



Biodiversité et génie végétal : réponse taxonomique et fonctionnelle de la flore vasculaire riveraine à la stabilisation de berge

Thèse

Maxime Tisserant

Doctorat en biologie végétale
Philosophiæ doctor (Ph. D.)

Québec, Canada

© Maxime Tisserant, 2020

Résumé

Le génie végétal est reconnu comme une approche efficace pour stabiliser une berge dégradée tout en apportant une plus-value écologique à l'ouvrage. Toutefois, la contribution de ces ouvrages de stabilisation de berge à la diversité végétale riveraine ainsi que les mécanismes sous-jacents sont encore mal connus. L'objectif de cette thèse de doctorat est d'évaluer la réponse des communautés végétales à la stabilisation de berge, et de déterminer les processus structurant la végétation. La flore vasculaire riveraine a été inventoriée dans 124 sites du Québec, principalement dans les Basses terres du Saint-Laurent. La diversité végétale de berges stabilisées et naturelles a d'abord été caractérisée, pour mettre en lumière la contribution du génie végétal au maintien d'une végétation diversifiée sur les berges, par comparaison avec les berges naturelles et les enrochements. Une chronoséquence a ensuite permis de documenter la capacité du génie végétal à initier une succession de la végétation vers des stades post-pionniers. Finalement, les mécanismes écologiques structurant les communautés végétales riveraines ont été identifiés sur les berges de génie végétal et sur les berges naturelles. J'ai pu démontrer le retour d'une diversité alpha importante sur les berges de génie végétal, accompagné d'une grande richesse en d'espèces indigènes et hydrochores. En revanche, la composition des communautés sur les berges de génie végétal semblait plus homogène que celle des enrochements ou des berges naturelles, et dépendait de l'ordre de Strahler du cours d'eau (position du site dans le bassin hydrographique). Les techniques de génie végétal induisaient un changement temporel dans la composition des communautés suivant le schéma classique de succession végétale, aboutissant avec le temps à un retour d'espèces post-pionnières ligneuses, compétitrices et tolérantes au stress et à l'ombre. Les communautés de berges stabilisées avec du génie végétal semblaient principalement structurées par les mécanismes de colonisation de l'habitat riverain, liés à la dispersion des graines et aux processus agissant à l'échelle du paysage. En somme, ces travaux permettent une meilleure compréhension des effets de la stabilisation de berge sur la flore riveraine, et proposent des pistes de recherche pour améliorer les pratiques de restauration de la végétation riveraine en contexte de stabilisation de berge.

Abstract

Bioengineering is an alternative approach to hard civil engineering to stabilize unstable or eroding riverbanks while promoting a high ecological value. However, the contribution to bioengineered riverbanks to riparian plant diversity and the underlying processes at play are still largely unknown. This thesis aims to assess the response of riparian plant communities to riverbank stabilization, and to determine the processes structuring the vegetation. Vascular plant species of riparian habitats have been inventoried at 124 sites in Québec, mainly in the Saint Lawrence lowlands. First, the plant diversity of stabilized and natural riverbanks was characterized to shed light on the contribution of bioengineering to the recovery of a biodiverse riparian vegetation, compared to riprapped and natural sites. Second, a chronosequence was used to investigate the potential of bioengineering techniques to initiate vegetation succession toward post-pioneer stages. Finally, ecological mechanisms shaping riparian plant communities were evaluated on bioengineered and natural riverbanks. I demonstrated that bioengineering promoted a highly diverse vegetation, associated with great richness in native and hydrochorous species. Yet, community composition of bioengineered riverbanks was more homogeneous, compared to those of riprap or natural sites, and were dependent on the stream order (localization in the watershed). Bioengineering started a temporal shift of the vegetation following the classic vegetation succession scheme, with the recovery of ligneous post-pioneer species, competitive, stress- and shade-tolerant. Plant communities of bioengineered riverbanks was structured by mechanisms related to habitat colonization, linked to the dispersal vector and landscape-scale processes. Altogether, this thesis gives a deeper understanding of riverbank stabilization effects on riparian flora, and suggest promising future research to diagnose the restoration success of a stabilization operation involving bioengineering.

Table des matières

Résumé	iii
Abstract	v
Table des matières	vii
Liste des tableaux	x
Liste des figures	xi
Liste des annexes	xvi
Remerciements	xviii
Avant-propos	xxi
Introduction générale	1
Contexte historique et géographique des hydrosystèmes du Québec méridional	2
Situation des milieux riverains au Québec	2
Géologie particulière et risques naturels dans un territoire densément peuplé	3
La place du génie végétal pour la stabilisation de berge au Québec	5
Écologie des milieux riverains	9
Caractérisation et rôles écologiques	9
Processus structurants	12
Diversité des communautés végétales riveraines	17
Génie végétal en berge de rivière	20
Définitions et objectifs	21
Génie végétal et restauration écologique	22
Importance des techniques et des espèces utilisées	25
Objectifs, organisation et méthodologie de la thèse	29
Hypothèses et prédictions	30
Sélection de sites	31
Chapitre 1	37
Controlling erosion while promoting plant biodiversity : a comparison of riverbank stabilization techniques	37
Résumé	38
Abstract	39
Introduction	40
Material and methods	42
Study area	42
Riverbank stabilization techniques studied	43
Sampling design	44
Botanical surveys	44

Statistical analyses	45
Results	46
Discussion	49
Bioengineering promotes rich plant communities	50
Bioengineering induces successional trajectories towards natural riparian systems	51
Bioengineering benefits depend on stream order	52
Management implications	52
Acknowledgments	53
References	54
Supplementary material	58
Chapitre 2	71
Diversity and succession of riparian plant communities along riverbanks bioengineered for erosion control : a case study in the foothills of the alps and the jura mountains	71
Résumé	72
Abstract	73
Introduction	74
Material and methods	76
Study area and sampling design	76
Vegetation survey	77
Plant species groups	78
Environmental variables	79
Statistical analysis of vegetation	79
Results	80
Effect of the type of stabilization structure and age on species richness and density	80
Effect of type of stabilization structure and age on species composition	85
Discussion	86
Bioengineering and ripraps lead to different plant species diversity and composition	86
Successional trajectories also differ in bioengineered and riprap sites	87
Conclusion	88
Acknowledgments	89
References	90
Supplementary material	95
Chapitre 3	112
Using functional traits to study environmental determinants of vegetation in bioengineered riverbanks compared to natural riparian habitats	112
Résumé	113
Abstract	114

Introduction	115
Material and methods	117
Study area	117
Site selection	117
Floristic data	118
Plant traits	118
Environmental data	119
Data analysis	120
Results	122
Functional differences	122
Multiscale drivers of plant functional structure	123
Trait-environment relationships	124
Discussion	126
Response of functional composition	126
Trait-environment relationships	127
Implications for riverbanks restored by bioengineering techniques	128
Acknowledgments	129
References	130
Conclusion générale	135
Synthèse des résultats et implications pour la restauration	137
Limites de l'étude et perspectives de recherche	140
Bibliographie	147

Liste des tableaux

Tableau 1.1. Correspondance entre les lits d'un cours d'eau et les débits associés. Les couleurs utilisées reprennent celles des différents lits illustrés dans la Figure 1.4. La colonne 'Commentaires' précise pour chaque lit les niveaux d'eau et le contexte hydromorphologique associé (e.g. espace de liberté). Le niveau correspondant à la ligne des hautes eaux est également précisé.	11
Tableau 1.2. Répartition des sites selon les cinq catégories de berge (les berges naturelles et les quatre techniques de stabilisation), avec les effectifs et l'échelle temporelle pour chaque catégorie.	34
Table 3.1. Variations in the pool (cumulative number of species in all sites) and the mean (\pm SD) of riparian plant species richness in relation to the type of stabilization structure. Letters indicate homogeneous groups of stabilization structure types after Monte Carlo randomization tests ($n = 999$).	81
Table 3.2. Top-ranking models predicting richness and density of total, non-native, hygrophilous, ruderal, shade-tolerant, and competitive plant species in relation to stabilization structure age and type in the foothills of the Alps and Jura Mountains (France and Switzerland), as assessed with Akaike's information criterion corrected for small sample size (AICc). The number of parameters estimated, including the intercept and random effect (k), AICc, AICc weight (W) and marginal coefficient of determination for fixed effects (R^2), are provided (details on all a priori models are reported in Suppl. Mat. 3.6). "Structure" refers to the riverbank stabilization types.	81
Table 3.3. Estimated coefficients (Estimate (\pm SE)) and confidence intervals (95 % CI) for each variable used to predict the richness and density of total, non-native, hygrophilous, ruderal, shade-tolerant, and competitive plant species in relation to stabilization structure type and age in the foothills of the Alps and the Jura Mountains (France and Switzerland). The 95 % confidence interval of coefficients in bold excluded 0 ("-" indicates no possible estimate and associated standard errors). More details on all a priori models developed and their parameters are given in Suppl. Mat. 3.6.	83
Table 4.1. List and description of the nine plant traits selected to characterize the 283 plant species.	119
Table 4.2. List and description of the 12 environmental variables measured at the 32 sampled riparian sites.	120

Liste des figures

- Figure 1.1. Inventaire des demandes d'intervention pour des glissements de terrain au Québec entre 1975 et 2005 au MTQ (points verts) et répartition des dépôts argileux postglaciaires caractéristiques des Basses terres du Saint-Laurent (trame grise). Carte tirée de Demers et al. (2008). 4
- Figure 1.2. Exemples de glissement de terrain en argiles sensibles à proximité d'un cours d'eau, induits par la présence d'une route (gauche, rivière Saint-François) ou par l'érosion du cours seulement (droite, rivière Du Gouffre). Photographies : Maxime Tisserant. 5
- Figure 1.3. Travaux de stabilisation de berge décrits comme du génie végétal sur la rivière Du Berger, Capitale Nationale. Malgré un lit naturellement enroché et une section subissant probablement de fortes contraintes d'érosion, la partie enrochée de l'ouvrage monte bien au-delà d'un aménagement typique de génie végétal, et de la ligne des hautes eaux. On voit bien ici que la partie végétale n'assure pas la stabilisation du sol de berge. Bien qu'il soit essentiel de prendre en compte l'ensemble des aspects caractérisant le milieu (fonctionnement morphodynamique, écologie, composition du paysage) et les enjeux justifiant un ouvrage de stabilisation, il est aussi important de ne pas surdimensionner la technique de protection de pied de berge. Photographie : Maxime Tisserant. 8
- Figure 1.4. Illustration simplifiée des différents lits fluviaux 10
- Figure 1.5. Effets des perturbations hydrologiques sur la végétation riveraine. Les perturbations hydrologiques agissent en créant de l'espace disponible pour le recrutement de nouveaux individus, et en régénérant les communautés végétales. Les perturbations hydrologiques étant générées par le cours d'eau et les propagules étant dispersées depuis les zones à l'amont, la configuration du paysage conditionne majoritairement les phases de recrutement et d'établissement. En l'absence de nouvelle perturbation, la végétation va tendre vers des stades de succession matures, régis par des processus autogènes. Figure adaptée de Tabacchi et al. (1998). 13
- Figure 1.6. Branche de *Salix interior* retrouvée au bord d'un cours d'eau. Cette branche de quelques dizaines de centimètres de long, probablement arrachée en amont par les crues, s'est enracinée sur la berge par différenciation de certains méristèmes axillaires en méristèmes racinaires. Photographie : Maxime Tisserant 15
- Figure 1.7. Relations entre la composition des communautés végétales riveraines et les fonctions de l'écosystème, d'après Lavorel et Garnier (2002). 16
- Figure 1.8. Exemple d'espèces fréquemment rencontrées dans les milieux riverains. De gauche à droite et de haut en bas : *Symphyotrichum puniceum* (L.) Á. Löve & D. Löve (photographie : Maxime Tisserant), *Impatiens capensis* Meerburgh (photographie : Gilles Ayotte), *Symphyotrichum novi-belgii* (L.) G.L. Nesom (photographie : Maxime Tisserant), *Lobelia cardinalis* L. (photographie : Maxime Tisserant), *Apocynum androsaemifolium* L. (photographie : Gilles Ayotte), *Solidago canadensis* L. (photographie : Maxime Tisserant), *Eutrochium maculatum* (L.) E.E. Lamont (photographie : Gilles Ayotte). 19
- Figure 1.9. Exemples de vastes travaux de rectification de cours d'eau dans la Ville de Québec. À gauche, les grandes opérations de chenalisation de la rivière Saint Charles, avec des digues de béton recouvrant

les berges sur une distance de 4 km, maintenant "débétonnées". À droite, l'ancien méandre de la rivière Saint-Charles devenu l'actuel parc Victoria. Photographies : Société Historique de Québec	20
Figure 1.10. Exemple de restauration de cours d'eau en plaque de chocolat sur la rivière Aire (Suisse). Pour redonner un espace de liberté à la rivière, celle-ci a été déchenalisée, puis a pu retrouver sa dynamique naturelle à travers les bancs de sable en losange. Photographie : Biotec.	24
Figure 1.11. Diversité des systèmes racinaires d'espèces herbacées. Photographie : Nature Education (2012).	25
Figure 1.12. Variété des techniques de génie végétal. De gauche à droite et de haut en bas : tressage et matelas de branches, fascines, lits de plants et plançons, caisson végétalisé. Au centre : pieux vivants et tressage. Photographies : Maxime Tisserant.	27
Figure 1.13. Cas potentiels d'échec rencontrés dans les ouvrages de génie végétal, intervenant surtout durant les premières années après l'implantation de l'ouvrage. De gauche à droite : arrachage de l'ouvrage par les glaces, dessèchement des végétaux, affouillement du pied de berge. Photographies : Maxime Tisserant.	28
Figure 1.14. Schéma général de l'organisation de la thèse. Les principales questions de recherche liées à chacun des objectifs ci-dessous sont précisées, et les catégories de berge étudiées sont schématisées.	29
Figure 1.15. Carte de l'aire d'étude dans la province de Québec avec les 124 sites ayant fait l'objet d'un inventaire floristique, classés selon les catégories dans le Tableau 1.2 (eppdb : enrochement de pied de berge). Tel que la figure le montre, la plupart des sites se situent dans la province naturelle des Basses terres du Saint Laurent. Cette carte est une reproduction de celle fournie dans le Chapitre 2. L'encadré correspond à l'agrandissement de l'aire d'étude pour la Ville de Québec, présenté dans la Figure 1.16.	32
Figure 1.16. Aire et sites d'étude dans la Ville de Québec (zone grisée) et sur les cours d'eau avoisinants.	32
Figure 1.17. Physionomie de la végétation sur les berges stabilisées avec des techniques de génie végétal. Photographies du haut : ouvrages de génie végétal pur (utilisation de techniques issues du génie végétal sur toute la surface de la berge). Photographies du milieu : ouvrages de génie végétal avec un enrochement de pied de berge (génie végétal recouvrant la majeure partie de la berge, et protection du pied de berge avec un enrochement). Photographies du bas : ouvrages de génie mixte (enrochement recouvrant une plus grande proportion de la berge que la catégorie précédente, mais restreint à la zone située sous la ligne des hautes eaux). Les effectifs pour chaque type sont précisés dans le Tableau 1.2 et les aménagements schématiques de ces techniques, ainsi que l'enrochement, sont illustrés dans la Figure 2.2. Les cours d'eau sont précisés pour chaque site dans l'encadré. Photographies : Maxime Tisserant.	33
Figure 1.18. Physionomie de la végétation des berges naturelles, selon les deux critères de sélection: condition de dépôt de sédiment (colonne de gauche) et condition d'érosion (colonne de droite). Les cours d'eau sont précisés pour chaque berge dans l'encadré. La première ligne illustre les deux conditions (érosion ou dépôt de sédiment) d'une même rivière. Photographies : Maxime Tisserant.	35

Figure 2.1. Geographical location of the 124 sampling sites classified by riverbank types in the province of Québec (eastern Canada). Among types, "pure" bioengineering technique includes only plant material (cuttings) installed in fascine, wattling or brushmattress. "Keyed" bioengineering technique includes a rock toe protection. "Mixed" technique use partly riprap to stabilize the bank, below the bankfull. "Riprap" technique is a purely civil engineering technique using mineral material. 42

Figure 2.2. Schematic cross sections of the four types of stabilization structures and the three riverbank levels where plant communities were assessed at each site. Shoreline is right above the mean water level, bankfull is the high water level and upper bank is above the maximal water level, in the bank slope. 43

Figure 2.3. Boxplots showing richness of total, native and hydrochorous species (species number), and β -diversity (LCBD indices) among riverbank types for upper bank, bankfull and shoreline levels. The bold lines of the box represent the median value, and open circle the outliers. Letters above boxes indicate statistical homogeneous groups (Tukey HSD post-hoc test, $p < 0.05$). For each type of site, arrows pointing upward or downward indicate an increase or decrease of species richness with time, respectively, with yearly percentage of change indicated by numbers above arrows. The effect of time was tested with linear models with the interaction for the types of site. The absence of an arrow means no temporal change. See Supplementary material 1 for linear relations between diversity estimates and time. 47

Figure 2.4. The mean (± 1 SE) species richness and LCBD indices over the four stream categories for the four types of stabilization structures, expressed as the difference between stabilized and natural riverbanks. Two factors ANOVA where only the effect of Stream category was significant; Richness : $F(1,76) = 3.066$, $p = 0.08$; LCBD indices : $F(1,76) = 8.949$, $p = 0.004$. 48

Figure 2.5. Plant community composition dynamics along time since stabilization, for the four types of stabilization structures and for upper bank, bankfull and shoreline levels. The figure shows site (left) and mean species (right) scores for eight ecological groups, from the first axis of a redundancy analysis constrained by time. Planted and sown species were removed from the analysis. Generalist species are the most common species at all sites (*Impatiens capensis*, *Taraxacum officinalis*, *Phalaris arundinacea*, *Vicia cracca*, *Solidago canadensis*, *Equisetum arvense*, *Bidens frondosa*, *Lythrum salicaria*, *Eutrochium maculatum*, and *Acer negundo*). Species groups and individual species with positive or negative value are related to older or younger sites, respectively. Only species with the highest scores are listed. 49

Figure 3.1. Study sites with riverbank protection structures in the foothills of the Alps and the Jura Mountains (France and Switzerland). 76

Figure 3.2. Schematic drawing of the three types of riverbank stabilization structures : "Pure" bioengineering technique, with plant material only, "Mixed" technique combining civil and bioengineering techniques, "Riprap" protection, with mineral material only. Adapted from Figure 1, Cavallé et al., 2013. 77

Figure 3.3. Variation in species richness (i.e., number of species) of (a) total, (b) non-native, (c) hygrophilous, (d) ruderal, (e) shade-tolerant, and (f) competitive plant species in relation to stabilization structure age and among pure ($n = 15$) and mixed ($n = 13$) bioengineering and riprap ($n = 14$) stabilization structures in the foothills of the Alps and the Jura Mountains (France and Switzerland). 82

Figure 3.4. Variation in species density (frequency of occurrence with vertical overlap) of (a) total, (b) non-native, (c) hygrophilous, (d) ruderal, (e) shade-tolerant, and (f) competitive plant species in relation to stabilization structure age and among pure (n = 15) and mixed (n = 13) bioengineering and riprap (n = 14) stabilization structures in the foothills of the Alps and the Jura Mountains (France and Switzerland). 82

Figure 3.5. Biplot of the first two axes of a canonical analysis of principal coordinates (CAP) of plant species composition in the foothills of the Alps and the Jura Mountains (France and Switzerland). Only the scores of the most determinant species (higher deviance) and the scores of sites are displayed. Symbols of site scores represent the three different stabilization structure types. The size of the symbols is proportional to the time since completion of the stabilization work. Native species are shown in blue, non-native in red (the complete list of species with univariate tests for age, structure and their interaction is reported in Suppl. Mat. 3.7). Contribution of the constrained model (R^2 adjusted) and CAP axes 1 and 2 to the variation of community composition is provided in the upper right corner and the two axes, respectively. The grey lines connect each site to the centroid of the corresponding riverbank stabilization type. 85

Figure 4.1. Differences of three diversity estimates and plant trait CWM between bioengineered (blue; n=16) and natural (green; n=16) riparian sites. The p-values for natural-bioengineered differences in CWM distributions were obtained from Tukey HSD tests for diversity estimates, a null model approach for leaf-height-seed traits and χ^2 tests for the others. 122

Figure 4.2. Variation partitioning results of the distribution of diversity estimates and plant functional trait CWM for bioengineered (B) and natural (N) sites. Individual fraction of variation explained by the local conditions, the hydrological context, the landscape anthropogenic disturbances or the time is measured by R^2 adj from redundancy analysis and it is hatched if it is statistically significant ($p < 0.05$). 123

Figure 4.3. Standardized effect sizes of significant environmental variables after model selection on diversity estimates and plant functional trait CWMs, for bioengineered and natural sites. Points are standardized effect sizes and bars are their standard error. The further away a point is from the zero line, the stronger was the effect of the variable. Both explanatory and explained variables were standardized, and are thus comparable. Points included in the shaded area [-0.2;0.2] represent poor standardized effect size while points apart from the shaded area represent medium to strong standardized effect size. 124

Figure 4.4. Variation in plant functional trait CWM with significantly different values between bioengineered natural sites in relation to a set of select explanatory variables after model selection. Variance is represented by the 95% confidence interval (shaded areas) for quantitative explanatory variables and standard error bars for qualitative explanatory variable. Adjusted coefficient of correlation (R^2) of the linear model 'Variable x Type of site' with significant interaction (\cap) and p-value are provided. 125

Figure 5.1. Principaux résultats replacés dans l'organisation générale de la thèse. 136

Figure 5.2. Changement de physionomie de la végétation après l'implantation d'un matelas de branches ou de couches de branches à rejet pour stabiliser la berge (âge des sites en années dans les encadrés). Photographies : Maxime Tisserant. 138

Figure 5.3. Place du génie végétal sur le continuum de restauration écologique. Les stades 1 à 5 permettant d'évaluer les opérations de restauration écologique sont détaillées dans la Figure 5.4. Diagramme tiré de Gann et al. (2019). 139

Figure 5.4. Roue à 5 stades permettant d'évaluer les opérations de restauration écologique selon les compartiments définis par la Society for Ecological Restoration. Les différents compartiments sont: Composition en espèces, Diversité structurelle, Fonctions de l'écosystème, Échanges externes, Absence de menaces et Conditions physiques du milieu. Basés sur les résultats de ma thèse, les caractéristiques du milieu riverain restauré avec des projets de génie végétal sont entourées en rouge. Diagramme tiré de Gann et al. (2019). 139

Figure 5.6. Variabilité de la physionomie des ouvrages d'enrochement de berge selon leur âge en années (précisé dans l'encadré pour chaque sous-figure). Le degré de végétalisation (intentionnelle ou spontanée) dans l'ouvrage semble indépendant de l'âge de l'enrochement, jusqu'à 21 ans après l'implantation. Photographies : Maxime Tisserant. 144

Liste des annexes

- Suppl. Mat. 2.1. List of the 542 species and 20 taxa recorded at the 124 studied sites, sorted by growth forms. The species groups used in analyses, i.e. capacity to disperse by hydrochory, status in Québec and Grime C-S-R strategies, are provided for each species. Species in bold are the most common species at all sites (more than 60 % of occurrence) forming the generalist species group. 58
- Suppl. Mat. 2.2. Plots showing the response of total richness, native and hydrochorous species richness and LCBD indices over time (number of years since stabilization) for the four stabilization structures and the three riverbank levels. Linear regression lines are shown for the four stabilization structures, with the 95% confidence interval in gray. The correlation coefficient of the linear regression for the model Time x Stabilization structure are provided. Significance levels : $p^* < 0.05$; $p^{**} < 0.01$; $p^{***} < 0.001$. No regression lines means no effect of time. 68
- Suppl. Mat. 2.3. The mean (± 1 SE) species richness (solid line) and LCBD indices (dashed line) over the four stream categories for natural sites. ANOVA Stream category; Richness : $F(1,38) = 3.85$, $p = 0.06$; LCBD indices : $F(1,38) = 4.82$, $p = 0.03$. 69
- Suppl. Mat. 3.1. Main characteristics of the riverbank sites (Year = year when stabilization infrastructure was completed). “Site proximity” refers to a categorical variable grouping sites within a 20 km radius, which was used as a random effect in the statistical analyses (see Methods section). 95
- Suppl. Mat. 3.2. List of the 261 plant species inventoried at the 42 riverbank sites, with the origin in the Alps and the Jura regions based on their chorology (Julve, 1998), Ellenberg indicator values for soil humidity and luminosity (Ellenberg et al., 1992), and Grime's C-S-R strategies (Pierce et al., 2017; only competitive and ruderal strategies were taken into account in this study). 96
- Suppl. Mat. 3.3. Averages and ranges of environmental variables among structure types, p-value based on one-way ANOVAs and Tukey's HSD post hoc tests between pairs of stabilization structures. 102
- Suppl. Mat. 3.4. Further methodological details for the multivariate generalized linear model applied to abundance data, using the mvabund package (Wang et al., 2014). The flow of model-based analysis follow the one found in Warton et al. (2015). 103
- Suppl. Mat. 3.5. Species accumulation curves (\pm standard deviation) for comparing the (a) total, (b) non-native, (c) hygrophilous, (d) ruderal, (e) shade-tolerant and (f) competitive plant species pool among pure ($n = 15$) and mixed ($n = 13$) bioengineering and riprap ($n = 14$) stabilization structures in the foothills of the Alps and the Jura Mountains (France and Switzerland). Letters indicate significant differences among the curves for the different techniques, based on Monte Carlo randomization tests. 105
- Suppl. Mat. 3.6. All a priori models predicting richness and density of total, non-native, hygrophilous, shade-tolerant, ruderal and competitive plant species to stabilization structure age and type in the foothills of the Alps and Jura Mountains (France and Switzerland), as assessed with Akaike's information criterion corrected for small sample size (AICc). The number of parameters estimated (k), AICc, delta AICc (Δ AICc), AICc weight (W) and marginal coefficient of determination for fixed effect (R^2 GLMM) are provided. A

summarized version of this table with the top-ranking models is presented in Table 3.2 of the article. “Structure” refers to the riverbank stabilization types. 106

Suppl. Mat. 3.7. Univariate tests for density of each plant species separately and associated P-values. P-values have been adjusted to control for multiple testing across species, using a resampling-based implementation of Holm's step-down multiple testing procedure. To facilitate interpretation, mean density of plant species, at the riverbank scale, is provided for pure, mixed and riprap stabilization structures as well as for young (i.e. < 5 years) and old (i.e. \geq 5 years) stabilization structures. 108

Remerciements

Pour bien appréhender l'écologie des communautés végétales riveraines, il convient de prendre en compte plusieurs facteurs importants : la disponibilité en ressources, la connectivité du milieu et la résistance à la perturbation. Je crois qu'il existe une analogie entre le fonctionnement des communautés végétales et celui d'un étudiant au doctorat. Je suis donc très heureux de pouvoir remercier ma communauté (scientifique, amicale et familiale) d'avoir rendu leurs ressources disponibles, pour avoir entretenu la connectivité et pour avoir facilité ma résistance, et surtout ma résilience, en milieu doctoral parfois stressé et perturbé.

Je débute cette section de remerciements en reconnaissant que ce projet sur la flore riveraine a été mené sur les territoires traditionnels non cédés des Hurons-Wendat, des Malécites, des Atikamekw et des Abénakis.

Merci à ma directrice de recherche, Monique Poulin, de m'avoir guidé avec enthousiasme, gentillesse et compétence dans cette thèse. Monique, je te remercie d'avoir initié une grande confiance entre nous en début de projet, et de m'avoir laissé la liberté de le mener à ma guise ensuite. Merci à mon codirecteur, André Evette. Tes qualités humaines, ta faculté à rassembler et ta volonté de toujours lier recherche et application ont été très précieuses pour moi tout au long du parcours. Merci à Philippe, Bérénger et Eduardo. Ces trois machines à science m'ont tour à tour aidé dans les différents chapitres et ont fait beaucoup progresser ma thèse. Un merci tout particulier à Eduardo pour son incroyable savoir sur l'écologie des rivières et des milieux riverains. Merci également à Karen Grislis pour la révision linguistique.

Merci aux professeur(e)s et chercheur(e)s qui ont évalué, à différents moments, mon travail de recherche. Pour le proposé de recherche de doctorat, je remercie Alison Munson, Frédéric Lecomte et Stéphane Boudreau. Pour l'examen de doctorat, je remercie Valérie Fournier, Jean Collin et Daniel Dostaler. Enfin pour l'évaluation de ma thèse, je remercie chaleureusement Guillaume Grégoire, Louis Bélanger et Pierre-Luc Chagnon.

Merci aux partenaires financiers de mon projet de recherche. Ce doctorat a bénéficié du soutien financier du Fonds de Recherche Québec – Nature et Technologie, du Conseil National de Recherche en Sciences naturelles et Génie et du Groupe PleineTerre Inc. (un merci particulier à Samuel Comtois et Éric Thibault). Je remercie également le Ministère des Transports du Québec (un merci particulier à Isabelle Falardeau), organisme subventionnaire du projet ; le Centre de la Science de la Biodiversité du Québec pour deux bourses d'excellence ; l'INRAE, l'Agence Française de la Biodiversité et les Fonds européens de développement régional pour l'aide financière durant les stages de recherche à l'INRAE Grenoble.

Merci au Ministère des Transports du Québec, aux firmes privées, aux municipalités, aux organismes de bassin versant et aux particuliers riverains pour leur coopération et pour m'avoir permis de bâtir une solide base de données de sites de stabilisation de berge.

Merci aux collègues de l'INRAE pour leur excellent accueil lors de mes stages de recherche à Grenoble. J'ai noué dans cette ville jusqu'alors inconnue des amitiés durables et j'y ai passé des moments magnifiques qui resteront longtemps dans ma mémoire. Un merci tout particulier à Camille, Margot, Adrien et Delphine pour m'avoir déroulé le tapis rouge et surtout la nappe pour la fondue. Merci à Nicolas et Christophe d'avoir répondu à l'appel d'un souper. Merci aussi et surtout à Bettina, mon hôte à Grenoble et bien plus que cela.

Merci aux gens de science et aux expert(e)s qui m'ont apporté leurs compétences : en analyse de données multivariées, je remercie Pierre Legendre pour ses savants conseils; en botanique, Gilles Ayotte (tant pour l'identification de spécimens que pour les anecdotes botaniques inédites); en génie végétal, Raphaël Leblond, Gabriel Charbonneau, Christophe Moiroud (et bien d'autres); en délimitation de ligne des hautes eaux et en caractérisation de milieux humides, Audrey Lachance et Marie-Pierre Maurice; en hydrogéomorphologie, je remercie Pascale Biron. L'expertise de Gilles et de Marie-Pierre a été mise à profit avec la création d'un guide d'identification de la flore riveraine dont je suis très fier.

Merci à mes assistant(e)s de terrain d'avoir fourni avec moi un travail énorme aboutissant à environ 250 sites répertoriés, 124 sites échantillonnés, plus de 550 espèces identifiées et plus de 11 000 km parcourus dans tout le sud du Québec. J'ai partagé avec vous de très beaux moments lors des sessions de terrain et je suis reconnaissant pour l'effort que vous avez mis en œuvre dans une collecte de données parfois pénible et fatigante. Merci donc à Anaëlle pour son extrême gentillesse et son efficacité, à Mathieu pour sa sagesse et sa patience et à Matisse, vif d'esprit et expert des SIG et de l'édition de guide dans PowerPoint.

Merci à Léo Janne ! Je ne savais pas dans quel paragraphe te remercier, alors en voici un juste pour toi. Plus qu'une voisine de bureau, j'ai trouvé en toi une amie, une confidente et parfois un souffre-douleur. Merci à toi, ma *partner-in-crime*, pour tous ces beaux moments partagés devant un écran d'ordinateur ou un plateau d'huîtres et des verres de mousseux, pour toutes ces journées à travailler et ces nuits à danser.

Merci à toutes les personnes qui, de près ou de loin, ont participé à mon cheminement. L'élaboration de cette thèse de doctorat s'est nourrie d'échanges, de rencontres et d'amitiés précieuses. Que chacun(e) de mes ami(e)s du Haut-Doubs et du Bas-Canada soit pleinement remercié(e) pour les encouragements et tout le bonheur apporté. Un merci tout particulier à Charline, Pascal, Marie qui sont là depuis le début; à mes colocataires d'un temps Louis-Xavier, Virginie et Juliette; au trio infernal Marie, Mireille et Jessie; à JP et Dom, à Gab et Anne, et à tous les autres.

Merci infiniment à Pat, mon partenaire de vie. Une personne intelligente, douce, calme, drôle, une force tranquille qui apaise. Si le travail de doctorat est comparable à une grossesse, nous nous sommes partagé la charge de celle-ci jusqu'à la parturition, et tu as été le témoin actif de ce processus long, douloureux et désordonné. Tu

m'as soutenu dans l'aboutissement de ce projet et tu m'as porté à bout de bras lorsque corps et esprit refusaient d'avancer. Patrice, trouve ici mes plus profonds remerciements.

Je conclus cette section de remerciements avec ma principale source de soutien. J'ai une famille aimante qui m'a épaulé dans tous mes projets, malgré une grande distance de lieu et de choix de vie. Plus particulièrement, je voudrais souligner l'apport de certain(e)s. Merci à ma sœur Noémie, qui a toujours été là et qui me comprend mieux que personne (et merci de m'avoir fait découvrir SnapChat, Instagram et Netflix !). Merci à mes grands-parents Paulette et Jean de m'avoir tenu au courant des nouvelles du village et de m'avoir soutenu tout le long de cette expérience, à grand renfort de Savagnin, de Comté et de Mont-d'Or. C'est de vous deux que je tiens l'amour de la nature et du travail bien fait. Merci à tous ceux qui sont venus me visiter : Daniel, Fanny et leurs enfants, Francine, Denis, Célia.

Enfin, il m'est difficile de remercier mes parents à la hauteur de leur contribution dans l'ensemble de mes études supérieures. Merci Édith et Manu de m'avoir témoigné une confiance inébranlable depuis le tout début, de m'avoir suivi dans mes pérégrinations à Besançon, Montréal, Lyon, Munich, Québec, Grenoble, de m'avoir aidé dans huit déménagements, de m'avoir conduit au bord du Dessoubre et de la Loue pour des prélèvements d'eau (où j'ai risqué de me noyer !), et d'avoir pris la peine de vérifier que tout allait bien de l'autre côté de l'Atlantique à plusieurs reprises. Tant dans les moments de fête qu'abattu par la maladie, vous avez toujours été présents. Une chose normale pour vous, une chance incroyable pour moi. Je vous remercie pour votre indéfectible soutien, et je vous dédie cette thèse de doctorat.

