A. filiculoïdes* sont aussi corrélés aux flux totaux incluant toutes les espèces (corrélation de Spearman, $\rho = 0,79$, $p < 0,001$, $N = 16$).

Certaines espèces ne sont pas présentes à la fois dans les flux amont des sites connectés au Rhin et dans ceux des sites connectés au CCD. Deux espèces mésotrophes retrouvées dans les communautés des sites connectés au CCD, *E. canadensis* et *B. erecta*, ne se retrouvent que dans les flux amont de ces sites.

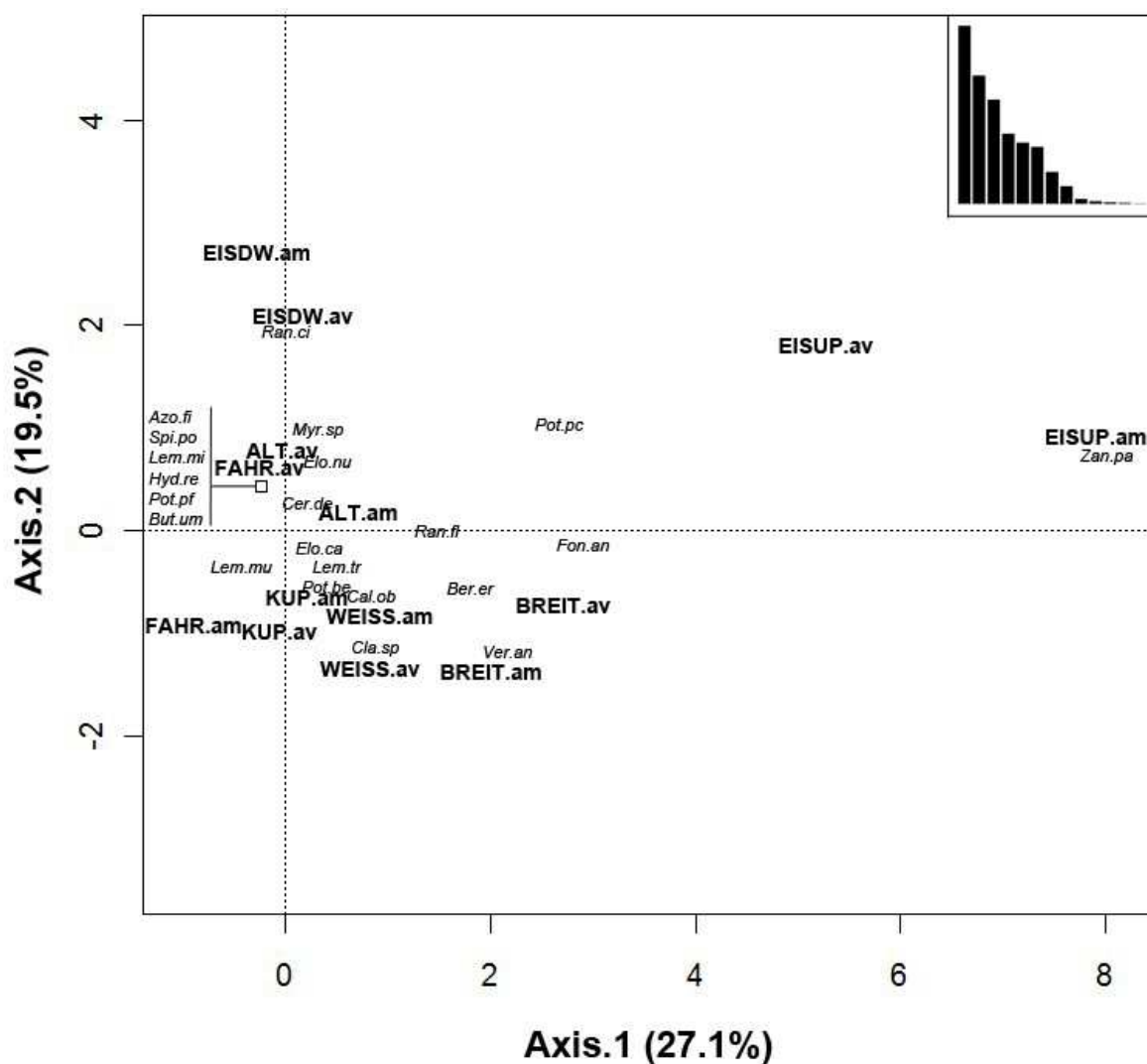


Figure 6.1 : Plan factoriel F1xF2 d'une analyse des correspondances des flux de diaspores (/jour) amont et aval des différents sites (sauf ROSS). En gras : projection des sites, avec .am pour les filets amont et .av pour les filets aval. En italique : projection des espèces. Graphique en haut à droite : valeurs propres.

Une analyse des correspondances des flux de diaspores de chaque site permet de mettre en avant les principales différences entre les compositions spécifiques de ces flux (Fig.6.1). Cette analyse exclut les flux de diaspores du ROSS, le flux aval y étant nul et le flux amont particulier. En effet seul le flux amont du ROSS contient des diaspores de *P. crispus*, et cette particularité biaise les différences entre les autres sites si ROSS est inclus dans l'analyse.

Les deux premiers axes expliquent respectivement 27,1 et 19,5 % de l'inertie. Le 3ème axe

explique encore 15,9 % de l'inertie, mais il n'est pas pertinent dans le cadre de cette analyse et n'est ainsi pas représenté dans la figure 6.1.

Différentes observations peuvent être faites à partir de cette analyse. Tout d'abord il s'avère que les flux amont et aval des différents sites ne présentent pas de grandes différences entre eux : la projection du flux amont d'un site est proche de celle du flux aval. Deux sites, EISUP et FAHR, ont des flux amont et aval bien différenciés. Le chenal d'alimentation, Rhin ou CCD, ne semble pas influencer la position des sites. Trois sites se démarquent des autres. EISUP se démarque sur l'axe 1 par la présence importante de diaspores de *P. pectinatus* dans le flux aval, et par la présence de diaspores de *Z. palustris* dans le flux amont. Les flux amont et aval d'EISDW se démarquent sur l'axe 2 par l'espèce *R. circinatus* présente uniquement dans ce site. Les flux amont et aval du BREIT se démarquent aussi quoique moins nettement sur l'axe 1, et ce à cause de la présence non négligeable de diaspores de *F. antipyretica*, *B. erecta* et *V. anagallis-aquatica* dans ces flux. Les flux des autres sites ne présentent pas de particularités et possèdent de nombreuses espèces en commun, en particulier les espèces dont le flux total dépasse 3000 diaspores/jour (Tab.6.1). Ces flux sont donc projetés près du centre du plan factoriel.

1.2 Relation entre les flux et la végétation existante

Les flux amont et aval présentent des similarités importantes dans leur composition spécifique (Tab.6.2) : les indices de Sørensen entre flux amont et aval sont majoritairement compris entre 0,67 et 0,89. Seul EISDW présente un indice de Sørensen plus faible, égal à 0,22, entre flux amont et aval. Les relations entre flux, amont ou aval, et végétation établie varient grandement selon les sites, mais ces relations par site sont globalement similaires que ce soit pour le flux amont ou le flux aval.

Quelques corrélations des flux de diaspores/jour (Tab.6.3) entre amont et aval sont significatives. Il n'existe pas de corrélation significative entre les flux et le recouvrement des espèces.

Tableau 6.2 : Indices de Sørensen entre les flux amont et les espèces de la végétation établie (été 2011), entre les flux amont et aval, et entre les flux aval et la végétation établie (été 2011).

Site	Indices de Sørensen						
	Végétation	<=>	Flux Amont	<=>	Flux Aval	<=>	Végétation
ALT		0.67		0.74		0.81	
BREIT		0.84		0.86		0.83	
EISUP		0.27		0.67		0.24	
EISDW		0.14		0.22		0.48	
FAHR		0.61		0.83		0.53	
KUP		0.67		0.89		0.67	
ROSS		0.43		0		0	
WEISS		0.55		0.82		0.57	
Moyenne		0.52		0.63		0.52	

Tableau 6.3 : Corrélations de Spearman entre les flux (diaspores/jour) et le recouvrement (% ; été 2011) de chacune des espèces présentes dans les flux, et entre les flux amont et aval en termes de diaspores par espèce. * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$.

Site	Corrélations de Spearman						
	Végétation	<=>	Flux Amont	<=>	Flux Aval	<=>	Végétation
ALT		0.07		0.93***		0.12	
BREIT		0.32		0.74**		0.40	
EISUP		0.03		0.13		-0.10	
EISDW		-0.14		0.58		-0.01	
FAHR		-0.07		0.79***		-0.09	
KUP		0.07		0.87**		0.23	
ROSS		0.20		-		-	
WEISS		0.25		0.75*		0.37	

1.3 Relation avec la connectivité

Une des hypothèses de travail est que l'importance des flux est directement liée au degré de connectivité. La question se pose donc de définir la connectivité et de préciser la manière d'évaluer son importance. Amoros et Petts (1993) définissent la connectivité comme étant un paramètre du fonctionnement du paysage, qui se traduit par les effets des processus par lesquels les sous-populations de chaque unité peuvent être interconnectées. Mais pour de nombreux auteurs (e.g. Bornette et al 1998) la connectivité d'un bras déconnecté se résume au nombre de jours où ce bras est reconnecté au chenal principal : plus il est connecté longtemps au cours de l'année, plus sa connectivité est élevée. Les bras étudiés ici sont tous connectés de manière permanente. L'importance des flux du chenal vers le bras n'est donc pas liée à la durée de la reconnexion. Ici nous nous intéressons donc à la connexion structurale entre le chenal d'alimentation et les bras étudiés. La connexion structurale est considérée ici comme un paramètre influençant l'efficacité de la connectivité et la capacité de transfert du chenal principal vers le bras.

Trois facteurs ont été mis en évidence sur le terrain comme semblant importants au niveau de la connexion structurale. Ces paramètres ont été utilisés pour définir l'importance de la connectivité des huit sites :

- ☐ la distance au chenal d'alimentation : ce paramètre est basé sur la distance entre le début du tronçon étudié (généralement la connexion) et le chenal d'alimentation. Si cette distance est inférieure à 100 m, ce paramètre vaut 2, sinon il vaut 1.
- ☐ le type de connexion : ce paramètre est basé sur la présence ou non d'un ouvrage d'art au niveau de la connexion. La présence d'un ouvrage d'art implique généralement un rétrécissement local du chenal qui limite la surface d'échange entre le chenal principal et le bras connecté. S'il n'y a pas d'ouvrage, ce paramètre vaut 2, sinon il vaut 1.
- ☐ le débit : les 8 sites se répartissent naturellement en deux groupes selon leur débit (Tab.6.1) ceux avec les débits les plus forts ($> 2 \text{ m}^3/\text{s}$) et ceux avec les débits les plus faibles ($< 1 \text{ m}^3/\text{s}$). Ce paramètre vaut 2 pour les sites avec les plus forts débits, sinon il vaut 1.

Chaque site a ainsi une note de connectivité qui est la somme de ces trois paramètres (Tab.6.4). Cette note varie ainsi entre 3 et 6. Si cette note vaut 3 ou 4, la connectivité est considérée comme faible, et si la note vaut 5 ou 6 elle est considérée comme élevée.

Tableau 6.4 : Critères d'évaluation de la connectivité (valeurs définies dans le texte).

	Site							
	ALT	BREIT	EISUP	EISDW	FAHR	KUP	ROSS	WEISS
Distance au chenal d'alimentation	2	2	2	1	2	2	1	2
Type de connexion	2	2	1	1	1	1	1	1
Débit	1	1	1	1	2	2	1	1
Total	5	5	4	3	5	5	3	4
Connectivité	Elevée	Elevée	Faible	Faible	Elevée	Elevée	Faible	Faible

Une moyenne des flux de diaspores en entrée (amont) est ensuite calculée pour chaque groupe de sites, avec une connectivité faible ou élevée (Fig.6.2). Les sites avec une connectivité élevée ont clairement des flux de diaspores supérieurs aux sites avec une connectivité faible, avec en moyenne environ 5521 diaspores/jour contre 1363 diaspores/jour. Cette différence n'est pas statistiquement significative, mais indique néanmoins qu'elle n'est pas négligeable (test t, $t = -2.34$, $df = 4,62$, $p = 0,07016$).

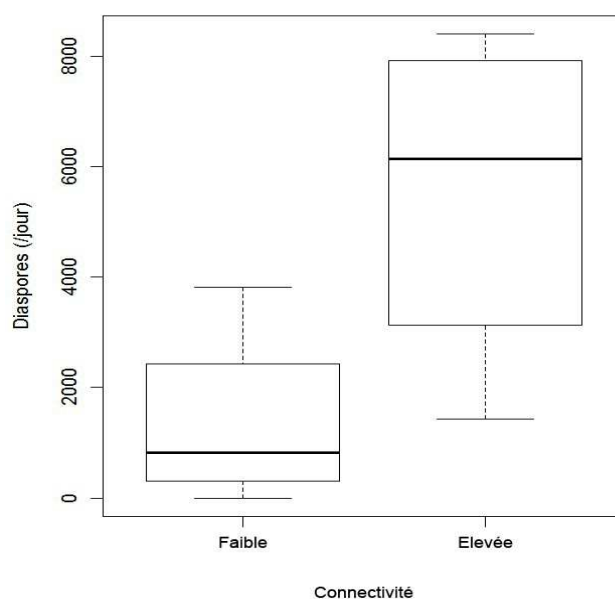


Figure 6.2 : Flux de diaspores (/jour) en amont, sans les Lemnaceae et *A. filiculoïdes*, pour chaque type de connectivité. $N = 4$ par type.

2. Etude de la dispersion intra-site par l'utilisation de mimiques

Des mimiques de diaspores ("seed-mimics"), des perles en bois, ont été utilisées pour définir et caractériser la dispersion intra-site des diaspores. Pour cela des perles en bois ont été jetées en amont des sites étudiés, à raison de trois lâchers de 200 perles par site. Après un temps d'attente d'une heure après le dernier lâcher, le site est parcouru, les perles stoppées sont dénombrées et la raison de leur arrêt ("l'agent") est identifiée : dépôt sur la berge ("berge"), débris de ligneux de tailles diverses ("débris"), hélrophytes, branchages et racines ("végétation littorale"), feuilles flottantes ou émergées des hydrophytes ("hydrophytes") ou l'absence de courant ("vitesse nulle").

Le pourcentage de perles stoppées par site (i.e. qui n'ont pas traversé le tronçon étudié après le temps d'attente d'une heure) varie beaucoup, entre 7 et 67 % du total de perles lâchées, respectivement pour ALT et WEISS (Tab.6.5). Le nombre d'arrêts, correspondant au nombre d'endroits où des perles se sont arrêtées, varie entre 12 et 64, respectivement pour EISUP et FAHR. Le pourcentage de perles stoppées n'est pas corrélé au nombre d'arrêts. Le temps moyen nécessaire pour que la première perle d'un lâcher atteigne la fin du tronçon étudié varie entre 179 et 632 secondes (entre 2 et 10 minutes), respectivement pour EISUP et ALT. Le temps n'est pas corrélé à la longueur du tronçon. En revanche le temps est lié négativement, mais pas significativement, à la vitesse moyenne du courant du tronçon étudié (corrélation de Spearman, $\rho = -0,66$, $p = 0.0757$, $N = 8$).

Le principal agent responsable de l'arrêt des perles, en nombre de perles stoppées, sont les débris. Les débris correspondent aux débris ligneux, toutes tailles confondues. Cet agent est le principal agent dans les trois sites, EISDW, ROSS et WEISS. Le deuxième agent responsable des arrêts est la végétation littorale qui inclut les hélrophytes et la ripisylve (branchages et racines). Cet agent est le principal agent dans les cinq sites restants, ALT, BREIT, EISUP, FAHR et KUP. Les autres agents (la berge, les hydrophytes et la vitesse nulle) ont une importance moindre comparée aux deux précédents.

Tableau 6.5 : Caractéristiques principales de la dispersion des mimiques sur les sites étudiés. Le temps correspond au temps moyen, sur les trois lâchers, nécessaire à ce que la première perle d'un lâcher atteigne la partie aval du tronçon étudié.

		Sites							
		ALT	BREIT	EISUP	EISDW	FAHR	KUP	ROSS	WEISS
Perles stoppées (%)		19	7	10	21	44	21	45	67
Nb d'arrêts		36	16	12	18	64	40	26	30
Temps (s)		632	216	179	310	392	228	607	413
Longueur du tronçon (m)		212	118	164	102	191	120	75	80
Vitesse du courant (m/s)		0.31	0.41	0.50	0.21	0.08	0.41	0.16	0.09
Nb de perles stoppées par agent	Berge	17	0	0	0	46	1	2	0
	Débris	11	12	4	122	17	3	161	318
	Hydrophytes	12	0	0	0	0	7	0	50
	Végétation littorale	66	19	56	4	191	86	94	25
	Vitesse nulle	6	9	0	0	7	2	15	10

Une analyse en composantes principales du nombre de perles stoppées par agent et par site, avec en variables supplémentaires les autres variables du tableau 6.5, confirme ces observations (Fig.6.3). Les deux premiers axes expliquent plus de 80 % de l'inertie. La végétation littorale et la berge sont significativement et négativement corrélées à l'axe 1. Les débris et les hydrophytes sont significativement et positivement corrélés à l'axe 1. La vitesse nulle est significativement et positivement corrélée à l'axe 2. La position des sites est conforme aux observations du tableau 6.5, avec FAHR, ROSS et WEISS mis en valeur par le fait qu'ont été observées sur ces sites les valeurs maximales de perles stoppées, respectivement, par la végétation littorale, la vitesse nulle et les débris. La longueur du tronçon semble corrélée à l'axe 1, mais aucune corrélation significative n'a été identifiée avec les agents corrélés à cet axe. Sur l'axe 2 s'oppose la vitesse moyenne du courant du tronçon étudié avec la durée de passage des perles (temps), le nombre de perles stoppées et la vitesse nulle. Il s'avère effectivement qu'il existe une corrélation significative et négative entre le pourcentage de perles stoppées et la vitesse moyenne du courant du tronçon étudié (corrélation de Spearman, $\rho = -0,83$, $p = 0,0116$, $N = 8$). Cette relation est représentée sur la figure 6.4.

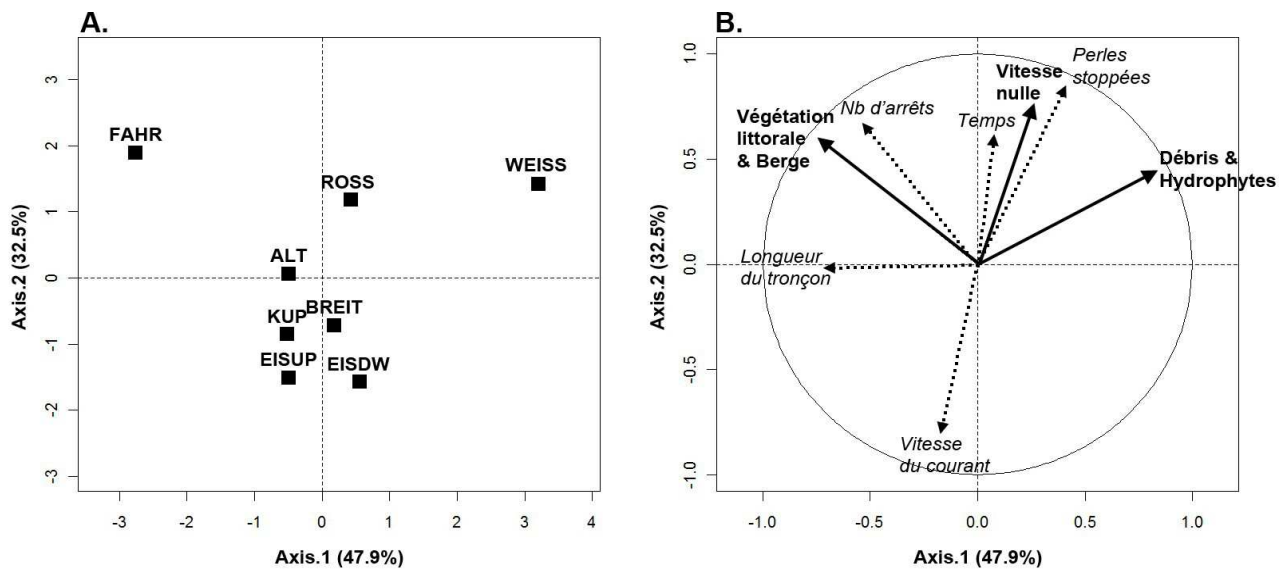


Figure 6.3 : Analyse en composantes principales du nombre de perles stoppées par agent et par site (axes 1 et 2). Les flèches de certaines variables ont été regroupées en une seule car elles se recouvraient (les flèches pour la végétation littorale et la berge d'un côté, celles des débris et des hydrophytes de l'autre). $N = 8$. A. Projection des sites sur le plan factoriel F1xF2. B. Projection des variables sur le plan factoriel F1xF2. En pointillés et italique : variables supplémentaires. En gras : agent d'arrêt.

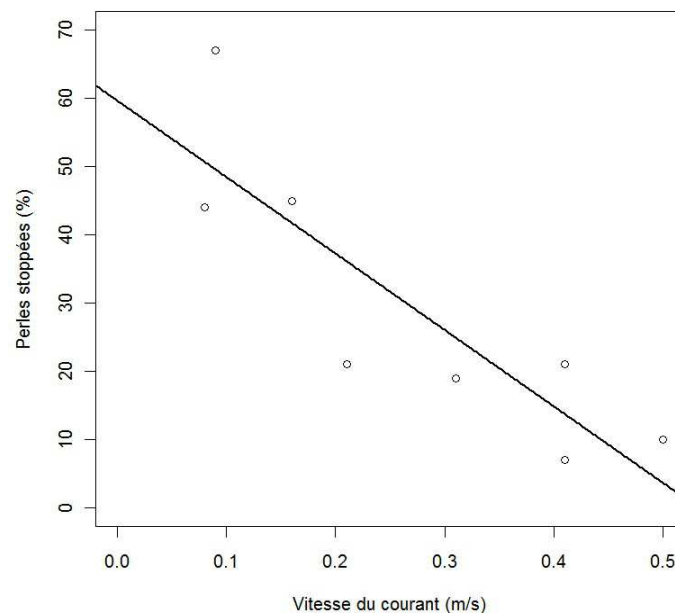


Figure 6.4 : Pourcentage de perles stoppées en fonction de la vitesse moyenne du courant du tronçon étudié. $N = 8$. Droite de régression : $y = -112,11x + 59,66$, $R^2 = 0,75$.

La dernière relation testée est celle pouvant exister entre le nombre de perles arrêtées et la distance depuis le lâcher. Sur la figure 6.5 est représenté le nombre de perles en mouvement en fonction de la distance entre le point d'arrêt et le lâcher. Cette courbe montre que 90 % des perles qui s'arrêtent sur un site le font dans les 110 premiers mètres. A partir d'une distance de 50 m la courbe suit un modèle de type décroissance exponentielle (X % de perles arrêtés/m), alors qu'avant 50 m la courbe est plutôt linéaire (X perles arrêtées/m). Un plus grand nombre de perles s'arrête par mètre après 50 m. En effet il a été relevé que la vitesse du courant est plus rapide au début des tronçons étudiés, en particulier au niveau des premiers transects (Fig.6.6), à cause de la connexion qui implique souvent un rétrécissement important du cours d'eau, et donc une accélération du courant.

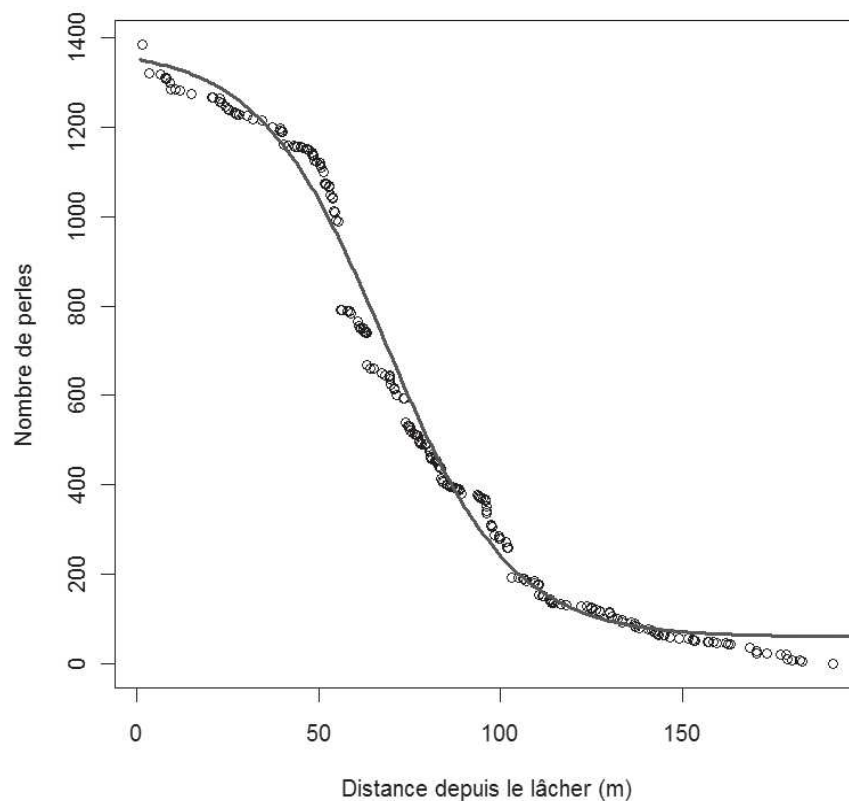


Figure 6.5 : Nombre de perles en mouvement en fonction de la distance depuis le lâcher. $N = 241$

Courbe de régression : $y = -1318 * (1 / (1 + e^{-0,0578x + 3,893})) + 1377$, $R^2 = 0,99$.

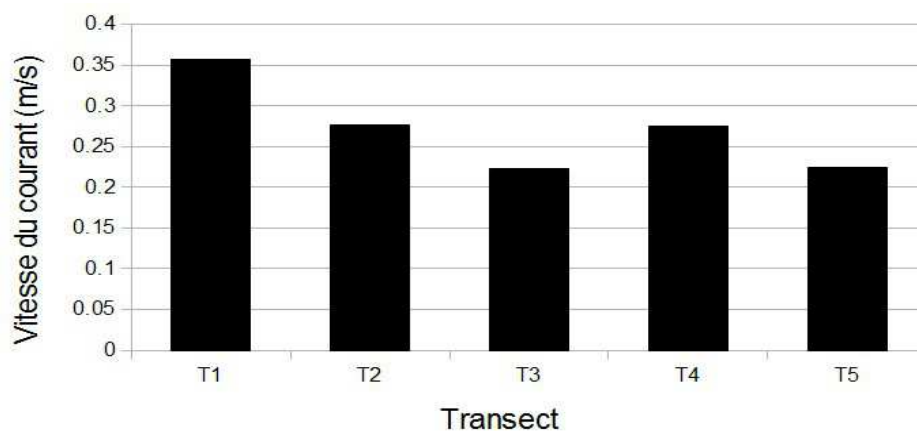


Figure 6.6 : Vitesse moyenne du courant en fonction du transect. $N = 8$

3. Etude de la banque de diaspores

Des carottes de sédiment ont été prélevées et mises dans des bacs sous serre et sous différents traitements (inondé, exondé ou alternance des deux états) afin de dénombrer et identifier les diaspores présentes dans le sédiment des sites. La banque de diaspores des sites connectés au Rhin a été étudiée en 2007 et 2011, afin d'étudier l'évolution temporelle de la banque après la restauration. La banque de diaspores des sites connectés au CCD (+ KALT) a été étudiée uniquement en 2011 dans le but de la comparer avec celle des sites connectés au Rhin.

Les banques de diaspores des 12 sites sont présentées dans le tableau 6.6. Les banques sont dominées par les diaspores sexuées, en particulier par les graines de Dicotylédones terrestres et par les oospores de *Chara vulgaris*. Les fragments des Lemnides sont aussi parmi les diaspores les plus fréquentes.

Le ratio entre les diaspores de plantes aquatiques (hydrophytes et héliophytes) et celles des plantes terrestres évolue entre 0 et 9,5, respectivement pour les banques d'EISUP (2011) et de WEISS (2011). Les diaspores des plantes aquatiques sont plus nombreuses que celles des plantes terrestres pour les sites reconnectés au CCD (ALT, BREIT, KUP et WEISS) et pour certains sites connectés au Rhin (2007 : SCHA, SCHOL, EISDW et FAHR ; 2011 : EISDW). Les diaspores des plantes terrestres sont plus nombreuses que celles des plantes aquatiques dans le site de référence LANG et pour certains sites connectés au Rhin (2007 : EISUP et ROSS ; 2011 : SCHA, SCHOL, EISUP, KALT, ROSS et FAHR).

Le ratio entre les diaspores sexuées (graines et oospores) et les diaspores asexuées (fragments non-spécialisés, bourgeons et rhizomes) des plantes aquatiques évolue entre 0 et 11, respectivement pour les banques de SCHOL et KUP en 2011, et celle de ROSS en 2007. Le ratio est égal à 1 en 2007 et 2011 pour SCHA. Il est inférieur à 1 pour EISUP et FAHR en 2007, et pour tous les sites connectés au CCD. Le ratio diminue entre 2007 et 2011 pour SCHOL et EISDW.

La composition par type (rhizome, graine, bulbe ou fragment) des banques de diaspores des plantes aquatiques est présentée dans la figure 6.7. Les banques de 2007 se démarquent par la présence plus importante de rhizomes. Les banques de diaspores des plantes aquatiques des sites connectés au CCD et de SCHA, SCHOL et EISUP se démarquent de celles des sites reconnectés au Rhin par la présence importante de diaspores asexuées, et en particulier de fragments non-spécialisés pour les sites connectés au CCD, alors que les diaspores sexuées sont prédominantes dans les banques des sites reconnectés au Rhin, quelle que soit l'année étudiée. Trois sites prélevés en 2011, SCHA, ALT et WEISS, se démarquent des autres sites par la présence de bourgeons de *Potamogeton* (*P. berchtoldii* ou *P. pectinatus*) dans leurs banques.