Avant-propos

Cette thèse est composée de cinq parties, incluant une introduction et une conclusion générale en français ainsi que trois chapitres rédigés en anglais, selon la structure d'un article scientifique. Je suis l'auteur principal de toutes les parties de cette thèse, et le maître d'œuvre de ce projet dans la conception, la planification des sessions de terrain et les relevés botaniques (excepté le chapitre 2), les analyses statistiques, l'interprétation des résultats et la rédaction des parties. Les co-auteurs, dont le rôle est précisé ci-après, ont également participé aux articles scientifiques (Chapitres 1 à 3).

La première partie est une introduction générale dans laquelle je présente le cadre contextuel des milieux riverains au Québec, ainsi que le cadre conceptuel de leur écologie et de la stabilisation de berge au moyen du génie végétal.

Le chapitre 1, soit le premier article de recherche de la thèse, sera soumis pour publication à la revue *Journal of Environmental Management* en juin 2020. Ce chapitre, nommé "Controlling erosion while promoting plant biodiversity : a comparison of riverbank stabilization techniques", vise à évaluer la contribution des ouvrages de génie végétal à la diversité floristique des milieux riverains, en comparaison avec les berges naturelles et enrochées. Il a été réalisé en collaboration avec ma directrice Monique Poulin et mon codirecteur de thèse André Evette. Ces derniers ont participé à la conception du projet, à l'interprétation des résultats et à la révision du manuscrit d'article. Ils ont contribué de la même façon aux chapitres 2 et 3 et sont co-auteurs de ceux-ci. Les Drs Eduardo González et Bénéreger Bourgeois ont également participé à la révision du manuscrit.

Le chapitre 2 est un article de recherche où les connaissances sur la dynamique temporelle des communautés de berges stabilisées, acquises dans le cadre du chapitre précédent, ont été appliquées à une étude franco-suisse. Cet article a pour but de mettre en évidence la dynamique des communautés végétales de berge de génie végétal vers des stades de succession plus avancés, par rapport aux enrochements, en utilisant la substitution "espace-pour-le-temps". Il est le fruit de trois stages de recherche que j'ai effectués à l'Institut national de recherche pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement (INRAE), à Grenoble en France. J'ai utilisé les relevés botaniques du Dr Paul Cavaillé, co-auteur de l'article. J'ai rédigé cet article lors de mes stages à l'INRAE, en collaboration avec le Dr Philippe Janssen, stagiaire postdoctoral dans l'Unité de recherche Laboratoire des écosystèmes et sociétés en montagne (LESSEM). Ce dernier, co-auteur de l'article, m'a conseillé dans l'analyse de données faisant appel à une approche novatrice (modèles linéaires généralisés multivariés), a participé à l'interprétation des résultats ainsi qu'à la révision du manuscrit. Le Dr Eduardo González, a participé à la révision du manuscrit. Cet article, publié en avril 2020 dans la revue *Ecological Engineering*, s'intitule "Diversity and succession of riparian plant communities along riverbanks bioengineered for erosion control : a case study in the foothills of the Alps and the Jura Mountains".

Le chapitre 3 est un article de recherche axé sur l'identification des mécanismes structurant les communautés végétales riveraines au moyen d'une analyse de traits fonctionnels. Ce chapitre, intitulé "Using functional traits to study environmental determinants of vegetation in bioengineered riverbanks compared to natural riparian habitats" sera soumis pour publication à l'été 2020. Les Drs Bérenger Bourgeois et Eduardo González, co-auteurs, ont participé à la validation des résultats statistiques (Dr Bourgeois) et à la révision du manuscrit (Dr González et Dr Bourgeois).

Enfin, la dernière partie constitue la conclusion générale de ma thèse. Les résultats de mes travaux y sont synthétisés. Je discute des implications pour l'évaluation des projets de stabilisation de berge et pour la prédiction du devenir des communautés végétales riveraines, ainsi que des limites potentielles de mon étude. Je suggère également différentes perspectives de recherche.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Maxime Tisserant

Afin de cadrer le contexte et les concepts de la restauration des communautés végétales riveraines et de la stabilisation de berge par le génie végétal, cette introduction générale se divise en trois parties. Premièrement, la situation des milieux riverains au Québec, le contexte particulier des Basses terres du Saint-Laurent ainsi que la place du génie végétal au Québec sont présentés. Ensuite, les écosystèmes riverains sont définis, en abordant l'importance des processus structurants et les théories établies pour expliquer les patrons d'assemblage des communautés végétales. Finalement, je décris le génie végétal en berge de rivière en abordant les principes de son utilisation, les techniques communément employées et son intégration aux concepts de la restauration écologique.

Contexte historique et géographique des hydrosystèmes du Québec méridional

Situation des milieux riverains au Québec

La province de Québec possède une incroyable diversité de milieux humides et riverains, riche de 3.6 millions de plans d'eau douce et de dizaines de milliers de rivières qui couvrent, avec le Saint-Laurent, 22 % de la superficie de son territoire (Gouvernement du Québec, 2014). Cette abondance de milieux dulçaquicoles (3 % des réserves d'eau douce de la planète) est accompagnée d'une grande diversité floristique, puisque le tiers de la flore vasculaire indigène du Québec vit préférentiellement ou exclusivement dans ces milieux (709 espèces sur 2 287 espèces; Gouvernement du Québec, 2019). La santé des écosystèmes aquatiques d'eau douce reste toutefois préoccupante. En effet, 20 % de ces 709 espèces obligées ou facultatives de milieux humides sont en situation précaire au Québec. De plus, selon le Portrait global de la qualité de l'eau des principales rivières du Québec, près de 40 % des stations de rivières enregistraient une qualité de l'eau douteuse, mauvaise ou très mauvaise, selon l'indice de qualité bactériologique et physicochimique (Simard, 2004). S'il n'existe pas de bilan sur l'état de santé des milieux riverains, les études récentes sur celui des écosystèmes aquatiques (Gouvernement du Québec, 2019b) et sur les pertes et perturbations des milieux humides (Pellerin & Poulin, 2013) portent à croire que les milieux riverains sont soumis à de nombreuses pressions d'origine humaine. À l'échelle internationale, des constats globaux indiquent que 46 % et 79 % de la superficie des milieux riverains sont respectivement utilisés à des fins agricoles en Amérique du Nord et en Europe (Tockner & Stanford, 2002). En Chine, on estime que 80 % des cours d'eau majeurs sont impropres à la pisciculture à cause de la pollution (Kapetsky, 2003). En tête de bassin de deux grandes rivières alpines (la Lech et l'Isar, en Allemagne), 90 % de la végétation riveraine pionnière a disparu en 70 ans, du fait de l'implantation de barrages hydroélectriques sur le linéaire des cours d'eau qui altère la dynamique de régénération des stades de succession. Dans le Sud du Québec, principalement dans la province naturelle des Basses terres du Saint-Laurent, une grande partie des cours d'eau a subi et subit encore des pressions anthropiques majeures, incluant le fleuve Saint-Laurent. Par exemple, sur les 1600 km de rive de la portion fluviale du Saint-Laurent entre Cornwall et Montmagny, 680 km ont été artificialisés (Richard, 2010). De plus, les opérations de redressement de cours d'eau agricoles au

Québec ont fortement modifié le paysage québécois, surtout durant la deuxième moitié du 20^{ème} siècle. En plus du redressement, d'autres aménagements nuisant à l'intégrité des cours d'eau ont été réalisés : chenalisation, curage ou installation de sorties de drainage ou de seuils. La quantité de sections de cours d'eau aménagées est ainsi passée de 320 km/an en 1945 à 1600 km/an en 1965, principalement dû à l'intensification de l'agriculture et à l'amélioration de la machinerie (Beaulieu, 2001). Les pressions foncières ont fait augmenter la valeur d'achat des lots agricoles exploitables, favorisant davantage le drainage des milieux humides et créant plus de pressions sur ces derniers. En effet, le ratio entre le prix d'achat de lots agricoles et celui de leur drainage est passé en moyenne de 600 \$/ha pour 600 \$/ha dans les années 1950 à 60 000 \$/ha pour 3 500 \$/ha dans les années 2000, conduisant au drainage de 579 000 terres pour l'agriculture au Québec (Bouchard, 2018). Finalement, on estime que 30 000 km de cours d'eau ont été aménagés durant les dernières décennies, dont 10 000 km créés de toute pièce pour le drainage des terres, doublant ainsi la quantité de cours d'eau par rapport au réseau hydrographique naturel dans certaines zones fortement agricoles du sud du Québec (Beaulieu, 2001).

Outre les travaux de recalibrage, les modifications de l'habitat ont grandement influencé l'intégrité des milieux riverains de façon directe par la coupe des forêts riveraines et la mise en culture ou en pâturage, ou indirecte via la modification du transport sédimentaire ou de la qualité de l'eau. Ces constats ont mené à la parution d'une politique gouvernementale en matière de protection des rives, du littoral et des plaines inondables promulguée en 1987 et révisée pour la dernière fois en 2014 (Gouvernement du Québec, 1987). La politique est destinée à maintenir et améliorer la qualité des habitats riverains et des cours d'eau de toute taille, débit, navigable ou non, naturel ou artificiel. N'ayant pas vertu de loi, cette politique a été intégrée à des lois et règlements tels que la Loi sur la qualité de l'environnement (Gouvernement du Québec, 1972), la Loi sur l'eau (Gouvernement du Québec, 2009) et la Loi sur l'aménagement et l'urbanisme (Gouvernement du Québec, 1979). La loi n°132, intitulé "Loi concernant la conservation des milieux humides et hydriques", a été intégrée à la Loi sur la Qualité de l'Environnement en 2018. Elle est destinée à freiner la perte de milieux humides et hydriques (dont les milieux riverains) au Québec et fait appel à la séquence d'atténuation "éviter-réduire-compenser" qui se base sur le principe audacieux d'aucune perte nette.

Géologie particulière et risques naturels dans un territoire densément peuplé

Après la dernière glaciation, les glaces de l'inlandsis laurentien qui recouvraient la totalité de la province se sont retirées. Elles ont laissé un lac proglaciaire et un bouchon de glace aux environs de la Ville de Québec. Lorsque ce bouchon a cédé, les eaux marines salées se sont mêlées aux eaux du lac, formant ainsi la Mer de Champlain (Occhietti, 1989), qui recouvrait l'actuelle province naturelle des Basses terres du Saint-Laurent et la région administrative du Saguenay-Lac-Saint-Jean via le Golfe de Laflamme (Figure 1.1). Les Basses terres du Saint-Laurent forment ainsi une province naturelle caractérisée par une faible élévation et des dépôts argileux que la mer de Champlain a laissés derrière elle. Ces dépôts lacustres, pouvant atteindre 60 mètres d'épaisseur, sont

composés d'une farine de roche issue de l'érosion glaciaire et d'argiles (phyllosilicates), dont la cohésion est assurée par les sels marins. Ces dépôts argileux sont soumis au lessivage par les eaux douces et les acides organiques qui inhibent la cohésion des sédiments, et rendent les sols instables. Les argiles sensibles résultantes représentent un risque naturel important ayant causé de grands et nombreux glissements de terrain par le passé (Figure 1.1). Les glissements de terrain surviennent surtout au printemps ou à l'automne lorsque les pressions d'eau dans les sols sont élevées, et sont dus principalement à un déséquilibre entre la force de résistance en pied de talus et la force motrice en haut de talus. La caractéristique des glissements de terrain survenant en argiles sensibles est leur rapidité, leur imprévisibilité et la large surface pouvant être mobilisée (Demers et al., 2014). Par exemple, en juillet 1996, le déluge du Saguenay a causé 1000 glissements de terrain en 36 heures, marquant durablement le paysage et les mémoires. La cause des glissements de terrain peut donc être totalement naturelle ou facilitée par des interventions humaines inappropriées (Figure 1.2). En effet, 40 % des glissements répertoriés par le gouvernement sont dus à une surcharge du haut de talus (présence de routes, d'habitation ou de remblais) ou par l'excavation de matériaux en pied de berge (Demers et al., 2008). La plupart des cas de glissements rapportés se produisent en milieux riverains, où le phénomène naturel d'érosion des berges fragilise le pied de berge (Demers et al., 2014; Locat et al., 2017, 2014, Figure 1.2).

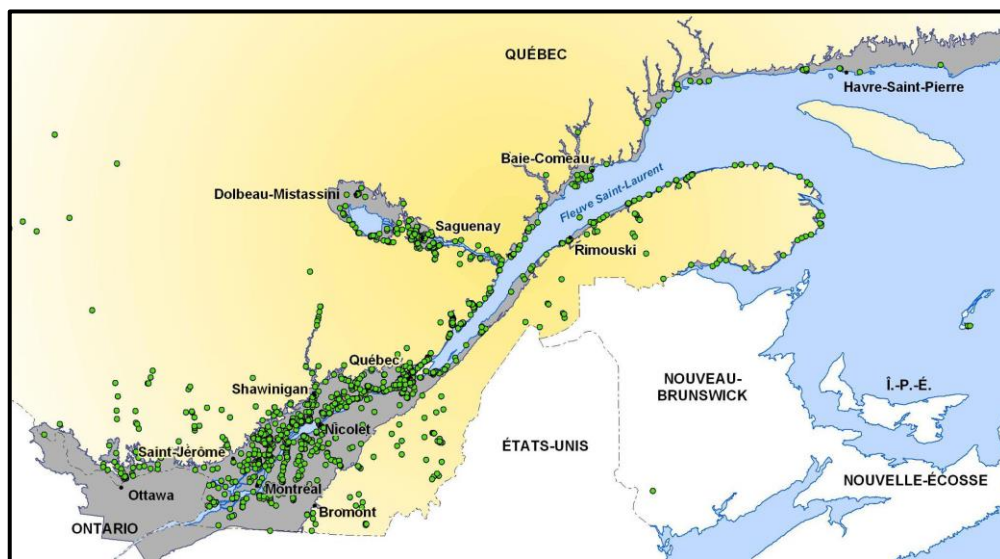


Figure 1.1. Inventaire des demandes d'intervention pour des glissements de terrain au Québec entre 1975 et 2005 au MTQ (points verts) et répartition des dépôts argileux postglaciaires caractéristiques des Basses terres du Saint-Laurent (trame grise). Carte tirée de Demers et al. (2008).

Selon le recensement de 2006, les Basses terres du Saint-Laurent représentent la troisième province naturelle la plus densément peuplée du Canada, après les Basses terres continentales de la Colombie-Britannique et les Basses terres du lac Érié (Statistique Canada, 2010). Dans la province de Québec, les Basses terres du Saint-

Laurent représentent 1.7 % de la superficie du territoire, mais 47.1 % de la population (MDDELCC, 2010). Malgré cette forte densité de population et de zones urbaines, les Basses terres du Saint-Laurent restent principalement occupées par des terres agricoles, qui recouvrent à elles seules 39.9 % du territoire (ECC & MELCC, 2018). Les infrastructures urbaines (résidentielles et industrielles confondues) et routières occupent respectivement 10.3 % et 1.5 % de la superficie des Basses terres du Saint-Laurent. Historiquement situées en bordure de cours d'eau, ces dernières nuisent directement aux écosystèmes riverains et contribuent à leur perte (Figure 1.2, gauche).



Figure 1.2. Exemples de glissement de terrain en argiles sensibles à proximité d'un cours d'eau, induits par la présence d'une route (gauche, rivière Saint-François) ou par l'érosion du cours seulement (droite, rivière Du Gouffre). Photographies : Maxime Tisserant.

La place du génie végétal pour la stabilisation de berge au Québec

La définition et les aspects terminologiques, écologiques et techniques du génie végétal sont traités dans la troisième section de l'introduction. Depuis plusieurs années, les techniques de stabilisation de berge issues du génie végétal sont recommandées par le Ministère de l'Environnement et de la Lutte contre les Changements Climatiques (MELCC) pour lutter contre l'érosion tout en maintenant une certaine naturalité sur les berges aménagées. Ces techniques sont également mises de l'avant par divers intervenants gouvernementaux (Ministère de l'Énergie et des Ressources Naturelles, Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation), municipaux et privés. Depuis ces recommandations, plusieurs documents produits par des instances publiques ou privées décrivent les bonnes pratiques d'aménagement de berge (voir par exemple la *Fiche technique sur la stabilisation des rives* du MELCC et le *Guide des bonnes pratiques, Chapitre 7, Techniques de stabilisation des rives* attaché à l'édition 2005 de la *Politique de Protection des Rives, du Littoral et des Plaines Inondables*). De plus, des listes d'espèces sont disponibles pour guider le choix des espèces à utiliser pour végétaliser les berges, comme le *Répertoire des végétaux recommandés pour la végétalisation des bandes riveraines du Québec* (FIHOQ & AQPP, 2008) et leur moteur de recherche disponible en ligne. Toutefois, le simple respect des "recettes" fournies par ces guides et l'implantation des espèces adéquates sur les berges

ne sauraient être considérés comme du génie végétal, qui fait plutôt appel à une approche pluridisciplinaire complexe nécessitant des connaissances en écologie végétale, botanique, ingénierie, droit de l'eau, géotechnique, hydromorphologie, etc... (Evette, 2017). D'ailleurs, le cadre légal entourant la pratique du génie végétal au Québec, et plus largement les activités d'aménagement en cours d'eau, est lui aussi complexe. Plusieurs autorisations émanant de différents ministères peuvent être nécessaires, selon l'envergure et la nature des travaux de stabilisation. Ainsi, en regard de la loi sur la qualité de l'environnement (LRQ, c. Q-2) et de la loi concernant la conservation des milieux humides et hydriques (LQ 2017, Chapitre 14), une certification d'autorisation du MELCC est requise pour un aménagement de berge localisé en terrain public, et une autorisation municipale est nécessaire pour tout aménagement. Le Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs ou encore Pêches et Océans Canada doivent également être consultés pour certains ouvrages de stabilisation de berge (présence d'une forêt riveraine ou intervention dans l'habitat du poisson).

Les cadres légaux et administratifs n'incitent donc pas les concepteurs à utiliser des techniques de génie végétal, d'autant plus que les travaux de stabilisation de berge sont très exigeants pour les inspecteurs municipaux, en raison du grand nombre de paramètres à prendre en compte. En partie pour les raisons énoncées ci-haut, et parce que les lois entourant les enrochements sont mieux définies, il n'est pas rare de voir des ouvrages surdimensionnés, où la proportion d'enrochement dans l'aménagement est largement supérieure à ce qui devrait être mis en place pour assurer la stabilité des sols de la berge (Figure 1.3). Par comparaison aux hydrosystèmes dans lesquels le génie végétal a été inventé et développé, le cas des rivières du Québec est particulier. Les contraintes climatiques, hydrauliques et géologiques, comme les embâcles de glace ou la forte proportion d'argiles dans les sols, ne sont pas bien documentées dans les documents de référence du génie végétal (citons par exemple Bonin et al., 2013; Gray & Sotir, 1996, Schiechl & Stern, 1996). Ces fortes contraintes n'inciteraient donc pas les gestionnaires et les concepteurs à stabiliser les berges avec des techniques de génie végétal, alors que les méthodes traditionnelles de génie civil comme les enrochements sont largement employées sans être remises en cause. Pourtant, les gains écologiques liés à l'implantation d'un ouvrage de génie végétal sont nombreux, tant pour la partie terrestre qu'aquatique, et sont de plus en plus documentés. Des évaluations comparatives sur la résistance mécanique et les coûts de construction des techniques de génie végétal entre elles ou vis-à-vis de l'enrochement existent également, mais sont très peu nombreuses. La puissance spécifique limite d'un ouvrage (estimée en W/m^2) ou la résistance aux forces hydrauliques (estimée par la contrainte tractrice, en N/m^2) permettent de classer les ouvrages et les différentes techniques de génie végétal selon leur résistance, et de dimensionner adéquatement l'ouvrage. Il apparaît que les techniques linéaires simples de pied de berge (plantation simple, ensemencement, boudin d'hélophytes, tressage, boutures simples) sont souvent les moins résistantes et que les techniques linéaires (fascine de saule) et surfaciques (couche de branches à rejet, caisson végétalisé) plus élaborées sont les plus résistantes, dépassant parfois la résistance des enrochements (Leblois et al., 2016; Peeters et al., 2018). De même, les

analyses détaillant le coût de construction des différentes techniques montrent de grandes différences entre les techniques. Il apparaît également que les coûts liés à l'implantation d'un ouvrage de génie végétal sont bien souvent plus faibles que ceux d'un enrochement, à l'exception des caissons végétalisés (Bonin et al., 2013; Evette & Frossard, 2009). En prenant compte des facteurs de résistance et de coût, il ressort que la fascine de saule est la technique qui présente le meilleur rapport coût-résistance, ce qui expliquerait sa très grande utilisation au Québec et ailleurs. Cependant, les estimations tarifaires sont très rares et ne sont pas comparables entre régions et pays puisqu'elles dépendent du coût de la main d'œuvre, des végétaux et des techniques mis en œuvre et des unités de mesure.

Selon Charbonneau (2016), il existe deux freins principaux à l'utilisation du génie végétal pour la stabilisation de berge au Québec. Un premier frein concerne l'intégration de la notion de ligne des hautes eaux dans la conception des ouvrages de génie végétal et la législation régissant l'aménagement dans la portion de la berge située sous la ligne des hautes eaux (niveau de récurrence des crues d'environ deux ans, voir Figure 1.4 et Tableau 1.1 pour son positionnement sur la berge). Les ouvrages de génie végétal impliquent presque systématiquement l'aménagement de la portion de la berge située sous la ligne des hautes eaux, pour ancrer solidement l'ouvrage dans la berge et la stabiliser efficacement. Toutefois, si cette portion de berge est aménagée, sa superficie doit être compensée ailleurs dans le cours d'eau, ou faire l'objet de compensations financières, selon le principe qu'une construction sous le niveau de la ligne des hautes eaux va induire une perte de l'habitat du poisson (limite mentionnée dans Poulin et al., 2019). Or, des développements récents décrivent les effets bénéfiques des structures de génie végétal sur la faune piscicole (notamment Schmitt et al., 2018) ou benthique (Januschke et al., 2014), contrairement aux enrochements (voir les effets négatifs sur l'habitat du poisson dans Massey et al., 2017). Deuxièmement, l'amalgame des techniques du génie civil avec des techniques issues du génie végétal freinerait l'utilisation de ces dernières. En effet, les enrochements végétalisés, ou les ouvrages de génie mixte avec enrochement surdimensionné sont parfois décrits comme des ouvrages de génie végétal (voir le paragraphe précédent pour les raisons possibles du surdimensionnement et la définition du génie mixte dans la section *Génie végétal en berge de rivière*). Or ils ne peuvent pas être considérés comme des ouvrages de génie végétal puisque la majorité ou la quasi-totalité de la stabilisation est assurée par la partie minérale de l'ouvrage. Ce type d'aménagement tient donc plus du "cosmétique végétal" que du génie végétal à proprement parler (Figure 1.3).



Figure 1.3. Travaux de stabilisation de berge décrits comme du génie végétal sur la rivière Du Berger, Capitale Nationale. Malgré un lit naturellement enroché et une section subissant probablement de fortes contraintes d'érosion, la partie enrochée de l'ouvrage monte bien au-delà d'un aménagement typique de génie végétal, et de la ligne des hautes eaux. On voit bien ici que la partie végétale n'assure pas la stabilisation du sol de berge. Bien qu'il soit essentiel de prendre en compte l'ensemble des aspects caractérisant le milieu (fonctionnement morphodynamique, écologie, composition du paysage) et les enjeux justifiant un ouvrage de stabilisation, il est aussi important de ne pas surdimensionner la technique de protection de pied de berge. Photographie : Maxime Tisserant.

Le Québec bénéficie d'une flore riveraine riche et bien adaptée aux contraintes des habitats riverains, et le genre le plus représentatif des milieux riverains québécois est sans doute celui des saules (*Salix* spp.). Une recherche sur VASCAN permet d'identifier 34 espèces de saules arbustifs indigènes au Québec (57 en incluant les hybrides), et les $\frac{3}{4}$ de ces espèces (25 espèces sur les 34 au total) sont facultatives ou obligées de milieux humides (Brouillet et al., 2010+, USDA, 2011). Ainsi, on pourrait penser qu'une bonne partie de ces espèces seraient des candidats potentiels pour la construction d'ouvrages de génie végétal, en présentant des propriétés intéressantes de reproduction végétative et de tolérance à l'anoxie. Cependant, une petite partie seulement de cette diversité est utilisée dans les faits, principalement trois espèces : *Salix interior* Rowlee, *S. eriocephala* Michaux et *S. discolor* Muhlenberg. Il faut rajouter à cette liste le cornouiller stolonifère (*Cornus sericea* Linnaeus) qui est aussi couramment employé en génie végétal au Québec du fait de sa capacité de bouturage et de croissance en milieu ombragé. D'autres espèces sont utilisées, de manière moins marquée, telles que *S. pellita* (Anderson) Bebb, *S. lucida* Muhlenberg ou *S. bebbiana* Sargent, ou *Alnus incana* subsp. *rugosa* (Du Roi) R.T. Clausen (ce dernier uniquement en plant puisqu'il n'a pas la capacité de se régénérer par bouturage). Cependant, l'absence de connaissances sur l'écologie de ces espèces, leurs conditions de croissance et de

bouturage et leur indisponibilité dans les pépinières limitent la liste d'espèces ligneuses aux quatre mentionnées ci-dessus. Approfondir les connaissances sur les préférences écologiques de la strate herbacée riveraine semble aussi indispensable pour adapter les mélanges grainiers aux conditions du milieu stabilisé. Aujourd'hui, le Ministère des Transports du Québec recommande entre autres un mélange grainier de quatre espèces graminées sur le haut de berge des ouvrages stabilisés : *Festuca rubra* Linnaeus, *Poa pratensis* Linnaeus, *Lolium perenne* Linnaeus et *Agrostis stolonifera* Linnaeus. Ces espèces présentent un système racinaire fasciculé, dense et traçant qui assure des fonctions de stabilisation du sol, ce qui leur confère une place importante dans les mélanges grainiers des ouvrages de stabilisation de berge. Cependant, il est maintenant recommandé d'utiliser des mélanges grainiers d'au moins 10 à 15 espèces pour favoriser la biodiversité et les fonctions associées, tant dans les enrochements que dans les ouvrages de génie végétal (fixation d'azote, habitat pour les espèces mellifères; Adam et al., 2008). Dans la pratique, les retours d'expérience sur la réussite et le devenir des ensemencements réalisés sur les ouvrages de génie végétal, et leur effet sur la recolonisation spontanée de la flore riveraine, sont presque inexistantes. Delage et al. (2019) ont montré que certaines espèces, dont *P. pratensis* et certains *Lolium* spp., présentaient des taux de réussite très faibles en revégétalisation d'ouvrages et que l'ensemencement ne semblait pas avoir d'effet négatif sur la colonisation de l'ouvrage par la flore spontanée. Toutefois, une connaissance accrue de l'écologie des milieux riverains stabilisés et des modèles naturels apparaît primordiale pour adapter les mesures de gestion et améliorer les aménagements de berge dans un territoire riche en milieux riverains et fortement anthropisé.

Écologie des milieux riverains

Caractérisation et rôles écologiques

Les écosystèmes riverains sont des zones d'interface entre milieu terrestre et milieu aquatique qui sont fonctionnellement liés aux composantes du système fluvial. Leur délimitation peut varier selon les définitions, qui sont légion. Le moyen de définir et d'identifier une zone riveraine implique généralement une structure physique, par exemple "berge", "rive", "talus", une formation végétale, par exemple "boisement", "forêt", "ripisylve", et une approche fonctionnelle décrivant les influences bidirectionnelles entre milieu aquatique et terrestre (Dufour & Rodríguez-González, 2019). Dans la revue *Riparia*, Naiman et al. (2010) définissent les écosystèmes riverains comme "des zones de transition semi-terrestres régulièrement influencées par la rivière, s'étendant communément du bord de l'eau au bord du milieu terrestre adjacent". Nilsson et Svedmark (2002) précisent que le milieu riverain est défini par la zone de berge dont la végétation est régulièrement ou sporadiquement soumise aux perturbations hydrologiques. On voit donc bien l'importance de la végétation pour caractériser les milieux riverains. Selon la Politique de la Protection des Rives, du Littoral et des Plaines Inondables (Gouvernement du Québec, 1987), le milieu riverain est synonyme de "rive", structure physique et biologique qui s'étend de la ligne des hautes eaux vers le haut de berge. La ligne des hautes eaux est considérée

comme équivalente à la limite d'inondation de récurrence 2 ans, et se détermine par relevés botaniques à l'aide de la présence d'espèces végétales obligées ou facultatives des milieux humides. Cependant, les formes, délimitations et mesures de protection varient grandement en Amérique du Nord selon la province, l'état ou le pays (Lee et al., 2004). Dans d'autres cadres législatifs, le milieu riverain est défini par une structure physique et la végétation, comme le "boisement riverain", la "ripisylve" ou la "forêt d'inondation" (Directive Cadre sur l'Eau 2010/60). Le milieu riverain est alors la jonction de ces composantes (physique et biologique) et est compris entre le niveau moyen des eaux (lit normal) et le niveau de plein bord (lit mineur, Figure 1.4 et Tableau 1.1). Si les définitions et modes de délimitations des milieux riverains ne manquent pas, ces habitats existent également sous une grande diversité de physionomies. La végétation riveraine peut en effet décrire une bande de végétation herbacée ou ligneuse dans une matrice agricole ou urbaine, un boisé forestier en plaine inondable ou une forêt ayant colonisé les berges colluviales abruptes d'un cours d'eau (Dufour & Rodríguez-González, 2019).

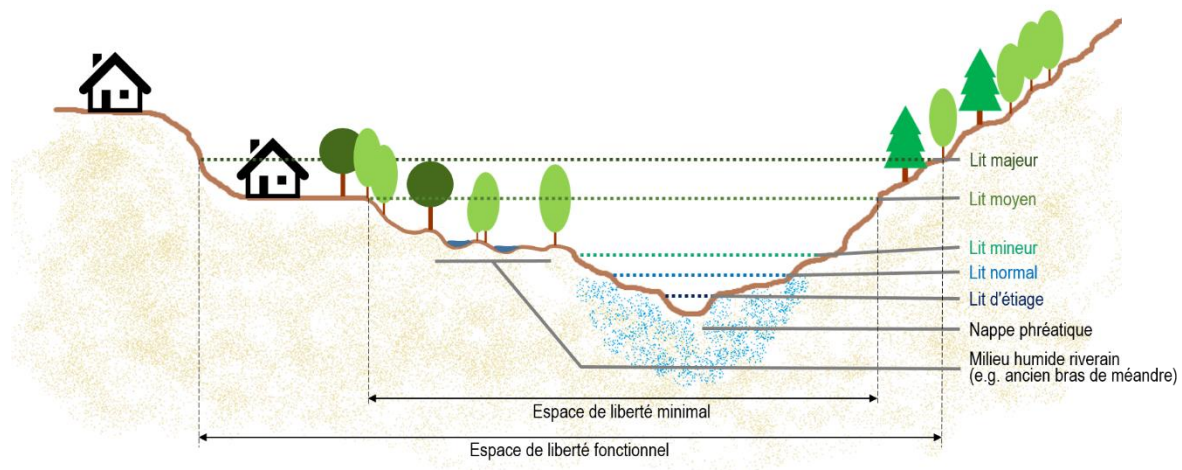


Figure 1.4. Illustration simplifiée des différents lits fluviaux

La végétation des milieux riverains fournit de nombreux services écologiques, qui peuvent être intrinsèques au fonctionnement des écosystèmes riverains (services de support) ou procurer à l'humain des bénéfices matériels et immatériels (services d'approvisionnement, de régulation ou culturels). Par exemple, la biomasse souterraine de la végétation riveraine permet le maintien de la cohésion des couches du sol, la stabilisation des berges contre l'érosion, la recharge de la nappe phréatique et la filtration des polluants de l'eau de ruissellement superficielle ou souterraine (Abernethy & Rutherford, 2001; Palmer & Richardson, 2009). La biomasse aérienne permet notamment le trappage des sédiments, la réduction de la turbidité de l'eau et de la vitesse du courant. Les milieux riverains sont également associés à de nombreux services pour la faune et l'humain. Ils facilitent le

déplacement des espèces animales et végétales, permettent la pollinisation et la dispersion des propagules, créent de l'ombrage (qui diminue la température de l'eau et ainsi augmente le taux d'oxygène dissous dans l'eau), servent d'aires d'alimentation et de nidification, de frayère, de refuge, ou encore procurent des fonctions esthétiques, culturelles et récréatives (Decamps, 2002; Riis et al., 2020). La conservation de la végétation riveraine, notamment en milieu urbain, a aussi des bienfaits sanitaires et psychologiques, grâce à la lutte aux îlots de chaleur ou la purification de l'air par exemple (Bowler et al., 2010; Gómez-Baggethun et al., 2013). La végétation extérieure réduirait même la durée des séjours postopératoires et augmenterait le poids des bébés à la naissance (Donovan & Prestemon, 2012; Park & Mattson, 2009; Ulrich, 1984).

Tableau 1.1. Correspondance entre les lits d'un cours d'eau et les débits associés. Les couleurs utilisées reprennent celles des différents lits illustrés dans la Figure 1.4. La colonne 'Commentaires' précise pour chaque lit les niveaux d'eau et le contexte hydromorphologique associé (e.g. espace de liberté). Le niveau correspondant à la ligne des hautes eaux est également précisé.