Une analyse des correspondances permet de différencier plus précisément les banques de diaspores des plantes aquatiques des sites (Fig.6.8). Quatre banques n'ont pas été incluses dans cette analyse : celles de 2011 d'EISUP et FAHR (pas de diaspores de plantes aquatiques dans la banque) et celles de 2011 de SCHOL et ROSS (création d'un biais par la présence d'une seule espèce dans la banque, respectivement *Zannichellia palustris* et *Phalaris arundinacea*).

Les axes 1 et 2 n'expliquent qu'une faible partie de l'inertie, respectivement 16,9 et 13,7 %, mais leur analyse reste plus pertinente que celles des autres axes, qui ne sont donc pas représentés ici. L'axe 1 discrimine les banques de sites connectés au CCD (scores positifs) de celles des sites connectés au Rhin (scores négatifs). Les banques des sites connectés au CCD sont caractérisées par la présence de fragments non-spécialisés de Lemnides (*Lemna minor*, *L. minuta*, *L. trisulca* et *Spirodela polyrhiza*), et

par la présence de graines d'espèces mésotrophes (*B. erecta*, *S. emersum*, *C. obtusangula*). La banque de FAHR de 2007 a aussi un score positif sur l'axe 1 à cause de la présence importante de diaspores de Lemnides (*Lemna minor* et *Spirodela polyrhiza*) dans cette banque. Les banques des sites connectés au Rhin sont relativement regroupées ensemble. Leurs banques ont en commun de contenir de nombreuses diaspores de *Potamogeton* (*P. pectinatus*, *P. perfoliatus*, *P. berchtoldii*), de *Juncus* sp. et d'*Elodea nuttallii*. La banque d'EISUP de 2007 se démarque des autres banques par la présence particulière de rhizomes d'*Iris pseudoacorus* et de *Carex elata*, et de fragments non-spécialisés de *Zannichellia palustris*. La banque d'EISDW de 2007 est plus proche du centre du plan factoriel car elle contient de nombreuses diaspores de *L. minor*.

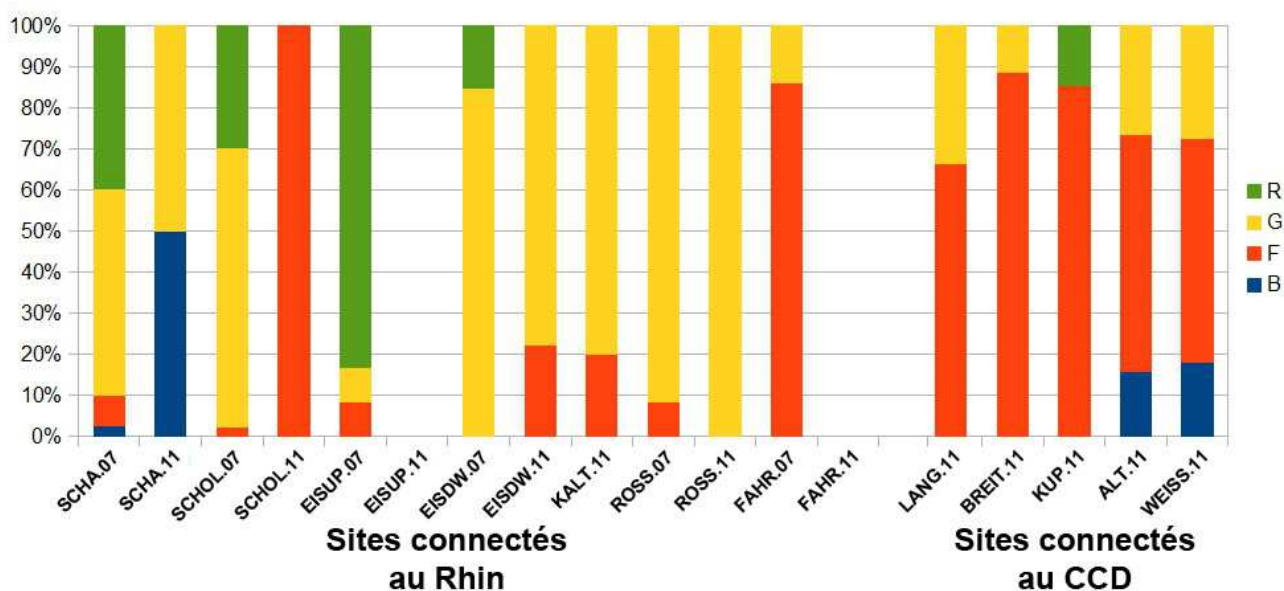


Figure 6.7 : Composition par type de diaspores (%) ; R rhizome, G graine, F fragment et B bourgeon) des banques de diaspores des plantes aquatiques.

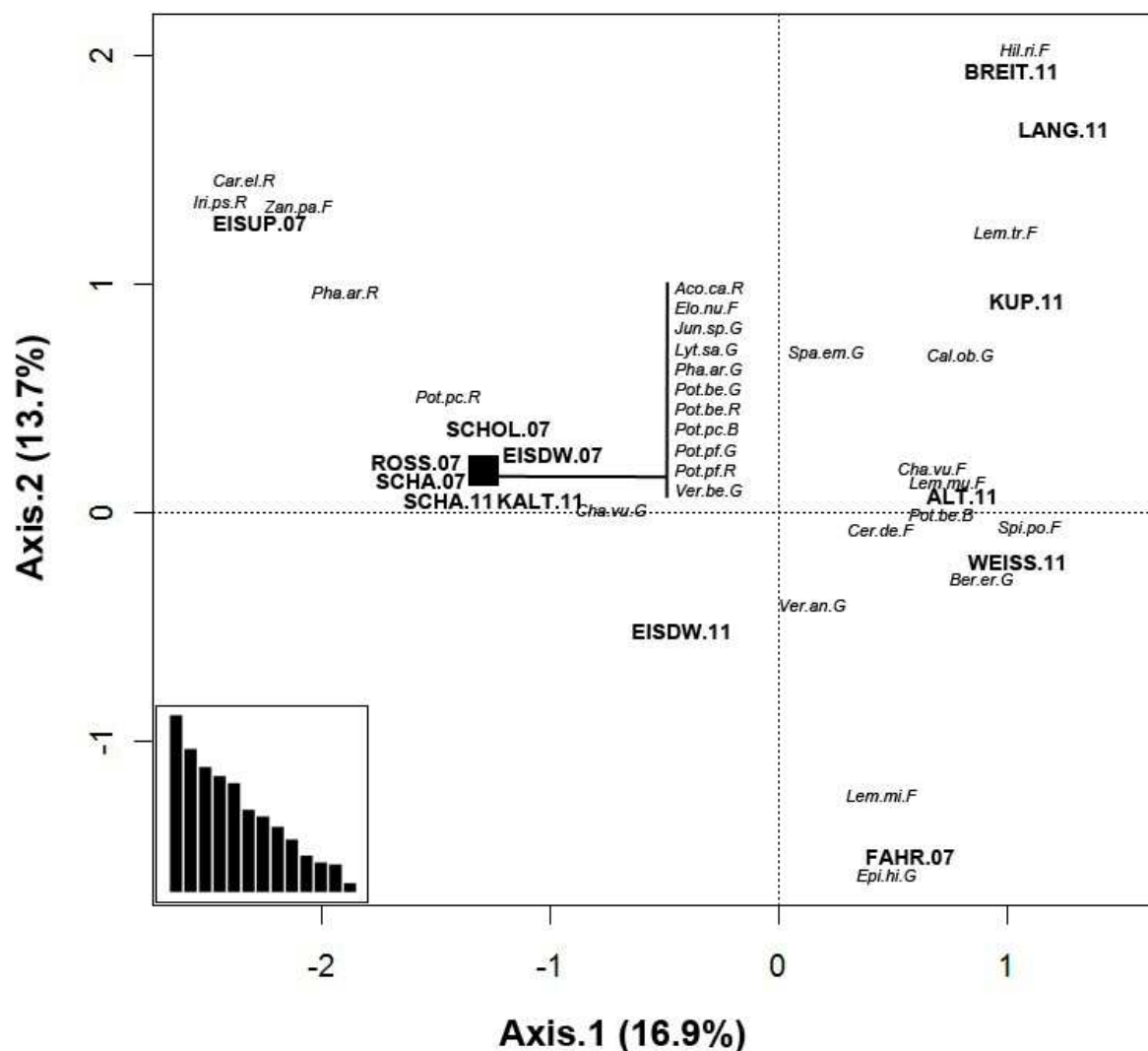


Figure 6.8 : Plan factoriel F1xF2 d'une analyse des correspondances des banques de diaspores des plantes aquatiques des différents sites (sauf SCHOL, EISUP, ROSS et FAHR 2011). En gras : projection des sites, avec l'année du prélèvement derrière le nom. En italique : projection des espèces (voir le tableau 6.6 pour les correspondances des codes des espèces). Graphique en bas à gauche : valeurs propres.

Les relations entre les banques de diaspores de plantes aquatiques et les communautés végétales aquatiques, sont étudiées par l'indice de Sørensen (Tab.6.7). Les indices de Sørensen varient entre 0 et 0,52. En 2007 les sites de référence SCHA et SCHOL présentent des indices de Sørensen, proches de 0,5, supérieurs à ceux des sites restaurés. Les sites prélevés en 2011 présentent tous, sauf ROSS, des indices de Sørensen bien plus faibles qu'en 2007. Les sites connectés au CCD ont des indices de Sørensen supérieurs à ceux des sites connectés au Rhin prélevés en 2011. Les sites restaurés et connectés au CCD ont des indices supérieurs au site de référence LANG qui diminuent avec le temps écoulé depuis la restauration, passant de 0,52 et 0,30 pour ALT et WEISS reconnectés en 2006, à 0,18 et 0,25 pour BREIT et KUP, respectivement reconnectés en 1998 et 2002.

Des corrélations de Spearman ont été calculées entre l'abondance des espèces de la banque et celle de ces mêmes espèces dans les communautés des macrophytes, pour chaque site et les deux années. Seules deux corrélations se sont révélées significatives sur les 18 calculées : pour EISDW en 2011 ($\rho = -0,74$, $p < 0,05$) et pour FAHR en 2007 ($\rho = -0,75$, $p < 0,01$).

Tableau 6.7 : Indice de Sørensen calculé entre les banques de diaspores de plantes aquatiques et les communautés végétales aquatiques.

		Indices de Sørensen	
		2007	2011
Sites connectés au Rhin	SCHA	0.47	0.11
	SCHOL	0.52	0.00
	EISUP	0.33	0.00
	EISDW	0.35	0.13
	KALT	-	0.01
	ROSS	0.13	0.18
	FAHR	0.00	0.00
Sites connectés au CCD	LANG	-	0.20
	BREIT	-	0.18
	KUP	-	0.25
	ALT	-	0.30
	WEISS	-	0.52

4. Discussion

La composition des flux amont a une influence sur la composition des communautés, et la composition des communautés a une influence sur la composition des flux aval. En excluant les Lemnides et *A. filiculoïdes* qui composent la majorité des flux de diaspores grâce leur dispersion importante, les espèces principales retrouvées dans les flux (*Elodea* sp., *Potamogeton* sp., *M. spicatum*, *C. demersum*, *C. obtusangula* et *R. fluitans*) sont aussi parmi les espèces les plus fréquentes dans les communautés rencontrées dans les sites (cf. Chap.3). Ces espèces se retrouvent dans la majorité des flux et expliquent les faibles différences de composition des flux entre les sites. De plus une seule campagne d'étude des flux a été organisée, et cela pourrait expliquer pourquoi nous n'observons pas plus d'espèces peu fréquentes, et donc plus discriminantes, dans les flux de chaque site. Cette hypothèse est appuyée par les observations de Boedeltje et al (2003a), qui ont récupéré dans leurs filets 107 espèces différentes, sur un seul site mais avec plusieurs prélèvements journaliers (4 à 5) sur une période totale de 31 jours et avec un filet à mailles de 200 μ m. Ils observent aussi qu'un nombre restreint d'espèces forment la grande majorité des flux de diaspores : dans leur cas, les 10 espèces les plus fréquentes représentent 97,6 % des diaspores récupérées. Parmi ces 10 espèces se retrouvent certaines des espèces les plus fréquentes ici, comme *E. nuttallii*, *L. minor*, *P. berchtoldii* et *L. trisulca*.

Les flux amont et aval sont fortement corrélés, et ont des compositions floristiques plus proches entre eux qu'avec la végétation établie. Néanmoins la majorité des sites étudiés ici (5/8) sont producteurs de diaspores : avec ou sans les Lemnides et *A. filiculoïdes*, les flux aval sont souvent supérieurs aux flux amont. La végétation établie participe donc à la composition et à l'importance du flux aval, mais de manière non significative : pour une espèce présente dans la communauté et le flux aval, son flux aval, en diaspores/jour, n'est pas corrélé à son recouvrement. Cellot et al (1998) observent aussi que le flux aval est plus riche et plus important, en moyenne, que le flux amont du tronçon qu'ils ont étudié. Toutefois nous observons aussi que de nombreuses diaspores ne peuvent traverser les tronçons du ROSS et du WEISS par exemple. Cette observation est à mettre en parallèle avec le fait que ces sites sont aussi les sites qui stoppent le plus grand pourcentage de perles. La présence de nombreux obstacles, tels que des débris et la végétation littorale, et une faible vitesse du courant limitent la dispersion des diaspores à travers ces sites.

La connectivité, considérée ici comme expliquée principalement par la connexion structurale, influence l'importance des flux amont des sites : les sites les "mieux connectés", c'est-à-dire sans ouvrage d'art, avec un débit supérieur à 2 m³/s et peu éloignés du chenal d'alimentation (distance < 100

m), sont les sites traversés par le plus de diaspores. Cependant cette tendance n'est pas significative et le choix des critères et des seuils pour ces critères est relativement arbitraire et donc critiquable.

Les perles en bois, utilisées comme des mimiques de diaspores, sont principalement arrêtées sur les sites par la végétation littorale et par les débris ligneux. Riis et Sand-Jensen (2006) et Riis (2008) observent aussi que la végétation littorale est le premier agent d'arrêt des diaspores dans les rivières. Les hydrophytes arrêtent peu de perles, contrairement à ce qu'observent Riis et Sand-Jensen en 2006, mais cela peut s'expliquer simplement par le fait que les perles flottent et que les communautés présentes dans les sites incluent peu d'hydrophytes à feuilles flottantes (principalement *C. obtusangula* et *P. nodosus*) pouvant bloquer les perles la surface de l'eau. La vitesse nulle est aussi un agent qui stoppe peu de perles et cette observation est confirmée par le fait que nous observons un effet majeur de la vitesse du courant sur le pourcentage de perles stoppées : plus la vitesse est importante, plus le nombre de perles stoppées diminue. Cet effet est confirmé par Riis et Sand-Jensen (2006), qui l'ont aussi observé.

Le dernier facteur important pour la dispersion intra-site des diaspores est la distance depuis le lâcher : 90 % des perles arrêtées (et non pas de l'ensemble des perles) se sont arrêtées dans les 110 premiers mètres après le lâcher. Ce résultat est comparable à ceux observés par Riis et Sand-Jensen en 2006, qui ont observé que 90 % des fragments arrêtés de *E. canadensis* et *Ranunculus peltatus* s'arrêtent dans les 100 premiers mètres. Nous pourrions donc nous attendre à un retard de recolonisation dans les derniers transects des sites, mais cet effet n'a pas été observé. Un tel effet serait peut-être observable sur des tronçons plus longs, de l'ordre de plusieurs kilomètres.