Type de lit	Débit	Commentaires
Lit majeur	Débit d'inondation 100 ans et plus	Zone maximum d'extension des crues Correspond à l'espace de liberté fonctionnel du cours d'eau
Lit moyen	Débit d'inondation 20 - 100 ans	Zone délimitée par le lit normal, le milieu riverain et les annexes hydrauliques (milieux humides riverains, bras morts) Correspond à l'espace de liberté minimal du cours d'eau
Lit mineur	Débit d'inondation 1.5 - 2 ans Débit de plein bord	Niveau des crues morphogènes Période de récurrence 1.5 - 2 ans Niveau souvent considéré comme équivalent à la ligne des hautes eaux
Lit normal	Débit "normal" ou niveau moyen	Zone de la berge en période de drainage normal.
Lit d'étiage	Débit d'étiage	Point bas du cours d'eau visible en période de déficit hydrique N'occupe généralement que les zones les plus creuses du lit (appelées thalweg)

Processus structurants

Selon Ward et al. (2002), les corridors riverains conviennent particulièrement à l'étude des processus de l'écologie du paysage, définie comme "l'étude des interactions entre les patrons spatiaux et les processus écologiques en contexte d'hétérogénéité spatiale à différentes échelles". En effet, les formations végétales des milieux riverains sont caractérisées par une grande complexité physique et biologique, liée à leur caractère écotonal (Naiman & Decamps, 1997). Les milieux riverains sont sous l'influence des caractéristiques géologiques, pédologiques et hydrogéomorphologiques du cours d'eau et de son bassin versant (variables dans le temps et dans l'espace). Ces interactions entre le milieu riverain et le cours d'eau peuvent être résumées selon trois gradients spatiaux, conceptualisés par différents cadres théoriques (Petts & Amoros, 1996; Tockner et al., 2010; Ward, 1989). Premièrement, le gradient longitudinal, décrit par le *River Continuum Concept* (Vannote et al., 1980), permet d'expliquer et de prédire l'assemblage des communautés selon un continuum abiotique et écologique amont-aval. Selon ce concept, l'écoulement de l'eau induit une variation déterministe des paramètres géomorphologiques et hydrologiques du cours d'eau (largeur et profondeur du lit, débit et vitesse de l'eau) et cette nature linéaire permet la canalisation et la circulation des flux de matière, d'énergie et d'espèces (Nilsson et al., 2010). En second, le gradient transversal représente le changement des caractéristiques géophysiques et des communautés biologiques du centre du cours d'eau jusqu'au milieu terrestre bordant l'habitat riverain. Ce gradient est caractérisé par une grande variabilité de communautés végétales à fine échelle spatiale, puisque la végétation est soumise aux perturbations par les crues d'intensité et de fréquence variable selon la hauteur sur la berge (Lite et al., 2005; Suzuki et al., 2002). Les crues sont à l'origine d'un mouvement latéral d'expansion-contraction connectant le milieu riverain au cours d'eau (*Flood Pulse Concept*, Junk et al., 1989; Tockner et al., 2000). Finalement, le gradient vertical, à travers l'*Hyporheic Corridor Concept* (Stanford & Ward, 1993), décrit les échanges hydriques entre le cours d'eau, la nappe phréatique et les habitats associés (berges, milieux humides riverains, plaine inondable). Ces échanges verticaux entre l'aquifère alluvial et les milieux riverains permettent en partie d'expliquer la structure des communautés végétales (Nakamura et al., 2000; Pielech et al., 2015). En effet, il a été démontré que les portions du milieu riverain alimentées par les eaux souterraines présentent une résistance accrue aux fluctuations d'hygrométrie et un cortège floristique plus diversifié (Jansson et al., 2007; Kuglerová et al., 2014). Il est aujourd'hui établi que ce gradient vertical participe également à la structuration des communautés de macroinvertébrés du cours d'eau (Olsen & Townsend, 2003).

La végétation riveraine exerce elle aussi une rétroaction sur la morphologie des cours d'eau, en contraignant la dynamique latérale ou en colonisant les bancs de sédiments centraux, menant au terme de biogéomorphologie conceptualisé pour la première fois en 1899 par Henry Chandler Cowles sur les dunes du lac Michigan et reformulé récemment (Corenblit et al., 2007; Gurnell et al., 2015). Des stades pionniers hétérogènes sont retrouvés à proximité du lit de la rivière, où la végétation est exposée aux crues. L'intensité variable de cette

perturbation dans l'espace et le temps peut induire la transition vers des stades de succession plus avancés, ou régénérer les stades pionniers de la végétation. Des espèces végétales ingénieuses, adaptées aux milieux fréquemment inondés et résistantes aux forces d'arrachement, agissent en piégeant et en stabilisant les sédiments transportés par les masses d'eau. Ces espèces facilitent et accélèrent la création de zones pionnières (bancs fluviaux, îlots de végétation et plaine d'inondation) dans l'espace de mobilité des rivières (Corenblit et al., 2009; Tabacchi et al., 1998; Ward et al., 2002). Dans ces environnements fluviaux hautement perturbés, les salicacées et les bétulacées (e.g. *Salix*, *Populus* et *Alnus*) présentent les traits d'histoire de vie adaptés à un établissement en milieu riverain. En changeant la dynamique sédimentaire locale, ces espèces ingénieuses piègent également la matière organique et les propagules d'autres espèces, modifient l'environnement physique, et permettent à d'autres plantes de s'installer (Gurnell et al., 2012). L'action des espèces végétales pionnières sur le transport de sédiments induit donc la création d'habitats et facilite la colonisation par d'autres espèces sur ces habitats instables (Corenblit et al., 2007). À mesure que les perturbations par les crues diminuent, les stades pionniers caractérisés par des traits d'histoire de vie rudéraux ou tolérants au stress sont remplacés par des espèces de stades post-pionniers puis matures présentant des traits d'histoire de vie de compétition (Figure 1.5).

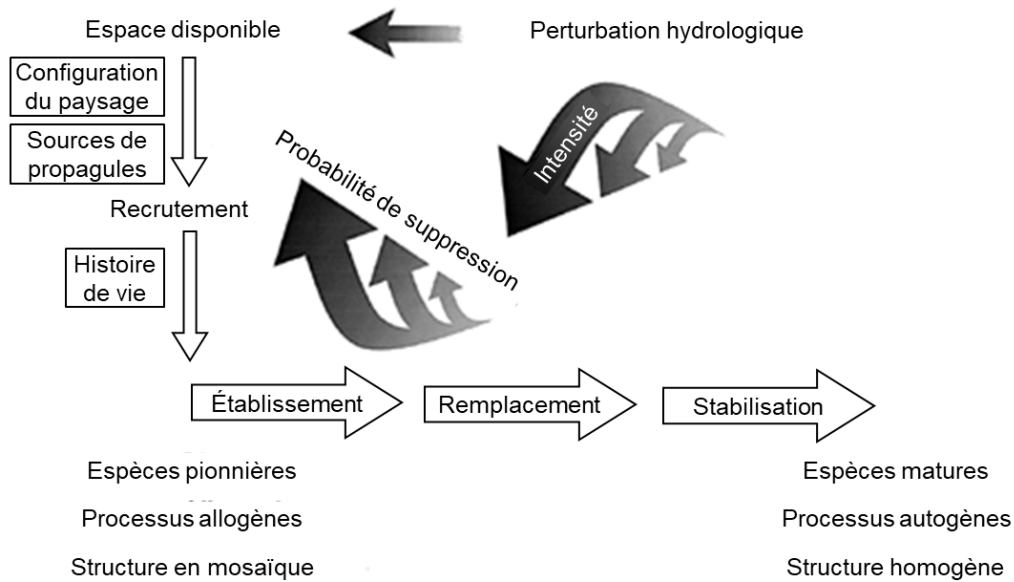


Figure 1.5. Effets des perturbations hydrologiques sur la végétation riveraine. Les perturbations hydrologiques agissent en créant de l'espace disponible pour le recrutement de nouveaux individus, et en régénérant les communautés végétales. Les perturbations hydrologiques étant générées par le cours d'eau et les propagules étant dispersées depuis les zones à l'amont, la configuration du paysage conditionne majoritairement les phases de recrutement et d'établissement. En l'absence de nouvelle perturbation, la végétation va tendre vers des stades de succession matures, régis par des processus autogènes. Figure adaptée de Tabacchi et al. (1998).

Ainsi, l'intensité des interactions entre les processus hydromorphologiques et les communautés végétales est classiquement élevée en milieu riverain, induisant un haut niveau de perturbation. Sur le plan physiologique, une perturbation apparaît comme un événement stochastique causant un tort à l'intégrité physique d'un organisme. Un stress est quant à lui prévisible et altère la production de biomasse (Grime, 2006). En forêt riveraine, les perturbations sont d'origine et d'intensité variables : exposition aux crues (variable en amplitude et en fréquence), transport solide (sédiments et gros débris ligneux), glissements de terrain, chutes d'arbre, etc... (Biswas & Mallik, 2010; Tieggs et al., 2005; Ward, 1998). Le régime hydrologique du cours d'eau est considéré comme un facteur majeur structurant les communautés végétales riveraines, dont l'impact varie selon l'adaptabilité des individus à répondre à cette perturbation (Corenblit et al., 2007; Décamps, 2011). La réponse à la perturbation peut dépendre selon que la perturbation est temporaire (*pulse disturbance*, souvent liée aux perturbations naturelles) ou continue (*press disturbance*, souvent induite par les activités humaines; Bender et al., 1984). L'étude des régimes de perturbation comme facteurs structurant des écosystèmes riverains est limitée par la complexité des interactions entre les milieux aquatiques et terrestres, et entre les phases abiotiques et biotiques (Ward & Stanford, 1995; Wissmar & Beschta, 1998). Par exemple, les forces d'arrachement et le râpage des berges par les embâcles de glace agissent autant comme des processus destructeurs que régénératifs sur les communautés végétales riveraines (Figure 1.5). L'effet individuel de ces perturbations s'ajoute aux autres perturbations rencontrées en milieu forestier riverain (chute de bois, événements météorologiques, changements climatiques; Franklin et al., 2002; Perry, 1994) et aux stress liés aux conditions du sol (anoxie, sécheresse, immersion) dans ces environnements hautement dynamiques. Une volonté d'établir des principes généraux d'organisation des espèces dans ces écosystèmes riches, stressés et perturbés a amené les écologues à grouper les espèces par rapport à leur réponse aux contraintes du milieu.

Les caractéristiques écotones des forêts riveraines et la variation importante des gradients environnementaux (pente de berge, intensité des perturbations, anoxie du sol, disponibilité en lumière) à fine échelle spatiale permettent d'expliquer la diversité des stratégies d'histoire de vie en milieu riverain. Pour Naiman et Décamps (1997), les espèces végétales riveraines peuvent être classées en quatre stratégies d'adaptation aux régimes de perturbations : colonisation, tolérance, résistance et évitement. Selon les auteurs, les espèces colonisatrices ont un taux de fécondité plus important, leur permettant de s'établir en milieu riverain malgré leur sensibilité aux perturbations. Les espèces tolérantes sont affectées par les perturbations, mais ont la capacité de régénérer leurs organes par la suite. Les espèces résistantes ont développé des traits leur permettant de survivre aux conditions en milieu riverain. Enfin, les espèces d'évitement survivent et se développent uniquement lorsque les conditions du milieu sont propices à leur établissement. Selon la terminologie C-S-R de Grime (2006), les milieux riverains peuvent être colonisés par des espèces tolérantes au stress survivant aux conditions anoxiques, par des espèces rudérales adaptées aux perturbations et par des espèces compétitrices capables d'entrer en compétition avec les autres espèces lorsque les niveaux de stress et de perturbation sont bas. Cependant, bon

nombre d'espèces riveraines possèdent des traits leur permettant de survivre en milieu stressé et perturbé, une combinaison difficile à concevoir selon les stratégies du triangle de Grime (Grubb, 1985; Westoby, 1998). C'est le cas des genres *Salix*, *Phalaris*, *Carex* (Catford & Jansson, 2014). Par exemple, le saule de l'intérieur (*Salix interior*) est une espèce ubiquiste du continent nord-américain, qui présente des adaptations à de nombreuses conditions. Il se disperse par anémochorie pour coloniser les milieux éloignés lors des crues, produit des racines adventices pour échapper à l'anoxie du sol, repousse après le passage des crues si les racines n'ont pas été détruites et se propage par clonalité à partir de fragments arrachés lors des crues ou des embâcles (Naiman et al., 2000; Randall, 2015, Figure 1.6).



Figure 1.6. Branche de *Salix interior* retrouvée au bord d'un cours d'eau. Cette branche de quelques dizaines de centimètres de long, probablement arrachée en amont par les crues, s'est enracinée sur la berge par différenciation de certains méristèmes axillaires en méristèmes racinaires. Photographie : Maxime Tisserant

Ces capacités font du saule de l'intérieur une espèce à la fois colonisatrice, tolérante et résistante (classification de Naiman et Décamps), ou stress-tolérante et rudérale (classification de Grime), en fonction des conditions du milieu. De plus, cette espèce a un haut taux de croissance lui permettant de croître rapidement et de former des talles monospécifiques, trait caractéristique des espèces compétitrices. Le saule de l'intérieur est cependant intolérant à l'ombre et ne tolère pas bien d'être dans un boisement de stade de succession post-pionnier. Il se fait alors souvent dominer, par exemple par l'Aulne rugueux (*Alnus incana* subsp. *rugosa*). Dans ces conditions, il pourrait même réduire la concentration de ses feuilles en tanins pour les rendre plus palatables, et le broutement de ses feuilles et des rejets entraînerait la mort de l'individu et l'empêcherait de se reproduire végétativement (Bryant, 1987). Ainsi, on voit bien que le grand nombre de processus à l'œuvre en milieu riverain induit une multitude de réponses de la végétation, sur la base des traits des plantes, et non de leur identité. L'approche par traits fonctionnels permet ainsi de décrire les compromis des communautés végétales face aux conditions environnementales auxquelles elles doivent s'adapter. Il est alors possible de comparer des

mécanismes écologiques en réponse à un changement de conditions du milieu, pour des communautés végétales présentant des cortèges d'espèces différents.

On peut définir un trait fonctionnel comme une caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique ayant un impact indirect sur le succès reproducteur d'un individu (Violle et al., 2007). La relation dynamique entre les traits fonctionnels des communautés végétales riveraines et les fonctions de l'écosystème peut être décomposée en deux parties : la réponse des communautés au changement des conditions du milieu (traits de réponse), et la façon dont ces réponses influencent les processus écosystémiques (traits d'effets, Figure 1.7) (Lavorel et al., 1997; McIntyre et al., 1999; Suding et al., 2008). Dans cette thèse, je m'intéresserai seulement aux traits de réponses pour identifier les processus majeurs (filtrage abiotique et/ou biotique) expliquant la structure des communautés. Par exemple, les graines d'espèces riveraines présentent des traits particuliers liés à la dispersion par hydrochorie, comme la capacité de flotter sur une longue période (Nilsson et al., 2010). Les Salicaceae (*Salix*, *Populus*) présentent une période de dispersion des graines synchronisée avec les périodes de crues, maximisant la dispersion à longue distance (Merritt & Wohl, 2002). Les espèces riveraines possèdent souvent un port flexible et une haute capacité de propagation végétative, leur permettant de se régénérer rapidement après une perturbation (Bendix & Hupp, 2000; Stromberg & Merritt, 2016). La structure spatio-temporelle unique des communautés riveraines est à l'origine de la formulation de nombreux concepts écologiques. Ceux-ci ont pour but de décrire les processus à l'œuvre ou la répartition des espèces dans les écosystèmes riverains, et de prédire le comportement des communautés face à une perturbation naturelle ou anthropique, ou à un changement des conditions du milieu.

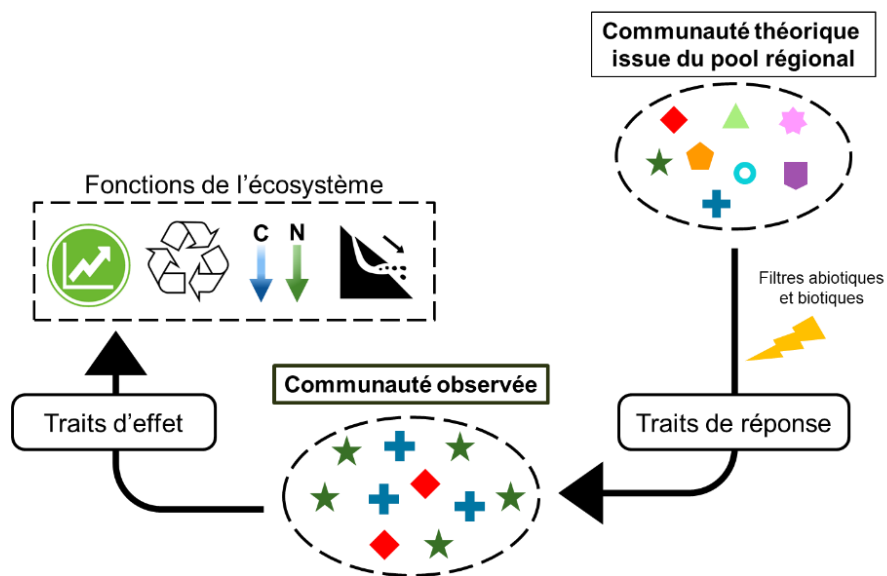


Figure 1.7. Relations entre la composition des communautés végétales riveraines et les fonctions de l'écosystème, d'après Lavorel et Garnier (2002).

Diversité des communautés végétales riveraines

Différentes théories ont été énoncées pour identifier les règles d'assemblage des communautés végétales. Ainsi, l'hypothèse de disponibilité en ressources (*resource-ratio hypothesis*) formulée par Tilman (1980) permet d'expliquer la variation spatiale des communautés végétales à partir de la disponibilité des ressources et de l'aptitude des espèces qui composent ces communautés à acquérir ces ressources. Ce sont alors les paramètres écologiques du milieu, tels que la compétition interspécifique, qui permettent de prédire les espèces qui deviendront dominantes dans une communauté. Cette hypothèse est conforme aux modèles théoriques énoncés par Tilman et Huston pour expliquer le lien entre la productivité d'un milieu et sa diversité spécifique. Ces modèles sont basés sur deux mécanismes : la différenciation de niche (*niche differentiation*) et l'effet de sélection (*selection effect* ou *sampling effect*) (Huston, 1997; Tilman et al., 1997; voir aussi Loreau, 2000). Le premier mécanisme considère qu'une diversité spécifique élevée permet l'utilisation variée et complémentaire des ressources, alors que le deuxième prédit que la dominance locale d'une ou d'un petit nombre d'espèces adaptées au milieu (avec un 'caractère particulier' sensu Loreau et al., 2001) permet l'acquisition optimale des ressources et de la productivité du milieu. L'effet de sélection peut également être considéré comme une conséquence de la contribution des espèces à la biomasse : les propriétés d'un écosystème sont conditionnées par les caractéristiques d'utilisation du milieu des espèces dominantes (*mass-ratio hypothesis*, Grime, 1998). Cette hypothèse implique que l'impact d'une espèce sur son environnement est dépendant de l'abondance relative des espèces dans la communauté, et donc que les valeurs de traits des espèces dominantes ont proportionnellement plus d'importance dans le fonctionnement des écosystèmes que celles des espèces rares.

Dans le contexte des changements globaux, les effets de la fragmentation des habitats et des changements dans l'utilisation des terres ont permis l'émergence du concept de métacommunauté. Une métacommunauté est définie comme un ensemble de communautés locales potentiellement liées à l'échelle régionale par les échanges d'espèces (Leibold et al., 2004). Les métacommunautés s'inscrivent dans le champ de recherche de la macroécologie et de l'écologie du paysage, qui vise à comprendre les processus façonnant les communautés à différentes échelles spatiales et temporelles (Hanski, 1999). La colonisation d'un milieu par les espèces et leur dispersion dans le paysage sont au cœur du concept de métacommunauté et permettent d'expliquer les patrons de diversité. Il est à noter que le rôle des milieux riverains pour expliquer les patrons de diversité à l'échelle de la métacommunauté est triple pour les plantes riveraines puisque ces milieux agissent à la fois comme habitat pour une flore extrêmement diversifiée et différente des milieux adjacents (Sabo et al., 2005), comme couloir de dispersion le long du cours d'eau (Nilsson et al., 2010) et comme refuge pour des milieux adjacents parfois hostiles (Stella et al., 2011). À l'échelle de la métacommunauté, quatre paradigmes permettent de décrire les processus mécanistiques expliquant les patrons de diversité (Leibold et al., 2004). Le paradigme de la dynamique des patches (*patch dynamic concept*) décrit la composition en espèces dans des fragments identiques

et homogènes compris dans une matrice paysagère hétérogène. La présence des espèces dans chaque fragment repose sur un compromis entre colonisation et compétition découlant de la théorie de la biogéographie insulaire et de la *source-sink dynamic* (MacArthur & Wilson, 1967; Pulliam, 1988). Les espèces sont donc soumises à des extinctions stochastiques et les phénomènes de dispersion permettent aux espèces de pallier ces extinctions et de persister dans les fragments. Le paradigme de filtration des espèces (*species sorting*) prévoit que les conditions environnementales déterminent la capacité des espèces à s'établir dans une communauté. Plus particulièrement, la présence et l'abondance des espèces dans la métacommunauté sont conditionnées par les caractéristiques abiotiques locales et les préférences écologiques des espèces. Le paradigme de l'effet de masse (*mass effect*) est aussi un corolaire de la *source-sink dynamic* et permet d'expliquer la persistance d'espèces en dehors de leur optimum écologique par les flux spatiaux d'individus dans le paysage hétérogène, depuis les sites productifs (*source*) vers les sites improductifs (*sink*). Des études empiriques ont montré que la coexistence des espèces, et donc la richesse spécifique locale, était maximale pour un niveau de dispersion intermédiaire et une isolation intermédiaire des fragments (voir par exemple Vanschoenwinkel et al., 2007). Finalement, le paradigme neutraliste prédit que les espèces ont des capacités de dispersion et de compétition équivalentes, et que la composition locale et régionale des communautés est avant tout expliquée par des processus stochastiques où la dispersion est le mécanisme limitant (Hubbell, 2001).

Étant hautement diversifiés, les milieux riverains devraient être peu sensibles à l'invasion biotique. En effet, les communautés montrant une forte richesse spécifique ont généralement une utilisation des ressources et une résistance à l'invasion plus grandes que les communautés à diversité spécifique faible (*biotic resistance hypothesis*, Elton, 1958). Cependant, ces écosystèmes sont souvent décrits comme des milieux vulnérables aux invasions biologiques. Cette vulnérabilité peut s'expliquer par certaines propriétés abiotiques du milieu riverain : l'influence du cours d'eau, qui facilite la dispersion des propagules le long des corridors et les perturbations hydrologiques, qui entretiennent l'hétérogénéité du milieu et les stades de successions immatures et pauvres en espèces (Capers et al., 2009; Corenblit et al., 2012; Denslow, 1980). En somme, l'intensité et la fréquence des crues, la haute productivité et le dynamisme des habitats riverains ainsi que les interactions biotiques expliquent leur biodiversité élevée et différente de celle des milieux avoisinants (Sabo et al., 2005, Figure 1.8). Les milieux riverains, souvent réduits à une bande de végétation le long des cours d'eau, présentent une importance écologique disproportionnée par rapport à leur taille. Au même titre que les oasis désertiques, les étangs vernaux ou les grands arbres matures, ils font partie des *small natural features* (sensu Hunter, 2017). Les milieux riverains illustrent donc bien "l'effet Frodon" (sensu Primack & Sher, 2016), petits milieux à grande influence qu'il est important de protéger. Comprendre les mécanismes structurant les communautés végétales riveraines pour adapter les techniques de stabilisation est nécessaire pour la conservation de ces milieux à l'importance écologique, sociale et économique reconnue.

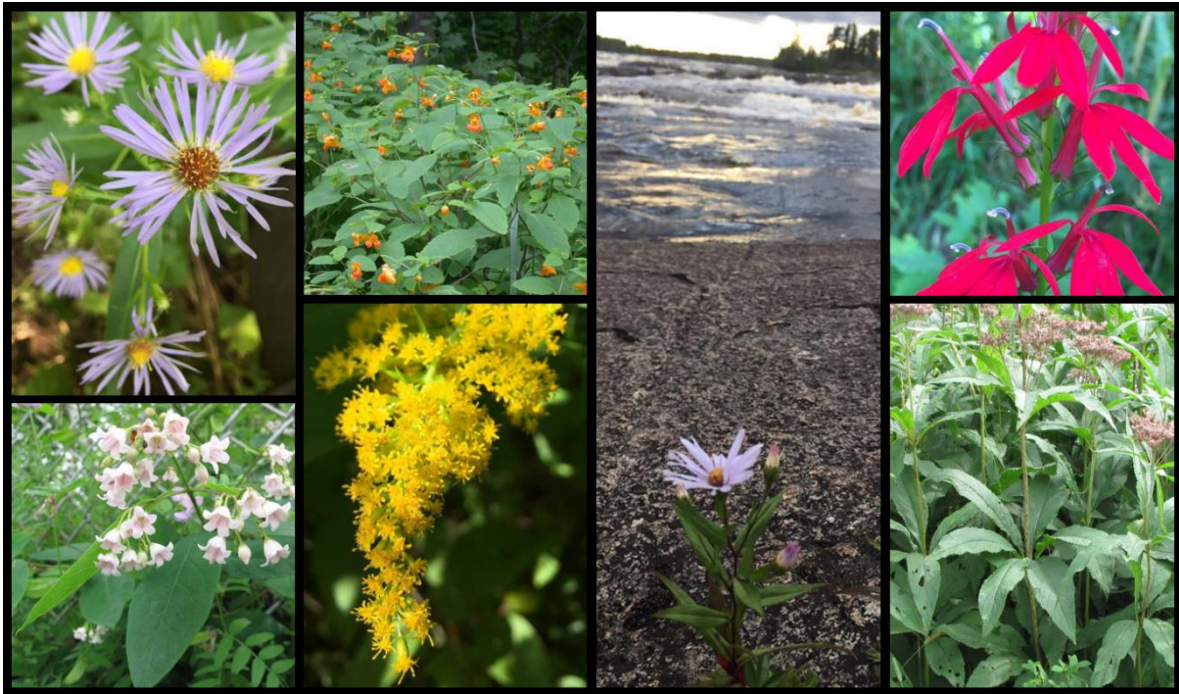


Figure 1.8. Exemple d'espèces fréquemment rencontrées dans les milieux riverains. De gauche à droite et de haut en bas : *Symphyotrichum puniceum* (L.) Á. Löve & D. Löve (photographie : Maxime Tisserant), *Impatiens capensis* Meerburgh (photographie : Gilles Ayotte), *Symphyotrichum novi-belgii* (L.) G.L. Nesom (photographie : Maxime Tisserant), *Lobelia cardinalis* L. (photographie : Maxime Tisserant), *Apocynum androsaemifolium* L. (photographie : Gilles Ayotte), *Solidago canadensis* L. (photographie : Maxime Tisserant), *Eutrochium maculatum* (L.) E.E. Lamont (photographie : Gilles Ayotte).

Génie végétal en berge de rivière

Depuis une vingtaine d'années, un changement de paradigme dans la gestion des cours d'eau a mené à l'intégration de la dynamique naturelle des rivières, dans l'objectif de conserver tant que possible l'espace de liberté des cours d'eau. Selon le contexte et le pays, le nom de cette approche holistique varie : en anglais "erodible corridor", "room for the river" ou "free space for river", en français "espace de liberté" (voir par exemple Baptist et al., 2004; Piégay et al., 2005). L'espace de liberté (illustré par l'espace de liberté fonctionnel dans la Figure 1.4) inclut un espace de mobilité, lié à la dynamique latérale du cours d'eau, et un espace d'inondabilité, lié à la récurrence et à l'amplitude des crues morphogènes laissant des traces de leur passage dans le paysage. L'érosion latérale des berges est donc un processus fluvial primordial pour l'intégrité des cours d'eau, permettant notamment la création de nouveaux habitats. Cependant, l'érosion induite par le passage de l'eau et les crues peut aussi être à l'origine d'enjeux de sécurité publique, lorsque les infrastructures humaines sont menacées (Evette et al., 2015; Florsheim et al., 2008). C'est alors cet espace de mobilité qui est restreint, lors de travaux de stabilisation de berges, de redressement ou de chenalisation (Figure 1.9). Il convient d'adopter des mesures de protection contre l'érosion ayant le moins d'impact possible sur ces milieux déjà fortement fragilisés par les activités humaines. Le génie végétal en berge de rivière (ci-après appelé génie végétal) est une approche alternative de stabilisation de berge permettant d'apporter cette plus-value écologique désirée.



Figure 1.9. Exemples de vastes travaux de rectification de cours d'eau dans la Ville de Québec. À gauche, les grandes opérations de chenalisation de la rivière Saint Charles, avec des digues de béton recouvrant les berges sur une distance de 4 km, maintenant "débétonnées". À droite, l'ancien méandre de la rivière Saint-Charles devenu l'actuel parc Victoria. Photographies : Société Historique de Québec

Définitions et objectifs

Les termes et définitions entourant le génie végétal sont nombreux, et il convient de les préciser. Le génie végétal fait d'abord partie du concept plus large d'ingénierie écologique, dont les définitions sont elles aussi variées.

La première définition de l'ingénierie écologique (*ecological engineering*) vient d'Howard T. Odum (1962) qui décrit dans "Man in the ecosystem" l'ingénierie écologique comme "la manipulation et le pilotage des écosystèmes en y introduisant de l'énergie". Plus tard, Mitsch et Jorgensen (1989) ajoutent que l'ingénierie écologique est "la conciliation du développement de la société humaine avec la préservation de son environnement naturel au bénéfice des deux". Plus récemment, elle est définie comme "la gestion de milieux et la conception d'aménagements durables, adaptatifs, multifonctionnels, inspirées de ou basées sur les mécanismes qui gouvernent les systèmes écologiques" (Adam et al., 2008). L'ingénierie écologique doit donc intégrer dans ces opérations les prémisses et l'échelle de temps caractéristiques des processus écologiques (Allen et al., 2003). La richesse de ces processus, des résultats potentiels et les niveaux de contrôle différencient l'ingénierie écologique de l'ingénierie environnementale, qui est soumise quant à elle aux standards de l'ingénierie civile (Allen et al., 2003). L'ingénierie écologique est parfois soumise à l'échec, et le découplage temporel entre les processus écologiques et les prises de décision humaines en est souvent la cause. Identifier ces sources potentielles d'échec et les intégrer aux mesures de gestion est indispensable pour favoriser la résilience des systèmes, en augmentant par exemple la diversité des espèces ou des fonctions ("designing for resilience by planning for surprise"; Hilderbrand et al., 2005). Parmi des exemples d'ingénierie environnementale, on peut citer les organismes génétiquement modifiés, la biotechnologie blanche (aussi appelée fermentation industrielle) ou les stations d'épurations à lits bactériens. On voit donc bien que l'ingénierie environnementale consiste à utiliser le vivant comme moyen de fabrication, dont le module opérationnel est l'organisme. L'ingénierie écologique, quant à elle, propose des solutions alternatives au génie civil conventionnel, en se basant sur l'observation des processus naturels. Dans la protection contre les inondations aux Pays-Bas, l'ingénieur civil va suggérer le renfort des digues, et l'ingénieur écologue va proposer d'implanter des herbiers marins pour casser les vagues de front et d'introduire du pâturage sur les digues pour empêcher la croissance des ligneux qui fragilisent les structures de protection avec leur système racinaire (Borsje et al., 2011). Lorsque les écosystèmes forestiers alpins ont disparu, le manteau neigeux n'est plus retenu par la végétation et peut induire des avalanches de grande ampleur. Comme méthode alternative aux filets conventionnels, l'Indemnité Spéciale Montagne ou "prime à la vache tondeuse" a permis de restaurer le fauchage et le pâturage naturel par les vaches. Une prairie rase et une microtopographie du sol sont maintenues par les bovins, tous deux efficaces pour retenir la sous-couche de neige et éviter le déclenchement d'avalanches (Hassid, 2006). Enfin, en cas d'instabilité des berges de rivière et lorsque la sécurité publique est impliquée,

l'ingénieur civil peut mettre en place un enrochement de berge, un mur de béton ou des gabions. D'autres techniques, issues du génie végétal, procurent une stabilisation du sol à l'efficacité parfois comparable aux enrochements, et permettent de restaurer la végétation riveraine.

Le génie végétal se définit comme "l'utilisation de plantes, de parties de celle-ci et de semences afin de résoudre les problèmes de l'ingénieur dans les domaines mécaniques de la protection contre l'érosion, de la stabilisation et de la régénération des sols" (Lachat et al., 1994). Il fait partie intégrante de l'ingénierie écologique, puisqu'il fait appel aux propriétés auto-poïétique et auto-organisationnelle des écosystèmes naturels (Adam et al., 2008). Les objectifs du génie végétal sur les berges de cours d'eau sont la lutte contre l'érosion, la stabilisation des sols de berge tout en intégrant l'ouvrage au paysage et en restaurant dans une certaine mesure la structure, la composition et certaines fonctions des berges naturelles. Dans un ouvrage de stabilisation de berge, les techniques végétales utilisées doivent répondre à des critères stricts exigés par les contraintes techniques et mécaniques du milieu (Adam et al., 2008). L'ouvrage est conçu avant tout pour stabiliser le sol de la berge dégradée et la protéger contre des processus érosifs futurs. Ainsi, le rôle premier d'un ouvrage de stabilisation utilisant du génie végétal est de répondre aux objectifs de l'ingénieur, et non de procurer un effet paysager (objectif de l'architecte paysagiste) ou de restaurer une végétation riveraine semblable à celle des berges naturelles (objectif de l'écologue). De plus, les opérations visant à reverdir une berge avec du gazon, de la pelouse ou de la "verdure", ainsi que la simple plantation d'arbres ou les enrochements végétalisés ne correspondent pas à du génie végétal puisque la fonction de stabilisation n'est pas remplie par la partie végétale de ces aménagements (Schiechtl & Stern, 1996).

Parmi les avantages du génie végétal par rapport au génie civil, on peut citer l'efficacité croissante avec le temps de la fonction de protection de la berge contre l'érosion puisque les matériaux de construction sont vivants, la dissipation des forces d'arrachements et le ralentissement des vitesses d'écoulement (incluant les effets géomorphologiques positifs en aval de l'ouvrage), l'amélioration des capacités d'autoépuration, la prévention de l'établissement d'espèces envahissantes (Kim et al., 2006), une plus grande souplesse et adaptabilité de l'ouvrage du fait de la régénération des matériaux, un coût carbone moindre, et le retour d'une certaine naturalité et de certaines fonctions écologiques dans l'ouvrage (von der Thannen et al., 2017). Ainsi, le génie végétal va apporter la plus-value écologique désirée lors d'aménagements en milieu riverain par rapport aux enrochements sur la qualité de l'habitat (Janssen et al., 2019; Li et al., 2006), la diversité végétale (Cavaillé et al., 2013; Li et al., 2006; Schmitt et al., 2018) ou animale (Januschke et al., 2011; Lepori et al., 2005).

Génie végétal et restauration écologique

Les actions humaines altèrent, intentionnellement ou non, les biens et services fournis par les milieux naturels, desquels nous sommes dépendants. La société va ensuite s'appuyer sur la science pour redonner un air de

nature aux écosystèmes dégradés (Hilderbrand et al., 2005). C'est le rôle de la "restauration écologique", définie par la Society for Ecological Restoration (SER) comme "le processus qui assiste l'autoréparation d'un écosystème qui a été dégradé, endommagé ou détruit" (SER, 2004).

Le terme "restauration", emprunté des beaux-arts, fait référence à la remise en l'état de l'œuvre telle que l'artiste l'a conçue (Rohwer & Marris, 2016). Elle décrit le retour à un état historique avant la dégradation de l'écosystème, état qui va représenter le point d'arrivée du processus de restauration. En ce sens, les projets de restauration écologique qui amènent l'écosystème restauré à un nouvel état différent de l'écosystème de référence peuvent être considérés comme des échecs de restauration. Ces échecs sont bien souvent causés à une période insuffisante entre l'opération de restauration et l'évaluation du succès des travaux (Mythe de l'avance rapide, sensu Hilderbrand et al., 2005). Toutefois, de nouvelles études ont mis en lumière l'importance de restaurer certaines composantes de l'écosystème (structure physique, composition des communautés, flux de matière et d'espèces) plutôt que le ou les états passés (Aronson et al., 2016; Dutoit et al., 2014). De plus, la complexité et le dynamisme des écosystèmes riverains rendent parfois la comparaison avec un état de référence difficile (González et al., 2015). Il est maintenant communément admis que les objectifs de la restauration écologique sont plutôt de redonner à l'écosystème restauré les fonctions permettant son auto-organisation (restauration des trajectoires naturelles) que de diriger l'écosystème vers un état stable final s'apparentant à celui d'origine (restauration de l'état naturel d'origine; Dufour & Piégay, 2009).

Il existe d'autres approches que la restauration écologique, représentant un gradient dans les objectifs de restauration des écosystèmes dégradés. Le terme "réhabilitation" a principalement pour objectif de recréer une ou plusieurs fonctions d'utilité pour l'humain (tandis que la restauration écologique vise aussi le rétablissement de la structure et de la composition des communautés préexistantes). Par exemple, la revégétalisation d'une berge est un objectif du retour de la fonction esthétique d'un milieu, tandis que les marais filtrants sont un exemple du retour de la fonction de filtration de l'eau et de phyto-rémediation. Le terme "réaffectation" décrit la création d'une nouvelle fonction à un écosystème, avec une nouvelle structure (SER, 2004). C'est par exemple la création d'un nouveau milieu humide artificiel après l'excavation de matériaux dans une bretelle d'autoroute. Les infrastructures turquoise (sensu Mell, 2008), illustrées par les différents aménagements nommés ci-haut et par les ouvrages de génie végétal, incluent une infrastructure verte et une composante aquatique. Ces aménagements sont au cœur des actions visant la préservation et la restauration des continuités écologiques telles que la Trame Verte et Bleue en Europe ou la ceinture verte de la Communauté Métropolitaine de Montréal.

Les objectifs de la restauration écologique, en termes de point d'arrivée, se basent sur la *Field of Dreams hypothesis* et la citation du film éponyme "if you build it, they will come" (Palmer et al., 1997). Ce concept suggère que si la structure physique d'un habitat et son hétérogénéité sont restaurées, la composition biotique et les

fonctions associées à l'écosystème reviennent d'elles-mêmes. En rivière, la *Field of Dreams hypothesis* est concrétisée en recréant ou en rétablissant les processus hydrogéomorphologiques tels qu'ils seraient dans une rivière non dégradée, et réfère à la restauration écologique passive. Cela peut inclure la recréation de méandres dans une rivière linéarisée (Figure 1.10), le démembrement de seuils ou barrages (ou leur création) ou la déchenalisation de tronçon de cours d'eau. Ces approches ont été menées avec succès dans la gestion de grands fleuves français tels que la Loire ("restaurer l'équilibre hydrosédimentaire du dernier grand fleuve sauvage de France") ou le Rhône ("Le Rhône ouvre ses bras et agrandit son lit"; Morandi, 2014).



Figure 1.10. Exemple de restauration de cours d'eau en plaque de chocolat sur la rivière Aire (Suisse). Pour redonner un espace de liberté à la rivière, celle-ci a été déchenalisée, puis a pu retrouver sa dynamique naturelle à travers les bancs de sable en losange. Photographie : Biotec.

L'implantation d'un ouvrage de génie végétal sur une berge ne constitue pas une opération de restauration écologique au sens strict. En effet, le but premier du génie végétal étant de stabiliser la berge, une partie des processus naturels des milieux riverains, comme l'érosion et la dynamique latérale, sont bloqués par l'implantation d'un ouvrage. La perte de ce processus, ainsi que l'utilisation de végétaux en très grande densité dans l'ouvrage, empêche le retour à des stades primaires de succession végétale, et favorise supposément l'implantation d'espèces de stades de succession plus avancés. Cependant, l'implantation d'espèces typiques de milieux riverains dans l'ouvrage représente un cas d'utilisation de la *Field of Dreams hypothesis*. Par l'introduction intentionnelle de végétaux, que l'on va alors décrire comme une restauration active de la végétation riveraine, un ouvrage de génie végétal va diriger la trajectoire de restauration de la végétation en contrôlant la prédictibilité de l'auto-organisation de l'écosystème riverain (Hilderbrand et al., 2005).

Importance des techniques et des espèces utilisées

Il existe de nombreuses techniques de génie végétal pour stabiliser les berges (Li & Eddleman, 2002). Les techniques actuelles sont issues de pratiques ancestrales, révolutionnées de nos jours par les progrès faits dans les matériaux (géotextiles) et dans la machinerie (Evette et al., 2009). Le choix de la technique adéquate repose sur une multitude de facteurs liés à la topographie et la pédologie de la berge dégradée, à l'écologie des milieux avoisinants, aux contraintes tractrices, aux limites budgétaires, à la présence d'espèces exotiques envahissantes en périphérie, etc... Le choix des espèces utilisées dans la technique est fait selon leur biologie (taux de croissance, capacité de colonisation du milieu, longévité, réseau racinaire), leur coût d'implantation ou leurs caractéristiques écologiques et biogéographiques (Evette et al., 2012; Stokes et al., 2014). Puisque le génie végétal est basé sur le mimétisme des modèles naturels, il est important de choisir des espèces en fonction du contexte régional. Par exemple, en Australie, le réseau racinaire de certaines espèces végétales est adapté à la sécheresse, nécessitant d'aller chercher l'aquifère loin dans le sol, et ancrant profondément l'ouvrage (Hubble et al., 2010). En Chine, une étude du potentiel de stabilisation de différentes combinaisons d'espèces végétales a montré que les racines fines des poacées comme le bambou contribuent efficacement à la stabilité des couches superficielles du sol et que la combinaison d'espèces graminoides et ligneuses permet la plus grande stabilité du sol (Genet et al., 2010, Figure 1.11).

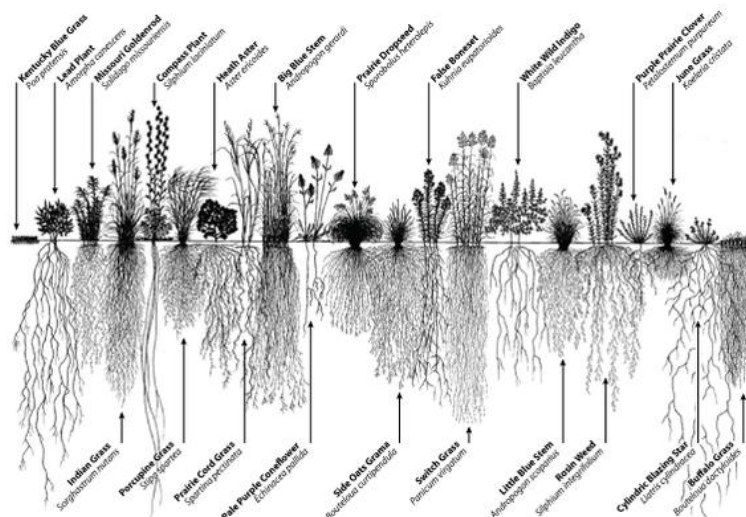


Figure 1.11. Diversité des systèmes racinaires d'espèces herbacées. Photographie : Nature Education (2012).

En effet, les espèces ligneuses augmentent la stabilité du sol en profondeur, tandis que les graminées réduisent l'érosion superficielle et la formation de rides d'écoulement, tout en maintenant la cohésion des couches de sol en surface (Stokes et al., 2014). Si le maillage racinaire est essentiel dans les techniques de génie végétal, les parties aériennes des plantes sont aussi importantes. L'entrelacement des tiges ligneuses et le parterre d'herbacées augmentent la rugosité de la berge et vont ainsi limiter la force érosive du courant par un effet

peigne. De plus les tiges flexibles des arbustes et herbacées vont se plaquer sur le sol et le protéger par effet tapis (Debiais, 2003). Toutefois, la présence d'espèces ligneuses de grande taille sur la berge peut aussi être néfaste. En exerçant un effet "bras de levier" sur le sol, un tronc penché peut fragiliser la berge. En pied de berge, il peut aussi augmenter l'écoulement turbulent et ainsi augmenter l'érosion (Florineth & Molon, 2004).

Les techniques de génie végétal peuvent s'appliquer aux pieds de berges ou aux talus, et sont constituées de structures linéaires ou surfaciques (Evette & Frossard, 2009; Gray & Sotir, 1996). Parmi les techniques de protection de pied de berge, on trouve les fascines d'hélophytes, le clayonnage, les fascines de saules et les caissons végétalisés (Figure 1.12, Bonin et al., 2013). Le fascinage d'hélophytes (ou boudin d'hélophytes) est une technique permettant de recréer l'interface végétale herbacée entre la fraction aquatique et terrestre de la berge en protégeant le pied de berge. Elle est constituée de végétaux semi-aquatiques plantés dans un boudin de géotextile rempli de matériel terreux. Elle est employée sur des cours d'eau à faible contrainte et les plans d'eau et offre plusieurs avantages : protection de la berge dans la zone située en dessous de la ligne des hautes eaux, augmentation de la sédimentation et contribution à l'habitat du poisson et des macroinvertébrés benthiques. Le clayonnage (ou tressage) est un entrelacement de branches de saule vivantes autour de pieux (vivants ou morts). La structure physique de l'ouvrage permet une protection immédiate du pied de berge contre l'érosion ou le batillage, et sa mise en œuvre est adaptable à la morphologie du cours d'eau et aux variations de terrain. La fascine de saules est une technique de protection de pied de berge faite de branches de saules vivantes rassemblées en fagots et maintenues en rangs par des pieux (simples ou doubles). Cette technique offre une protection contre l'érosion dès la mise en place. Le caisson végétalisé consiste à assembler des caissons de rondins de bois construits dans la berge en comblant les compartiments avec du sol et des branches vivantes disposées horizontalement. La structure tridimensionnelle obtenue est résistante dès sa mise en place sur la berge et permet un soutien très important utilisable sur de fortes pentes.

Des techniques surfaciques de protection de talus, adaptées pour le milieu ou le haut de berge, existent également : couches de branches à rejet, matelas de branches et lits de plants et plançons (Figure 1.12). Elles peuvent être utilisées seules ou en complément de techniques de protection de pied. La couche de branches à rejet est une technique qui consiste à plaquer des couches de branches vivantes dans la direction perpendiculaire au courant, maintenues par des pieux, recouvertes de sol pour permettre la reprise des branches (Schiechtl & Stern, 1996). La couche de branches à rejet est utilisée entre la ligne des hautes eaux et le haut de berge. Le matelas de branches consiste à disposer un amas de branches vivantes et mortes (plus épais que la couche de branches à rejet) sur un sol, recouvert parfois d'un géotextile et fixé fermement. Le passage de l'eau dans le matelas va permettre de piéger les sédiments et de favoriser la repousse des branches vivantes. Les matelas de branches sont très efficaces pour lutter contre les forces d'arrachement, dissiper le courant et restaurer rapidement la végétation riveraine (Bischetti et al., 2010). Ils sont souvent utilisés pour

comblent un creux dans le talus. Les lits de plants et plançons sont constitués de plançons de saules (longues boutures) associés à des plants, le tout disposé en rangs serrés dans des tranchées entre des couches de sol retenues par du géotextile. Cette technique présente des capacités de stabilisation du sol et de reprise des végétaux rapides, et peut être appliquée sur des terrains en forte pente, dans les mêmes parties de berge que les matelas de branches (dans le talus). Les lits de plants et plançons sont rarement utilisés au Québec. Pour toutes les techniques de génie végétal énoncées ci-haut, les espèces arbustives à port flexible telles que *Salix purpurea*, *S. viminalis* (Europe), *S. interior*, *S. eriocephala*, *S. discolor*, *S. bebbiana* ou *Cornus sericea* (Amérique du Nord) sont des candidats de choix.



Figure 1.12. Variété des techniques de génie végétal. De gauche à droite et de haut en bas : tressage et matelas de branches, fascines, lits de plants et plançons, caisson végétalisé. Au centre : pieux vivants et tressage. Photographies : Maxime Tisserant.

Si l'utilisation du génie végétal est applicable à de nombreux cas de figure, et qu'il procure de nombreux avantages écologiques mais aussi techniques, son applicabilité a tout de même des limites (Schiechtl et al., 1997). En effet, certaines contraintes liées à l'hydrodynamisme du cours d'eau ou à la topographie de la berge peuvent nécessiter l'emploi de matériaux inertes en complément des structures végétales vivantes. Ces techniques sont dites "mixtes". L'enrochement de pied de berge, associé à des techniques végétales plus haut,

est couramment utilisé pour lutter immédiatement contre l'érosion et protéger la technique de génie végétal pendant les premières années de croissance des végétaux. Il peut également être nécessaire sur une rivière exposée au batillage, ou lorsque les embâcles de glace sont importants au printemps. L'emploi de blocs de roche peut également être approprié sur une rivière à écoulement torrentiel dont le lit est naturellement enroché. Par l'emploi de matériaux végétaux inertes dans la stabilisation (armature en bois), les caissons végétalisés peuvent aussi être considérés comme une technique mixte.



Figure 1.13. Cas potentiels d'échec rencontrés dans les ouvrages de génie végétal, intervenant surtout durant les premières années après l'implantation de l'ouvrage. De gauche à droite : arrachage de l'ouvrage par les glaces, dessèchement des végétaux, affouillement du pied de berge. Photographies : Maxime Tisserant.

Contrairement aux ouvrages de génie civil conventionnel, le dimensionnement des ouvrages de génie végétal est principalement empirique. Il fait appel aux connaissances et au savoir-faire de spécialistes et se base notamment sur le calcul des contraintes tractrices, c'est-à-dire la force de frottement de l'eau sur le lit du cours d'eau (Bonin et al., 2013). Plusieurs études montrent que la résistance des ouvrages de génie végétal augmente avec le temps, dépassant parfois celle des enrochements (Leblois et al., 2016). Toutefois, il est difficile d'établir précisément la valeur de contrainte tractrice pour le dimensionnement d'un ouvrage, même de façon empirique, en raison des nombreux phénomènes pouvant conduire à la rupture d'un ouvrage de génie végétal (Figure 1.13, Evette, 2017). De plus, du fait des matériaux vivants, les premières années après l'implantation d'un ouvrage sont généralement cruciales pour sa réussite. La grande variété des techniques de génie végétal, leur complexité technologique et écologique ainsi que la relative imprévisibilité des ouvrages rendent la démarche empirique difficile. Selon Stokes et al. (2014), le manque de connaissance réside essentiellement dans l'interaction entre le type d'ouvrage implanté, la végétation recolonisant spontanément l'ouvrage et la circulation d'eau de ruissellement sur la pente de berge.

Malgré les efforts de restauration des berges et l'amélioration continue des techniques de génie végétal, la diversité des communautés végétales riveraines de berges stabilisées et les processus sous-jacents restent peu étudiés. L'étude plus précise des patrons de diversité, de la trajectoire temporelle et des processus structurant les communautés végétales de berges stabilisées permettrait de mieux concevoir les ouvrages de génie végétal et de prévoir leur devenir.

Objectifs, organisation et méthodologie de la thèse

Cette thèse de doctorat a pour objectif d'enrichir les connaissances sur la réponse des communautés végétales riveraines à la stabilisation de berge et leurs déterminants environnementaux (Figure 1.14). Plus spécifiquement, je vise à :

1. Décrire les patrons de composition et de richesse des communautés végétales riveraines, selon un gradient de naturalité de la berge (Chapitre 1) ;
2. Mettre en lumière le processus de succession végétale dans les berges stabilisées (Chapitre 1 et 2) ;
3. Identifier les processus structurant les communautés végétales de génie végétal, en comparaison avec les berges naturelles (Chapitre 3).

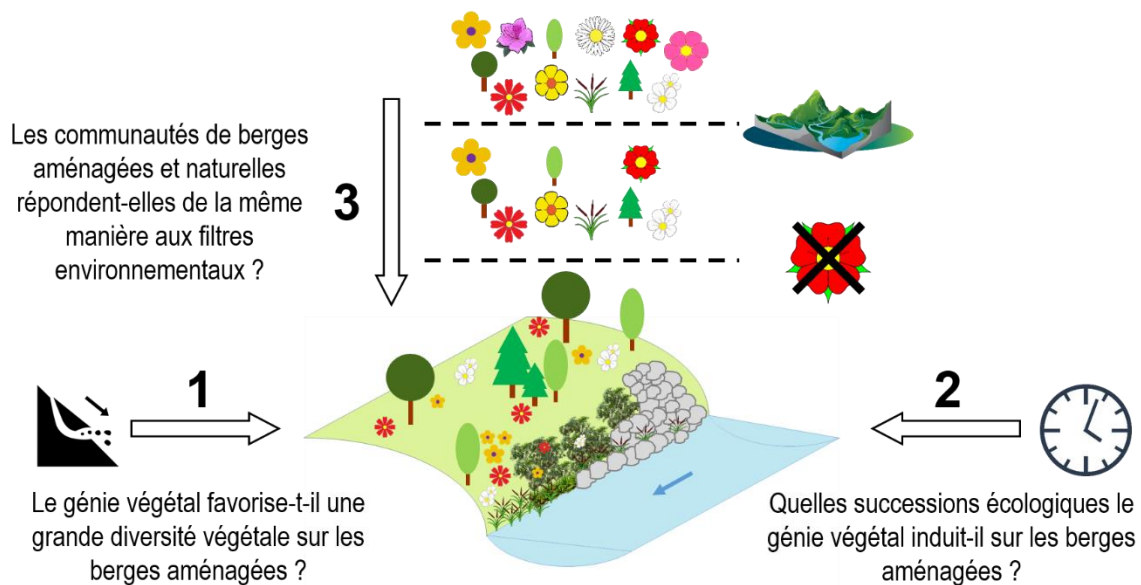


Figure 1.14. Schéma général de l'organisation de la thèse. Les principales questions de recherche liées à chacun des objectifs ci-dessous sont précisées, et les catégories de berge étudiées sont schématisées.

Hypothèses et prédictions

Le **chapitre 1** de la thèse a pour objectif de décrire l'effet de la stabilisation de berge sur la diversité des communautés végétales riveraines. J'ai utilisé une typologie de sites allant des berges naturelles aux sites de stabilisation utilisant uniquement du matériel minéral (enrochements). Entre les deux, j'ai construit un gradient de naturalité avec différents types d'ouvrages de génie végétal présentant une proportion croissante de matériel minéral (voir Figure 1.14 pour la schématisation du gradient de naturalité). J'ai utilisé un estimé de diversité alpha, la richesse spécifique, et de diversité bêta, l'indice *Local Contribution to Bêta Diversity*. L'accent a aussi été mis sur certains groupes écologiques d'intérêt pour la restauration des berges et qui répondaient supposément à l'implantation d'un ouvrage (espèces indigènes et hydrochores). En plus de comparer les types de berge le long du gradient de naturalité, j'ai considéré le gradient d'élévation le long de la berge, le gradient amont-aval des sites sur des cours d'eau étudiés et le gradient temporel (nombre d'années après une stabilisation de berge). La question de l'effet du temps est traitée plus précisément dans le chapitre 2. Pour ce chapitre 1, j'ai émis l'**hypothèse** qu'en introduisant des espèces végétales présentes naturellement en milieu riverain, les berges de génie végétal présentent des patrons de diversité proches de ceux des berges naturelles. La restauration d'une structure riveraine favorable à l'établissement de la végétation permet ainsi la colonisation du milieu par des espèces typiques de milieux riverains, tels que les espèces indigènes et hydrochores, à un niveau comparable à celui des berges naturelles. Puisque les enrochements sont censés être des milieux moins riches en espèces, le nombre d'espèces sur les berges stabilisées est supposé diminuer avec l'augmentation de la quantité de matériel minéral utilisé dans l'ouvrage. Je prédis également que la diversité bêta, calculée ici comme le degré d'originalité de la composition des communautés par rapport aux autres communautés régionales, est plus faible dans les ouvrages de génie végétal, du fait de la compétition pour l'espace et la lumière induite par les saules implantés dans les ouvrages. En accord avec les grands patrons de diversité décrits par le *River Continuum Concept*, les estimés de diversité alpha et bêta sont également dépendants de l'ordre du cours d'eau sur le gradient amont-aval.

Le **chapitre 2** vise à identifier l'initiation d'une succession végétale dans les ouvrages de génie végétal. En m'appuyant sur les résultats de l'effet du temps trouvés dans le chapitre 1, j'ai utilisé dans le chapitre 2 des relevés de végétation provenant d'une base de données française et construit une chronoséquence de 14 années. La typologie d'ouvrages comprend dans ce chapitre des ouvrages de génie végétal pur, des ouvrages mixtes (enrochement de pied de berge et génie végétal) et des enrochements. En me basant sur la *Field of Dreams hypothesis*, j'ai émis l'**hypothèse** qu'en implantant des espèces de stades de succession pionniers sur la berge, le génie végétal allait dépasser les premiers stades de succession dominés par des espèces rudérales et accélérer la transition vers des stades post-pionniers dominés par des espèces compétitrices. À l'inverse, les

enrochements recréent un habitat de succession primaire, et vont faciliter l'établissement d'espèces opportunistes (notamment exotiques) et rudérales.

Le **chapitre 3** a pour objectif de mettre en lumière les mécanismes structurant les communautés végétales sur les berges de génie végétal, en comparaison aux berges naturelles. Par une approche de traits fonctionnels, j'ai calculé la moyenne des valeurs de traits pondérées par les abondances de chaque espèce au sein de la communauté. J'ai comparé les valeurs de trait moyen entre les sites naturels et stabilisés pour des traits de dispersion des graines, de persistance dans l'environnement et de compétition des espèces. J'ai également identifié les déterminants environnementaux de la composition fonctionnelle, en utilisant deux échelles spatiales : l'utilisation des terres dans le bassin versant (échelle du paysage), le contexte hydrologique et les conditions édaphiques de la berge (échelle locale). J'ai émis l'**hypothèse** qu'en étant des habitats nouvellement restaurés, les berges de génie végétal étaient plus fortement structurées par des traits liés à la dispersion, et étaient donc influencées par des processus agissant à l'échelle du paysage.

Sélection de sites

Mes modèles d'études sont les communautés végétales de berges stabilisées et naturelles, principalement dans les Basses terres du Saint-Laurent, et s'étendant dans le piémont appalachien et du Bouclier Canadien et la région Saguenay-Lac-Saint-Jean (Figure 1.15 et 1.16). Au total, les sites d'études sont présents dans 10 des 17 régions administratives de la province, et sont localisés sur 53 cours d'eau dans 23 bassins versants majeurs. Puisqu'aucun état des lieux des travaux de stabilisation de berge utilisant le génie végétal n'avait été fait auparavant à cette échelle, j'ai d'abord dressé un portrait des travaux de génie végétal réalisés dans la province de Québec. Pour cela, plus de 39 organisations ont été contactées en 2015 et 2016, dont des firmes de consultants en génie civil, des firmes de service-conseil en environnement et écologie, des organismes de bassins versants, des municipalités, le ministère de l'Environnement et de la Lutte contre les Changements Climatiques (MELCC) et le ministère des Transports (MTQ). Au total, 22 organisations ont répondu positivement à notre demande d'accès à l'information, ce qui nous a permis de recenser 226 ouvrages de stabilisation de berges, dont 130 faisant intervenir du génie végétal. J'ai procédé à une sélection de sites parmi ces 226 ouvrages de stabilisation dénombrés. La sélection des sites à échantillonner s'est faite de façon à répartir les types de berges et les années de construction des ouvrages de façon homogène dans l'aire d'étude. Cela était nécessaire pour dresser un portrait représentatif de la réalité des travaux de stabilisation de berge du Sud du Québec, et pour isoler adéquatement l'effet du temps et du type de berge sur la composition des communautés végétale. De plus, les ouvrages de génie végétal étant soumis à l'échec (et dans une moindre mesure, les enrochements), des visites de sites ont permis de raffiner la sélection aux ouvrages qui se sont maintenus dans le temps et d'identifier précisément la technique utilisée.

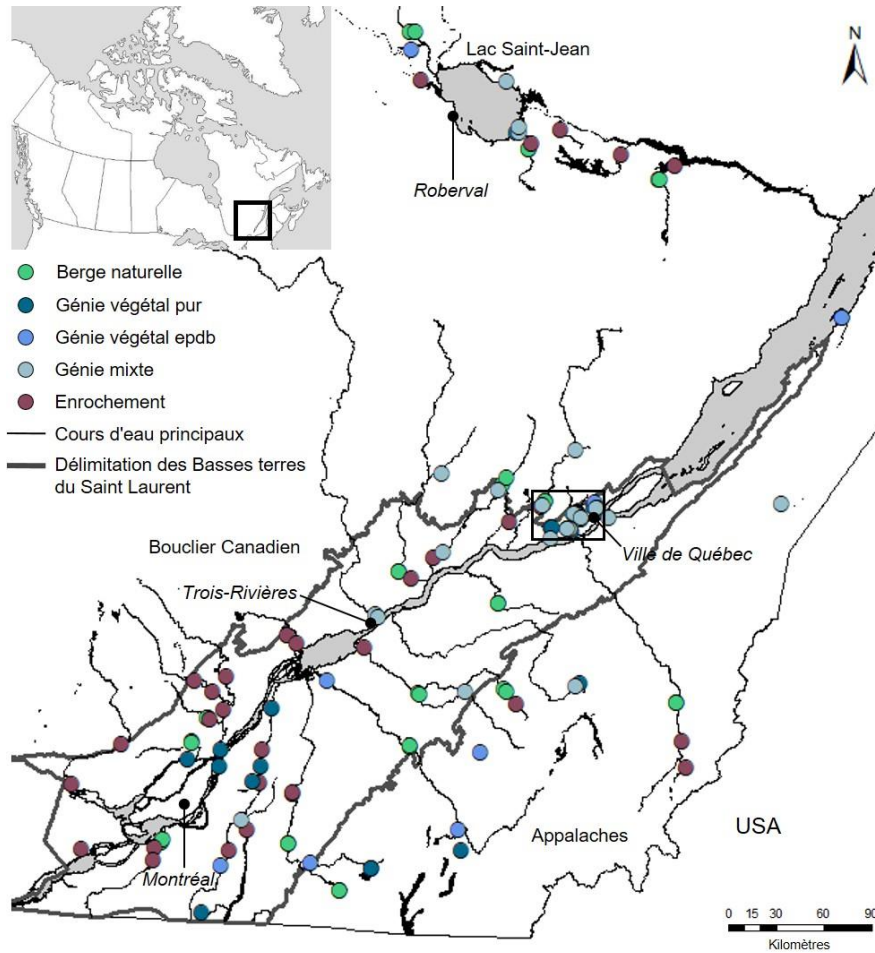


Figure 1.15. Carte de l'aire d'étude dans la province de Québec avec les 124 sites ayant fait l'objet d'un inventaire floristique, classés selon les catégories dans le Tableau 1.2 (epdb : enrochement de pied de berge). Tel que la figure le montre, la plupart des sites se situent dans la province naturelle des Basses terres du Saint Laurent. Cette carte est une reproduction de celle fournie dans le Chapitre 2. L'encadré correspond à l'agrandissement de l'aire d'étude pour la Ville de Québec, présenté dans la Figure 1.16.

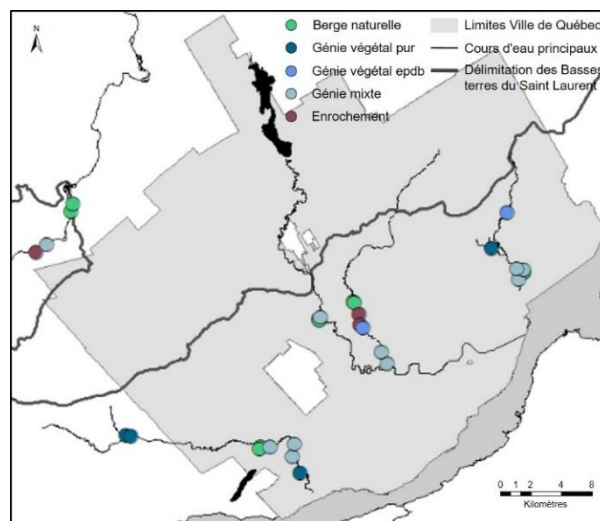


Figure 1.16. Aire et sites d'étude dans la Ville de Québec (zone grisée) et sur les cours d'eau avoisinants.

Une typologie de berge a ensuite été établie selon la ou les techniques utilisées (Figure 1.17). Pour les ouvrages de stabilisation, cette typologie était basée sur la proportion de matériel végétal et minéral utilisé dans l'ouvrage de stabilisation de berge, qui est censée influencer la composition des communautés végétales riveraines. Un total de 51 ouvrages de génie végétal (répartis en trois types, voir Tableau 1.2) et 33 enrochements ont fait l'objet d'un inventaire floristique durant les étés 2016 et 2017.



Figure 1.17. Physionomie de la végétation sur les berges stabilisées avec des techniques de génie végétal. Photographies du haut : ouvrages de génie végétal pur (utilisation de techniques issues du génie végétal sur toute la surface de la berge). Photographies du milieu : ouvrages de génie végétal avec un enrochement de pied de berge (génie végétal recouvrant la majeure partie de la berge, et protection du pied de berge avec un enrochement). Photographies du bas : ouvrages de génie mixte (enrochement recouvrant une plus grande proportion de la berge que la catégorie précédente, mais restreint à la zone située sous la ligne des hautes eaux). Les effectifs pour chaque type sont précisés dans le Tableau 1.2 et les aménagements schématiques de ces techniques, ainsi que l'enrochement, sont illustrés dans la Figure 2.2. Les cours d'eau sont précisés pour chaque site dans l'encadré. Photographies : Maxime Tisserant.

En plus des sites stabilisés, 40 sites naturels ont été sélectionnés, répartis uniformément dans l'aire d'étude par rapport aux ouvrages de stabilisation de berge (voir Figure 1.15 et 1.16 pour la localisation des berges naturelles dans l'aire d'étude). Vingt segments de rivière ont été choisis de façon à ce qu'ils soient représentatifs des conditions rencontrées dans les sections stabilisées avec des ouvrages de génie végétal ou civil (largeur de rivière, géomorphologie, largeur de berge, vitesse du cours d'eau, etc.). Quand cela était possible, les segments naturels étaient localisés sur la même rivière qu'un ou plusieurs ouvrages de stabilisation de berge. Deux types de berges naturelles étaient échantillonnés de façon appariée sur un même segment de rivière : une berge en conditions d'érosion et une autre en conditions de dépôt de sédiments (Figure 1.18). Les zones d'érosion ont été considérées comme subissant de fortes contraintes hydrauliques alors que les zones de dépôt résultent de faibles contraintes hydrauliques et du dépôt de sédiments. Pour chaque berge, nous nous assurons de la présence de différents stades de succession le long du gradient latéral de la berge (perpendiculaire à la rivière) ainsi que de la présence d'un couvert arborescent. De plus, les berges en érosion devaient présenter des traces d'érosion sans être totalement dénudées, preuve que la végétation en place maintenait les couches de sol sur la berge (Figure 1.18). Classiquement, dans les rivières à méandres, une section concave et une section convexe du cours d'eau étaient sélectionnées pour l'inventaire floristique, lorsque les autres critères étaient validés.

Tableau 1.2. Répartition des sites selon les cinq catégories de berge (les berges naturelles et les quatre techniques de stabilisation), avec les effectifs et l'échelle temporelle pour chaque catégorie.

Technique	Effectifs	Âge des sites (Années depuis la construction)
Berges naturelles	40 (20 paires)	NA
Génie végétal pur	16	1 – 20
Génie végétal avec enroch. de pied de berge	10	2 - 18
Génie mixte	25	3 – 20
Enrochement	33	3 – 29
Total	124	

Différents effectifs ont été utilisés au cours de la thèse, notamment pour les chapitres 1 et 3. Pour le chapitre 1, j'ai utilisé la totalité des données de végétation inventoriée dans les 124 sites, selon les cinq types de berges détaillés dans le Tableau 1.2. Pour le chapitre 3, j'ai utilisé une sous-sélection de sites en fonction des hypothèses posées pour ce chapitre explorant la composition fonctionnelle. Pour isoler les mécanismes en jeu dans les communautés des ouvrages de génie végétal et les comparer à ceux des berges naturelles en limitant la variation liée à d'autres facteurs, j'ai opéré plusieurs filtres sur le jeu de données. Seuls les sites localisés dans les Basses terres du Saint-Laurent, les sites stabilisés majoritairement avec du génie végétal (génie

végétal pur et avec enrochement de pied de berge) et les berges naturelles en condition d'érosion ont été utilisés. Ce dernier filtre est justifié par le fait que les sites stabilisés sont majoritairement exposés à l'érosion. De plus, seule la strate herbacée a été utilisée pour ce chapitre, puisque cette strate répond plus rapidement que la végétation ligneuse aux changements de conditions du milieu. Finalement, le chapitre 2 est issu d'un jeu de données collectées dans le bassin versant du Rhône, dans les piémonts alpin et jurassien de Suisse et de France.



Figure 1.18. Physionomie de la végétation des berges naturelles, selon les deux critères de sélection: condition de dépôt de sédiment (colonne de gauche) et condition d'érosion (colonne de droite). Les cours d'eau sont précisés pour chaque berge dans l'encadré. La première ligne illustre les deux conditions (érosion ou dépôt de sédiment) d'une même rivière. Photographies : Maxime Tisserant.