Les banques de diaspores sont peu liées aux communautés végétales aquatiques. Infirmant l'hypothèse émise au début de ce chapitre, les relations entre les banques de diaspores et les communautés végétales aquatiques diminuent dans le temps, que ce soit entre 2007 et 2011 pour les sites connectés au Rhin, ou avec le temps écoulé depuis la restauration pour les sites connectés au CCD. Comme pour les communautés, les banques de diaspores des plantes aquatiques des sites connectés au Rhin ou au CCD se différencient par la présence de diaspores d'espèces eutrophes pour les premiers (*E. nuttallii*, *P. pectinatus*, *P. perfoliatus*, *P. berchtoldii*) et par la présence de diaspores d'espèces mésotrophes (*B. erecta*, *S. emersum* et *C. obtusangula*) pour les seconds. Comparées à celles des sites connectés au CCD, les banques de diaspores des plantes aquatiques des sites connectés au Rhin sont aussi caractérisées par la forte fréquence de diaspores sexuées dans la banque. Ceci est dû à

la forte abondance des oospores de *Chara vulgaris* dans ces banques. La question se pose donc de savoir si le Rhin transporte plus d'oospores de *C. vulgaris* que le CCD. Les filets que nous avons posés ont des mailles trop grandes (500 μm) qui ne peuvent arrêter les oospores de Characées. La pose des filets ne nous a donc pas permis d'évaluer les flux d'oospores dans le Rhin et le CCD, et donc de répondre à la question précédente.

L'importance relative des diaspores de plantes terrestres dans la banque de diaspores augmente dans le temps. Il est possible que les graines terrestres persistent dans la banque et s'accumulent de plus en plus avec le temps. De plus, si les phénomènes de dépôt/érosion au fond du lit et les apports de diaspores de la communauté végétale aquatique ne sont pas suffisants, l'importance relative des graines terrestres peut d'autant plus augmenter dans le temps. Les périodes des crues peuvent peut-être permettre de diminuer l'importance des graines terrestres par le décapage des sédiments.

L'importance des banques de diaspores dans la recolonisation par la végétation aquatique apparaît ici comme négligeable par rapport à l'importance des flux de diaspores transportées par l'eau. Boedeltje et al (2003b) concluent aussi que la banque de diaspores ne joue pas un rôle significatif dans la recolonisation. Combroux et al (2001) observent qu'il n'existe pas de relations significatives entre banque de diaspores et communauté dans un bras déconnecté, mais observent néanmoins des relations significatives entre rhizomes et fragments non-spécialisés avec la communauté dans un bras périodiquement à sec. Cependant une augmentation importante de l'abondance de fragments non-spécialisés dans la banque après la reconnexion d'un bras permet de conclure que la banque de diaspores participe activement à la recolonisation (Combroux et al 2002).

Le rôle de la banque de diaspores dans le phénomène de recolonisation apparaît comme secondaire vis-à-vis du rôle des flux de diaspores provenant du chenal d'alimentation. Bien que dominée par la présence de graines de plantes terrestres, la banque de diaspores participe au maintien et à l'expansion de la communauté végétale aquatique dans les sites, mais la composition des communautés semble bien plutôt influencée par les flux de diaspores. La communauté installée dans le bras restauré influe aussi sur les flux sortants.

La connectivité des sites favorise fortement les apports de diaspores provenant du chenal d'alimentation. La dispersion et les dépôts de ces diaspores à l'intérieur des sites dépendent principalement de la présence d'une végétation littorale et de débris ligneux. La vitesse du courant est un autre facteur ralentisseur, qui dépend à la fois du débit et vitesse d'entrée (degré de connexion) et des éléments précédents.

Chapitre 7

Synthèse des résultats et conclusion

Ce dernier chapitre est articulé en quatre parties. La première partie est consacrée à la synthèse des principaux résultats obtenus dans le cadre de cette thèse, une deuxième partie à une analyse croisée de ces résultats afin de présenter une approche synthétique du processus de recolonisation des bras restaurés. Les deux dernières parties fournissent une conclusion générale de l'ensemble de ces travaux et des perspectives.

1. Synthèse des résultats

Nous avons vu dans le **chapitre 3**, consacré à la **dynamique de la végétation** aquatique après les travaux de restauration, que trois communautés végétales aquatiques peuvent être mises en évidence dans les chenaux reconnectés. Ces trois communautés sont composées pour l'une d'espèces "eutrophes" avec *E. nuttallii*, *M. spicatum*, *C. demersum*, *Potamogeton pectinatus* et *Potamogeton perfoliatus*, pour le seconde d'espèces "mésotrophes" avec *B. erecta*, *C. obtusangula* et *S. emersum*, et la troisième communauté, indépendante du niveau trophique, est composée d'espèces "rhéophiles" avec *R. fluitans*, *F. antipyretica* et *H. rivularis*. Les sites se répartissent entre ces trois communautés. Durant les 5 années de l'étude leurs trajectoires temporelles n'impliquent pas de changements conséquents de la composition de ces communautés, mais impliquent des fluctuations saisonnières ou annuelles des espèces dominantes. Les sites restaurés présentent des communautés similaires à celles des sites de référence, exceptés les sites dont les paramètres physiques conduisent à l'établissement d'une communauté rhéophile. Ainsi les sites connectés au CCD ont des communautés mésotrophes comme le site de référence LANG, et les sites reconnectés au Rhin ont des communautés eutrophes comme les sites de référence SCHA et SCHOL. Les sites restaurés ont aussi un recouvrement végétal et une richesse spécifique comparables à ceux des sites de référence et qui restent relativement stables dans le temps.

Nous avons vu dans le **chapitre 4**, consacré à la **dynamique des nutriments (P et N)** dans les compartiments eau, sédiment et plantes après les travaux de restauration, que la dynamique saisonnière dans les trois compartiments des sites restaurés n'est pas liée au temps écoulé depuis la restauration.

Elle est comparable à celle des sites de référence, lorsque les sites restaurés présentent des caractéristiques physico-chimiques similaires à celles des sites de référence, c'est-à-dire une même alimentation en eau et les mêmes substrats dominants. Le phosphore n'apparaît pas comme étant limitant dans la croissance des plantes. Le sédiment est la source privilégiée en phosphore pour les plantes. L'azote s'avère être limitant pour la croissance des plantes et favorise les espèces avec les ratios N:P les plus bas. Ces espèces sont les espèces les plus fréquentes dans les communautés restaurées. Aucune source privilégiée, eau ou sédiment, n'a pu être mise en évidence pour l'azote des plantes.

Nous avons vu dans le **chapitre 5**, consacré aux **stratégies adaptatives et aux traits biologiques** des macrophytes, que la tolérance à un niveau trophique faible ou moyen progresse dans les communautés des sites connectés au CCD, tandis que la résistance aux exondations progresse dans les communautés des sites connectés au Rhin. Les traits morphologiques et reproductifs permettent principalement de différencier des groupes d'espèces par ailleurs également caractérisés par des formes de croissance (hydrophytes ancrées ou non, et héliophytes) différentes. Les trajectoires temporelles des stratégies s'organisent selon l'équilibre entre ces groupes d'espèces, mais ne montrent pas de tendances générales. Les conditions environnementales locales, comme l'hydrologie, la géomorphologie et le niveau trophique de l'eau, influencent la recolonisation en privilégiant certains traits : la fréquence des traits de tolérance à la méso- et à l'oligotrophie augmente avec le temps dans les communautés mésotrophes, et la fréquence des traits de résistance aux exondations augmente dans le temps dans les communautés eutrophes avec une hydrologie variable.

Nous avons vu dans le **chapitre 6**, consacré aux **flux et banques de diaspores** que le rôle de la banque de diaspores dans la recolonisation apparaît comme secondaire vis-à-vis du rôle des flux de diaspores provenant du chenal principal. Bien que dominée par la présence de graines de plantes terrestres, la banque de diaspores participe au maintien et à l'expansion de la communauté végétale aquatique dans les sites. La connectivité des sites influence l'abondance des flux de diaspores provenant du chenal d'alimentation, tandis que la végétation littorale affecte la dispersion et les dépôts de ces diaspores à l'intérieur des sites.

2. Le processus de recolonisation

La recolonisation est un phénomène complexe impliquant de nombreux facteurs. La figure 7.1 fait la synthèse de l'évolution des communautés végétales aquatiques observées dans le cadre de cette thèse et des facteurs.

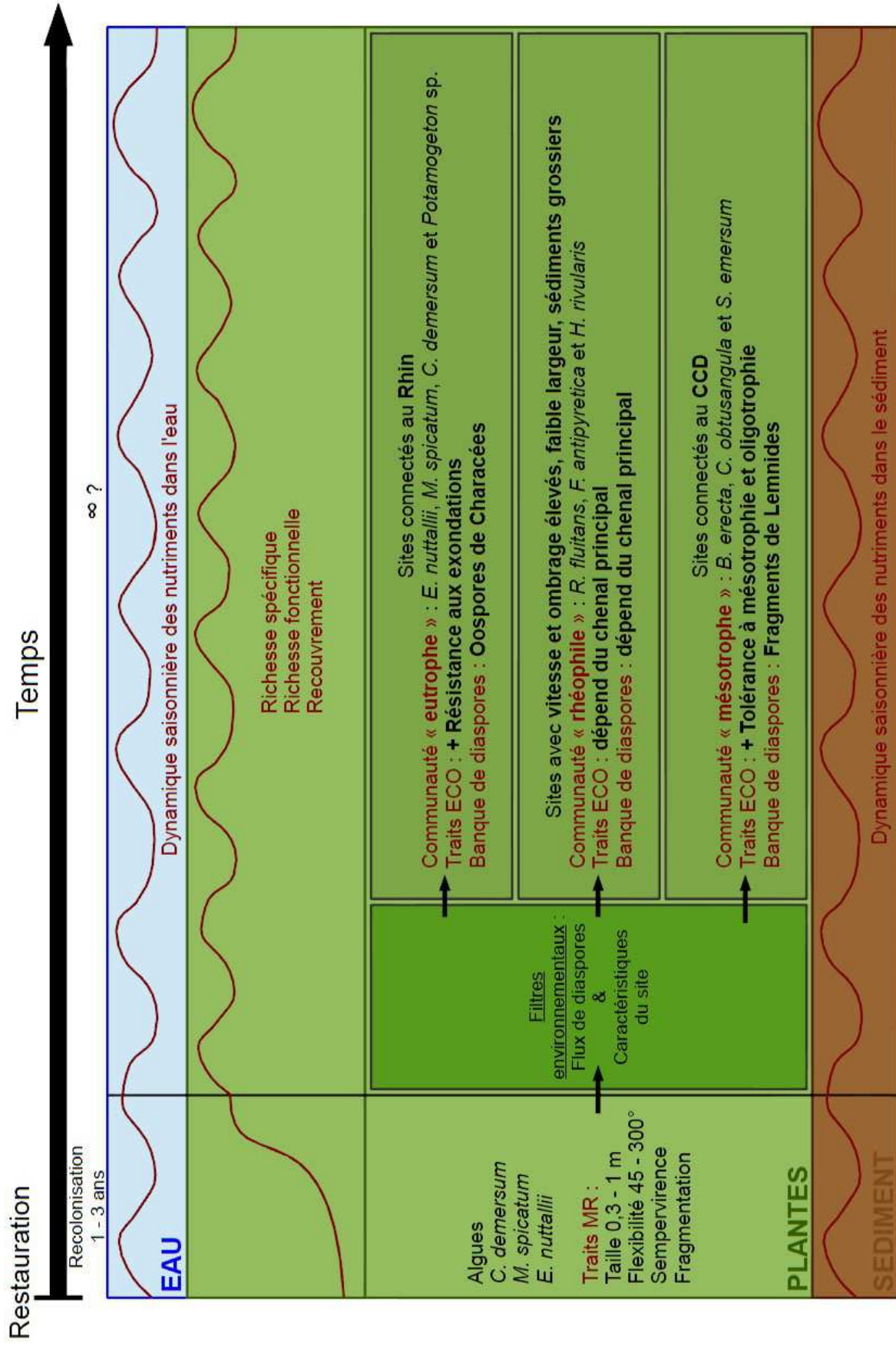


Figure 7.1 : Evolution des communautés végétales aquatiques durant et après la recolonisation.

Traits MR traits morphologiques et reproductifs, Traits ECO traits écologiques.

La recolonisation *sensu stricto* considérée ici comme la phase durant laquelle la richesse spécifique et le recouvrement végétal augmentent rapidement avant de se stabiliser, est une phase courte qui, lorsque les conditions sont optimales (présence de substrats adaptés, diaspores abondantes), dure vraisemblablement moins de 3 ans en moyenne (e.g. FAHR). De nombreux auteurs (Biggs et al 1998, Henry et al 2002, Amoros et al 2005) ont aussi observé que la recolonisation par la végétation aquatique est un phénomène rapide après des travaux de restauration. Le site du FAHR est le site où cette phase est la plus facile à identifier. Trois hydrophytes (*C. demersum*, *M. spicatum* et *E. nuttallii*) et les Algues, *Cladophora* sp, *Enteromorpha intestinalis*, *Hydrodictyon reticulatum*, *Rhizoclonium* sp. et *Vaucheria* sp., sont présentes dès les premiers relevés de 2007 et 2008 sur ce site. Ces espèces sont d'ailleurs présentes dans quasiment tous les sites, en particulier dans les sites restaurés depuis 2004. Les trois hydrophytes ont des traits morphologiques en commun : la taille et l'indice morphologique (taille potentielle comprise entre 0,3 et 1 m, et IM = 3), une flexibilité importante (entre 45 et 300°), la pérennité (ces espèces survivent durant l'hiver) et une reproduction végétative basée sur la production de fragments non-spécialisés. Ces trois espèces sont des espèces compétitives (Murphy et al 1990, Barrat-Segretain et Amoros 1996), et effectivement certains de leurs traits en commun sont caractéristiques d'espèces compétitives (Willby et al 2000) : la grande taille permet de former une canopée au-dessus des espèces plus petites (Herb et Stefan 2006, Wang et al 2008), la sempervirence permet de commencer la phase de croissance plus tôt au printemps (Herb et Stefan 2006) et la reproduction végétative à base de fragments non-spécialisés permet une dispersion accrue (Riis 2008). Ces traits leur permettent donc d'accéder aux sites restaurés rapidement après la restauration et de s'y développer. Cette observation est en accord avec la littérature, qui observe aussi que ces espèces colonisent rapidement des sites restaurés (Henry et Amoros 1996, Combroux et al 2002, Henry et al 2002). Cette "pré-communauté" se diversifie dans la plaine d'Alsace avec le temps en trois communautés différentes en fonction des flux de diaspores et des caractéristiques physico chimiques du site (diversité des substrats, largeur, profondeur, ombrage, vitesse du courant, qualité de l'eau). Les traits morphologiques et reproductifs deviennent moins déterminants et ce sont les traits écologiques qui prennent le relais : la fréquence des traits de tolérance à la mésotrophie et à l'oligotrophie augmente dans les sites connectés au CCD, tandis que la fréquence des traits de résistance aux variations d'humidité, et donc à l'exondation, augmente dans les sites connectés au Rhin. Ainsi, l'influence des conditions environnementales sur la composition des communautés augmente avec le temps.

Après la phase de recolonisation *sensu stricto* il y a une "déconnexion" progressive de la communauté et de sa banque de diaspores : la dissimilarité augmente entre la composition de la

communauté et de la banque. Dans les sites connectés au Rhin la banque de diaspores devient dominée par la présence d'oospores de Characées, tandis que la banque de diaspores de sites connectés au CCD devient dominée par la présence de fragments non-spécialisés de Lemnides.

La dynamique saisonnière des nutriments dans l'eau, le sédiment et les plantes n'est pas affectée par le temps écoulé depuis la restauration. Nous pouvons remarquer que l'azote est limitant et que les espèces avec les ratios N:P les plus faibles sont les espèces les plus abondantes, mais cet effet n'affecte pas la composition des communautés. Le phosphore est pourtant généralement considéré comme limitant dans les milieux aquatiques, mais lorsqu'il est abondant l'azote peut devenir limitant (Carr et Chambers 1998).

3. Conclusion générale

Un des objectifs de cette thèse était de vérifier si les macrophytes pouvaient être utilisées comme indicateurs de la fonctionnalité écologique retrouvée des bras restaurés. Ainsi on a pu montrer que la fréquence du trait de résistance aux exondations augmente dans les sites avec une hydrologie variable. La présence de ce trait indique un effet de la reprise d'une dynamique fluviale liée à des variations du débit et du niveau d'eau. De même les dynamiques saisonnières des nutriments dans les compartiments eau, sédiment et plantes, ainsi que les flux de diaspores, s'avèrent similaires entre sites restaurés et sites de référence. Ces résultats montrent qu'il y a bien eu une réinitialisation des transferts avec le chenal actif. Ces observations confirment que les bras restaurés font de nouveau partie de l'hydrosystème fluvial "actif", bien que certaines fonctions n'aient pas été encore totalement rétablies : la dynamique hydro-géomorphologique n'existe pas ou peu, les débits d'entrée étant encore trop faibles.

Ce travail soulève plusieurs questions autour de la restauration de cours d'eau et notamment de la reconnexion de bras morts aux fleuves ou rivières fortement modifiés par les aménagements hydrauliques tels que la canalisation : faut-il reconnecter, comment et pourquoi ? En effet si les déconnexions des bras latéraux ou annexes hydrauliques des grands fleuves ont mené à l'oligotrophisation des eaux de ces dernières ou à leur comblement (Bornette et Amoros 1991, Trémolières et al 1993, Bornette et al 1996, Bornette et al 1998), la reconnexion « systématique » peut conduire à une eutrophisation généralisée des annexes, une banalisation et une homogénéisation de la flore (Trémolières et Szwab 2007). Or de nombreuses espèces, parfois d'intérêt patrimonial (e.g. certaines Characées), ne peuvent survivre que dans des eaux oligotrophes ou mésotrophes (Robach et al 1996). Maintenir des systèmes déconnectés alimentés par les eaux souterraines et présentant de ce fait

des eaux oligotrophes ou mésotrophes autorisant l'installation de communautés de même qualité trophique, à côté de systèmes reconnectés au fleuve présentant des eaux et communautés eutrophes, est un enjeu de gestion afin d'assurer la diversification des habitats.

Les résultats issus de ce travail de thèse apportent aussi des éléments de réponse quant à la manière de restaurer et évaluer le succès d'une restauration.

Dans la situation où les bras n'ont pas évolué vers des milieux terrestres et sont encore en eau, il s'agit de rétablir la connexion avec le cours principal. Concernant l'évaluation il n'existe souvent pas ou peu d'observations avant les reconnections, ce qui empêche de conclure à une perte ou un gain d'espèces patrimoniales après les travaux de restauration. Il est donc primordial d'effectuer des relevés initiaux avant toute opération de restauration, afin d'identifier les espèces et les communautés en place, et leur intérêt patrimonial éventuel, et ainsi d'évaluer les impacts des travaux sur leur présence et leur abondance. Dans d'autres cas où le bras a été comblé, les travaux de restauration peuvent nécessiter des extractions de matériau avant la remise en eau. Il est possible de mettre en œuvre un suivi après un état initial immédiatement après la remise en eau, mais il n'existe pas d'état antérieur qui permette alors de suivre un changement temporel des communautés.

Notre étude a porté sur deux modalités de restauration, par reconnexion directe au cours actif et/ou par recreusement d'anciens bras comblés. Des sites n'ayant jamais été déconnectés du Rhin, même s'ils ont aussi été modifiés par les activités humaines, ont été pris comme sites de référence. Nous avons montré sur la période d'étude que ces sites sont colonisés par des communautés relativement stables. Ils représentent ainsi des communautés cibles que l'on peut s'attendre à obtenir dans les sites restaurés. A la suite de nos observations la restauration des bras étudiés dans le cadre de cette thèse a sans conteste été un succès : en effet les sites restaurés sont colonisés par des communautés végétales aquatiques similaires à celles des sites de référence. Mais est-ce que la restauration est un succès vis-à-vis des fonctions écologiques rendues par les annexes hydrauliques (i.e. zone-refuge pour la biodiversité, rétention des nutriments, échanges de faune et flore entre le fleuve et la plaine alluviale, alimentation en eau des forêts alluviales d'intérêt patrimonial) ? Les sites restaurés montrent des dynamiques saisonnières des nutriments dans les compartiments eau, sédiment et plante proches de celles des sites de référence. De même la richesse spécifique des communautés des sites restaurés est comparable, voire dans certains cas supérieure, à celle des sites de référence. Il faut néanmoins nuancer ces résultats avec le fait que les sites de référence présentent un mauvais statut de conservation, *sensu* Trémoières et al (2007), du fait entre autres d'un niveau trophique élevé. La question qui se pose alors est de savoir si

les sites restaurés pourraient avoir un meilleur statut de conservation que les sites de référence. Nous avons constaté en particulier que le FAHR a un statut de conservation médiocre, mais néanmoins supérieur à celui des sites de référence. Ce statut supérieur est lié à la présence d'une espèce rare protégée au niveau régional, *Potamogeton gramineus*, qui n'avait pas été trouvée dans les relevés effectués dans ce bras en 2003 avant la restauration (CSA et ONF 2004). La présence d'une espèce rare est suffisante pour faire passer un site à une catégorie supérieure du statut de conservation. Faut-il alors envisager la réintroduction de telles espèces dans les sites restaurés afin d'améliorer leur statut de conservation ? Une telle solution est envisageable, mais elle soulève de nouvelles questions, par exemple : quelle(s) espèce(s) réintroduire ? comment réintroduire ? quelles sont les impacts d'une réintroduction sur les communautés en place et sur leurs fonctions écologiques ? Répondre à ces questions est une perspective intéressante qui pourrait être à aborder dans le cadre d'une suite à donner à cette thèse.

Si les reconnexion ont permis de retrouver un certain nombre de bénéfices écologiques, un risque reste la prolifération d'espèces exotiques due à l'ouverture des milieux et à la libération de nouvelles ressources. Ainsi, de nombreux bras restaurés dans les hydrosystèmes européens durant les vingt dernières années ont été colonisés par *Elodea canadensis*, espèce invasive apparue en Europe au milieu du 19^e siècle (Henry et al 1996, Biggs et al 1998, Lorenz et al 2012). Dans les bras du Rhin, *Elodea nuttallii*, apparue dans l'est de la France au milieu du 20^e siècle, est devenue l'espèce la plus abondante, remplaçant *E. canadensis* (Greulich et Trémolieres 2006, Hérault et al 2008). Elle est présente, au moins sporadiquement, dans les communautés de tous les sites. Cependant sa présence ne semble pas empêcher ou seulement limiter la colonisation du nouveau milieu par d'autres espèces : ainsi les sites colonisés par les communautés parmi les plus riches, tels que FAHR et KALT, sont aussi les sites où *E. nuttallii* est l'espèce dominante. Nous avons observé que les sites où le recouvrement d'*E. nuttallii* est faible sont des sites où la vitesse du courant est la plus forte ($> 0,3$ m/s), confirmant par là les observations d'autres études (Demars et Harper 2005, Janauer et al 2010). Un moyen de limiter, voire d'empêcher le développement d'*E. nuttallii* serait d'augmenter la vitesse du courant des sites envahis, par exemple en laissant les débits varier en fonction des épisodes de crue. Le site de référence SCHA, où une telle variation des débits est observée, ne montre pas de dominance d'*E. nuttallii*, contrairement à SCHOLL aux vitesses de courant plus faibles et aux variations de débits contrôlées. D'autres solutions non réalistes dans le contexte des annexes hydrauliques des grands fleuves existent, comme l'arrachage, le faucardage, l'utilisation d'herbicides et la lutte biologique (Di

Nino et al 2005, Thiébaud 2006). Par ailleurs la possibilité pour *E. nuttallii* d'entrer dans une phase de déclin ou d'intégration de l'espèce dans les communautés à l'image d'*E. canadensis*, qui a fortement régressé après une phase d'invasion en France (Greulich et Trémolières 2006), a été suggérée dans les études de Di Nino et al (2005). Il a déjà été observé une diminution du recouvrement d'*E. nuttallii* dans des lacs japonais envahis une vingtaine d'années auparavant (Nagasaka et al 2002). Des suivis à long terme de communautés envahies seraient utiles afin d'observer le maintien ou le déclin des populations existantes. On pourrait également envisager qu'*E. nuttallii*, à l'instar d'*E. canadensis*, soit concurrencée voire remplacée par une autre espèce exotique : ainsi il a été observé au Royaume-Uni que *Lagarosiphon major* était en train de remplacer *E. nuttallii* dans les communautés locales (James et al 2006). *Lagarosiphon major* a d'ores-et-déjà été observée sur le continent, au moins aux Pays-Bas et ce dès 2003 (Matthews et al 2012), mais pour le moment son emprise est restreinte et elle ne semble pas en progression, en particulier le long du Rhin.

En conclusion, la reconnexion au cours actif se révèle être une technique efficace de réhabilitation. Les sites restaurés ont retrouvé non seulement une fonctionnalité écologique semblable à celles des sites de référence mais également des communautés végétales proches de celles des sites de référence. La reconnexion a ainsi "[assisté] au rétablissement du fonctionnement écosystémique d'un écosystème endommagé" (Clewett et Aronson 2010). Nous devons cependant considérer la reconnexion comme une première étape dans l'amélioration de l'état écologique de ces rivières. En effet la Directive Cadre sur l'Eau (UE 2007) requiert un bon état écologique des cours d'eau d'ici 2015. Le statut de conservation des cours d'eau en Alsace est principalement lié au niveau trophique de l'eau (Trémolières et al 2007), et l'état écologique de ces cours d'eau reste donc très dépendant d'une amélioration de la qualité trophique des eaux. L'eau du Rhin qui alimente les bras restaurés est déjà dans une relative bonne qualité, mais le niveau trophique global intégrant les trois compartiments, eau, sédiment et plantes, reste élevé. Cependant, les plantes en décomposition et le sédiment relarguent de manière diffuse les nutriments et/ou micropolluants stockés (Fillos et Swanson 1975, Jarvie et al 2005). Ainsi, l'amélioration du niveau trophique global, en considérant que le niveau trophique de l'eau reste stable et que le sédiment relargue des nutriments de manière continue quoique de manière irrégulière, dépend fortement du temps écoulé depuis la reconnexion. De plus, la reconnexion au cours actif avec des débits suffisants devraient permettre d'augmenter les échanges rivière-nappe, assurant ainsi une dilution des eaux de surface par les eaux de nappe et donc une diminution du niveau trophique, à l'instar de ce qui est observé dans les bras reconnectés au CCD drainant la nappe, et où s'écoulent des

eaux mésotrophes.

4. Perspectives

Les résultats présentés ici ainsi que la littérature (e.g. Henry et al 1996) montrent que le processus de recolonisation végétale démarre rapidement, parfois la première année après la restauration. Les phénomènes impliqués durant ce processus sont déterminants dans l'évolution de la composition floristique de la communauté. Il est donc fortement conseillé de suivre de futurs projets de reconnexion dès la fin des travaux, et ce pendant au moins les deux premières années. Les suivis à long terme sont préconisés après cette première phase, car l'évolution d'une communauté peut être un processus lent du aux fluctuations du régime hydrologique du cours actif.

L'état écologique d'une rivière ne se détermine pas que sur le compartiment des macrophytes. Ainsi la modification d'un facteur dans le but d'améliorer l'état écologique des communautés végétales est susceptible d'impacter négativement d'autres communautés, telles que celles des macro-invertébrés. Des suivis de la recolonisation des sites restaurés par les macro-invertébrés aquatiques ont aussi été effectués durant cette thèse. Les macro-invertébrés sont souvent étudiés en lien avec la végétation aquatique en tant qu'habitat ou ressource nutritive (e.g. Haase et al 2012). Dans une étude comparative il serait intéressant de préciser les facteurs de contrôle de l'évolution des communautés de macro-invertébrés : celles-ci répondent-elles aux mêmes facteurs écologiques que les communautés végétales. Les communautés de macro-invertébrés sont-elles plus diversifiées dans les sites restaurés que dans les sites de référence ?

Dans le processus de recolonisation une étude de dynamique des populations serait envisageable au travers d'analyses génétiques des populations de macrophytes afin de déterminer l'origine des populations ainsi que leurs modalités de dispersion. L'étude de l'hydrochorie incluse dans cette thèse a permis d'avoir une idée des flux entrant d'organismes, mais elle ne permet pas de connaître l'origine de ces organismes. La zoochorie pourrait être un autre mode dispersion à étudier : le site FAHR, qui a une richesse spécifique importante, est aussi un site fréquenté par des oiseaux d'eau (observations personnelles). La zoochorie permet la dispersion d'espèces (Figuerola et Green 2002), au moins au niveau local et sous différentes formes (e.g. fragments, graines), et il serait intéressant d'étudier son impact sur les sites fréquentés par la faune aviaire.

Comme nous l'avons montré, l'hydro-géomorphologie est un élément déterminant dans la composition des communautés. Or l'hydro-géomorphologie actuelle des cours d'eau restaurés est le

résultat des travaux de restauration (terrassement et apport d'eau du cours actif) et des caractéristiques du chenal historique, lorsqu'il existe encore et qui généralement sert de canevas aux terrassements. Il serait donc envisageable de modéliser la recolonisation d'un bras nouvellement reconnecté, en combinant étude historique de l'ancien chenal, les travaux de terrassement, les caractéristiques des apports d'eau du chenal actif et une étude des flux de diaspores au niveau de la reconnexion. De telles modélisations seraient des outils très appréciables pour cibler l'établissement d'une communauté ou d'espèces particulières. Plusieurs études (e.g. Lehmann 1998, Buchan et Padilla 2000, Barendregt et Bio 2003, Van den Berg et al 2003) montrent ainsi qu'il est possible de modéliser la présence et l'abondance de macrophytes en couplant SIG, modèles linéaires/additifs généralisés et base de données physico-chimiques.

Bibliographie

Ali, M.M., Murphy, K.J., et Abernethy, V.J. (1999). Macrophyte functional variables versus species assemblages as predictors of trophic status in flowing waters. *Hydrobiologia* 415, 131–138.

American Public Health Association (1985). Standard methods for the examination of water and wastewater (16th Ed.). American Public Health Association.

Amoros, C., et Petts, G.E. (1993). Hydrosystèmes fluviaux. Masson Editeur.