CHAPITRE 1

CONTROLLING EROSION WHILE PROMOTING PLANT BIODIVERSITY : A COMPARISON OF RIVERBANK STABILIZATION TECHNIQUES

Maxime Tisserant, Bérenger Bourgeois, Eduardo González, André Evette, Monique Poulin

Copie de l'article "Tisserant M., Bourgeois B., González E., Evette A. & Poulin M. Controlling erosion while promoting plant biodiversity : a comparison of riverbank stabilization techniques.", à soumettre pour publication à la revue *Journal of Environmental Management* en juin 2020.

Résumé

La restauration des communautés végétales riveraines est aujourd'hui fréquemment prise en compte lors d'opérations de gestion des berges pour le contrôle de l'érosion. À cet égard, les techniques de génie végétal ont été mises de l'avant par rapport à l'enrochement pour restaurer la naturalité des berges stabilisées, mais la diversité et la succession de la végétation ont été rarement évaluées. Ici, nous avons comparé la diversité alpha et bêta ainsi que les trajectoires de succession des communautés végétales entre les berges naturelles (n = 40), stabilisées par l'enrochement (n = 33) et les techniques de génie végétal (n = 51). Nous avons constaté que la diversité alpha était plus élevée dans les rives naturelles que dans celles stabilisées par des techniques d'enrochement avec des valeurs intermédiaires dans les sites de génie végétal, ces derniers étant particulièrement bénéfiques aux espèces indigènes et hydrochores. La diversité bêta était variable entre les niveaux des berges, étant la plus élevée pour les berges naturelles au niveau supérieur de la berge et pour les sites d'enrochement sur le milieu de berge. Pour les berges stabilisées, la diversité alpha diminuait avec l'augmentation de l'ordre du cours d'eau tandis que la diversité bêta augmentait. De plus, une succession végétale était clairement à l'oeuvre dans les ouvrages de génie végétal, initiée par des espèces indigènes à tous les niveaux de berge et par des espèces hydrochores et généralistes sur le milieu et le pied de berge. Au contraire, la composition des communautés ne changeait pas avec le temps dans les enrochements. Dans l'ensemble, ces résultats suggèrent que le génie végétal est une alternative à l'enrochement pour favoriser la diversité et la succession de la végétation dans les berges stabilisées.

Abstract

Restoring riparian plant communities is an increasing concern when managing riverbanks for erosion control. In that respect, bioengineering techniques have been encouraged over riprap for recovering naturalness in stabilized riverbanks but plant species diversity and succession have rarely been assessed. Here, we compared alpha and beta diversity as well as successional trajectories of plant communities between natural riverbanks (n = 40), stabilized by riprap (n = 33) and bioengineering techniques (n = 51). We found that species richness was higher in natural riverbanks than in those stabilized by riprap techniques with transitional values in bioengineering sites, the latter being especially beneficial for native and hydrochorous species. Beta diversity was variable among bank levels, being highest for natural riverbanks at the upper bank level and for riprap sites at the bankfull level. For stabilized banks, species richness decreased with increasing stream order while beta diversity increased. In addition, there was a clear succession in bioengineering sites, which was driven by native species at all levels along the slope of the bank and by hydrochorous and generalist species at shoreline and bankfull levels. On the contrary, there was no change in community composition with time in riprap sites. Overall, these results suggest that bioengineering is an alternative to riprap for favoring plant diversity and succession in stabilized riverbanks.

Introduction

Riparian ecosystems provide essential ecosystem functions and services to society, including hosting a diverse plant community (Naiman et al., 1993; Ward et al., 2002). Riparian plant communities are mainly driven by hydrological disturbance, which creates a large diversity of ecological niches with variable abiotic conditions that may support a high species richness, usually with high variation between sites and compared to surrounding habitats (i.e., high alpha and beta diversity; Sabo et al., 2005; Viers et al., 2012). Hydrological connectivity through the riparian corridor facilitates plant dispersal by water (Nilsson et al., 2010). However, such corridor effect can also have negative impacts on riparian plant communities as it makes them highly vulnerable to the spread of invasive species. This can lead to biotic homogenization, especially when flood variability has been disrupted (Décamps et al., 1995; Pyšek & Richardson, 2010; Tabacchi et al., 2019). The spread of invasive species is only one among the many alterations of riverine ecosystems and associated plant diversity that human development has caused (Bruno et al., 2016; Newbold et al., 2015). Numerous studies, for example, have proven the detrimental impacts of flood regulation by dams and channelization for erosion control and flood risk management on plant richness and turnover (Baattrup-Pedersen et al., 2005; Tonkin et al., 2018). Channelization encompasses stabilization of riverbanks, which drastically transform this fluvial landform into a highly human-modified feature. For this reason, riparian plant communities at stabilized riverbanks have rarely been described. Around 70 % of the major rivers have been altered by river regulation and channelization in the northern hemisphere, so then most of the plant composition in these riverbanks is unknown (Dynesius & Nilsson, 1994).

Riverbank stabilization can be implemented with many different techniques. Riprap is a "hard" civil engineering technique that consists on loose and calibrated stones (or pit run material of various size) on top of a granular mineral filter or a geotextile from the stream channel to the bank edge (B.C. Ministry of Environment, Lands & Parks, 2000). Vegetation establishment is generally poor on riprap. Old riprap may present denuded surfaces of low ecological value even decades after work completion, mostly because of the lack of soil (Strayer & Findlay, 2010; Strayer et al., 2016). The slowness of the vegetation colonization might also be reinforced by decreased flooding frequency and channel embankment and incision, and the generally uniform and steep resulting riverbanks (Florsheim et al., 2008). Riprap have the reputation of providing a fast, relatively cheap and effective solution to erosion control and therefore have widely been implemented. Evidence of other stabilization options improving plant diversity is highly needed. This will ultimately promote their implementation.

Nature-based solutions like bioengineering provide alternatives that can effectively stabilize riverbanks while contributing to biodiversity conservation (Weissteiner et al., 2019). Bioengineering consists in mimicking natural systems by integrating plant material into the engineering design in order to protect hill slopes, embankments and human structures from erosion (Gray & Sotir, 1996). Bioengineering is a common denomination that

encompasses a great variety of techniques. Depending on the erosion constraints, bioengineering alone in any of its forms, or in combination with riprap, can be an environmentally-friendly alternative to pure riprap (Li & Eddleman, 2002). For example, mixed stabilization techniques (riprap on the lower part of the bank and bioengineering above) are often used when the riverbank is exposed to high erosion constraints. Even though bioengineering for riverbank stabilization has been used for centuries, it has been displaced by riprap during the twentieth century (Recking et al., 2019). A better understanding of the bioengineering contribution to riverbank plant diversity conservation should help promote its recovery as the mainstreaming riverbank stabilization solution.

Consistently with the *Field of Dreams hypothesis* (Palmer et al., 1997), the active introduction of engineer plant species (i.e., trees and shrubs) along riverbanks has been shown to facilitate the establishment of spontaneous plant species (Cavaillé et al., 2013; Schmitt et al., 2018) or to enhance riparian habitat quality (Janssen et al., 2019). In particular, the use of early successional species in bioengineering accelerates desirable successional trajectories in stabilized riverbanks (Tisserant et al., 2020). Planting high density of these engineer species (e.g. willows, *Salix* spp.) in the form of cuttings also limits the colonization of invasive non-native species in riparian systems, thereby fostering higher resistance to biotic homogenization (Dommanget et al., 2015; Kim et al., 2006). A high woody vegetation cover typical of bioengineering structures with willows decreases flow velocity and can favour sediment trapping and water-dispersed seed deposition (Rey & Burylo, 2014). By recreating key physical and biological attributes of natural riverbanks, bioengineering could potentially benefit plant diversity. Yet, the introduction of dense and homogeneous vegetation structures can also exert a strong environmental filtering on plant communities and exclude species with low competitive abilities, resulting in a depauperate alpha diversity.

The spatial correlation among stream geomorphology and biotic communities, and the directionality of species transport along the river continuum, may also cause alpha and beta diversity to vary along the upstream-downstream axis (Vannote et al., 1980). Consistent with the intermediate disturbance hypothesis, mid-sized reaches should be theoretically more diverse, that is, high alpha diversity (Nilsson et al., 1989). Planty-Tabacchi et al. (1996) showed this diversity pattern can be altered by the introduction of non-native species in downstream reaches, inducing higher alpha diversity. The position of headwaters may also induce the species composition to be more unique, that is, high beta diversity (Finn et al., 2011). Along bioengineered reaches, alpha and beta diversity of riparian plant communities is further likely to vary accordingly to the patterns found for natural reaches. Understanding those diversity patterns along bioengineered reaches can therefore help to optimize their design from a catchment management approach.

This study investigates the response of riparian plant diversity to three bioengineering techniques in comparison with riprap and natural riparian banks. Within this general objective, we evaluated whether bioengineering 1) favors higher alpha and β diversity than riprap along bank elevation, 2) induces a succession towards communities taxonomically and functionally similar to natural riverbanks, and 3) has variable effects depending on river order. Besides total species richness, the influence of bioengineering on key plant ecological groups is assessed to provide insights on the ecological mechanisms at play. We expect that bioengineering (i) promotes higher richness of native, hydrochorous, stress-tolerant species characteristics of natural riverbanks than riprap, due to its ability to restore key ecological structures and processes, (ii) but reduces plant community uniqueness due to more homogeneous environmental conditions. Based on our results, we discuss applied recommendations for improved benefits of riverbank stabilization techniques to biodiversity conservation.

Material and methods

Study area

This study was conducted in the south of the province of Québec, South-East Canada (Figure 2.1). The climate is cold moist continental, with a mean annual temperature of 2°C (1981-2010), a minimum monthly average of -15°C in January and a maximum of 17°C in July (MELCC, 2019). Precipitation reaches 1000 mm annually, including 300 mm as snow. Flooding events usually occur during the month of April following snowmelt, and in summer and autumn after heavy rainfalls (Boyer et al., 2010). Nordic temperate forest characterized by deciduous and mixed forests is the dominant vegetation type.

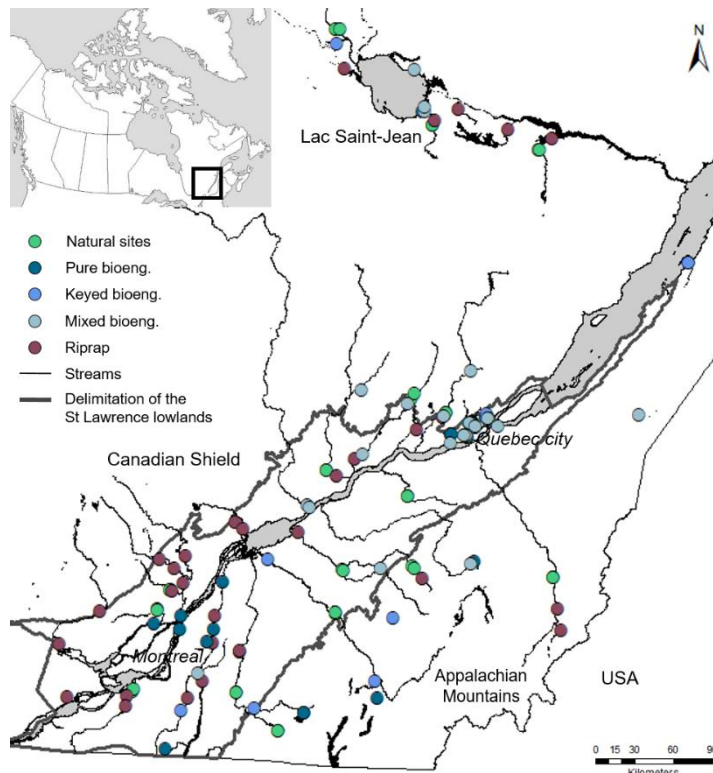


Figure 2.1. Geographical location of the 124 sampling sites classified by riverbank types in the province of Québec (eastern Canada). Among types, "pure" bioengineering technique includes only plant material (cuttings) installed in fascine, wattling or brushmattress. "Keyed" bioengineering technique includes a rock toe protection. "Mixed" technique use partly riprap to stabilize the bank, below the bankfull. "Riprap" technique is a purely civil engineering technique using mineral material.

The study area includes two ecogeomorphic units : 1) the Saint Lawrence and the Lac Saint-Jean lowlands characterized by low elevation (between 0 and 100 m a.s.l.) and gleysolic soils; 2) the “foothills” of the Canadian Shield piedmont and the Appalachian Mountains piedmont which are both hilly regions (between 150 and 400 m a.s.l. in the study area) and composed of fluvio-glacial deposits (MDDELCC, 2010).

Riverbank stabilization techniques studied

As in most industrialized world regions, rivers are locally controlled to protect human infrastructures. We investigated four riverbank stabilization techniques : three involving bioengineering (pure, keyed and mixed) techniques and one based on traditional civil engineering (riprap, Figure 2.2). The (1) "pure" bioengineering technique included only vegetal materials, combined depending on local conditions mainly determined by the flood shear stress and the space available. At the shoreline, live cuttings of willows (mostly *Salix eriocephala*, *S. interior*, *S. bebbiana*, *S. discolor* and *S. lucida*) and dogwood (*Cornus sericea*) were bound together in toe fascines or wattling. Between the shoreline and the upper bank, there were brushmattress or other rows of fascine of the same shrub species. A brushmattress is comprised of live cuttings installed with branches parallel to the slope direction to form a mattress, and covered with soil layer and a geotextile (Li & Eddleman, 2002). The (2) "keyed" technique was built similarly as pure bioengineering, but included a rock toe protection made of boulders of 400-800 mm diameter named “stone key”, instead of toe fascines or wattling. The (3) "mixed" technique was characterized by the combined application of riprap at the shoreline and bioengineering on the upper part of the riverbank. The (4) "riprap" technique was a purely hard civil engineering using boulders, cobbles or pit run gravel (usually with different grain sizes, as shown in Figure 2.2) along the entire bank. The upper zone of the riverbank of the four stabilization techniques was usually sown with a seed mixture dominated by native grasses of *Festuca rubra*. These four techniques therefore form a gradient of naturalness defined by the extent of plant over mineral material.

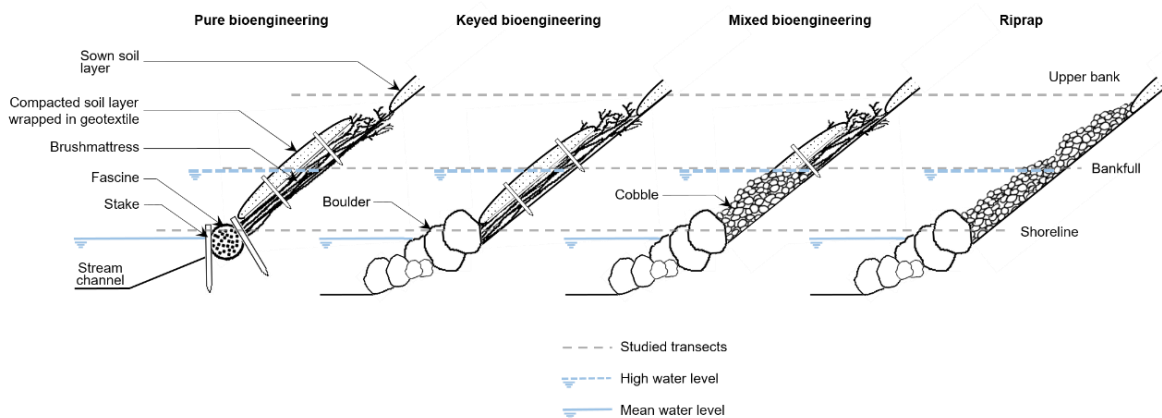


Figure 2.2. Schematic cross sections of the four types of stabilization structures and the three riverbank levels where plant communities were assessed at each site. Shoreline is right above the mean water level, bankfull is the high water level and upper bank is above the maximal water level, in the bank slope.

Sampling design

Fifty-five streams with permanent flow discharge were selected for sampling within the study area, 43 were located in the lowland and 12 in the foothill unit. All streams were stabilized between 1998 and 2017 along 25-700 meter-long reaches. Twenty-three of the 43 lowland streams were classified as minor (order 1-3), 11 as intermediate (order 4-5) and nine as major streams (order 6-8; Strahler classification, 1957). Thirty-five lowland streams were located in the Saint-Lawrence, and eight in the Lac Saint-Jean region. All the “foothill” streams were of 3-5 order, three were located in the Canadian Shield piedmont and nine in the Appalachian Mountain piedmont. Because of the heterogeneity of the studied streams, we investigated the effect of the stream order on plant diversity by creating four stream categories : foothill (order 3-5), minor lowland (order 1-3), intermediate lowland (order 4-5) and major lowland streams (order 6-8).

Along the 55 streams studied, we surveyed 84 sites where the riparian zones were stabilized using one of the four riverbank stabilization techniques : pure bioengineering (n = 16), keyed bioengineering (n = 10), mixed bioengineering (n = 25) sites and riprap (n = 33; Figure 2.1). Stabilization works at bioengineered sites spanned a time period ranging from one to 20 years prior to sampling, while ripraps were stabilized from three to 29 years before sampling. In addition to stabilized sites, 40 additional sites representing natural riparian banks (i.e., non-stabilized sites) were surveyed as reference ecosystems. These sites had established vegetation that was subject to recurrent rejuvenation depending on the degree of exposure to flooding disturbance. The 40 sites were homogeneously distributed within the study area in pairs, one at each (right and left) margin of 20 of the 55 studied streams.

Botanical surveys

To account for the effect that position along the bank may exert on plant diversity (exposure to flood disturbance and access to water are the main drivers of plant diversity and are greatly determined by elevation), three 25-m linear transects parallel to the water channel were set at each site : shoreline (mean water level), bankfull (high water level) and upper bank (above high water level, Figure 2.2). Species occurrence was sampled at every 20 cm along the transect for a total of 126 points along each transect and 378 points per site, following the line-point intercept method (Bonham, 2013). At each point, all species intercepted by a vertical rod (or its upward projection) were recorded once during the summers of 2016 or 2017 (mid-June to mid-September). Plants were then classified into three ecological groups according to 1) plant origin (native vs. non-native) based on the Database of Vascular Plants of Canada (Desmet & Brouillet, 2013) and the USDA PLANTS Database (USDA, 2015), 2) hydrochory (hydrochorous vs. non-hydrochorous) based on the Traits of Plants in Canada Database (Aubin et al., 2012), and 3) Grime strategies (competitive, stress-tolerant, ruderal) using the TRY Database (Kattge et al., 2011) and data from Pierce et al. (2017).

Statistical analyses

We compared the total species richness (as an estimate of alpha diversity) as well as the richness of native and hydrochorous species between the five types of sites (the natural sites and the four types of stabilized sites) at the three bank levels. The Local Contribution to Bêta Diversity (LCBD, as an estimate of bêta diversity) was calculated to quantify plant species variation among natural and stabilized sites (for each of the three transect levels). LCBD is estimated from the total variance of the community data, and is therefore a comparative indicator of the uniqueness of plant community in terms of species composition (Anderson et al., 2011; Legendre et al., 2013). To avoid biased estimates due to over-representation of planted species, LCBD indices were computed on the presence-absence community matrix with an Ochiai transformation (the Ochiai similarity coefficient is the equivalent to the Hellinger coefficient for presence-absence data and both are Euclidean coefficients useful to handle matrix with double zeros; Legendre & Legendre, 2012). The comparisons of LCBD between types of sites included a correction for size effect by bootstrapping, as differences in the number of sampled sites could potentially bias LCBD indices. In this way, we sampled without replacement ten sites in each type of site and computed the LCBD using 100 iterations. For comparisons of diversity estimates between the types of sites, we used non-parametric Kruskal-Wallis H-tests followed by post hoc tests with the Tukey honest significance difference ($p < 0.05$, Holm's correction).

To evaluate differences in diversity estimates and species groups over time due to riverbank stabilization, we ran linear models, with the interaction for the types of site. All data were tested for normality and square-root transformed when necessary.

To determine whether the change of plant diversity between stabilized and natural sites could be explained by our stream categories (foothill vs. lowland and stream order), we ran linear models on the relationship between mean species richness or LCBD (stabilized - natural) and stream category. The alpha and bêta diversity estimates were expressed as a difference between stabilized and natural sites to allow us to compare the plant diversity in stabilized sites by incorporating variation of diversity estimates in natural sites.

To determine the shift in plant species composition as a function of time and stabilization type, we conducted a partial redundancy analysis (pRDA) using Hellinger-transformed frequency data by species, with time as constrained variable and the stream identity as covariable. Dominant planted species in stabilization techniques (*Salix* spp., *Cornus sericea* and *Festuca rubra*) were removed from the RDA computation, as we were interested in the compositional shifts of spontaneously established species. The site and species scores along the RDA axis 1 were used to explore the change in the plant community composition as a function of years since stabilization, using a linear model.

All analyses were carried out on R version 3.6.1 (R Core Team, 2015). We used the function `beta.div` in the `adespatial` package (Dray et al., 2017) to compute LCBD, the function `H.test` in the `agricolae` package (De Mendiburu, 2017) for comparison between types of sites and the `rda` and `anova.cca` functions in the `vegan` package (Oksanen et al., 2018) to run the RDA and test for the significance of the time variable.

Results

Over all, 542 species and 20 taxa were recorded at the 124 studied sites (Suppl. Mat. 2.1). Natural sites ($n = 40$) sheltered the highest number of taxa (433, 80 exclusive). Riprap ($n = 33$) and mixed ($n = 25$) sites had 337 and 319 taxa inventoried overall, respectively, among which 39 and 31 were exclusively found at each type of site. Pure ($n = 16$) and keyed ($n = 10$) bioengineering sites encompassed 265 and 236 taxa respectively, of which 16 and 11 were not observed elsewhere. The most common species at all sites, excluding planted species, were *Impatiens capensis* Meerburgh (present in 85 % of sites), *Taraxacum officinale* F.H. Wiggers (81 %), *Phalaris arundinacea* Linnaeus (81 %), *Vicia cracca* Linnaeus (76 %), *Solidago canadensis* Linnaeus (73 %), *Equisetum arvense* Linnaeus (73 %), *Bidens frondosa* Linnaeus (68 %), *Lythrum salicaria* Linnaeus (65 %), *Eutrochium maculatum* (Linnaeus) E.E. Lamont (64 %), and *Acer negundo* Linnaeus (60 %; in bold in Suppl. Mat. 2.1).

Species richness decreased along the gradient of naturalness, i.e., from natural to riprap sites (boxplots Figure 2.3, left). There was a tendency for increased richness from mixed to pure bioengineering sites at the shoreline only, for total, native and hydrochorous species. Bêta diversity was variable among bank levels, being highest for natural riverbanks at upper bank level and for rip rap sites at bankfull level (boxplots Figure 2.3, right). Among the three types of bioengineering sites, patterns were inconsistent, with highest bêta diversity for keyed bioengineering at upper bank level, for pure bioengineering at bankfull and for mixed techniques at shoreline. It remains that bêta diversity of bioengineered sites was almost always lower than the one of natural and riprapped sites, especially at the middle riverbank level (Figure 2.3, right).

Changes over time in diversity were observed only at upper bank and bankfull level compared to shoreline, with ripraps showing mainly an increase in species richness for total, native and hydrochorous species and a decrease in bêta diversity. Species richness decreased with time for pure and mixed bioengineering sites and bêta diversity increased in the former, at the upper bank level only. All relationships between diversity estimates and time are provided in Suppl. Mat. 2.2.

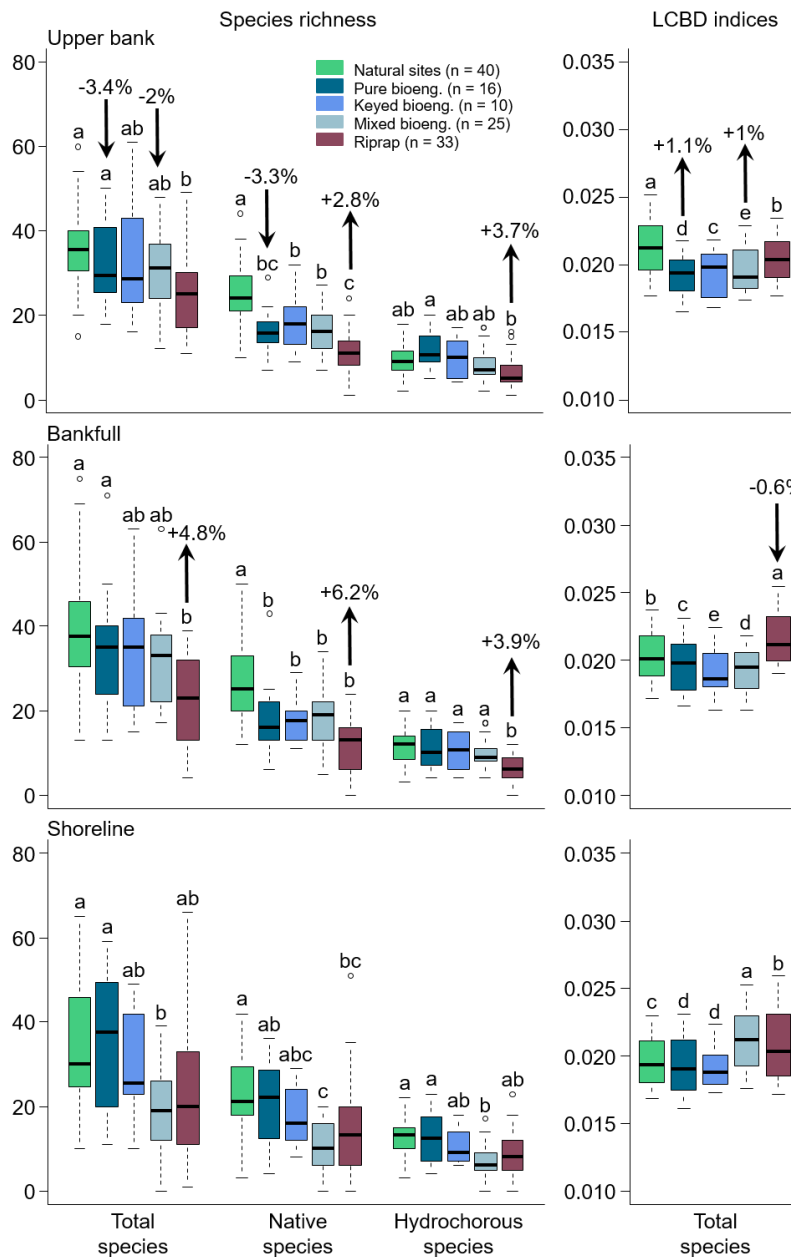


Figure 2.3. Boxplots showing richness of total, native and hydrochorous species (species number), and β -diversity (LCBD indices) among riverbank types for upper bank, bankfull and shoreline levels. The bold lines of the box represent the median value, and open circle the outliers. Letters above boxes indicate statistical homogeneous groups (Tukey HSD post-hoc test, $p < 0.05$). For each type of site, arrows pointing upward or downward indicate an increase or decrease of species richness with time, respectively, with yearly percentage of change indicated by numbers above arrows. The effect of time was tested with linear models with the interaction for the types of site. The absence of an arrow means no temporal change. See Supplementary material 1 for linear relations between diversity estimates and time.

In the lowland region, the difference in species richness between stabilized and natural sites slightly decreased with higher stream order, while LCBD indices significantly increased (Figure 2.4). As a reference, species richness at natural sites did not change along stream category, from foothill to major lowland streams, while LCBD indices slightly yet significantly decreased (Suppl. Mat. 2.3).

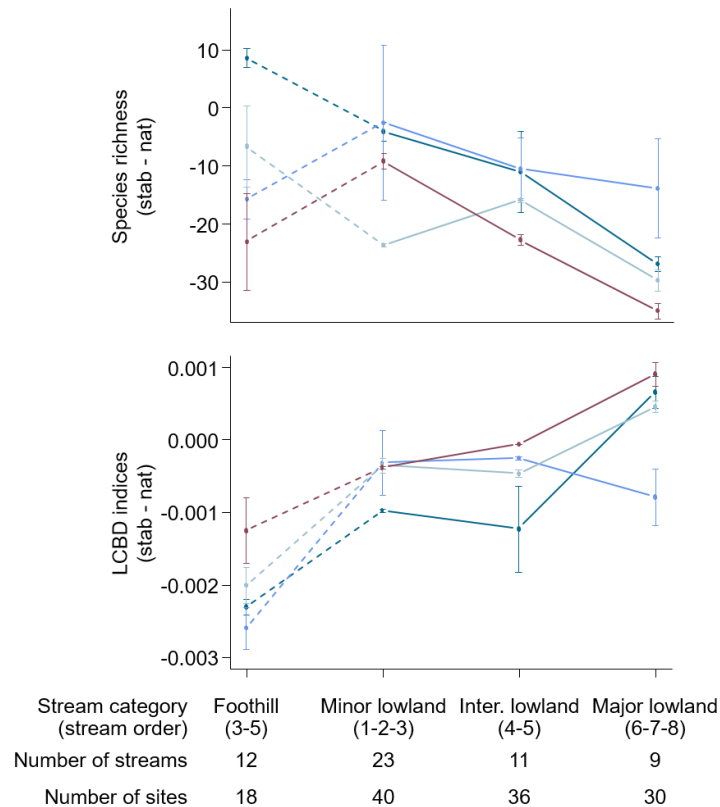


Figure 2.4. The mean (± 1 SE) species richness and LCBD indices over the four stream categories for the four types of stabilization structures, expressed as the difference between stabilized and natural riverbanks. Two factors ANOVA where only the effect of Stream category was significant; Richness : $F(1,76) = 3.066$, $p = 0.08$; LCBD indices : $F(1,76) = 8.949$, $p = 0.004$.

Successional trajectories strongly differed between stabilization techniques, with clear species turnover evidences for all bioengineering sites and stable plant communities in ripraps (Figure 2.5). The plant composition at the three bank levels in bioengineered sites changed over time. Variation in site scores along the first gradient of the RDA reflected a shift in species composition from non-native, non-hydrochorous and competitive species (negative scores) to native, hydrochorous and stress-tolerant species (positive or nearly zero scores). Generalist species (the most common species at all sites) were more frequently found in older than in younger sites at the shoreline and bankfull zones, but the opposite was true at the upper bank. While ruderal upland species colonized young sites (*Barbarea vulgaris*, *Artemisia vulgaris*, *Arctium minus*, *Trifolium repens*), typical flora of riparian area (as found in natural sites) seemed to establish in more mature sites (*Acer rubrum*, *Populus tremuloides*, *Rubus idaeus*, *Acer saccharinum*, *Equisetum sylvaticum*, *Eutrochium maculatum*).

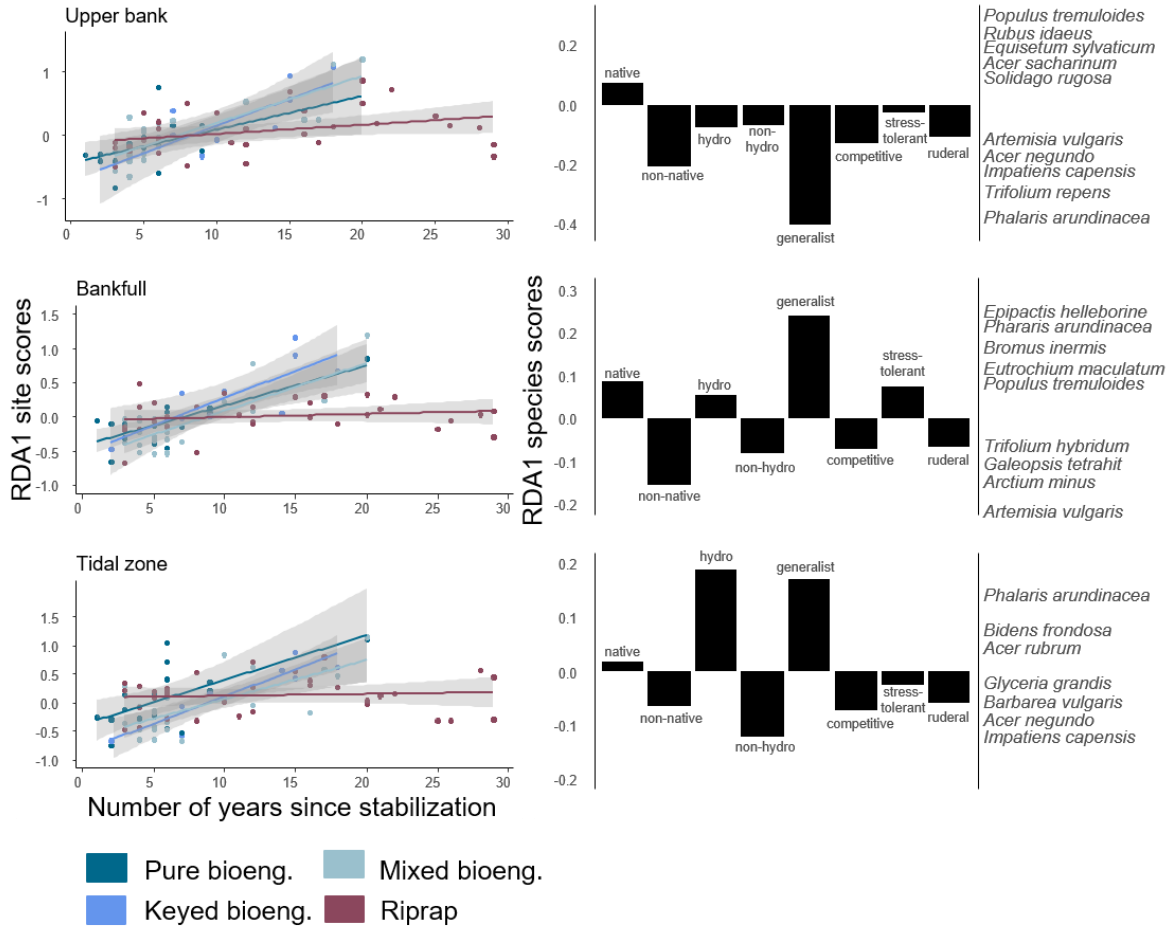


Figure 2.5. Plant community composition dynamics along time since stabilization, for the four types of stabilization structures and for upper bank, bankfull and shoreline levels. The figure shows site (left) and mean species (right) scores for eight ecological groups, from the first axis of a redundancy analysis constrained by time. Planted and sown species were removed from the analysis. Generalist species are the most common species at all sites (*Impatiens capensis*, *Taraxacum officinalis*, *Phalaris arundinacea*, *Vicia cracca*, *Solidago canadensis*, *Equisetum arvense*, *Bidens frondosa*, *Lythrum salicaria*, *Eutrochium maculatum*, and *Acer negundo*). Species groups and individual species with positive or negative value are related to older or younger sites, respectively. Only species with the highest scores are listed.