Amoros, C., Bornette, G., et Henry, C.P. (2000). A vegetation-based method for ecological diagnosis of riverine wetlands. *Environmental Management* 25, 211–227.

Amoros, C., Roux, A.L., Reygrobellet, J.L., Bravard, J.P., et Pautou, G. (1987). A method for applied ecological studies of fluvial hydrosystems. *Regulated Rivers: Research & Management* 1, 17–36.

Amoros, C., Elger, A., Dufour, S., Grospretre, L., Piegay, H., et Henry, C. (2005). Flood scouring and groundwater supply in rehabilitated side-channels of the Rhone River, France: sedimentation and aquatic vegetation responses. *Large Rivers* 15, 147–167.

Anderson, M.G., et Low, J.B. (1976). Use of sago pondweed by waterfowl on the delta marsh, Manitoba. *The Journal of Wildlife Management* 40, 233.

Andersson, E., Nilsson, C., et Johansson, M.E. (2000). Plant dispersal in boreal rivers and its relation to the diversity of riparian flora. *Journal of Biogeography* 27, 1095–1106.

Angelstein, S., et Schubert, H. (2008). *Elodea nuttallii*: uptake, translocation and release of phosphorus. *Aquat Biol* 3, 209–216.

Angelstein, S., Wolfram, C., Rahn, K., Kiwel, U., Frimel, S., Merbach, I., et Schubert, H. (2009). The

influence of different sediment nutrient contents on growth and competition of *Elodea nuttallii* and *Myriophyllum spicatum* in nutrient-poor waters. *Fundamental and Applied Limnology / Archiv Für Hydrobiologie* 175, 49–57.

Arthaud, F., Vallod, D., Robin, J., et Bornette, G. (2011). Eutrophication and drought disturbance shape functional diversity and life-history traits of aquatic plants in shallow lakes. *Aquatic Sciences* 74, 471–481.

Baart, I., Gschöpf, C., Blaschke, A.P., Preiner, S., et Hein, T. (2010). Prediction of potential macrophyte development in response to restoration measures in an urban riverine wetland. *Aquatic Botany* 93, 153–162.

Baattrup-Pedersen, A., Riis, T., Hansen, H.O., et Friberg, N. (2000). Restoration of a Danish headwater stream: short-term changes in plant species abundance and composition. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 10, 13–23.

Badr, N.B.E., et Fawzy, M. (2008). Bioaccumulation and biosorption of heavy metals and phosphorus by *Potamogeton pectinatus* L. and *Ceratophyllum demersum* L. in two Nile delta lakes. *Fresenius Environmental Bulletin* 17, 282–292.

Bailly, G., et Schaefer, O. (2010). Guide illustré des Characées du nord-est de la France. Conservatoire Botanique National de Franche-Comté.

Bailly, G., Vadam, J.-C., et Vergon, J.-P. (2004). Guide pratique d'identification des bryophytes aquatiques. DIREN Franche-Comté.

Baldy, V., Trémolières, M., Andrieu, M., et Belliard, J. (2007). Changes in phosphorus content of two aquatic macrophytes according to water velocity, trophic status and time period in hardwater streams. *Hydrobiologia* 575, 343–351.

Bång, Å., Nilsson, C., et Holm, S. (2007). The potential role of tributaries as seed sources to an impoundment in Northern Sweden: a field experiment with seed mimics. *River Research and*

Applications 23, 1049–1057.

Barendregt, A., et Bio, A.M.F. (2003). Relevant variables to predict macrophyte communities in running waters. *Ecological Modelling* 160, 205–217.

Barker, T., Hatton, K., O'Connor, M., Connor, L., et Moss, B. (2008). Effects of nitrate load on submerged plant biomass and species richness: results of a mesocosm experiment. *Fundamental and Applied Limnology / Archiv Für Hydrobiologie* 173, 89–100.

Barrat-Segretain, M.H., et Amoros, C. (1996a). Recolonization of cleared riverine macrophyte patches: importance of the border effect. *Journal of Vegetation Science* 7, 769–776.

Barrat-Segretain, M.H. (2001). Invasive species in the Rhône River floodplain (France): replacement of *Elodea canadensis* Michaux by *E. nuttallii* St. John in two former river channels. *Archiv für Hydrobiologie* 152, 237–251.

Barrat-Segretain, M.H., et Amoros, C. (1996b). Recovery of riverine vegetation after experimental disturbance: a field test of the patch dynamics concept. *Hydrobiologia* 321, 53–68.

Berneiz, I., Aguiar, F., Violle, C., et Ferreira, T. (2006). Invasive river plants from Portuguese floodplains: What can species attributes tell us? *Hydrobiologia* 570, 3–9.

Bernhardt, E.S., Palmer, M.A., Allan, J.D., Alexander, G., Barnas, K., Brooks, S., Carr, J., Clayton, S., Dahm, C., Follstad-Shah, J., et al (2005). Synthesizing U.S. river restoration efforts. *Science* 308, 636–637.

Bernhardt, E.S., Sudduth, E.B., Palmer, M.A., Allan, J.D., Meyer, J.L., Alexander, G., Follstad-Shah, J., Hassett, B., Jenkinson, R., Lave, R., et al (2007). Restoring rivers one reach at a time: results from a survey of U.S. river restoration practitioners. *Restoration Ecology* 15, 482–493.

Biggs, J., Corfield, A., Grøn, P., Hansen, H.O., Walker, D., Whitfield, M., et Williams, P. (1998). Restoration of the rivers Brede, Cole and Skerne: a joint Danish and British EU-LIFE demonstration

project, V—short-term impacts on the conservation value of aquatic macroinvertebrate and macrophyte assemblages. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 8, 241–255.

Bigwood, D.W., et Inouye, D.W. (1988). Spatial pattern analysis of seed banks: an improved method and optimized sampling. *Ecology* 69, 497–507.

Boedeltje, G., Bakker, J.P., Bekker, R.M., Van Groenendael, J.M., et Soesbergen, M. (2003a). Plant dispersal in a lowland stream in relation to occurrence and three specific life-history traits of the species in the species pool. *Journal of Ecology* 91, 855–866.

Boedeltje, G., Bakker, J.P., et ter Heerdt, G.N.J. (2003b). Potential role of propagule banks in the development of aquatic vegetation in backwaters along navigation canals. *Aquatic Botany* 77, 53–69.

Bonis, A., Lepart, J., et Grillas, P. (1995). Seed bank dynamics and coexistence of annual macrophytes in a temporary and variable habitat. *Oikos* 74, 81–92.

Bornette, G., et Amoros, C. (1991). Aquatic vegetation and hydrology of a braided river floodplain. *Journal of Vegetation Science* 2, 497–512.

Bornette, G., et Heiler, G. (1994). Environmental and biological responses of former channels to river incision: A diachronic study on the upper rhône river. *Regulated Rivers: Research & Management* 9, 79–92.

Bornette, G., et Puijalon, S. (2011). Response of aquatic plants to abiotic factors: a review. *Aquatic Sciences* 73, 1–14.

Bornette, G., Amoros, C., et Lamouroux, N. (1998). Aquatic plant diversity in riverine wetlands: the role of connectivity. *Freshwater Biology* 39, 267–283.

Bornette, G., Amoros, C., et Rostan, J.-C. (1996). River incision and vegetation dynamics in cut-off channels. *Aquatic Science* 58, 31–51.

- Bornette, G., Henry, C., Barrat, M.H., et Amoros, C. (1994). Theoretical habitat templates, species traits, and species richness: aquatic macrophytes in the Upper Rhône River and its floodplain. *Freshwater Biology* 31, 487–505.
- Braun-Blanquet, J. (1968). L'école phytosociologique zuricho-montpelliéraine et la S.I.G.M.A. *Vegetatio* 16, 1–78.
- Bravard, J.-P., Amoros, C., et Pautou, G. (1986). Impact of civil engineering works on the successions of communities in a fluvial system: a methodological and predictive approach applied to a section of the Upper Rhône River, France. *Oikos* 47, 92-111.
- Bravard, J.-P., Petit, F. (1997). Les cours d'eau - Dynamique du système fluvial. Armand Collin.
- Brochet, A.-L., Guillemain, M., Fritz, H., Gauthier-Clerc, M., et Green, A.J. (2009). The role of migratory ducks in the long-distance dispersal of native plants and the spread of exotic plants in Europe. *Ecography* 32, 919–928.
- Brookes, A. (1988). Channelized rivers: perspectives for environmental management. John Wiley & Sons Ltd.
- Brooks, S.S., et Lake, P.S. (2007). River restoration in Victoria, Australia: change is in the wind, and none too soon. *Restoration Ecology* 15, 584–591.
- Buchan, L.A.J., et Padilla, D.K. (2000). Predicting the likelihood of Eurasian watermilfoil presence in lakes, a macrophyte monitoring tool. *Ecological Applications* 10, 1442–1455.
- Cao, T., Xie, P., Ni, L., Wu, A., Zhang, M., Wu, S., et Smolders, A. (2007). The role of NH₄⁺ toxicity in the decline of the submersed macrophyte *Vallisneria spiralis* in lakes of the Yangtze River basin, China. *Marine and Freshwater Research* 58, 581–587.
- Cappers, R.T.J. (1993). Seed dispersal by water: a contribution to the interpretation of seed assemblages. *Vegetation History and Archaeobotany* 2, 173-186.

Carbiener, R., et Trémolières, M. (2003). La ripisylve du Rhin et ses connexions - Histoire, évolution naturelle et anthropique. Dans Les forêts riveraines des cours d'eau - écologie, fonctions et gestion, H piégay, G pautou et C. Ruffinoni. Institut pour le Développement Forestier.

Carbiener, R., Trémolières, M., et Muller, S. (1995). Végétation des eaux courantes et qualité des eaux : une thèse, des débats, des perspectives. Dans Acta Botanica Gallica, Société botanique de France.

Carbiener, R., Trémolières, M., Mercier, J.L., et Ortscheit, A. (1990). Aquatic macrophyte communities as bioindicators of eutrophication in calcareous oligosaprobe stream waters (Upper Rhine plain, Alsace). *Vegetatio* 86, 71–88.

Carr, G. M., et Chambers, P.A. (1998). Macrophyte growth and sediment phosphorus and nitrogen in a Canadian prairie river. *Freshwater Biology* 39, 525–536.

Cedergreen, N., et Vindbæk Madsen, T. (2003). Nitrate reductase activity in roots and shoots of aquatic macrophytes. *Aquatic Botany* 76, 203–212.

Cellot, B., Mouillot, F., et Henry, C.P. (1998). Flood drift and propagule bank of aquatic macrophytes in a riverine wetland. *Journal of Vegetation Science* 9, 631–640.

Chambers, P.A., Hanson, J.M., et Prepas, E.E. (1991). The effect of aquatic plant chemistry and morphology on feeding selectivity by the crayfish, *Orconectes virilis*. *Freshwater Biology* 25, 339–348.

Chambers, P.A., Prepas, E.E., Bothwell, M.L., et Hamilton, H.R. (1989). Roots versus shoots in nutrient uptake by aquatic macrophytes in flowing waters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46, 435–439.

Chevenet, F., Dolédec, S., et Chessel, D. (1994). A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshwater Biology* 31, 295–309.

Commission Internationale pour la Protection du Rhin (2003). Le Rhin remonte la pente. Bilan du

Programme d'Action Rhin. Commission Internationale pour la Protection du Rhin.

Clarke, E., et Baldwin, A.H. (2002). Responses of wetland plants to ammonia and water level. *Ecological Engineering* 18, 257–264.

Clarke, S.J., et Wharton, G. (2001). Sediment nutrient characteristics and aquatic macrophytes in lowland English rivers. *Science of The Total Environment* 266, 103–112.

Clewell, A. F., et Aronson, J. (2007). *Ecological Restoration Principles, Values, and Structure of an Emerging Profession*, Island Press.

Clewell, A.F., et Aronson, J. (2010). *La Restauration Ecologique*. Actes Sud.

Combroux, I., Bornette, G., Willby, N.J., et Amoros, C. (2001). Regenerative strategies of aquatic plants in disturbed habitats: the role of the propagule bank. *Archiv für Hydrobiologie* 152, 215–235.

Combroux, I.C.S., et Bornette, G. (2004). Propagule banks and regenerative strategies of aquatic plants. *Journal of Vegetation Science* 15, 13–20.

Combroux, I.C.S., Bornette, G., et Amoros, C. (2002). Plant regenerative strategies after a major disturbance: The case of a riverine wetland restoration. *Wetlands* 22, 234–246.

Coops, H., Tockner, K., Amoros, C., Hein, T., et Quinn, G. (2006). Restoring lateral connections between rivers and floodplains: lessons from rehabilitation projects. Dans *Wetlands and natural resource management*, J.T.A. Verhoeven, B. Beltman, R. Bobbink, et Whigham, D.F. (eds.). Springer Berlin Heidelberg.

Costa, M.L., Santos, M.C.R., Carrapiço, F., et Pereira, A.L. (2009). *Azolla–Anabaena's* behaviour in urban wastewater and artificial media – Influence of combined nitrogen. *Water Research* 43, 3743–3750.

Conservatoire des Sites Alsaciens et Office National des Forêts (2004). *Référentiel des habitats*

reconnus d'intérêt communautaire de la bande rhénane: description, états de conservation et mesures de gestion. Programme LIFE Nature de conservation et restauration des habitats de la bande rhénane. 158 p.

Davis, M.A., Grime, J.P., et Thompson, K. (2000). Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88, 528–534.

Demars, B.O.L., et Edwards, A.C. (2007). Tissue nutrient concentrations in freshwater aquatic macrophytes: high inter-taxon differences and low phenotypic response to nutrient supply. *Freshwater Biology* 52, 2073–2086.

Demars, B.O.L., et Harper, D.M. (2005). Distribution of aquatic vascular plants in lowland rivers: separating the effects of local environmental conditions, longitudinal connectivity and river basin isolation. *Freshwater Biology* 50, 418–437.

Di Nino, F., Thiébaud, G., et Muller, S. (2005). Response of *Elodea Nuttallii* (Planch.) H. St. John to Manual Harvesting in the North-East of France. *Hydrobiologia* 551, 147–157.

Dugdale, T.M., de Winton, M.D., et Clayton, J.S. (2001). Burial limits to the emergence of aquatic plant propagules. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 35, 147–153.

Engelhardt, K.A.M., et Ritchie, M.E. (2002). The effect of aquatic plant species richness on wetland ecosystem processes. *Ecology* 83, 2911–2924.

Fabris, M., Schneider, S., et Melzer, A. (2009). Macrophyte-based bioindication in rivers – A comparative evaluation of the reference index (RI) and the trophic index of macrophytes (TIM). *Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters* 39, 40–55.

Fardeau, J.C., et Dorioz, J.M. (2000). La dynamique du phosphore dans les zones humides. Dans *Fonction et valeurs des zones humides*, Fustec E. et J.C. Lefeuvre, editors. Dunod.

Figuerola, J., et Green, A.J. (2002). Dispersal of aquatic organisms by waterbirds: a review of past

research and priorities for future studies. *Freshwater Biology* 47, 483–494.

Fillos, J., et Swanson, W.R. (1975). The release rate of nutrients from river and lake sediments. *Water Pollution Control Federation* 47, 1032–1042.

Flint, N.A., and Madsen, J.D. (1995). The effect of temperature and daylength on the germination of *Potamogeton nodosus* tubers. *Journal of Freshwater Ecology* 10, 125–128.