Discussion

Bioengineering solutions in riverbank stabilization led to plant communities that were richer and more similar to those found in natural riverbanks, compared to the classic riprap technique. This differential effect was also linked to distinct successional trajectories between stabilization techniques. While plant composition was rather stable in riprap, it shifted over time for the three bioengineering techniques investigated due to a replacement of non-native, non-hydrochorous, competitive and ruderal species by native, hydrochorous and stress-tolerant ones. Yet, the benefits of bioengineering to plant diversity were strongly dependent on stream order.

Bioengineering promotes rich plant communities

Plant species richness increased along river reaches following the gradient of naturalness: from riprap to mixed bioengineering (half riprap) and pure bioengineering (no riprap), riparian plant communities become more diversified at every riverbank level, and therefore independently of the elevation along the bank. Previous studies similarly evidenced the higher benefits of bioengineering techniques to plant diversity compared to riprap (Schmitt et al., 2018). Contrary to our results, Cavaillé et al. (2013) observed lower plant species richness along rivers stabilized with plant material only compared to rivers stabilized using both vegetal and mineral material. In their case, the competitive effect of fast-growing willows in pure bioengineering may have inhibited spontaneous species recolonization, as also found in other studies (Mudrák et al., 2016). We believe our results are different because the density of the introduced plant species was lower in our study. High densities of planted species likely have an adverse effect on plant diversity as a result of strong competition for light. Yet, the increase in total species richness observed here mostly coincided with an increase of native and hydrochorous species, evidencing that bioengineering enables to recover key ecological processes shaping riparian plant communities along natural (non-stabilized) reaches. The decrease of non-native species over time in bioengineered sites might be put in relation with the decreasing of ruderal and competitive species, and the increase of stress-tolerant species. Indeed, habitats with high-stress conditions are often less invaded (Alpert et al., 2000), and stress-tolerant species have been shown to have a lower probability of naturalization (Guo et al., 2018). Based on our results, bioengineering techniques, especially pure bioengineering, are the most efficient riverbank stabilization practice to recover a richness of native and hydrochorous species comparable to those observed along natural rivers.

Riprap conversely resulted in the lowest total, native and hydrochorous species richness, although their β diversity was higher than the one of bioengineered sites. This result supports that by Strayer et al. (2016), who reported a great variation of vegetation in riprap across sites along the Hudson River (New York, USA). This low α and high β diversity may principally be due to the loss or disruption of habitat suitable to both wetland and upland flora species in riprap (dry and harsher conditions), allowing few species to colonize the stone-covered habitat and promoting stochastic colonization events, regardless of a classic vegetation succession.

Along bioengineered rivers, stronger local environmental filters (high interspecific competition and flooding) are more likely responsible for the decrease in plant community uniqueness (LCBD). Low light availability combined with the physical disturbance of floods have been previously shown as key drivers for understory riparian plant diversity (Bourgeois et al., 2016; Vervuren et al., 2003), and may strongly restricted the species pool able to establish along bioengineered rivers. Such filtering effect of planted shrubs on understory communities through reduced light availability is further supported here with the low β diversity of plant communities in bioengineered sites, particularly at bankfull (i.e., where shrubs were introduced for all three bioengineering

techniques investigated). This result notably suggests that introducing shrub species at various density can improve plant β diversity along bioengineered rivers, hence reducing biotic homogenization process by promoting higher habitat heterogeneity for riparian vegetation.

We found very few occurrences of invasive plant species such as *Reynoutria japonica* and *Phragmites australis* in bioengineered sites, even though they were sometimes abundant around these sites (Tisserant, field observations) and can invade riverbanks aggressively (Urgenson et al., 2009). These species did not seem to perform better on riprap, as they were only found on few riprap sites. In contrast, Cavallé et al. (2013) observed large amount of invasive species on riprap sites of Western Europe. We believe that this difference of invasiveness could be explained by the lower survival ability and intrinsic growth rate in colder habitats (Bourchier & Van Hezewijk, 2010; Ström et al., 2014), and temporal lag of invasion between the two areas (Barney, 2006).

Bioengineering induces successional trajectories towards natural riparian systems

Differences in successional trajectories explained a large part of the gap in plant richness observed between bioengineered banks and riprap. While riparian communities were temporally stable in riprap, plant composition shifted over time along bioengineered reaches toward higher abundance of native, hydrochorous and stress-tolerant species. Consistent with the *Field of Dreams hypothesis* (Palmer et al., 1997), we found that willow stands and vegetated structures of bioengineering techniques such as live fascines, wattling or brushmattress effectively recreated favorable conditions for the colonization of spontaneous riparian plant species, and can hence help preserve some degree of riparian ecosystem naturalness. This study therefore extends previous results showing the potential of bioengineering to facilitate vegetation succession (Tisserant et al., 2020). The successional trajectories induced by introduced shrub species such as willows further demonstrate their key role as engineer species. The dense vegetation architecture provided by shrubs increases sediments and nutrient trapping (Rey & Burylo, 2014) that favors waterborne seeds deposition, and recreates suitable germination microsites that promote species establishment. Successional trajectories induced by bioengineering further relates to a shift from pioneer to competitive and stress-tolerant species, in accordance with classic succession theory (Grime, 2006). This is in line with other studies where such a transition was observed between restored and natural sites from pioneer riparian species to competitive and stress-tolerant species tolerating shade and occasional flooding (González et al., 2017). Although generalist abundance in bioengineered sites also increased over time at lower bank elevation (shoreline and bankfull zone), most of these species corresponded to native and hydrochorous plants such as *Impatiens capensis*, *Equisetum arvense*, *Bidens frondosa* and *Eutrochium maculatum*. Bioengineering therefore consists in an efficient riverbank stabilization strategy to mimic processes occurring in natural systems, while riprap conversely lead to the establishment of alternative stable states (Bozek & Burdick, 2005; Strayer et al., 2012).

Bioengineering benefits depend on stream order

Species richness of plant has been shown here to slightly decrease along stream order. Thus, the pattern of highest diversity in mid-reaches described in the *River Continuum Concept* (Vannote et al., 1980) and the intermediate disturbance hypothesis applied to streams (Nilsson et al., 1989) was not observed in our data. Although, we found a slightly lower species richness in lowland than in foothill streams, and from minor and major lowland streams. The observed diversity pattern in our study may be explained by two factors. First, we could have only sampled communities from the middle and lower part of reaches, missing upper reaches and resulting in a half bell-shaped curve. The second explanation could be a turnover in species composition with an increasing proportion of non-native species along the longitudinal stream gradient which could alter this curve. Similarly, Planty-Tabacchi et al. (1996) found a higher percentage of non-native species with lower altitudes and downstream reaches. Consistent with this explanation, the increase of β diversity at stabilized sites along stream order could reflect the effect of more urbanized and agricultural areas in the upstream part of streams, resulting in more plant communities. This finding is therefore coherent with other studies showing that urbanization locally lead to an increasing β diversity (Brice et al., 2016). However, these interesting patterns of plant diversity along stream categories need further investigation.

Management implications

This study evidences that riverbank stabilization strategies, despite primarily targeting at erosion control, can benefit on biodiversity as well. Bioengineering, by inducing successional trajectories towards natural riparian systems, promotes higher plant diversity than riprap. When possible, bioengineering should therefore be preferred than riprap for riverbank stabilization. Bioengineering techniques promoted native and hydrochorous species richness that increased over time, even though pioneer communities are theoretically more invaded (Baker, 1965; Heywood, 1989). Determining the recovery of a desirable flora like native and hydrochorous species with bioengineering approaches is of great interest for practitioners, because river restoration programs often have to integrate an invasive species control program. This study thus provides applicative information for riverbank restoration, as bioengineering techniques limit colonization by non-native (including invasive) species (Dommange et al., 2019; Hoerbinger & Rauch, 2019). Establishing mineral material along shorelines, as found in keyed bioengineering, did not seem to impede plant diversity, and could be considered to improve erosion control without much adverse effect on plant diversity. However, the negative impact of mineral material on community structure and species diversity have been frequently demonstrated under water for macroinvertebrates (Cavaillé et al., 2018; Janssen et al., 2019; Sudduth & Meyer, 2006) or fish communities (Pander et al., 2017; Schmitt et al., 2018). For this reason, riprap of any size should be avoided when possible, even if plant terrestrial taxon does not seem to respond much to a single riprap key. Finally, the strong competition ability of species planted in bioengineered banks induced a decreasing in the uniqueness of plant

communities, by strong local filtering. Considered that bioengineering techniques often require to be monitored by means of regular fieldwork visits (Pinto et al., 2016), and large quantity of planted species are needed right after the completion for the stabilization purpose, a management recommendation could therefore be to diversify the species pool implemented in the work and also to prune specifically willows after some years, with the hope of promoting the coexistence of a larger diversity of species and therefore reduce biotic homogenization process along stabilized rivers.

Acknowledgments

This project was funded by a research grant from the Fonds de Recherche du Québec – Nature et Technologies (FRQNT), the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) and Groupe PleineTerre Inc. through a BMP Innovation scholarship to M. Tisserant. We would also like to thank the Ministère des Transports du Québec, the Ministère des Relations Internationales et de la Francophonie du Québec, the Ministère des Affaires étrangères et du Développement international of the République Française for financial support. Our thanks also to field assistants for data collection (A. Humbert, M. Castagni and Matisse Petit-Prost).

References

- Alpert P., Bone E. & Holzapfel C. 2000. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 3, 52–66.
- Anderson M.J., Crist T.O., Chase J.M., Vellend M., Inouye B.D., Freestone A.L., Sanders N.J., Cornell H.V., Comita L.S., Davies K.F., Harrison S.P., Kraft N.J.B., Stegen J.C. & Swenson N.G. 2011. Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters* 14, 19–28.
- Aubin I., Messier C., Gachet S., Lawrence K., McKenney D., Arseneault A., Bell W., De Grandpré L., Shipley B. & Ricard J.P. 2012. TOPIC—traits of plants in Canada. Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Sault Ste. Marie, Ontario. URL: <http://topic.nrcan.gc.ca>.
- Baatrup-Pedersen A., Friberg N., Larsen S.E. & Riis T. 2005. The influence of channelisation on riparian plant assemblages. *Freshwater Biology* 50, 1248–1261.
- Baker H.G. 1965. Characteristics and modes of origin of weeds. *Characteristics and modes of origin of weeds*. 147–72.
- Barney, J.N. 2006. North American History of Two Invasive Plant Species: Phytogeographic Distribution, Dispersal Vectors, and Multiple Introductions. *Biol Invasions* 8, 703–717.
- B.C. Ministry of Environment, Lands & Parks. 2000. Riprap Design and Construction Guide. Ministry of Environment, Lands & Parks, Water Management Branch, Public Safety Section.
- Bonham C.D. 2013. *Measurements for terrestrial vegetation*, Second Edition. John Wiley & Sons, New York, 264 p.
- Bourchier R.S. & Van Hezewijk B.H. 2010. Distribution and Potential Spread of Japanese Knotweed (*Polygonum cuspidatum*) in Canada Relative to Climatic Thresholds. *Invasive Plant Science and Management* 3, 32–39.
- Bourgeois B., Vanasse A. & Poulin M. 2016. Effects of competition, shade and soil conditions on the recolonization of three forest herbs in tree-planted riparian zones. *Applied Vegetation Science* 19, 679–688.
- Boyer C., Chaumont D., Chartier I. & Roy A.G. 2010. Impact of climate change on the hydrology of St. Lawrence tributaries. *Journal of Hydrology* 384, 65–83.
- Bozek C.M. & Burdick D.M. 2005. Impacts of seawalls on saltmarsh plant communities in the Great Bay Estuary, New Hampshire USA. *Wetlands Ecology and Management* 13, 553–568.
- Brice M.-H., Pellerin S. & Poulin M. 2016. Does urbanization lead to taxonomic and functional homogenization in riparian forests? *Diversity and Distributions* 23, 828–840.
- Bruno D., Gutiérrez-Cánovas C., Sánchez-Fernández D., Velasco J. & Nilsson C. 2016. Impacts of environmental filters on functional redundancy in riparian vegetation. *Journal of Applied Ecology* 53, 846–855.
- Cavaillé P., Dommangeat F., Daumergue N., Loucougaray G., Spiegelberger T., Tabacchi E. & Evette A. 2013. Biodiversity assessment following a naturalness gradient of riverbank protection structures in French prealps rivers. *Ecological Engineering* 53, 23–30.
- Cavaillé P., Dumont B., Van Looy K., Flouy M., Tabacchi E. & Evette A. 2018. Influence of riverbank stabilization techniques on taxonomic and functional macrobenthic communities. *Hydrobiologia* 807, 19–35.
- De Mendiburu F. 2017. *agricolae: Statistical Procedures for Agricultural Research*.
- Décamps H., Planty-Tabacchi A.M. & Tabacchi E. 1995. Changes in the hydrological regime and invasions by plant species along riparian systems of the Adour River, France. *Regulated Rivers: Research & Management* 11, 23–33.

- Desmet P. & Brouillet L. 2013. Database of Vascular Plants of Canada (VASCAN): a community contributed taxonomic checklist of all vascular plants of Canada, Saint Pierre and Miquelon, and Greenland. *PhytoKeys* 25, 55–67.
- Dommanget F., Breton V., Forestier O., Poupart P., Daumergue N. & Evette A. 2015. Contrôler des renouées invasives par les techniques de génie écologique: retours d'expérience sur la restauration de berges envahies. *Revue d'écologie* 70, 215-228.
- Dommanget F., Evette A., Breton V., Daumergue N., Forestier O., Poupart P., Martin F.-M. & Navas M.-L. 2019. Fast-growing willows significantly reduce invasive knotweed spread. *Journal of environmental management* 231, 1–9.
- Dray S., Blanchet G., Borcard D., Guénard G., Jombart T., Larocque G., Legendre P., Madi N. & Wagner H.H. 2017. *adespatial: Multivariate Multiscale Spatial Analysis*.
- Dynesius M. & Nilsson C. 1994. Fragmentation and flow regulation of river systems in the northern 3rd of the world. *Science* 266, 753–762.
- Finn D.S., Bonada N., Múrria C. & Hughes J.M. 2011. Small but mighty: headwaters are vital to stream network biodiversity at two levels of organization. *Journal of the North American Benthological Society* 30, 963–980.
- Florsheim J. L. Mount J. F. & Chin A. 2008. Bank erosion as a desirable attribute of rivers. *BioScience* 58, 519–29.
- González E., Masip A., Tabacchi E. & Poulin M. 2017. Strategies to restore floodplain vegetation after abandonment of human activities: Vegetation recovery along degraded riparian corridors. *Restoration Ecology* 25, 82–91.
- Gray D. H. & Sotir R. B. 1996. *Biotechnical and soil bioengineering slope stabilization: a practical guide for erosion control*. John Wiley & Sons.
- Grime J.P. 2006. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. John Wiley & Sons, New York.
- Guo W.-Y., van Kleunen M., Winter M., Weigelt P., Stein A., Pierce S., Pergl J., Moser D., Maurel N. & Lenzner B. 2018. The role of adaptive strategies in plant naturalization. *Ecology letters* 21, 1380–1389.
- Heywood V.H. 1989. Patterns, extents and modes of invasions by terrestrial plants. *Biological invasions: a global perspective* 31–60.
- Hoerbinger S. & Rauch H.P. 2019. A Case Study: The Implementation of a Nature-Based Engineering Solution to Restore a *Fallopia japonica*-Dominated Brook Embankment. *Open Journal of Forestry* 9, 183–194.
- Janssen P., Cavallé P., Bray F. & Evette A. 2019. Soil bioengineering techniques enhance riparian habitat quality and multi-taxonomic diversity in the foothills of the Alps and Jura Mountains. *Ecological Engineering* 133, 1–9.
- Kattge J., Diaz S., Lavorel S., Prentice I.C., Leadley P., Bönsch G., Garnier E., Westoby M., Reich P.B. & Wright I.J. 2011. TRY—a global database of plant traits. *Global change biology* 17, 2905–2935.
- Kim K.D., Ewing K. & Giblin D.E. 2006. Controlling *Phalaris arundinacea* (reed canarygrass) with live willow stakes: a density-dependent response. *Ecological engineering* 27, 219–227.
- Legendre P. & Legendre L. 2012. *Numerical Ecology, Third English Edition*. Elsevier Science, Amsterdam. 1006 p.
- Li M.-H. & Eddleman K.E. 2002. Biotechnical engineering as an alternative to traditional engineering methods: A biotechnical streambank stabilization design approach. *Landscape and Urban Planning* 60, 225–242.

- MDELCC. 2010. Description des provinces naturelles - Les Basses-terres du Saint-Laurent. URL : http://www.mdelcc.gouv.qc.ca/biodiversite/aires_protegees/provinces/partie4b.htm.
- MDELCC. 2019. Ministère du développement durable, de l'environnement et de la lutte contre les changements climatiques. Normales climatiques du Québec. URL : <http://www.environnement.gouv.qc.ca/climat/normales/index.asp>.
- Mudrak O., Hermova M., Tesnerova C., Rydlova J. & Frouz J. 2016. Above-ground and below-ground competition between the willow *Salix caprea* and its understorey. *Journal of vegetation science* 27, 156–164.
- Naiman R.J., Decamps H. & Pollock M. 1993. The Role of Riparian Corridors in Maintaining Regional Biodiversity. *Ecological Applications* 3, 209–212.
- Newbold T., Hudson L.N., Hill S.L., Contu S., Lysenko I., Senior R.A., Borger L., Bennett D.J., Choimes A. & Collen B. 2015. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature* 520, 45.
- Nilsson C., Brown R.L., Jansson R. & Merritt D.M. 2010. The role of hydrochory in structuring riparian and wetland vegetation. *Biological Reviews* 85, 837–858.
- Nilsson C., Grelsson G., Johansson M. & Sperens U. 1989. Patterns of plant species richness along riverbanks. *Ecology* 70, 77–84.
- Oksanen J., Blanchet G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlinn D., Minchin P.R., O'Hara R.B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H.H., Szoecs E. & Wagner H. 2018. *vegan: community ecology package*. R package version 1.17-4. <http://cran.r-project.org/package=vegan>
- Palmer M.A., Ambrose R.F. & Poff N.L. 1997. Ecological theory and community restoration ecology. *Restoration ecology* 5, 291–300.
- Pander J., Mueller M., Knott J., Egg L. & Geist J. 2017. Is it worth the money? The functionality of engineered shallow stream banks as habitat for juvenile fishes in heavily modified water bodies. *River research and applications* 33, 63–72.
- Pierce S., Negreiros D., Cerabolini B.E.L., Kattge J., Dıaz S., Kleyer M., Shipley B., Wright S.J., Soudzilovskaia N.A., Onipchenko V.G., van Bodegom P.M., Frenette-Dussault C., Weiher E., Pinho B.X., Cornelissen J.H.C., Grime J.P., Thompson K., Hunt R., Wilson P.J., Buffa G., Nyakunga O.C., Reich P.B., Caccianiga M., Mangili F., Ceriani R.M., Luzzaro A., Brusa G., Siefert A., Barbosa N.P.U., Chapin F.S., Cornwell W.K., Fang J., Fernandes G.W., Garnier E., Le Stradic S., Penuelas J., Melo F.P.L., Slaviero A., Tabarelli M. & Tampucci D. 2017. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. *Functional Ecology* 31, 444–457.
- Pinto A., Fernandes L.F.S. & Maia R. 2016. Monitoring Methodology of Interventions for Riverbanks Stabilization: Assessment of Technical Solutions Performance. *Water Resources Management* 30, 5281–5298.
- Planty-Tabacchi A.-M., Tabacchi E., Naiman R.J., Deferrari C. & Decamps H. 1996. Invasibility of Species-Rich Communities in Riparian Zones. *Conservation Biology* 10, 598–607.
- Pysek P. & Richardson D.M. 2010. Invasive species, environmental change and management, and health. *Annual review of environment and resources* 35, 25–55.
- R Core Team. 2015. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for statistical computing, Vienna, Austria.
- Recking A., Piton G., Montabonnet L., Posi S. & Evette A. 2019. Design of fascines for riverbank protection in alpine rivers: Insight from flume experiments. *Ecological Engineering* 138, 323–333.
- Rey F. & Burylo M. 2014. Can bioengineering structures made of willow cuttings trap sediment in eroded marly gullies in a Mediterranean mountainous climate?. *Geomorphology* 204, 564–572.

- Sabo J.L., Sponseller R., Dixon M., Gade K., Harms T., Heffernan J., Jani A., Katz G., Soykan C. & Watts J. 2005. Riparian zones increase regional species richness by harboring different, not more, species. *Ecology* 86, 56–62.
- Schmitt K., Schäffer M., Koop J. & Symmank L. 2018. River bank stabilisation by bioengineering: potentials for ecological diversity. *Journal of Applied Water Engineering and Research* 1–12.
- Strahler A.N. 1957. Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Eos, Transactions American Geophysical Union* 38, 913–920.
- Strayer D.L., Findlay S.E.G., Miller D., Malcom H.M., Fischer D.T. & Coote T. 2012. Biodiversity in Hudson River shore zones: influence of shoreline type and physical structure. *Aquatic Sciences* 74, 597–610.
- Strayer D.L., Kiviat E., Findlay S.E.G. & Slowik N. 2016. Vegetation of riprapped revetments along the freshwater tidal Hudson River, New York. *Aquatic Sciences* 78, 605–614.
- Ström L., Jansson R. & Nilsson C. 2014. Invasibility of boreal wetland plant communities. *Journal of Vegetation Science* 25, 1078–1089.
- Sudduth E. & Meyer J. 2006. Effects of Bioengineered Streambank Stabilization on Bank Habitat and Macroinvertebrates in Urban Streams. *Environmental Management* 38, 218–226.
- Tabacchi E., Gonzalez E., Corenblit D., Garófano-Gómez V., Planty-Tabacchi A.-M. & Steiger J. 2019. Species composition and plant traits: Characterization of the biogeomorphological succession within contrasting river corridors. *River Research and Applications* 35, 1228–1240.
- Tisserant M., Janssen P., Evette A., González E., Cavaillé P. & Poulin M. 2020. Diversity and succession of riparian communities along riverbanks bioengineered for erosion control: a case study in the foothills of the Alps and the Jura Mountains. *Journal of Environmental Management*.
- Tonkin J.D., Merritt D.M., Olden J.D., Reynolds L.V. & Lytle D.A. 2018. Flow regime alteration degrades ecological networks in riparian ecosystems. *Nature Ecology and Evolution* 2, 86–93.
- Urgenson L.S., Reichard S.H. & Halpern C.B. 2009. Community and ecosystem consequences of giant knotweed (*Polygonum sachalinense*) invasion into riparian forests of western Washington, USA. *Biological Conservation* 142, 1536–1541.
- USDA. 2015. The PLANTS Database. National Plant Data Team, Greensboro, NC. URL: <http://plants.usda.gov>.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R. & Cushing C.E. 1980. The river continuum concept. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences* 37, 130–137.
- Vervuren P.J.A., Blom C. & De Kroon H. 2003. Extreme flooding events on the Rhine and the survival and distribution of riparian plant species. *Journal of ecology* 91, 135–146.
- Viers J.H., Fremier A.K., Hutchinson R.A., Quinn J.F., Thorne J.H. & Vaghti M.G. 2012. Multiscale Patterns of Riparian Plant Diversity and Implications for Restoration. *Restoration Ecology* 20, 160–169.
- Ward J.V., Tockner K., Arscott D.B. & Claret C. 2002. Riverine landscape diversity. *Freshwater Biology* 47, 517–539.
- Weissteiner C., Schenkenbach N., Lammeranner W., Kalny G. & Rauch H. P. 2019. Cutting diameter on early growth performance of purple willow (*Salix purpurea* L.). *Journal of Soil and Water Conservation* 74, 380–388.

Supplementary material

Suppl. Mat. 2.1. List of the 542 species and 20 taxa recorded at the 124 studied sites, sorted by growth forms. The species groups used in analyses, i.e. capacity to disperse by hydrochory, status in Québec and Grime C-S-R strategies, are provided for each species. Species in bold are the most common species at all sites (more than 60 % of occurrence) forming the generalist species group.

Species	Family	Growth form	Hydrochory	Status in Québec	C	S	R
<i>Abies balsamea</i> (Linnaeus) Miller	Pinaceae	Tree	No	Native	NA	NA	NA
<i>Acer negundo</i> Linnaeus	Sapindaceae	Tree	Yes	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Acer rubrum</i> Linnaeus	Sapindaceae	Tree	Yes	Native	NA	NA	NA
<i>Acer saccharinum</i> Linnaeus	Sapindaceae	Tree	Yes	Native	NA	NA	NA
<i>Acer saccharum</i> Marshall	Sapindaceae	Tree	Yes	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Aesculus hippocastanum</i> Linnaeus	Sapindaceae	Tree	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Alnus glutinosa</i> (Linnaeus) Gaertner	Betulaceae	Tree	Yes	Non-native	Yes	Yes	No
<i>Betula alleghaniensis</i> Britton	Betulaceae	Tree	No	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Betula papyrifera</i> Marshall	Betulaceae	Tree	Yes	Native	NA	NA	NA
<i>Betula populifolia</i> Marshall	Betulaceae	Tree	No	Native	Yes	Yes	No
<i>Carpinus caroliniana</i> Walter	Betulaceae	Tree	Yes	Native	NA	NA	NA
<i>Fagus grandifolia</i> Ehrhart	Fagaceae	Tree	No	Native	NA	NA	NA
<i>Fraxinus americana</i> Linnaeus	Oleaceae	Tree	Yes	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Fraxinus nigra</i> Marshall	Oleaceae	Tree	Yes	Native	NA	NA	NA
<i>Fraxinus pennsylvanica</i> Marshall	Oleaceae	Tree	Yes	Native	Yes	No	No
<i>Juglans cinerea</i> Linnaeus	Juglandaceae	Tree	No	Native	NA	NA	NA
<i>Larix laricina</i> (Du Roi) K. Koch	Pinaceae	Tree	Yes	Native	NA	NA	NA
<i>Malus</i> spp.	Rosaceae	Tree	-	-	-	-	-
<i>Picea glauca</i> (Moench) Voss	Pinaceae	Tree	No	Native	NA	NA	NA
<i>Picea mariana</i> (Miller) Britton, Sterns & Poggenburgh	Pinaceae	Tree	Yes	Native	NA	NA	NA
<i>Picea rubens</i> Sargent	Pinaceae	Tree	No	Native	NA	NA	NA
<i>Pinus resinosa</i> Aiton	Pinaceae	Tree	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Pinus strobus</i> Linnaeus	Pinaceae	Tree	No	Native	No	Yes	No
<i>Populus balsamifera</i> Linnaeus	Salicaceae	Tree	Yes	Native	NA	NA	NA
<i>Populus deltoides</i> Bartram	Salicaceae	Tree	Yes	Native	NA	NA	NA
<i>Populus grandidentata</i> Michaux	Salicaceae	Tree	Yes	Native	NA	NA	NA
<i>Populus tremuloides</i> Michaux	Salicaceae	Tree	Yes	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Prunus nigra</i> Aiton	Rosaceae	Tree	No	Native	NA	NA	NA
<i>Prunus pennsylvanica</i> Linnaeus f.	Rosaceae	Tree	No	Native	NA	NA	NA
<i>Quercus macrocarpa</i> Michaux	Fagaceae	Tree	Yes	Native	NA	NA	NA
<i>Quercus rubra</i> Linnaeus	Fagaceae	Tree	No	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Robinia pseudoacacia</i> Linnaeus	Fabaceae	Tree	No	Non-native	Yes	No	No
<i>Salix fragilis</i> Linnaeus	Salicaceae	Tree	Yes	Non-native	Yes	No	No
<i>Sorbus aucuparia</i> Linnaeus	Rosaceae	Tree	No	Non-native	Yes	Yes	No
<i>Syringa</i> spp.	Oleaceae	Tree	-	-	-	-	-
<i>Thuja occidentalis</i> Linnaeus	Cupressaceae	Tree	No	Native	NA	NA	NA
<i>Tilia americana</i> Linnaeus	Malvaceae	Tree	No	Native	NA	NA	NA
<i>Tilia cordata</i> Miller	Malvaceae	Tree	No	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Ulmus americana</i> Linnaeus	Ulmaceae	Tree	Yes	Native	NA	NA	NA
<i>Ulmus pumila</i> Linnaeus	Ulmaceae	Tree	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Viburnum opulus</i> Aiton	Adoxaceae	Tree	No	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Acer pennsylvanicum</i> Linnaeus	Sapindaceae	Shrub	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Acer spicatum</i> Lamarck	Sapindaceae	Shrub	No	Native	NA	NA	NA
<i>Alnus incana</i> (Du Roi) R.T. Clausen	Betulaceae	Shrub	Yes	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Amelanchier alnifolia</i> (Nuttall) Nuttall ex M. Roemer	Rosaceae	Shrub	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Amelanchier arborea</i> (F. Michaux) Fernald	Rosaceae	Shrub	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Amelanchier canadensis</i> (Linnaeus) Medikus	Rosaceae	Shrub	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Amelanchier humilis</i> Wiegand	Rosaceae	Shrub	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Amelanchier laevis</i> Wiegand	Rosaceae	Shrub	No	Native	NA	NA	NA
<i>Amelanchier sanguinea</i> (Pursh) de Candolle	Rosaceae	Shrub	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Amelanchier</i> spp.	Rosaceae	Shrub	-	-	-	-	-
<i>Aronia melanocarpa</i> (Michaux) Elliott	Rosaceae	Shrub	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Cornus alternifolia</i> Linnaeus f.	Comaceae	Shrub	No	Native	NA	NA	NA
<i>Cornus sericea</i> Linnaeus	Comaceae	Shrub	No	Native	Yes	No	No
<i>Corylus cornuta</i> Marshall	Betulaceae	Shrub	No	Native	NA	NA	NA

<i>Crataegus</i> spp.	Rosaceae	Shrub	-	-	-	-	-
<i>Diervilla lonicera</i> Miller	Caprifoliaceae	Shrub	No	Native	NA	NA	NA
<i>Frangula alnus</i> Miller	Rhamnaceae	Shrub	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Ilex verticillata</i> (Linnaeus) A. Gray	Aquifoliaceae	Shrub	No	Native	NA	NA	NA
<i>Kalmia angustifolia</i> Linnaeus	Ericaceae	Shrub	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Lonicera canadensis</i> Bartram ex Marshall	Caprifoliaceae	Shrub	No	Native	NA	NA	NA
<i>Lonicera dioica</i> Linnaeus	Caprifoliaceae	Shrub	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Lonicera tatarica</i> Linnaeus	Caprifoliaceae	Shrub	No	Non-native	Yes	No	No
<i>Lonicera villosa</i> (Michaux) Roemer & Schultes	Caprifoliaceae	Shrub	No	Native	NA	NA	NA
<i>Lonicera</i> spp.	Caprifoliaceae	Shrub	-	-	-	-	-
<i>Myrica gale</i> Linnaeus	Myricaceae	Shrub	Yes	Native	No	Yes	No
<i>Physocarpus opulifolius</i> (Linnaeus) Maximowicz	Rosaceae	Shrub	No	Native	Yes	No	No
<i>Prunus virginiana</i> Linnaeus	Rosaceae	Shrub	No	Native	Yes	No	No
<i>Rhamnus cathartica</i> Linnaeus	Rhamnaceae	Shrub	No	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Rhus aromatica</i> Aiton	Anacardiaceae	Shrub	No	Native	NA	NA	NA
<i>Rhus typhina</i> Linnaeus	Anacardiaceae	Shrub	No	Native	Yes	Yes	No
<i>Ribes americanum</i> Miller	Grossulariaceae	Shrub	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Ribes cynosbati</i> Linnaeus	Grossulariaceae	Shrub	No	Native	NA	NA	NA
<i>Ribes glandulosum</i> Grauer	Grossulariaceae	Shrub	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Ribes nigrum</i> Linnaeus	Grossulariaceae	Shrub	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Ribes triste</i> Pallas	Grossulariaceae	Shrub	No	Native	NA	NA	NA
<i>Rosa acicularis</i> Lindley	Rosaceae	Shrub	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Rosa blanda</i> Aiton	Rosaceae	Shrub	No	Native	NA	NA	NA
<i>Rosa canina</i> Linnaeus	Rosaceae	Shrub	NA	Non-native	No	Yes	Yes
<i>Rosa rugosa</i> Thunberg	Rosaceae	Shrub	No	Non-native	Yes	Yes	No
<i>Rosa</i> spp.	Rosaceae	Shrub	-	-	-	-	-
<i>Rubus allegheniensis</i> Porter	Rosaceae	Shrub	No	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Rubus idaeus</i> Linnaeus	Rosaceae	Shrub	No	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Rubus odoratus</i> Linnaeus	Rosaceae	Shrub	No	Native	Yes	No	No
<i>Rubus pubescens</i> Rafinesque	Rosaceae	Shrub	No	Native	NA	NA	NA
<i>Salix bebbiana</i> Sargent	Salicaceae	Shrub	Yes	Native	NA	NA	NA
<i>Salix discolor</i> Muhlenberg	Salicaceae	Shrub	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Salix eriocephala</i> Michaux	Salicaceae	Shrub	Yes	Native	Yes	No	No
<i>Salix interior</i> Rowlee	Salicaceae	Shrub	Yes	Native	NA	NA	NA
<i>Salix lucida</i> Muhlenberg	Salicaceae	Shrub	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Salix pellita</i> (Anderson) Bebb	Salicaceae	Shrub	No	Native	NA	NA	NA
<i>Salix pentandra</i> Linnaeus	Salicaceae	Shrub	No	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Salix petiolaris</i> Smith	Salicaceae	Shrub	Yes	Native	NA	NA	NA
<i>Salix sericea</i> Marshall	Salicaceae	Shrub	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Salix triandra</i> Linnaeus	Salicaceae	Shrub	No	Non-native	Yes	Yes	No
<i>Salix viminalis</i> Linnaeus	Salicaceae	Shrub	No	Non-native	Yes	Yes	No
<i>Sambucus canadensis</i> Linnaeus	Adoxaceae	Shrub	No	Native	NA	NA	NA
<i>Sambucus racemosa</i> (Michaux) Hultén	Adoxaceae	Shrub	No	Native	Yes	No	Yes
<i>Sorbaria sorbifolia</i> (Linnaeus) A. Braun	Rosaceae	Shrub	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Sorbus americana</i> Marshall	Rosaceae	Shrub	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Spiraea alba</i> Du Roi	Rosaceae	Shrub	Yes	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Spiraea tomentosa</i> Linnaeus	Rosaceae	Shrub	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Taxus canadensis</i> Marshall	Taxaceae	Shrub	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Toxicodendron radicans</i> (Linnaeus) Kuntze	Anacardiaceae	Shrub	No	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Vaccinium angustifolium</i> Aiton	Ericaceae	Shrub	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Vaccinium myrtilloides</i> Michaux	Ericaceae	Shrub	No	Native	NA	NA	NA
<i>Viburnum lantana</i> Linnaeus	Adoxaceae	Shrub	NA	Non-native	Yes	No	No
<i>Viburnum nudum</i> Linnaeus	Adoxaceae	Shrub	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Amphicarpaea bracteata</i> (Linnaeus) Fernald	Fabaceae	Vine	No	Native	NA	NA	NA
<i>Apios americana</i> Medikus	Fabaceae	Vine	Yes	Native	NA	NA	NA
<i>Calystegia sepium</i> (Linnaeus) R. Brown	Convolvaceae	Vine	Yes	Native	Yes	No	Yes
<i>Clematis virginiana</i> Linnaeus	Ranunculaceae	Vine	No	Native	NA	NA	NA
<i>Convolvulus arvensis</i> Linnaeus	Convolvaceae	Vine	Yes	Native	Yes	No	Yes
<i>Cuscuta gronovii</i> Willdenow ex Roemer & Schultes	Cuscutaceae	Vine	Yes	Native	NA	NA	NA
<i>Echinocystis lobata</i> (Michaux) Torrey & A. Gray	Cucurbitaceae	Vine	Yes	Native	Yes	No	Yes
<i>Fallopia cilinodis</i> (Michaux) Holub	Polygonaceae	Vine	No	Native	NA	NA	NA
<i>Fallopia scandens</i> (Linnaeus) Holub	Polygonaceae	Vine	No	Native	NA	NA	NA
<i>Humulus lupulus</i> Linnaeus	Cannabaceae	Vine	NA	Non-native	Yes	No	No
<i>Lathyrus japonicus</i> Willdenow	Fabaceae	Vine	No	Non-native	Yes	Yes	No