Forshay, K.J., et Dodson, S.I. (2011). Macrophyte presence is an indicator of enhanced denitrification and nitrification in sediments of a temperate restored agricultural stream. *Hydrobiologia* 668, 21–34.

Garban, B., Ollivon, D., Poulin, M., Gaultier, V., et Chesterikoff, A. (1995). Exchanges at the sediment-water interface in the river Seine, downstream from Paris. *Water Research* 29, 473–481.

Gerloff, G.C., et Krombholz, P.H. (1966). Tissue analysis as a measure of nutrient availability for the growth of angiosperm aquatic plants. *Limnology and Oceanography* 11, 529–537.

Gopal, B., et Goel, U. (1993). Competition and allelopathy in aquatic plant communities. *The Botanical Review* 59, 155–210.

Greulich, S., et Trémolières, M. (2006). Present distribution of the genus *Elodea* in the Alsatian Upper Rhine floodplain (France) with a special focus on the expansion of *Elodea nuttallii* St. John during recent decades. Dans *Macrophytes in Aquatic Ecosystems: From Biology to Management*, J.M. Caffrey, A. Dutartre, J. Haury, K.J. Murphy, et P.M. Wade, eds. (Dordrecht: Springer Netherlands), 249–255.

Gross, K.L. (1990). A comparison of methods for estimating seed numbers in the soil. *Journal of Ecology* 78, 1079–1093.

Güsewell, S. (2004). N : P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist* 164, 243–266.

Güsewell, S., et Koerselman, W. (2002). Variation in nitrogen and phosphorus concentrations of wetland plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 5, 37–61.

Haase, P., Hering, D., Jähnig, S.C., Lorenz, A.W., et Sundermann, A. (2012). The impact of hydromorphological restoration on river ecological status: a comparison of fish, benthic invertebrates, and macrophytes. *Hydrobiologia*.

Haslam, S. M. (1978). *River plants*. Cambridge University Press.

Haury, J., Peltre, M.-C., Trémolières, M., Barbe, J., Thiébaud, G., Bernez, I., Daniel, H., Chatenet, P., Haan-Archipof, G., Muller, S., et al (2006). A new method to assess water trophy and organic pollution — the Macrophyte Biological Index for Rivers (IBMR): its application to different types of river and pollution. Dans *Macrophytes in Aquatic Ecosystems: From Biology to Management*, J.M. Caffrey, A. Dutartre, J. Haury, K.J. Murphy, et P.M. Wade, eds. (Dordrecht: Springer Netherlands), 153–158.

Heller, R., Esnault, R. et Lance, C. (1998). *Physiologie végétale, T.1 Nutrition* (6ème édition). Dunod.

Henry, C.P., et Amoros, C. (1996). Restoration ecology of riverine wetlands. III. Vegetation survey and monitoring optimization. *Ecological Engineering* 7, 35–58.

Henry, C.P., Amoros, C., et Bornette, G. (1996). Species traits and recolonization processes after flood disturbances in riverine macrophytes. *Vegetatio* 122, 13–27.

Henry, C.P., Amoros, C., et Roset, N. (2002). Restoration ecology of riverine wetlands: A 5-year post-operation survey on the Rhône River, France. *Ecological Engineering* 18, 543–554.

Hérault, B., Bornet, A., et Trémolières, M. (2008). Redundancy and niche differentiation among the European invasive *Elodea* species. *Biological Invasions* 10, 1099–1107.

Herb, W.R., et Stefan, H.G. (2006). Seasonal growth of submersed macrophytes in lakes: The effects of biomass density and light competition. *Ecological Modelling* 193, 560–574.

Hobbs, R.J., et Harris, J.A. (2001). Restoration ecology: repairing the Earth's ecosystems in the new

millennium. *Restoration Ecology* 9, 239–246.

Hobbs, R.J., et Norton, D.A. (1996). Towards a conceptual framework for restoration ecology. *Restoration Ecology* 4, 93–110.

Hohensinner, S., Habersack, H., Jungwirth, M., et Zauner, G. (2004). Reconstruction of the characteristics of a natural alluvial river–floodplain system and hydromorphological changes following human modifications: the Danube River (1812–1991). *River Research and Applications* 20, 25–41.

Hopkins, W.G. (2003). *Physiologie végétale*, De Boeck Supérieur.

Hough, R.A., et Fornwall, M.D. (1988). Interactions of inorganic carbon and light availability as controlling factors in aquatic macrophyte distribution and productivity. *Limnology and Oceanography* 33, 1202–1208.

House, W.A., et Denison, F.H. (2002). Total phosphorus content of river sediments in relationship to calcium, iron and organic matter concentrations. *Science of The Total Environment* 282–283, 341–351.
James, C., Fisher, J., Russell, V., Collings, S., and Moss, B. (2005). Nitrate availability and hydrophyte species richness in shallow lakes. *Freshwater Biology* 50, 1049–1063.

Hrivnák, R., Otahelová, H., et Valachovič, M. (2007). The relationship between macrophyte vegetation and habitat factors along a middle-size European river. *Polish Journal of Ecology* 55, 717–729.

Hutchinson, G.E. (1975). *A treatise on limnology. Volume III - Limnological botany*. John Wiley and Sons.

Jähnig, S.C., Brabec, K., Buffagni, A., Erba, S., Lorenz, A.W., Ofenböck, T., Verdonshot, P.F.M., et Hering, D. (2010). A comparative analysis of restoration measures and their effects on hydromorphology and benthic invertebrates in 26 central and southern European rivers. *Journal of Applied Ecology* 47, 671–680.

James, C.S., Eaton, J.W., et Hardwick, K. (2006). Responses of three invasive aquatic macrophytes to

nutrient enrichment do not explain their observed field displacements. *Aquatic Botany* 84, 347–353.

James, W.F., Barko, J.W., et Eakin, H.L. (2004). Impacts of sediment dewatering and rehydration on sediment nitrogen concentration and macrophyte growth. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 61, 538–546.

Jampeetong, A., et Brix, H. (2009). Nitrogen nutrition of *Salvinia natans*: Effects of inorganic nitrogen form on growth, morphology, nitrate reductase activity and uptake kinetics of ammonium and nitrate. *Aquatic Botany* 90, 67–73.

Janauer, G.A., Schmidt-Mumm, U., et Schmidt, B. (2010). Aquatic macrophytes and water current velocity in the Danube River. *Ecological Engineering* 36, 1138–1145.

Jarvie, H.P., Jürgens, M.D., Williams, R.J., Neal, C., Davies, J.J.L., Barrett, C., et White, J. (2005). Role of river bed sediments as sources and sinks of phosphorus across two major eutrophic UK river basins: the Hampshire Avon and Herefordshire Wye. *Journal of Hydrology* 304, 51–74.

Joret, G., et Hébert, J. (1955). Contribution à la détermination du besoin des sols en acide phosphorique. *Annales Agronomiques* 2, 233–299.

Junk, W.J., Bayley, P.B., et Sparks, R.E. (1989). The flood pulse concept in river-floodplain system. Canadian special publication of fisheries and aquatic sciences/Publication speciale canadienne des sciences halieutiques et aquatiques.

Jupp, B.J., et Spence, D.H.N. (1977). Limitations of macrophytes in a eutrophic lake, Loch Leven: II. wave action, sediments and waterfowl grazing. *The Journal of Ecology* 65, 431.

Kawaguchi, Y, Nakamura, F, et Kayaba, Y. (2005). Effects of a re-meandering project on the physical habitats and fish in the Shibetsu River. *Ecology and Civil Engineering* 7, 187–199.

Keddy, P.A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3, 157–164.

- Kingsford, R.T. (2000). Ecological impacts of dams, water diversions and river management on floodplain wetlands in Australia. *Austral Ecology* 25, 109–127.
- Kiorboe, T. (1980). Distribution and production of submerged macrophytes in Tipper Grund (Ringkøbing Fjord, Denmark), and the impact of waterfowl grazing. *The Journal of Applied Ecology* 17, 675.
- Kleeberg, A., Herzog, C., Jordan, S., et Hupfer, M. (2010a). What drives the evolution of the sedimentary phosphorus cycle? *Limnologia - Ecology and Management of Inland Waters* 40, 102–113.
- Kleeberg, A., Köhler, J., Sukhodolova, T., et Sukhodolov, A. (2010b). Effects of aquatic macrophytes on organic matter deposition, resuspension and phosphorus entrainment in a lowland river. *Freshwater Biology* 55, 326–345.
- Koerselman, W., et Meuleman, A.F.M. (1996). The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *The Journal of Applied Ecology* 33, 1441–1450.
- Kondolf, G.M. (1997). Application of the pebble count: notes on purpose, method, and variants. *Journal of the American Water Resources Association* 33, 79–87.
- Kronvang, B., Thodsen, H., Kristensen, E.A., Skriver, J., Wiberg-Larsen, P., Baatrup-Pedersen A., Pedersen, M.L., et Friberg, N. (2008). Ecological effects of re-meandering lowland streams and use of restoration in river basin management plans: experience from Danish case studies. *4th ECRR Conference on River Restoration*. Venice.
- Lacoul, P., et Freedman, B. (2006). Environmental influences on aquatic plants in freshwater ecosystems. *Environmental Reviews* 14, 89–136.
- Lauber, K., et Wagner, G. (2007). *Flora Helvetica - Flore illustrée de Suisse* 2ème édition. Belin.

- Lehmann, A. (1998). GIS modeling of submerged macrophyte distribution using Generalized Additive Models. *Plant Ecology* 139, 113–124.
- Lindenmayer, D.B., et Likens, G.E. (2010). The science and application of ecological monitoring. *Biological Conservation* 143, 1317–1328.
- Litav, M., et Lehrer, Y. (1978). The effects of ammonium in water on *Potamogeton lucens*. *Aquatic Botany* 5, 127–138.
- Lorenz, A.W., Jähnig, S.C., et Hering, D. (2009). Re-meandering German lowland streams: qualitative and quantitative effects of restoration measures on hydromorphology and macroinvertebrates. *Environmental Management* 44, 745–754.
- Lorenz, A.W., Korte, T., Sundermann, A., Januschke, K., et Haase, P. (2012). Macrophytes respond to reach-scale river restorations. *Journal of Applied Ecology* 49, 202–212.
- Lortie, C.J., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F.I., et Callaway, R.M. (2004). Rethinking plant community theory. *Oikos* 107, 433–438.
- Maberly, S.C., et Madsen, T.V. (1998). Affinity for CO₂ in relation to the ability of freshwater macrophytes to use HCO₃⁻. *Functional Ecology* 12, 99–106.
- Madsen, J.D., et Adams, M.S. (1989). The distribution of submerged aquatic macrophyte biomass in a eutrophic stream, Badfish Creek: the effect of environment. *Hydrobiologia* 171, 111–119.
- Mainstone, C.P., et Parr, W. (2002). Phosphorus in rivers — ecology and management. *Science of The Total Environment* 282–283, 25–47.
- Marchetti, M.P., Garr, M., et Smith, A.N.H. (2010). Evaluating wetland restoration success using aquatic macroinvertebrate assemblages in the Sacramento Valley, California. *Restoration Ecology* 18, 457–466.

Matthews, J., Beringen, R., Collas, F.P.L., Koopman, K.R., Odé, B., Pot, R., Sparrius, L.B., van Valkenburg, J.L.C.H., Verbrugge, L.N.H., et Leuven, R.S.E.W. (2012). Risk analysis of non-native Curly Waterweed (*Lagarosiphon major*) in the Netherlands. Department of Environmental Science (Institute for Water and Wetland Research, Radboud University Nijmegen, The Netherlands).

Millenium Ecosystem Assessment (2005). Ecosystems and human well-being - Synthesis. Island Press.

Meyer, A., Combroux, I., et Trémolières, M. (2013). Dynamics of nutrient contents (phosphorus, nitrogen) in water, sediment and plants after restoration of connectivity in side-channels of the river Rhine. *Restoration Ecology* 21: 232–241.

Melzer, A., et Kaiser, R. (1986). Seasonal variations in nitrate content, total nitrogen, and nitrate reductase activities of macrophytes from a chalk stream in Upper Bavaria. *Oecologia* 69, 606–611.

Middelboe, A.L., et Markager, S. (1997). Depth limits and minimum light requirements of freshwater macrophytes. *Freshwater Biology* 37, 553–568.

Miller, A.J., et Cramer, M.D. (2005). Root nitrogen acquisition and assimilation. Dans *Root physiology: from gene to function*. Lambers, H., et Colmer, T.D. (eds.). Berlin/Heidelberg: Springer-Verlag.

Miller, S.W., Budy, P., et Schmidt, J.C. (2010). Quantifying macroinvertebrate responses to in-stream habitat restoration: applications of meta-analysis to river restoration. *Restoration Ecology* 18, 8–19.

Mitsch, W. (1993). Ecological engineering a cooperative role with the planetary life-support system. *Environmental Science and Technology* 27, 438–445.

Montégut, J. (2003). Le milieu aquatique - Tome II - Clé de détermination. ACTA.

Murphy, K.J., Rørslett, B., et Springuel, I. (1990). Strategy analysis of submerged lake macrophyte communities: an international example. *Aquatic Botany* 36, 303–323.

Nagasaka, M., Yoshizawa, K., Ariizumi, K., et Hirabayashi, K. (2002). Temporal changes and vertical distribution of macrophytes in Lake Kawaguchi. *Limnology* 3, 107–114.

Nagayama, S., Kawaguchi, Y., Nakano, D., et Nakamura, F. (2008). Methods for and fish responses to channel remeandering and large wood structure placement in the Shibetsu River Restoration Project in northern Japan. *Landscape and Ecological Engineering* 4, 69–74.

NF ISO 13878 (1998). Soil quality, determination of total nitrogen content by dry combustion (“elemental analysis”). AFNOR.

Nienhuis, P.H., Bakker, J.P., Grootjans, A.P., Gulati, R.D., et Jonge, V.N. de (2002). The state of the art of aquatic and semi-aquatic ecological restoration projects in the Netherlands. *Hydrobiologia* 478, 219–233.

Pachuta, K., et Molski, K. (1992). The effect of communities with *Elodea canadensis* on river flow. *Polskie Archiwum Hydrobiologii* 39, 51–64.

Pedersen, M.L., Friberg, N., Skriver, J., Baattrup-Pedersen, A., et Larsen, S.E. (2007). Restoration of Skjern River and its valley—Short-term effects on river habitats, macrophytes and macroinvertebrates. *Ecological Engineering* 30, 145–156.

Pedersen, T.C.M., Baattrup-Pedersen, A., et Madsen, T.V. (2006). Effects of stream restoration and management on plant communities in lowland streams. *Freshwater Biology* 51, 161–179.

Petchey, O.L., et Gaston, K.J. (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5, 402–411.

Petchey, O.L., et Gaston, K.J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9, 741–758.

Pípalová, I. (2002). Initial impact of low stocking density of grass carp on aquatic macrophytes. *Aquatic Botany* 73, 9–18.

Poole, G.C. (2002). Fluvial landscape ecology: addressing uniqueness within the river discontinuum. *Freshwater Biology* 47, 641–660.

Preston, C.D. (1995). Pondweeds of Great Britain and Ireland. Botanical Society of the British Isles.

Puijalon, S., et Bornette, G. (2004). Morphological variation of two taxonomically distant plant species along a natural flow velocity gradient. *New Phytologist* 163, 651–660.