<i>Lathyrus latifolius</i> Linnaeus	Fabaceae	Vine	No	Non-native	Yes	No	No
<i>Lathyrus pratensis</i> Linnaeus	Fabaceae	Vine	No	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Lathyrus sylvestris</i> Linnaeus	Fabaceae	Vine	No	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Lonicera hirsuta</i> Eaton	Caprifoliaceae	Vine	No	Native	NA	NA	NA
<i>Parthenocissus quinquefolia</i> (Linnaeus) Planchon ex de Candolle	Vitaceae	Vine	No	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Persicaria sagittata</i> (Linnaeus) H. Gross	Polygonaceae	Vine	No	Native	NA	NA	NA
<i>Securigera varia</i> (Linnaeus) Lassen	Fabaceae	Vine	No	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Smilax herbacea</i> Linnaeus	Smilacaceae	Vine	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Solanum nigrum</i> Linnaeus	Solanaceae	Vine	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Vicia sativa</i> Linnaeus	Fabaceae	Vine	No	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Vicia sepium</i> Linnaeus	Fabaceae	Vine	No	Non-native	Yes	No	No
<i>Vitis riparia</i> Michaux	Vitaceae	Vine	No	Native	Yes	No	Yes
<i>Acalypha rhomboidea</i> Rafinesque	Euphorbiaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Achillea millefolium</i> Linnaeus	Asteraceae	Forb	No	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Achillea ptarmica</i> Linnaeus	Asteraceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Actaea rubra</i> (Aiton) Willdenow	Ranunculaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Aegopodium podagraria</i> Linnaeus	Apiaceae	Forb	No	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Agalinis purpurea</i> (Linnaeus) Pennell	Orobanchaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Ageratina altissima</i> (Linnaeus) R.M. King & H. Robinson	Asteraceae	Forb	No	Native	NA	NA	NA
<i>Agrimonia gryposepala</i> Wallroth	Rosaceae	Forb	No	Native	Yes	Yes	No
<i>Agrimonia striata</i> Michaux	Rosaceae	Forb	No	Native	NA	NA	NA
<i>Ajuga reptans</i> Linnaeus	Lamiaceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Alcea rosea</i> Linnaeus	Malvaceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Alisma triviale</i> Pursh	Alismataceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Alliaria petiolata</i> (M. Bieberstein) Cavara & Grande	Brassicaceae	Forb	No	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Ambrosia artemisiifolia</i> Linnaeus	Asteraceae	Forb	Yes	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Ambrosia trifida</i> Linnaeus	Asteraceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Anaphalis margaritacea</i> (Linnaeus) Benth & Hooker f.	Asteraceae	Forb	No	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Anemone canadensis</i> Linnaeus	Ranunculaceae	Forb	No	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Anemone virginiana</i> Linnaeus	Ranunculaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Angelica atropurpurea</i> Linnaeus	Apiaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Angelica sylvestris</i> Linnaeus	Apiaceae	Forb	NA	Non-native	Yes	No	No
<i>Anthriscus sylvestris</i> (Linnaeus) Hoffmann	Apiaceae	Forb	Yes	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Apocynum androsaemifolium</i> Linnaeus	Apocynaceae	Forb	No	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Apocynum cannabinum</i> Linnaeus	Apocynaceae	Forb	No	Native	NA	NA	NA
<i>Aquilegia vulgaris</i> Linnaeus	Ranunculaceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Aralia nudicaulis</i> Linnaeus	Araliaceae	Forb	No	Native	NA	NA	NA
<i>Arctium minus</i> (Hill) Bernhadi	Asteraceae	Forb	No	Non-native	Yes	No	No
<i>Arisaema triphyllum</i> (Linnaeus) Schott	Araceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Artemisia campestris</i> Linnaeus	Asteraceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Artemisia vulgaris</i> Linnaeus	Asteraceae	Forb	No	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Asclepias incarnata</i> Linnaeus	Apocynaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Asclepias syriaca</i> Linnaeus	Apocynaceae	Forb	No	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Atriplex prostrata</i> Boucher ex de Candolle	Amaranthaceae	Forb	Yes	Native	Yes	No	Yes
<i>Barbarea stricta</i> Andrzejowski	Brassicaceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Barbarea vulgaris</i> W.T. Aiton	Brassicaceae	Forb	No	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Bidens cernua</i> Linnaeus	Asteraceae	Forb	No	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Bidens frondosa</i> Linnaeus	Asteraceae	Forb	Yes	Native	Yes	No	Yes
<i>Bidens hyperborea</i> Greene	Asteraceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Bidens tripartita</i> Linnaeus	Asteraceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Boehmeria cylindrica</i> (Linnaeus) Swartz	Lamiaceae	Forb	Yes	Native	NA	NA	NA
<i>Brassica napus</i> Linnaeus	Brassicaceae	Forb	NA	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Brassica nigra</i> (Linnaeus) W.D.J. Koch	Brassicaceae	Forb	No	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Butomus umbellatus</i> Linnaeus	Butomaceae	Forb	Yes	Non-native	Yes	Yes	No
<i>Caltha palustris</i> Linnaeus	Ranunculaceae	Forb	Yes	Native	Yes	No	Yes
<i>Campanula aparinoides</i> Pursh	Campanulaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Campanula rapunculoides</i> Linnaeus	Campanulaceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (Linnaeus) Medikus	Brassicaceae	Forb	No	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Cardamine pensylvanica</i> Muhlenberg ex Willdenow	Brassicaceae	Forb	No	Native	NA	NA	NA
<i>Caulophyllum thalictroides</i> (Linnaeus) Michaux	Berberidaceae	Forb	No	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Centaurea jacea</i> Linnaeus	Asteraceae	Forb	Yes	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Centaurea nigra</i> Linnaeus	Asteraceae	Forb	No	Non-native	Yes	Yes	Yes

<i>Centaurea stoebe</i> Linnaeus	Asteraceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Cerastium fontanum</i> Baumgarten	Caryophyllaceae	Forb	No	Non-native	No	Yes	Yes
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (Linnaeus) Scopoli	Onagraceae	Forb	No	Native	NA	NA	NA
<i>Chelidonium majus</i> Linnaeus	Papaveraceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Chelone glabra</i> Linnaeus	Plantaginaceae	Forb	No	Native	NA	NA	NA
<i>Chenopodium album</i> Linnaeus	Amaranthaceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Chenopodium strictum</i> Roth	Amaranthaceae	Forb	No	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Chrysosplenium americanum</i> Schweinitz ex Hooker	Saxifragaceae	Forb	No	Native	NA	NA	NA
<i>Cichorium intybus</i> Linnaeus	Asteraceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Cicuta bulbifera</i> Linnaeus	Apiaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Cicuta maculata</i> Linnaeus	Apiaceae	Forb	Yes	Native	NA	NA	NA
<i>Circaea canadensis</i> (Linnaeus) Hill	Onagraceae	Forb	No	Native	NA	NA	NA
<i>Cirsium arvense</i> (Linnaeus) Scopoli	Asteraceae	Forb	Yes	Non-native	Yes	No	No
<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Tenore	Asteraceae	Forb	No	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Clintonia borealis</i> (Aiton) Rafinesque	Liliaceae	Forb	No	Native	NA	NA	NA
<i>Conioselinum chinense</i> (Linnaeus) Britton, Sterns & Poggenburgh	Apiaceae	Forb	No	Native	NA	NA	NA
<i>Coptis trifolia</i> (Linnaeus) Salisbury	Ranunculaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Cornus canadensis</i> Linnaeus	Cornaceae	Forb	No	Native	NA	NA	NA
<i>Daucus carota</i> Linnaeus	Apiaceae	Forb	No	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Desmodium canadense</i> (Linnaeus) de Candolle	Fabaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Doellingeria umbellata</i> (Miller) Nees	Asteraceae	Forb	No	Native	NA	NA	NA
<i>Drosera rotundifolia</i> Linnaeus	Droseraceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Echium vulgare</i> Linnaeus	Boraginaceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Epilobium ciliatum</i> (Lehman) Hoch & P.H. Raven	Onagraceae	Forb	No	Native	NA	NA	NA
<i>Epilobium coloratum</i> Biehler	Onagraceae	Forb	No	Native	Yes	No	Yes
<i>Epilobium hirsutum</i> Linnaeus	Onagraceae	Forb	NA	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Epipactis helleborine</i> (Linnaeus) Crantz	Orchidaceae	Forb	No	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Erechtites hieraciifolius</i> (Linnaeus) Rafinesque ex de Candolle	Asteraceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Erigeron annuus</i> (Linnaeus) Persoon	Asteraceae	Forb	No	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Erigeron canadensis</i> Linnaeus	Asteraceae	Forb	No	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Erigeron philadelphicus</i> Linnaeus	Asteraceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Erigeron strigosus</i> Muhlenberg ex Willdenow	Asteraceae	Forb	No	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Erysimum cheiranthoides</i> Linnaeus	Brassicaceae	Forb	No	Non-native	No	Yes	Yes
<i>Eupatorium perfoliatum</i> Linnaeus	Asteraceae	Forb	No	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Euphorbia helioscopia</i> Linnaeus	Euphorbiaceae	Forb	NA	Non-native	No	Yes	No
<i>Euphrasia stricta</i> J.P. Wolff ex J.F. Lehmann	Scrophulariaceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Eurybia macrophylla</i> (Linnaeus) Cassini	Asteraceae	Forb	No	Native	NA	NA	NA
<i>Euthamia graminifolia</i> (Linnaeus) Nuttall	Asteraceae	Forb	No	Native	No	Yes	Yes
<i>Eutrochium maculatum</i> (Linnaeus) E.E. Lamont	Asteraceae	Forb	No	Native	NA	NA	NA
<i>Fagopyrum esculentum</i> Moench	Polygonaceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Fallopia convolvulus</i> (Linnaeus) A. Löve	Polygonaceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Filipendula ulmaria</i> (Linnaeus) Maximowicz	Rosaceae	Forb	NA	Non-native	Yes	No	No
<i>Fragaria virginiana</i> Miller	Rosaceae	Forb	No	Native	Yes	Yes	No
<i>Galeopsis tetrahit</i> Linnaeus	Lamiaceae	Forb	Yes	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Galinsoga quadriradiata</i> Ruix & Pavon	Asteraceae	Forb	No	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Galium aparine</i> Linnaeus	Rubiaceae	Forb	No	Non-native	No	No	Yes
<i>Galium asprellum</i> Michaux	Rubiaceae	Forb	No	Native	NA	NA	NA
<i>Galium mollugo</i> Linnaeus	Rubiaceae	Forb	No	Non-native	No	Yes	Yes
<i>Galium palustre</i> Linnaeus	Rubiaceae	Forb	Yes	Native	No	No	Yes
<i>Galium trifidum</i> Linnaeus	Rubiaceae	Forb	No	Native	NA	NA	NA
<i>Galium triflorum</i> Michaux	Rubiaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Gentiana linearis</i> Froelich	Gentianaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Geum aleppicum</i> Jacquin	Rosaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Geum canadensis</i> Jacquin	Rosaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Geum macrophyllum</i> Willdenow	Rosaceae	Forb	No	Native	No	Yes	Yes
<i>Geum</i> spp.	Rosaceae	Forb	-	-	-	-	-
<i>Glechoma hederacea</i> Linnaeus	Lamiaceae	Forb	Yes	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Gnaphalium uliginosum</i> Linnaeus	Asteraceae	Forb	No	Non-native	No	No	Yes
<i>Gratiola neglecta</i> Torrey	Plantaginaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Helenium autumnale</i> Linnaeus	Asteraceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Helianthus decapellatus</i> Linnaeus	Asteraceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Helianthus tuberosus</i> Linnaeus	Asteraceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA

<i>Helianthus</i> spp.	Asteraceae	Forb	-	-	-	-	-
<i>Hemerocallis fulva</i> (Linnaeus) Linnaeus	Xanthorrhoeaceae	Forb	No	Non-native	Yes	No	No
<i>Hemerocallis lilioasphodelus</i> Linnaeus	Xanthorrhoeaceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Hemerocallis</i> spp.	Xanthorrhoeaceae	Forb	-	-	-	-	-
<i>Heraclium mantegazzianum</i> Sommier & Levier	Apiaceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Hesperis matronalis</i> Linnaeus	Brassicaceae	Forb	No	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Hieracium umbellatum</i> Linnaeus	Asteraceae	Forb	No	Native	Yes	No	Yes
<i>Hieracium vulgatum</i> Fries	Asteraceae	Forb	No	Native	Yes	No	Yes
<i>Hydrocotyle americana</i> Linnaeus	Araliaceae	Forb	No	Native	NA	NA	NA
<i>Hylotelephium telephium</i> (Linnaeus) H. Ohba	Crassulaceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Hypericum ellipticum</i> Hooker	Hypericaceae	Forb	Yes	Native	NA	NA	NA
<i>Hypericum fraseri</i> (Spach) Steudel	Hypericaceae	Forb	No	Native	NA	NA	NA
<i>Hypericum perforatum</i> Linnaeus	Hypericaceae	Forb	Yes	Non-native	No	Yes	Yes
<i>Impatiens capensis</i> Meerburgh	Balsaminaceae	Forb	No	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Impatiens glandulifera</i> Royle	Balsaminaceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Iris</i> spp.	Iridaceae	Forb	-	-	-	-	-
<i>Juncus effusus</i> Linnaeus	Juncaceae	Forb	No	Native	Yes	Yes	No
<i>Juncus tenuis</i> Willdenow	Juncaceae	Forb	No	Native	No	Yes	Yes
<i>Lactuca biennis</i> (Moench) Fernald	Asteraceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Lactuca canadensis</i> Linnaeus	Asteraceae	Forb	No	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Lactuca serriola</i> Linnaeus	Asteraceae	Forb	No	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Lactuca</i> spp.	Asteraceae	Forb	-	-	-	-	-
<i>Laportea canadensis</i> (Linnaeus) Weddell	Lamiaceae	Forb	Yes	Native	NA	NA	NA
<i>Lapsana communis</i> Linnaeus	Asteraceae	Forb	Yes	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lamarck	Asteraceae	Forb	No	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Liatrix spicata</i> (Linnaeus) Willdenow	Orchidaceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Linaria vulgaris</i> Miller	Plantaginaceae	Forb	Yes	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Linnaea borealis</i> Linnaeus	Caprifoliaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Liparis loeselii</i> (Linnaeus) Richard	Orchidaceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Lithospermum latifolium</i> Michaux	Boraginaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Lithospermum officinale</i> Linnaeus	Boraginaceae	Forb	Yes	Non-native	Yes	No	No
<i>Lobelia cardinalis</i> Linnaeus	Campanulaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Lobelia inflata</i> Linnaeus	Campanulaceae	Forb	No	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Lotus corniculatus</i> Linnaeus	Fabaceae	Forb	Yes	Non-native	No	Yes	Yes
<i>Ludwigia palustris</i> (Linnaeus) Elliott	Onagraceae	Forb	Yes	Native	No	Yes	Yes
<i>Lycopus americanus</i> Muhlenberg ex W.P.C. Barton	Lamiaceae	Forb	Yes	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Lycopus europaeus</i> Linnaeus	Lamiaceae	Forb	Yes	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Lycopus uniflorus</i> Michaux	Lamiaceae	Forb	Yes	Native	NA	NA	NA
<i>Lysimachia borealis</i> (Rafinesque) U. Manns & Anderberg	Primulaceae	Forb	No	Native	NA	NA	NA
<i>Lysimachia ciliata</i> Linnaeus	Primulaceae	Forb	Yes	Native	NA	NA	NA
<i>Lysimachia nummularia</i> Linnaeus	Primulaceae	Forb	Yes	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Lysimachia terrestris</i> (Linnaeus) Britton, Sterns & Poggenberg	Primulaceae	Forb	Yes	Native	NA	NA	NA
<i>Lysimachia vulgaris</i> Linnaeus	Primulaceae	Forb	No	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Lythrum salicaria</i> Linnaeus	Lythraceae	Forb	Yes	Non-native	No	Yes	Yes
<i>Macleaya cordata</i> (Willdenow) R. Brown	Papaveraceae	Forb	No	Non-native	Yes	No	No
<i>Maianthemum canadense</i> Desfontaines	Asparagaceae	Forb	No	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Maianthemum racemosum</i> (Linnaeus) Link	Asparagaceae	Forb	No	Native	NA	NA	NA
<i>Maianthemum stellatum</i> (Linnaeus) Link	Asparagaceae	Forb	Yes	Native	NA	NA	NA
<i>Malva moschata</i> Linnaeus	Malvaceae	Forb	No	Non-native	Yes	No	No
<i>Matricaria discoidea</i> de Candolle	Asteraceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Medicago lupulina</i> Linnaeus	Fabaceae	Forb	No	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Medicago sativa</i> Linnaeus	Fabaceae	Forb	NA	Non-native	No	Yes	Yes
<i>Melilotus albus</i> Medikus	Fabaceae	Forb	Yes	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Melilotus officinalis</i> (Linnaeus) Lamarck	Fabaceae	Forb	Yes	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Mentha aquatica</i> Linnaeus	Lamiaceae	Forb	NA	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Mentha canadensis</i> Linnaeus	Lamiaceae	Forb	No	Native	NA	NA	NA
<i>Mentha spicata</i> Linnaeus	Lamiaceae	Forb	Yes	Non-native	Yes	No	No
<i>Mimulus ringens</i> Linnaeus	Phrymaceae	Forb	Yes	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Monarda fistulosa</i> Linnaeus	Lamiaceae	Forb	No	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Myosotis laxa</i> Lehmann	Boraginaceae	Forb	No	Native	No	No	Yes
<i>Myosotis scorpioides</i> Linnaeus	Boraginaceae	Forb	Yes	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Myriophyllum spicatum</i> Linnaeus	Haloragaceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA

<i>Nabalus albus</i> (Linnaeus) Hooker	Asteraceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Nabalus altissimus</i> (Linnaeus) Hooker	Asteraceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Neottia convallarioides</i> (Swartz) Richard	Orchidaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Oclemena acuminata</i> (Michaux) Greene	Asteraceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Oenothera biennis</i> Linnaeus	Onagraceae	Forb	No	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Oenothera grandiflora</i> L'Héritier	Onagraceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Oenothera parviflora</i> Linnaeus	Onagraceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Oenothera pilosella</i> Rafinesque	Onagraceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Oxalis stricta</i> Linnaeus	Oxalidaceae	Forb	No	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Oxybasis glauca</i> (Linnaeus) S. Fuentes, Uotila & Borsch	Chenopodioidae	Forb	No	Non-native	NA	NA	NA
<i>Pastinaca sativa</i> Linnaeus	Apiaceae	Forb	No	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Penthorum sedoides</i> Linnaeus	Penthoraceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Persicaria hydropiper</i> (Linnaeus) Opiz	Polygonaceae	Forb	Yes	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Persicaria lapathifolia</i> (Linnaeus) Delarbre	Polygonaceae	Forb	No	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Persicaria maculosa</i> Gray	Polygonaceae	Forb	Yes	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Persicaria orientalis</i> (Linnaeus) Spach	Polygonaceae	Forb	No	Non-native	NA	NA	NA
<i>Persicaria pensylvanica</i> (Linnaeus) M. Gómez de la Maza	Polygonaceae	Forb	No	Native	Yes	No	Yes
<i>Persicaria</i> spp.	Polygonaceae	Forb	-	-	-	-	-
<i>Petasites japonicus</i> (Siebold & Zuccarini) Maximowicz	Asteraceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Physostegia virginiana</i> (Linnaeus) Bentham	Lamiaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Pilea pumila</i> (Linnaeus) A. Gray	Lamiaceae	Forb	No	Native	NA	NA	NA
<i>Pilosella aurantiaca</i> (Linnaeus) F.W. Schultz & Schultz	Asteraceae	Forb	No	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Pilosella caespitosa</i> (Dumortier) P.D. Sell & C. West	Asteraceae	Forb	No	Non-native	NA	NA	NA
<i>Plantago eriopoda</i> Torrey	Plantaginaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Plantago lanceolata</i> Linnaeus	Plantaginaceae	Forb	No	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Plantago major</i> Linnaeus	Plantaginaceae	Forb	No	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Plantago rugelii</i> Decaisne	Plantaginaceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Polygonum aviculare</i> Linnaeus	Polygonaceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Potamogeton gramineus</i> Linnaeus	Potamogetonaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Potentilla anserina</i> Linnaeus	Rosaceae	Forb	No	Native	Yes	No	Yes
<i>Potentilla argentea</i> Linnaeus	Rosaceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Potentilla norvegica</i> Linnaeus	Rosaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Potentilla recta</i> Linnaeus	Rosaceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Potentilla reptans</i> Linnaeus	Rosaceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Potentilla simplex</i> Michaux	Rosaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Prunella vulgaris</i> Linnaeus	Lamiaceae	Forb	Yes	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Pyrola asarifolia</i> Michaux	Ericaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Pyrola elliptica</i> Nuttall	Ericaceae	Forb	No	Native	No	Yes	Yes
<i>Ranunculus abortivus</i> Linnaeus	Ranunculaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Ranunculus acris</i> Linnaeus	Ranunculaceae	Forb	No	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Ranunculus recurvatus</i> Poiret	Ranunculaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Ranunculus repens</i> Linnaeus	Ranunculaceae	Forb	Yes	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Reynoutria japonica</i> Houttuyn	Polygonaceae	Forb	No	Non-native	Yes	No	No
<i>Rorippa amphibia</i> (Linnaeus) Besser	Brassicaceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Rorippa palustris</i> (Linnaeus) Besser	Brassicaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Rorippa sylvestris</i> (Linnaeus) Besser	Brassicaceae	Forb	No	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Rubus repens</i> (Linnaeus) Kuntze	Rosaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Rudbeckia hirta</i> Linnaeus	Asteraceae	Forb	No	Native	No	Yes	Yes
<i>Rudbeckia laciniata</i> Linnaeus	Asteraceae	Forb	No	Native	Yes	No	No
<i>Rumex acetosella</i> Linnaeus	Polygonaceae	Forb	NA	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Rumex britannica</i> Linnaeus	Polygonaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Rumex crispus</i> Linnaeus	Polygonaceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Rumex obtusifolius</i> Linnaeus	Polygonaceae	Forb	No	Non-native	Yes	No	No
<i>Rumex occidentalis</i> S. Watson	Polygonaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Rumex orbiculatus</i> A. Gray	Polygonaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Rumex triangulivalvis</i> (Danser) Rechinger f.	Polygonaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Rumex verticillatus</i> Linnaeus	Polygonaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Sagittaria latifolia</i> Willdenow	Alismataceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Sanguisorba canadensis</i> Linnaeus	Rosaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Saponaria officinalis</i> Linnaeus	Caryophyllaceae	Forb	No	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Scorzoneroides autumnalis</i> (Linnaeus) Moench	Asteraceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Scrophularia lanceolata</i> Pursh	Scrophulariaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA

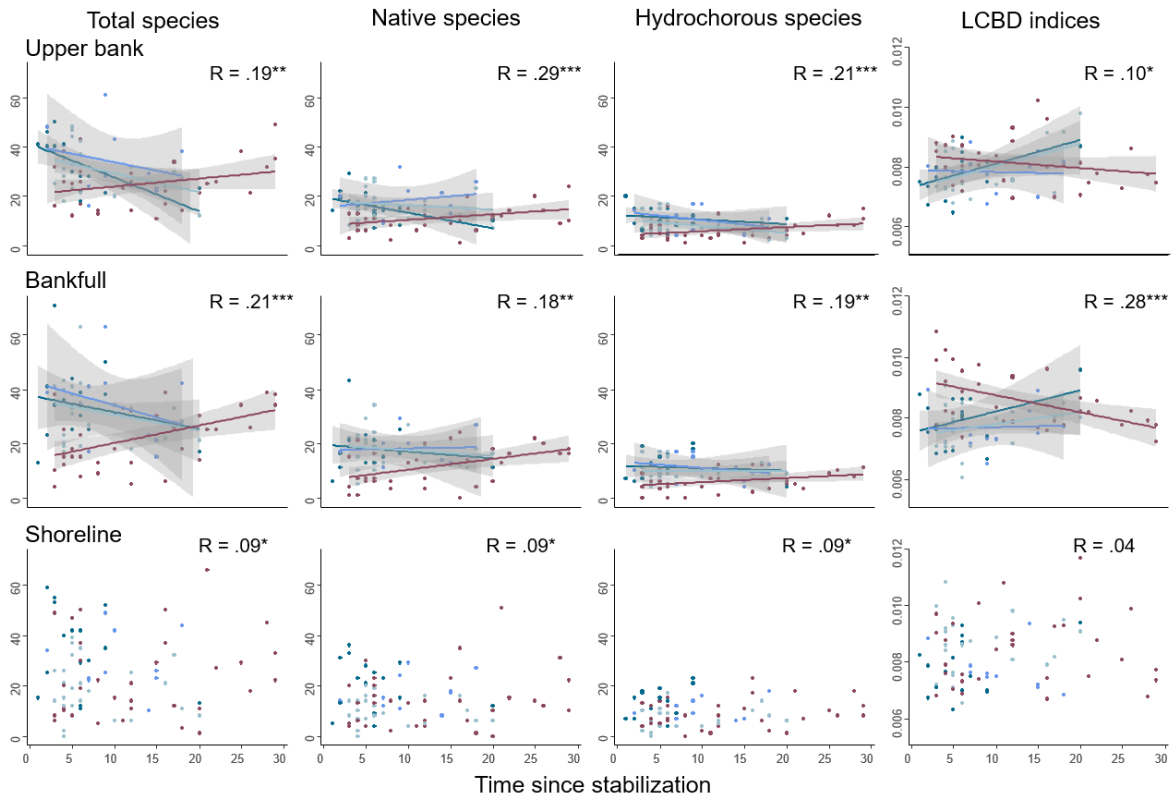
<i>Scutellaria galericulata</i> Linnaeus	Lamiaceae	Forb	Yes	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Scutellaria lateriflora</i> Linnaeus	Lamiaceae	Forb	Yes	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Sedum acre</i> Linnaeus	Crassulaceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Sedum album</i> Linnaeus	Crassulaceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Sedum sarmentosum</i> Bunge	Crassulaceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Senecio viscosus</i> Linnaeus	Asteraceae	Forb	No	Non-native	No	Yes	Yes
<i>Senecio vulgaris</i> Linnaeus	Asteraceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Silene flos-cuculi</i> (Linnaeus) Clairville	Caryophyllaceae	Forb	No	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Silene latifolia</i> Poiret	Caryophyllaceae	Forb	No	Non-native	Yes	No	No
<i>Silene vulgaris</i> (Moench) Garcke	Caryophyllaceae	Forb	No	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Sinapis alba</i> Linnaeus	Brassicaceae	Forb	No	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Sinapis arvensis</i> Linnaeus	Brassicaceae	Forb	No	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Sisymbrium altissimum</i> Linnaeus	Brassicaceae	Forb	No	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Sisyrinchium montanum</i> Greene	Iridaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Sium suave</i> Walter	Apiaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Solanum dulcamara</i> Linnaeus	Solanaceae	Forb	No	Non-native	Yes	No	Yes
Solidago canadensis Linnaeus	Asteraceae	Forb	No	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Solidago flexicaulis</i> Linnaeus	Asteraceae	Forb	No	Native	NA	NA	NA
<i>Solidago gigantea</i> Aiton	Asteraceae	Forb	No	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Solidago hispida</i> Muhlenberg ex Willdenow	Asteraceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Solidago nemoralis</i> Aiton	Asteraceae	Forb	No	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Solidago rugosa</i> Miller	Asteraceae	Forb	No	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Sonchus arvensis</i> Linnaeus	Asteraceae	Forb	Yes	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Sonchus asper</i> (Linnaeus) Hill	Asteraceae	Forb	Yes	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Sonchus oleraceus</i> Linnaeus	Asteraceae	Forb	Yes	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Stachys hispida</i> Pursh	Lamiaceae	Forb	Yes	Native	NA	NA	NA
<i>Stachys palustris</i> Linnaeus	Lamiaceae	Forb	Yes	Non-native	Yes	No	No
<i>Stellaria graminea</i> Linnaeus	Caryophyllaceae	Forb	Yes	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Stellaria longifolia</i> Muhlenberg ex Willdenow	Caryophyllaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Stellaria media</i> (Linnaeus) Villars	Caryophyllaceae	Forb	No	Non-native	No	No	Yes
<i>Symphoricarpos albus</i> (Linnaeus) S.F. Blake	Caprifoliaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Symphyotrichum cordifolium</i> (Linnaeus) G.L. Neson	Asteraceae	Forb	No	Native	NA	NA	NA
<i>Symphyotrichum lanceolatum</i> (Willdenow) G.L. Neson	Asteraceae	Forb	No	Native	Yes	No	No
<i>Symphyotrichum lateriflorum</i> (Linnaeus) Å. Löve & D. Löve	Asteraceae	Forb	No	Native	NA	NA	NA
<i>Symphyotrichum puniceum</i> (Linnaeus) Å. Löve & D. Löve	Asteraceae	Forb	No	Native	NA	NA	NA
<i>Symphytum officinale</i> Linnaeus	Boraginaceae	Forb	No	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Symplocarpus foetidus</i> (Linnaeus) Salisbury ex W.P.C. Barton	Araceae	Forb	No	Native	NA	NA	NA
<i>Tanacetum vulgare</i> Linnaeus	Asteraceae	Forb	Yes	Non-native	Yes	Yes	Yes
Taraxacum officinale F.H. Wiggers	Asteraceae	Forb	No	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Thalictrum pubescens</i> Pursh	Ranunculaceae	Forb	No	Native	NA	NA	NA
<i>Thlaspi arvense</i> Linnaeus	Brassicaceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Tragopogon pratensis</i> Linnaeus	Asteraceae	Forb	No	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Trifolium arvense</i> Linnaeus	Fabaceae	Forb	No	Non-native	No	Yes	Yes
<i>Trifolium aureum</i> Pollich	Fabaceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Trifolium hybridum</i> Linnaeus	Fabaceae	Forb	No	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Trifolium pratense</i> Linnaeus	Fabaceae	Forb	No	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Trifolium repens</i> Linnaeus	Fabaceae	Forb	No	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Trillium erectum</i> Linnaeus	Melanthiaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Tussilago farfara</i> Linnaeus	Asteraceae	Forb	No	Non-native	Yes	No	No
<i>Typha latifolia</i> Linnaeus	Typhaceae	Forb	Yes	Native	Yes	No	No
<i>Urtica dioica</i> Linnaeus	Urticaceae	Forb	No	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Urtica urens</i> Linnaeus	Urticaceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Uvularia sessilifolia</i> Linnaeus	Colchicaceae	Forb	No	Native	NA	NA	NA
<i>Valeriana officinalis</i> Linnaeus	Caprifoliaceae	Forb	No	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Verbascum thapsus</i> Linnaeus	Scrophulariaceae	Forb	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Verbena hastata</i> Linnaeus	Verbenaceae	Forb	No	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Verbena stricta</i> Ventenat	Verbenaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Verbena urticifolia</i> Linnaeus	Verbenaceae	Forb	No	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Veronica americana</i> (Rafinesque) Schweinitz ex Benth	Plantaginaceae	Forb	No	Native	NA	NA	NA
<i>Veronica beccabunga</i> Linnaeus	Plantaginaceae	Forb	No	Non-native	No	No	Yes