R Core Team (2012). R: a language and environment for statistical. R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org>.

Rey, F. (2009). L'écologie de la restauration au service de l'ingénierie écologique : application au contrôle de l'érosion en montagne. 1ères Journées-Ateliers du Réseau REVER, 15-16 janvier 2009.

Riis, T. (2008). Dispersal and colonisation of plants in lowland streams: success rates and bottlenecks. *Hydrobiologia* 596, 341–351.

Riis, T., et Biggs, B.J.F. (2003). Hydrologic and hydraulic control of macrophyte establishment and performance in streams. *Limnology and oceanography* 48, 1488–1497.

Riis, T., Biggs, B.J.F., et Flanagan, M. (2004). Colonisation and temporal dynamics of macrophytes in artificial stream channels with contrasting flow regimes. *Archiv Für Hydrobiologie* 159, 77–95.

Riis, T., et Sand-Jensen, K. (2001). Historical changes in species composition and richness accompanying perturbation and eutrophication of Danish lowland streams over 100 years. *Freshwater Biology* 46, 269–280.

Riis, T., Sand-Jensen, K., et Larsen, S.E. (2001). Plant distribution and abundance in relation to physical conditions and location within Danish stream systems. *Hydrobiologia* 448, 217–228.

Riis, T., et Sand-Jensen, K. (2006). Dispersal of plant fragments in small streams. *Freshwater biology*

51, 274–286.

Robach, F., Hajnsek, I., Eglin, I., et Trémolières, M. (1995). Phosphorus sources for aquatic macrophytes in running waters : water or sediment ? Dans *Acta Botanica Gallica*. Société botanique de France.

Robach, F., Thiébaud, G., Trémolières, M., et Muller, S. (1996). A reference system for continental running waters: plant communities as bioindicators of increasing eutrophication in alkaline and acidic waters in north-east France. *Hydrobiologia* 340, 67–76.

Rodriguez, S., et Verdon, J.-P. (1996). Guide pratique de détermination générique des algues macroscopiques d'eau douce. Ministère de l'Environnement.

Sand-Jensen, K. (1998). Influence of submerged macrophytes on sediment composition and near-bed flow in lowland streams. *Freshwater Biology* 39, 663–679.

Sand-Jensen, K. (2003). Drag and reconfiguration of freshwater macrophytes. *Freshwater Biology* 48, 271–283.

Sand-Jensen, K., Andersen, K., et Andersen, T. (1999). Dynamic properties of recruitment, expansion and mortality of macrophyte patches in streams. *International review of hydrobiology* 84, 497–508.

Sand-Jensen, K., Riis, T., Vestergaard, O., et Larsen, S.E. (2000). Macrophyte decline in Danish lakes and streams over the past 100 years. *Journal of Ecology* 88, 1030–1040.

Santamaría, L., et van Vierssen, W. (1997). Photosynthetic temperature responses of fresh- and brackish-water macrophytes: a review. *Aquatic Botany* 58, 135–150.

Schiemer, F., Baumgartner, C., et Tockner, K. (1999). Restoration of floodplain rivers: The “Danube restoration project.” *Regulated Rivers: Research & Management* 15, 231–244.

Schiemer, F., et Reckendorfer, W. (2004). Das Donau-Restaurierungsprojekt : ökologische

Auswirkungen. Abhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Österreich 34.

Schmitt, L., Maire, G., et Humbert, J. (2001). La puissance fluviale : définition, intérêt et limites pour une typologie hydro-géomorphologique de rivières. *Annales De Géomorphologie / Annals of Geomorphology / Zeitschrift Für Geomorphologie* 45, 201–224.

Schmitt, L., Maire, G., Nobelis, P., et Humbert, J. (2007). Quantitative morphodynamic typology of rivers: a methodological study based on the French Upper Rhine basin. *Earth Surface Processes and Landforms* 32, 1726–1746.

Schmitt, L., Lafont, M., Trémolières, M., Jezequel, C., Vivier, A., Breil, P., Namour, P., Valin, K., et Valette, L. (2011). Using hydro-geomorphological typologies in functional ecology: Preliminary results in contrasted hydrosystems. *Physics and Chemistry of the Earth, Parts A/B/C* 36, 539–548.

Schmitt, L., Lebeau, M., Trémolières, M., Defraeye, S., Coli, C., Denny, E., Beck, T., Dillinger, M., Dor, J.C., Gombert, P., Gueidan, A., Manne, S., Party, J.P., Perrotey, P., Piquette, M., Roeck, U., Schnitzler, A., Sonnet, O., Vacher, J.P., Vauclin, V., Weiss, M., Zacher, N., et Wilms, P. (2009). Le « Polder » d'Erstein : objectifs, aménagements et retour d'expérience sur cinq ans de fonctionnement et de suivi scientifique environnemental (Rhin, France). *Ingénieries Eau-Agriculture-Territoires N°Spécial*, 67–84.

Schneider, S., et Melzer, A. (2004). Sediment and water nutrient characteristics in patches of submerged macrophytes in running waters. *Hydrobiologia* 527, 195–207.

Schuett-Hames, D., Pleus, A., Bullchild, L., et Hall, S. (1994). Timber-fish-wildlife ambient monitoring program manual. TFW-M-94-001. Northwest Indian Fisheries Commission.

Schwab, A., Cyffka, B., Stammel, B., Haas, F., et Kiehl, K. (2008). Restoring river/floodplain interconnection to preserve riparian vegetation in the Danube floodplain between Neuburg and Ingolstadt (Bavaria/Germany). 238, 1–4, dans Decleer, K. (ed). *Proceedings of the 6th European Conference on Ecological Restoration*. Ghent.

Small, A.M., Adey, W.H., Lutz, S.M., Reese, E.G., et Roberts, D.L. (1996). A macrophyte-based rapid biosurvey of stream water quality: restoration at the watershed scale. *Restoration Ecology* 4, 124–145.

Société d'Etude de la Flore d'Alsace (1982). Flore d'Alsace 2ème édition. Société d'Etude de la Flore d'Alsace.

Sørensen, T.A. (1948). A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content, and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Biologiske Skrifter* 5, 1–34.

Spencer, D.F., et Ksander, G.G. (1992). Influence of temperature and moisture on vegetative propagule germination of *Potamogeton* species: implications for aquatic plant management. *Aquatic Botany* 43, 351–364.

Spencer, D.F., et Ksander, G.G. (2003). Nutrient limitation of *Zannichellia palustris* and *Elodea canadensis* growing in sediments from Fall River, California. *Journal of Freshwater Ecology* 18, 207–213.

Stefanik, K.C., et Mitsch, W.J. (2012). Structural and functional vegetation development in created and restored wetland mitigation banks of different ages. *Ecological Engineering* 39, 104–112.

Szozkiewicz, K., Ferreira, T., Korte, T., Baattrup-Pedersen, A., Davy-Bowker, J., et O'Hare, M. (2006). European river plant communities: the importance of organic pollution and the usefulness of existing macrophyte metrics. *Hydrobiologia* 566, 211–234.

Thiébaud, G. (2005). Does competition for phosphate supply explain the invasion pattern of *Elodea* species? *Water Research* 39, 3385–3393.

Thiébaud, G. (2006). Rapport final - Programme de recherche Invasions Biologiques : «Etude comparative de deux espèces végétales aquatiques invasives en France : *Elodea nuttallii* et *E. canadensis*. Stratégies adaptatives, facteurs écologiques polymorphisme génétique des espèces, Contribution au contrôle du phénomène invasif ».

Thiebaut, G., et Muller, S. (2003). Linking phosphorus pools of water, sediment and macrophytes in running waters. *Annales De Limnologie - International Journal of Limnology* 39, 307–316.

Thompson, K., et Grime, J.P. (1979). Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology* 67, 893–921.

Trémolières, M. (2004). Les habitats aquatiques. Pages 61–111 Dans CSA et ONF (2004). Référentiel des habitats reconnus d'intérêt communautaire de la bande rhénane: description, états de conservation et mesures de gestion. Programme LIFE Nature de conservation et restauration des habitats de la bande rhénane.

Trémolières, M., Combroux, I., Herrmann, A., et Nobelis, P. (2007). Conservation status assessment of aquatic habitats within the Rhine floodplain using an index based on macrophytes. *Annales De Limnologie - International Journal of Limnology* 43, 233–244.

Trémolières, M., Eglin, I., Roeck, U., et Carbiener, R. (1993). The exchange process between river and groundwater on the Central Alsace floodplain (Eastern France). *Hydrobiologia* 254, 133–148.

Trémolières, M., Roeck, U., Klein, J.P., et Carbiener, R. (1994). The exchange process between river and groundwater on the central Alsace floodplain (Eastern France): II. The case of a river with functional floodplain. *Hydrobiologia* 273, 19–36.

Trémolières, M., et Szwab, A. (2007). Distribution of aquatic macrophytes in the former channels according to the degree of connection to the Upper Rhine (Alsace, France). Pages 111–122 dans Trémolières, M., et Schnitzler, A., éditeurs. Floodplain protection, restoration, management. Why and how? Lavoisier.

Tremp, H. (2007). Spatial and environmental effects on hydrophytic macrophyte occurrence in the Upper Rhine floodplain (Germany). *Hydrobiologia* 586, 167–177.

Trexler, J.C. (1995). Restoration of the Kissimmee River: A Conceptual Model of Past and Present Fish

Communities and Its Consequences for Evaluating Restoration Success. *Restoration Ecology* 3, 195–210.

Tutin, T.G., Heywood, V.H., Burges, N.A., Moore, D.M., Valentine, D.H., Walters, S.M., et Webb, D.A. (eds) (1964-1980). *Flora Europaea*. Cambridge University Press.

Tyson, R. V. (1995). *Sedimentary organic matter*. Chapman & Hall.

UE (2007). *Communication de la Commission au Parlement européen et au Conseil - Vers une gestion durable de l'eau dans l'Union européenne - Première étape de la mise en œuvre de la directive-cadre sur l'eau 2000/60/CE*.

Van den Berg, M.S., Joosse, W., et Coops, H. (2003). A statistical model predicting the occurrence and dynamics of submerged macrophytes in shallow lakes in the Netherlands. *Hydrobiologia* 506-509, 611–623.

Vannote, R.L., Minshall, G.W., Cummins, K.W., Sedell, J.R., et Cushing, C.E. (1980). The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37, 130–137.

Villéger, S., Mason, N.W.H., et Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89, 2290–2301.

Voies Navigables de France (2008). *Mission de suivi scientifique du Polder d'Erstein. Rapports année 5. 2008 Facteurs physico-chimiques*.

Wang, J.-W., Yu, D., Xiong, W., et Han, Y.-Q. (2008). Above- and belowground competition between two submersed macrophytes. *Hydrobiologia* 607, 113–122.

Weller, M.W. (1995). Use of two waterbird guilds as evaluation tools for the kissimmee river restoration. *Restoration Ecology* 3, 211–224.

Welti, N., Bondar-Kunze, E., Tritthart, M., Pinay, G., et Hein, T. (2012). Nitrogen dynamics in complex

Danube River floodplain systems: effects of restoration. *River Systems* 20, 71–85.

White, P.S., et Walker, J.L. (1997). Approximating nature's variation: selecting and using reference information in restoration ecology. *Restoration Ecology* 5, 338–349.

Willby, N.J., Abernethy, V.J., et Demars, B.O.L. (2000). Attribute-based classification of European hydrophytes and its relationship to habitat utilization. *Freshwater Biology* 43, 43–74.

Wintenberger, C. (2010). Etude de la dynamique hydro-sédimentaire d'anciens bras morts reconnectés au Rhin. Mémoire de Master 1. Faculté de Géographie et d'Aménagement de Strasbourg - Université de Strasbourg.

Communications

Articles :

Meyer, A., Combroux, I., et Trémolières, M. (2013). Dynamics of nutrient contents (phosphorus, nitrogen) in water, sediment and plants after restoration of connectivity in side-channels of the river Rhine. *Restoration Ecology* 21, 232–241.

Meyer, A., Combroux, I., Schmitt, L., et Trémolières, M.. Vegetation dynamics in side-channels reconnected to the Rhine River: what are the main factors controlling communities trajectories after restoration? *Hydrobiologia*, DOI 10.1007/s10750-013-1512-y.

Présentations :

Meyer, A., Combroux, I., et Trémolières, M. (2010). Role of phosphorus in recolonisation processes after restoration of connectivity in Rhine side-channels. *7th European Conference on Ecological Restoration*. Society for Ecological Restoration, Avignon.

Combroux, I., Meyer, A., Grac, C., et Trémolières, M. (2010). Vegetation dynamics after restoration of connectivity in Rhine side channels. *7th European Conference on Ecological Restoration*. Society for Ecological Restoration, Avignon.

Meyer, A., Combroux, I., Grac, C., Schmitt, L., et Trémolières, M. (2011). Plant and macro-invertebrate dynamics in Rhine side-channels after restoration. *International Conference on the Status and Future of the World's Large Rivers*. BOKU - University of Natural Resources and Life Sciences, Vienna.

Meyer, A. (2011). La restauration des bras morts. *Atelier Nature-Société : Séminaire Biodiversité*. UdS-CRESS-LHyGeS, Strasbourg.

Meyer, A., Combroux, I., et Trémolières, M. (2012). Dynamics of plant colonization after reconnection of Rhine side channels. *8th European Conference on Ecological Restoration*. University of South Bohemia, Poznan.

Résumé

Durant les 20 dernières années d'anciens bras latéraux du Rhin ont été restaurés par reconnexion au cours principal. L'objectif de cette thèse est d'évaluer l'efficacité de la restauration et de vérifier si l'écosystème aquatique a retrouvé sa fonctionnalité. Les communautés végétales aquatiques sont utilisées ici comme indicateurs de ces changements. De nombreux facteurs ont été mesurés : les communautés végétales, leurs traits biologiques, les flux et stocks de diaspores, la chimie de l'eau, du sédiment et des plantes, l'hydro-géomorphologie. Cette étude a été menée dans 9 sites restaurés et 3 sites de référence. Trois communautés végétales ont été identifiées : une "eutrophe", une "mésotrophe", et une "rhéophile". La composition de ces communautés est liée aux conditions physiques et trophiques, et aux flux de diaspores. Les reconnexions ont permis aux sites restaurés de retrouver des communautés et une fonctionnalité écologique semblables à celles des sites de référence.

Mots-clés : écologie de la restauration, écologie végétale, reconnexion, rivière, macrophytes, Rhin, nutriments, hydro-géomorphologie.

Résumé en anglais

During the last 20 years, side channels of the Rhine have been reconnected to the main course. The objective of this thesis is to assess the efficiency of restoration and the recovery of the ecosystems functionality. The aquatic plant communities were used as indicators of changes. Many factors were monitored: plant communities, their biological characteristics, flux and bank of propagules, the chemistry of water, sediment and plants, hydro-geomorphology. This study was conducted in 9 restored sites and 3 reference sites. Three aquatic plant communities were identified: eutrophic, mesotrophic and rheophilic. The composition of these communities is first linked to physical conditions and second to trophic level, together with flux of propagules. Reconnections allowed the restored sites to exhibit communities and ecological functioning similar to reference sites, in a relatively short time.

Key words: restoration ecology, vegetation ecology, reconnection, river, macrophytes, Rhine, nutrients, hydro-geomorphology.