<i>Veronica officinalis</i> Linnaeus	Plantaginaceae	Forb	No	Non-native	No	Yes	Yes
<i>Veronica peregrina</i> Linnaeus	Plantaginaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Veronica serpyllifolia</i> Linnaeus	Plantaginaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Vicia cracca</i> Linnaeus	Fabaceae	Forb	No	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Viola blanda</i> Willdenow	Violaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Viola macloskeyi</i> F.E. Lloyd	Violaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Viola septentrionalis</i> Greene	Violaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Viola sororia</i> Willdenow	Violaceae	Forb	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Viola</i> spp.	Violaceae	Forb	-	-	-	-	-
<i>Xanthium strumarium</i> Linnaeus	Asteraceae	Forb	Yes	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Agrostis capillaris</i> Linnaeus	Poaceae	Graminoid	No	Non-native	No	No	Yes
<i>Agrostis gigantea</i> Roth	Poaceae	Graminoid	No	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Agrostis mertensii</i> Trinius	Poaceae	Graminoid	No	Native	No	Yes	Yes
<i>Agrostis perennans</i> (Walter) Tuckerman	Poaceae	Graminoid	No	Native	NA	NA	NA
<i>Agrostis scabra</i> Willdenow	Poaceae	Graminoid	No	Native	No	No	Yes
<i>Agrostis stolonifera</i> Linnaeus	Poaceae	Graminoid	No	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Agrostis</i> spp.	Poaceae	Graminoid	-	-	-	-	-
<i>Anthoxanthum odoratum</i> Linnaeus	Poaceae	Graminoid	No	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Bromus ciliatus</i> Linnaeus	Poaceae	Graminoid	No	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Bromus inermis</i> Leysser	Poaceae	Graminoid	No	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Bromus kalmii</i> A. Gray	Poaceae	Graminoid	No	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Calamagrostis canadensis</i> (Michaux) P. Beauvois	Poaceae	Graminoid	No	Native	No	Yes	Yes
<i>Carex arctata</i> Boott	Cyperaceae	Graminoid	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Carex aurea</i> Nutt	Cyperaceae	Graminoid	No	Native	NA	NA	NA
<i>Carex bromoides</i> Schkuhr	Cyperaceae	Graminoid	Yes	Native	NA	NA	NA
<i>Carex crawfordii</i> Fernald	Cyperaceae	Graminoid	No	Native	Yes	Yes	No
<i>Carex crinita</i> Lamarck	Cyperaceae	Graminoid	Yes	Native	NA	NA	NA
<i>Carex debilis</i> Michaux	Cyperaceae	Graminoid	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Carex deweyana</i> Schweinitz	Cyperaceae	Graminoid	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Carex flava</i> Linnaeus	Cyperaceae	Graminoid	Yes	Native	Yes	Yes	No
<i>Carex gracillima</i> Schweinitz	Cyperaceae	Graminoid	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Carex intumescens</i> Rudge	Cyperaceae	Graminoid	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Carex lasiocarpa</i> Ehrhart	Cyperaceae	Graminoid	No	Native	Yes	Yes	No
<i>Carex laxiflora</i> Lamarck	Cyperaceae	Graminoid	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Carex lenticularis</i> Michaux	Cyperaceae	Graminoid	No	Native	NA	NA	NA
<i>Carex lupulina</i> Muhlenberg ex Willdenow	Cyperaceae	Graminoid	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Carex lurida</i> Wahlenberg	Cyperaceae	Graminoid	No	Native	NA	NA	NA
<i>Carex plantaginea</i> Lamarck	Cyperaceae	Graminoid	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Carex pseudocyperus</i> Linnaeus	Cyperaceae	Graminoid	No	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Carex retrorsa</i> Schweinitz	Cyperaceae	Graminoid	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Carex rosea</i> Schkuhr ex Willdenow	Cyperaceae	Graminoid	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Carex scoparia</i> Schkuhr ex Willdenow	Cyperaceae	Graminoid	No	Native	NA	NA	NA
<i>Carex stipata</i> Muhlenberg ex Willdenow	Cyperaceae	Graminoid	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Carex stricta</i> Lamarck	Cyperaceae	Graminoid	Yes	Native	NA	NA	NA
<i>Carex tenera</i> Dewey	Cyperaceae	Graminoid	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Carex torta</i> Boott	Cyperaceae	Graminoid	No	Native	NA	NA	NA
<i>Carex tribuloides</i> Wahlenberg	Cyperaceae	Graminoid	Yes	Native	NA	NA	NA
<i>Carex trichocarpa</i> Muhlenberg ex Willdenow	Cyperaceae	Graminoid	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Carex trisperma</i> Dewey	Cyperaceae	Graminoid	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Carex vesicaria</i> Linnaeus	Cyperaceae	Graminoid	NA	Native	No	Yes	No
<i>Carex vulpinoidea</i> Michaux	Cyperaceae	Graminoid	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Carex</i> spp.	Cyperaceae	Graminoid	-	-	-	-	-
<i>Cyperus lupulinus</i> (Sprengel) Marcks	Cyperaceae	Graminoid	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Dactylis glomerata</i> Linnaeus	Poaceae	Graminoid	Yes	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Danthonia spicata</i> (Linnaeus) P. Beauvois ex Roemer & Schultes	Poaceae	Graminoid	No	Native	Yes	Yes	No
<i>Dichanthelium acuminatum</i> (Swartz) Gould & C.A. Clark	Poaceae	Graminoid	No	Native	NA	NA	NA
<i>Dichanthelium boreale</i> (Nash) Freckmann	Poaceae	Graminoid	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Dichanthelium clandestinum</i> (Linnaeus) Gould	Poaceae	Graminoid	No	Native	NA	NA	NA
<i>Dulichium arundinaceum</i> (Linnaeus) Britton	Cyperaceae	Graminoid	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Echinochloa crus-galli</i> (Linnaeus) Palisot de Beauvois	Poaceae	Graminoid	Yes	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Eleocharis acicularis</i> (Linnaeus) Roemer & Schultes	Cyperaceae	Graminoid	Yes	Native	No	No	Yes
<i>Eleocharis elliptica</i> Kunth	Cyperaceae	Graminoid	No	Native	NA	NA	NA
<i>Eleocharis obtusa</i> (Willdenow) Schultes	Cyperaceae	Graminoid	No	Native	Yes	Yes	Yes

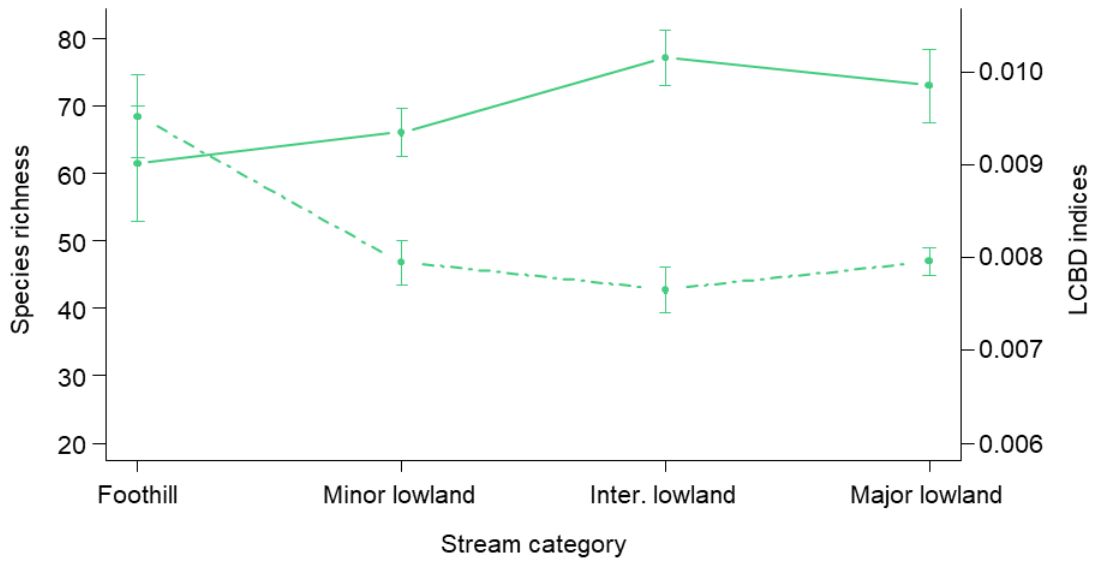
<i>Eleocharis palustris</i> (Linnaeus) Roemer & Schultes	Cyperaceae	Graminoid	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Eleocharis tenuis</i> (Willdenow) Schultes	Cyperaceae	Graminoid	No	Native	NA	NA	NA
<i>Eleocharis</i> spp.	Cyperaceae	Graminoid	-	-	-	-	-
<i>Elymus canadensis</i> Linnaeus	Poaceae	Graminoid	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Elymus repens</i> (Linnaeus) Gould	Poaceae	Graminoid	Yes	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Elymus trachycaulus</i> (Link) Gould ex Shinners	Poaceae	Graminoid	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Elymus virginicus</i> Linnaeus	Poaceae	Graminoid	Yes	Native	NA	NA	NA
<i>Elymus</i> spp.	Poaceae	Graminoid	-	-	-	-	-
<i>Eriophorum</i> spp.	Cyperaceae	Graminoid	-	-	-	-	-
<i>Festuca rubra</i> Linnaeus	Poaceae	Graminoid	No	Native	No	Yes	Yes
<i>Festuca trachyphylla</i> (Hackel) Krajina	Poaceae	Graminoid	No	Non-native	Yes	Yes	No
<i>Festuca</i> spp.	Poaceae	Graminoid	-	-	-	-	-
<i>Glyceria canadensis</i> (Michaux) Trinius	Poaceae	Graminoid	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Glyceria grandis</i> S. Watson	Poaceae	Graminoid	No	Native	NA	NA	NA
<i>Glyceria striata</i> (Lamarck) Hitchcock	Poaceae	Graminoid	No	Native	Yes	Yes	No
<i>Juncus acuminatus</i> Michaux	Juncaceae	Graminoid	No	Native	NA	NA	NA
<i>Juncus articulatus</i> Linnaeus	Juncaceae	Graminoid	No	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Juncus balticus</i> Willdenow	Juncaceae	Graminoid	Yes	Native	Yes	Yes	No
<i>Juncus brevicaudatus</i> (Engelmann) Fernald	Juncaceae	Graminoid	No	Native	NA	NA	NA
<i>Juncus canadensis</i> J. Gray ex Laharpe	Juncaceae	Graminoid	No	Native	NA	NA	NA
<i>Juncus compressus</i> Jacquin	Juncaceae	Graminoid	No	Non-native	NA	NA	NA
<i>Juncus dudleyi</i> Wiegand	Juncaceae	Graminoid	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Juncus filiformis</i> Linnaeus	Juncaceae	Graminoid	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Juncus nodosus</i> Coville	Juncaceae	Graminoid	No	Native	NA	NA	NA
<i>Juncus pelocarpus</i> E. Meyer	Juncaceae	Graminoid	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Leersia oryzoides</i> (Linnaeus) Swartz	Poaceae	Graminoid	Yes	Native	Yes	No	No
<i>Leersia virginica</i> Willdenow	Poaceae	Graminoid	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Lolium arundinaceum</i> (Schreber) Darbyshire	Cyperaceae	Graminoid	No	Non-native	NA	NA	NA
<i>Lolium perenne</i> Linnaeus	Poaceae	Graminoid	No	Non-native	Yes	No	Yes
<i>Lolium temulentum</i> Linnaeus	Poaceae	Graminoid	No	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Muhlenbergia frondosa</i> (Poiret) Fernald	Poaceae	Graminoid	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Panicum capillare</i> Linnaeus	Poaceae	Graminoid	No	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Panicum dichotomiflorum</i> Michaux	Poaceae	Graminoid	No	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Panicum virgatum</i> Linnaeus	Poaceae	Graminoid	Yes	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Phalaris arundinacea</i> Linnaeus	Poaceae	Graminoid	Yes	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Phleum pratense</i> Linnaeus	Poaceae	Graminoid	No	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Phragmites australis</i> (Cavanilles) Trinius ex Steudel	Poaceae	Graminoid	Yes	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Poa alsodes</i> A. Gray	Poaceae	Graminoid	No	Native	NA	NA	NA
<i>Poa annua</i> Linnaeus	Poaceae	Graminoid	No	Non-native	No	No	Yes
<i>Poa compressa</i> Linnaeus	Poaceae	Graminoid	No	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Poa palustris</i> Linnaeus	Poaceae	Graminoid	No	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Poa pratensis</i> Linnaeus	Poaceae	Graminoid	No	Non-native	No	No	Yes
<i>Poa triviale</i> Linnaeus	Poaceae	Graminoid	NA	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Poa</i> spp.	Poaceae	Graminoid	-	-	-	-	-
<i>Schoenoplectus americanus</i> (Persoon) Volk ex Schinz & R. Keller	Cyperaceae	Graminoid	No	Native	NA	NA	NA
<i>Schoenoplectus tabernaemontani</i> (C.C. Gmelin) Palla	Cyperaceae	Graminoid	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Scirpus atrovirens</i> Willdenow	Cyperaceae	Graminoid	Yes	Native	NA	NA	NA
<i>Scirpus cyperinus</i> (Linnaeus) Kunth	Cyperaceae	Graminoid	Yes	Native	No	Yes	No
<i>Scirpus microcarpus</i> J. Presl & C. Presl	Cyperaceae	Graminoid	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Scirpus pendulus</i> Muhlenberg ex Willdenow	Cyperaceae	Graminoid	No	Native	NA	NA	NA
<i>Setaria faberi</i> R.A.W. Hermann	Poaceae	Graminoid	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Setaria pumila</i> (Poiret) Roemer & Schultes	Poaceae	Graminoid	NA	Non-native	NA	NA	NA
<i>Setaria viridis</i> (Linnaeus) Palisot de Beauvois	Poaceae	Graminoid	Yes	Non-native	Yes	Yes	Yes
<i>Sparganium eurycarpum</i> Engelmann	Typhaceae	Graminoid	Yes	Native	NA	NA	NA
<i>Sporobolus michauxianus</i> (Hitchcock) P.M. Peterson & Saarela	Poaceae	Graminoid	Yes	Native	NA	NA	NA
<i>Athyrium filix-femina</i> (Linnaeus) Roth ex Mertens	Athyriaceae	Fern	No	Native	Yes	No	No
<i>Claytonomunda claytoniana</i> (Linnaeus) Metzgar & Rouhan	Osmundaceae	Fern	No	Native	NA	NA	NA
<i>Dennstaedtia punctilobula</i> (Michaux) T. Moore	Dennstaedtiaceae	Fern	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Villars) H.P. Fuchs	Dryopteridaceae	Fern	No	Native	Yes	No	Yes
<i>Matteuccia struthiopteris</i> (Linnaeus) Todaro	Onocleaceae	Fern	No	Native	Yes	No	Yes
<i>Onoclea sensibilis</i> Linnaeus	Onocleaceae	Fern	No	Native	Yes	Yes	Yes

<i>Osmunda regalis</i> Linnaeus	Osmundaceae	Fern	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Osmundastrum cinnamomeum</i> (Linnaeus) C. Presl	Osmundaceae	Fern	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Phegopteris connectilis</i> (Michaux) Watt	Thelypteridaceae	Fern	No	Native	Yes	No	Yes
<i>Pteridium aquilinum</i> (Linnaeus) Kuhn	Dennstaedtiaceae	Fern	No	Native	Yes	No	No
<i>Equisetum arvense</i> Linnaeus	Equisetaceae	Horsetail	Yes	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Equisetum fluviatile</i> Linnaeus	Equisetaceae	Horsetail	No	Native	No	Yes	No
<i>Equisetum hyemale</i> Linnaeus	Equisetaceae	Horsetail	NA	Native	NA	NA	NA
<i>Equisetum palustre</i> Linnaeus	Equisetaceae	Horsetail	No	Native	NA	NA	NA
<i>Equisetum pratense</i> Ehrhart	Equisetaceae	Horsetail	No	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Equisetum sylvaticum</i> Linnaeus	Equisetaceae	Horsetail	No	Native	Yes	Yes	Yes
<i>Equisetum variegatum</i> Schleicher ex F. Weber & D. Mohr	Equisetaceae	Horsetail	No	Native	NA	NA	NA

Suppl. Mat. 2.2. Plots showing the response of total richness, native and hydrochorous species richness and LCBD indices over time (number of years since stabilization) for the four stabilization structures and the three riverbank levels. Linear regression lines are shown for the four stabilization structures, with the 95% confidence interval in gray. The correlation coefficient of the linear regression for the model Time x Stabilization structure are provided. Significance levels : $p^* < 0.05$; $p^{**} < 0.01$; $p^{***} < 0.001$. No regression lines means no effect of time.



Suppl. Mat. 2.3. The mean (± 1 SE) species richness (solid line) and LCBD indices (dashed line) over the four stream categories for natural sites. ANOVA Stream category; Richness : $F(1,38) = 3.85$, $p = 0.06$; LCBD indices : $F(1,38) = 4.82$, $p = 0.03$.



CHAPITRE 2

DIVERSITY AND SUCCESSION OF RIPARIAN PLANT COMMUNITIES ALONG RIVERBANKS BIOENGINEERED FOR EROSION CONTROL : A CASE STUDY IN THE FOOTHILLS OF THE ALPS AND THE JURA MOUNTAINS

Maxime Tisserant, Philippe Janssen, André Evette, Eduardo González, Paul Cavallé & Monique Poulin

Copie de l'article "Tisserant M., Janssen P., Evette A., González E., Cavallé P. & Poulin M. 2020. Diversity and succession of riparian plant communities along riverbanks bioengineered for erosion control : a case study in the foothills of the Alps and the Jura Mountains" publié dans la revue *Ecological Engineering*.

Résumé

Le génie végétal en berge de rivière consiste à utiliser des végétaux vivants pour traiter les berges instables ou érodées. Ces structures copiant les modèles naturels peuvent également augmenter la diversité et le couvert végétal par rapport aux ouvrages traditionnels de génie civil tels que les enrochements, mais la dynamique de la végétation durant les stades de succession secondaire sur les berges stabilisées a été peu étudiée. L'hypothèse de cette étude temporelle est que le génie végétal, par l'introduction active de saules arbustifs caractéristiques de jeunes stades successionnels, induit la succession de la végétation riveraine vers des stades post-pionniers, comparé aux enrochements. Pour répondre à cette hypothèse, la végétation de trois types de structures de stabilisation de berge a été échantillonnée : des structures de génie végétal pur, des structures mixtes (combinant enrochement et génie végétal) et des enrochements, sur une chronoséquence de 14 ans dans 42 sites situés le long de 23 cours d'eau des piémonts alpins et jurassiens (France et Suisse). Nous avons quantifié la richesse et la densité des espèces herbacées et ligneuses dans les trois types de structures, et comparé les patrons temporels de quatre groupes d'espèces qui apparaissent séquentiellement dans les successions végétales (rudérales, hygrophiles, tolérantes à l'ombre, compétitives) et les espèces non indigènes. La composition des communautés végétales différait considérablement entre les enrochements et les deux types de génie végétal. Les espèces ligneuses de stades de succession avancés (*Cornus sanguinea*, *Corylus avellana*) s'établissaient spontanément dans les sites de génie végétal les plus anciens. En général, la richesse spécifique totale ainsi que celle des espèces tolérantes à l'ombre et compétitives était plus élevée dans les structures de génie végétal (y compris les structures mixtes) que dans les enrochements. Plus précisément, les richesses spécifiques en espèces tolérantes à l'ombre et compétitrices étaient deux fois plus grandes dans les sites de génie végétal que dans les enrochements après 14 ans. Pourtant, seuls les sites de génie végétal pur induisaient une augmentation significative de la richesse en espèces tolérantes à l'ombre au cours du temps, et leur couvert était deux fois plus grand que celui des ouvrages de génie mixte. Ni le type de structure de stabilisation ni le temps ne permettaient d'expliquer la variation de la richesse et de la densité en espèces non indigènes. Notre étude a montré que le long des cours d'eau de piémonts, où les processus d'érosion sont classiquement intenses, la végétation des berges de génie végétal présente une dynamique de succession similaire à celle théoriquement trouvée en conditions naturelles. Ces résultats montrent que le génie végétal initie la succession végétale et stabilise les berges érodées de piémont, protégeant ainsi les infrastructures humaines tout en ayant un impact réduit sur la végétation riveraine, par rapport aux enrochements.

Abstract

Soil bioengineering for riverbank stabilization involves the use of living plant materials to treat unstable or eroding riverbanks. These near-natural structures may harbor a higher plant richness and vegetation cover compared to classical civil engineering structures such as ripraps, but little information exists on vegetation dynamics during secondary succession on stabilized riverbanks. We hypothesized that soil bioengineering, by means of active introduction of early successional *Salix* shrubs, can foster successional trajectories of riparian plant communities, unlike civil engineering. We sampled three types of riverbank stabilization structures : pure bioengineering structures, mixed structures (combining riprap and bioengineering techniques) and ripraps, across a 14-year sequence on 42 sites located along 23 different streams running through the foothills of the Alps and the Jura Mountains (France and Switzerland). We quantified species richness and density and compared the temporal patterns of four groups of species that normally appear sequentially in natural succession on riverbanks (ruderal, hygrophilous, shade-tolerant, competitive species), as well as non-native species. Plant community composition differed greatly between ripraps and the two types of bioengineered sites, and ligneous species typical of advanced successional stages (*Cornus sanguinea*, *Corylus avellana*) spontaneously established in the oldest bioengineered sites. In general, richness of total species was higher in stabilization structures using soil bioengineering (including mixed structures) than in riprapped sites. In particular, the number of shade-tolerant and competitive species in bioengineered sites was double that found at ripraps after 14 years. Yet, richness of shade-tolerant species increased over time only on purely bioengineered sites, and their density there was almost twice that in mixed structures. Neither the type of stabilization structure nor time explained the variability in richness and density of non-native species across sites. Our study showed that along streams running through foothills, where erosion processes are usually intense, vegetation of bioengineered riverbanks exhibits successional dynamics similar to those theoretically found in natural conditions. Bioengineering can therefore foster ecological processes while stabilizing eroding riverbanks along foothill streams, thus satisfying human needs for infrastructure protection with less impact on the riparian ecosystem than riprap structures.

Introduction

Most streams and associated riparian zones worldwide have been altered by 'hard' civil engineering structures such as dams, weirs, levees, dikes and other erosion protection structures. These structures are needed to control flooding and prevent channel migration in the presence of agriculture or urban and transport infrastructures in floodplains, but at the same time they drastically modify natural river dynamics (Feld et al., 2011; Nilsson et al., 2005). Associated changes in abiotic and biotic conditions including water quality have resulted in several directives to stimulate stream restoration in Europe, notably the Floods Directive of 2007, the European Water Framework Directive of 2000, and the Habitat Directive of 1992 (Gumiero et al., 2013; Carvalho et al., 2019). In that regard, recent literature reviews revealed that restoration actions that modify the prevalent water and/or sediment regime are increasingly and efficiently used to restore riparian vegetation, for example, by operating dams to satisfy plant requirements, or by removing or relocating levees and dikes (González et al., 2015; 2018). Yet, such restoration strategies could conflict with the human infrastructures in close proximity. Where erosion control is of primary concern to ensure public safety, soil bioengineering could represent a good compromise between civil engineering and ecological restoration.

Soil bioengineering is in fact often viewed as riparian ecosystem restoration, *sensu lato*, because it promotes the recruitment and growth of native plant species along stabilized riverbanks (Li et al., 2006) and, more generally, because it facilitates the partial recovery of some of the main ecological functions previously provided by now degraded riverbanks, i.e. biodiversity support, ecological corridor, and decontamination (Karle & Densmore, 1994; Sudduth & Meyer, 2006). As a nature-based solution, soil bioengineering uses the physical properties of living plants to minimize the negative impacts of artificial bank stabilization on stream ecosystems (Rey et al., 2019). It has been used for centuries in Europe (Evette et al., 2009) and consists in copying natural systems by integrating vegetation into engineering design in order to protect hill slopes, embankments and human structures from erosion and other undesired geomorphological processes (e.g., sediment deposition, channel incision and channel migration; Gray & Sotir, 1996; Shields et al., 2008). The positive effects of soil bioengineering on riparian habitats in terms of biodiversity support (fishes, macroinvertebrates) have been empirically demonstrated by several studies (Sudduth & Meyer, 2006; Cavaillé et al., 2018; Schmitt et al., 2018; Janssen et al., 2019). However, the effects on plant biodiversity itself have received less attention (but see Cavaillé et al., 2013; Schmitt et al., 2018). In particular, it is not known whether the successional dynamics of plant communities on bioengineered banks resemble those of natural riverbanks. Yet, knowing the ability of these nature-based solutions to initiate vegetation succession is essential to assess whether they meet the self-organization requirement necessary to declare full recovery in restoration projects (see International principles and standards for the practice of ecological restoration in Gann et al., 2019).

Plant communities in riparian areas are mostly shaped by flood disturbance : species associated with early stages of riparian succession frequently encounter physical and physiological constraints such as anoxia, shear stress or submersion, rather than limited light and plant competition, as in later stages of succession (Corenblit et al., 2007, 2015). The first phases of succession in riparian systems are typically characterized by the colonization of pioneer species like willows, poplars/cottonwoods, and herbaceous species with ruderal, light-demanding, short-lived characteristics and affinity for hydric conditions (McCoy-Sulentic et al., 2017; Muñoz-Mas et al., 2017). As succession advances and fluvial landforms age, aggrade and disconnect from the stream channel, flooding disturbance is replaced by inter-specific interactions (e.g., competition, facilitation) as the main driver of vegetation change (Tabacchi et al., 1998; 2019). According to the passive relay floristic approach (i.e. Field of Dreams hypothesis sensu Palmer et al., 1997), the active introduction of early successional woody species, such as *Salix* spp. (willows), which are also ecosystem engineer species (Gurnell, 2014), should affect the riverbank physical environment and foster the development of plant communities during secondary succession (Lennox et al., 2011; McClain et al., 2011). Active revegetation may be seen as an “assisted” succession for the over- and understory composition of riparian vegetation. It is a common practice in invasive species management projects following the removal of undesired plants (González et al., 2017b; Ruwanza et al., 2013) or after abandonment of agriculture in the floodplain, when a limited inflow of propagules occurs (Battaglia et al., 2002; Bunting et al., 2013; Bourgeois et al., 2016). Active revegetation by seeding or planting cuttings (or stakes) helps recruit other native and typically riparian species, with different techniques leading to different plant communities (Van Looy et al., 2011). In riparian areas stabilized by soil bioengineering techniques, shrubs are frequently assembled into fascines or brushlayers, which consist respectively of branches tied together in linear cylindrical bundles or in multiple layers, placed on streambanks with or without a rock embankment in the lower part of the bank, depending on local constraints (Li & Eddleman, 2002). We suggest that such bioengineering practices also represent a type of assisted succession. As is the case for active revegetation, different bioengineering techniques have been shown to strongly influence the resulting plant community (Cavallé et al., 2013; Schmitt et al., 2018). To our knowledge, however, how succession is modulated by bioengineering alone, i.e. “pure” bioengineering, or combined with hard civil engineering, i.e. “mixed” bioengineering, has not been reported in the scientific literature.

This study aimed to investigate if soil bioengineering can foster succession of riparian plant communities through the active introduction of early successional shrub species on riverbanks. Specifically, we examined how plant community composition varied between sites where pure versus mixed soil bioengineering techniques were implemented, and compared to sites with civil engineering stabilization structures of different ages in the French and Swiss foothills of the Alps and the Jura Mountains. Many soil bioengineering structures have been successfully applied to foothill streams of these regions where bank erosion is an important issue in proximity to roads and other infrastructure. We hypothesized that by adding pioneer engineer species, soil bioengineering

bypasses the natural establishment of pioneer and ruderal species, and fosters a faster transition to a dominance by post-pioneer competitive species. Conversely, we hypothesized that civil engineering facilitates the recruitment and establishment of opportunistic (notably non-native) and fast-colonizing species and leads to a different and slower successional trajectory than bioengineering. For simplicity, the term bioengineering is used instead of soil bioengineering in the sections below.

Material and methods

Study area and sampling design

The study area is located in the French and Swiss foothills of the Alps and the Jura Mountains, within the Rhône River watershed (Figure 3.1). This region is characterized by a limestone substratum and a temperate climate. We selected 23 streams, extending between the Drôme River ($44^{\circ}43'N$; $4^{\circ}58'E$) in the southern part of the study area and the Doubs River ($47^{\circ}21'N$; $7^{\circ}10'E$) in the northern part, at elevations ranging from 134 to 700 m a.s.l. All of the streams studied belong to the same vegetation zone, i.e., “lower and mid-mountain : collinean and montane vegetation belts” (Ozenda & Borel, 2000), and to the same major group of stream types in Europe, i.e., mountain streams (Sandin & Verdonschot, 2006).

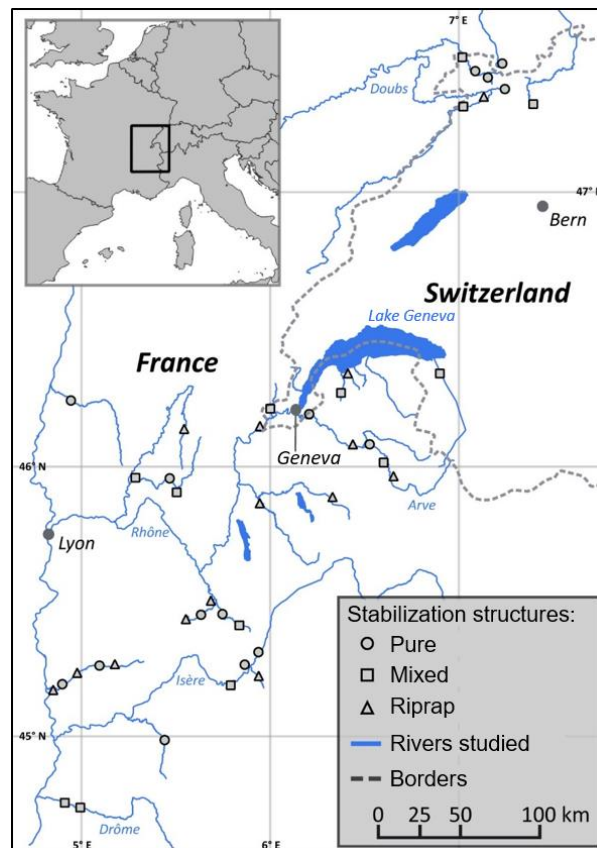


Figure 3.1. Study sites with riverbank protection structures in the foothills of the Alps and the Jura Mountains (France and Switzerland).

In 2011, 42 riverbank sites were sampled to assess the response of plant communities to different types of engineered riverbank stabilization structures for erosion control over time (a complete description of sampled sites, including year of completion, country, river and absolute elevation, is provided in Suppl. Mat. 3.1). We selected three types of stabilization structures from among those most commonly used (Figure 3.2) : “pure” bioengineering protection (i.e. willow fascines on the lower part of the bank, brushlayers and cuttings of willow species on the middle part and herbaceous seeding on the upper part of the bank, 15 sites); “mixed” protection (i.e. a technique combining hard civil engineering – riprap – on the lower part, brushlayers and cuttings of willow species on the middle part and herbaceous seeding on the upper part, 13 sites); and “riprap” protection (i.e. hard civil engineering protection on the entire bank, 14 sites). Willow species used in bioengineering techniques (fascines and cuttings) were *Salix viminalis* L., *S. purpurea* L., *S. triandra* L., *S. myrsinifolia* Salisb. and *S. pentandra* L. We used a space-for-time substitution approach to construct a chronosequence of 14 years (the number of sites was distributed evenly across years and stabilization structures, Suppl. Mat. 3.1).

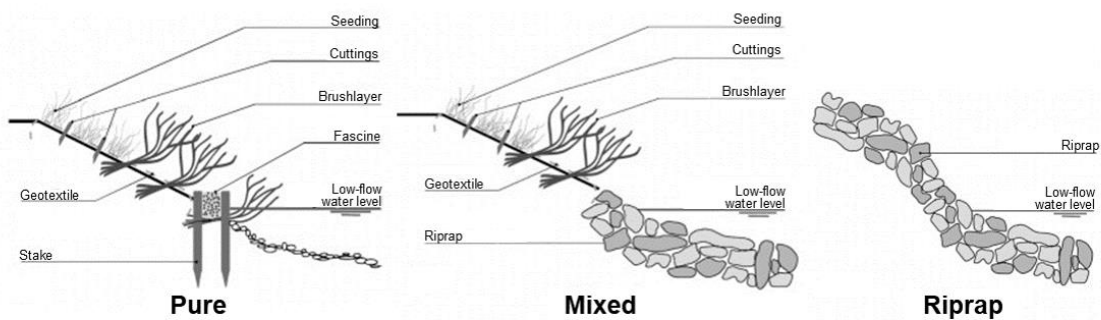


Figure 3.2. Schematic drawing of the three types of riverbank stabilization structures : "Pure" bioengineering technique, with plant material only, "Mixed" technique combining civil and bioengineering techniques, "Riprap" protection, with mineral material only. Adapted from Figure 1, Cavallé et al., 2013.

Vegetation survey

Riparian vegetation was sampled between May and July 2011 using the Line Point Intercept method (Bonham, 2013) to detect the presence and frequency of occurrence (i.e. density) of plant species. At each site, three 25-m transects (lower, middle, upper) were set parallel to the stream channel. The lower transect was placed close to the water line at low-flow discharge. The middle transect was placed at an elevation determined according to the biannual flood recurrence water level, estimated visually using the presence and occurrence of wetland species, signs of recent flooding disturbance (i.e., plant debris; bent branches) and the morphology of the channel. The upper transect was placed near the edge of the riverbank and we assumed that it did not flood regularly. All sites were sampled during low-flow conditions, so that transects near the low-flow water level would

be comparable across sites. At each transect, sampling points were established every meter for a total of 75 points per site. At each sampling point, all plant species intercepted by a vertical rod or its upward projection were recorded and identified. All specimens were determined to the species level, except for *Rubus* spp. and *Festuca* spp., which were considered at the genus level because of uncertain identification and potential hybridization. We then used the total number of taxa and their density (number of points where present divided by 75 and multiplied by 100 %), pooling the three transects together for each site as dependent variables in subsequent analyses, but for simplicity we will use the term species instead of taxa throughout the paper. Species density may exceed a hundred percent, because of vertical overlap of individuals at each sampling point.

Plant species groups

We first calculated the richness and density of total, native and non-native species. Non-native species represent potential threats to native riparian plant communities and can pose challenges to restoration measures (Richardson et al., 2007; González et al., 2018). Species origin was determined based on their chorology, i.e. introduced species originated from America, Africa and Asia, according to the Baseflor database (Julve, 1998) as well as information available from the DAISIE database (<http://www.europe-aliens.org/>). We then considered the richness and density of hygrophilous and shade-tolerant species, based on Ellenberg's indicator values (Ellenberg et al., 1992) extracted from the Baseflor database (Julve, 1998). Species having indicator values for soil moisture requirements ≥ 6 were considered hygrophilous; species having indicator values for light requirements ≤ 6 were considered shade-tolerant (Suppl. Mat. 3.2). These classification criteria are derived from data examination and consistency between moisture (F) and light (L) Ellenberg indicator values, the wetland indicator status of the US National Wetland Inventory (Reed, 1988) and the light requirement classification in the TOPIC database (Aubin et al., 2012). Finally, we considered the richness and density of ruderal and competitive species using Grime's CSR scheme (Grime, 1977), extracted from the list of CSR categorical strategies, adapted from Pierce et al. (2017). Finally, species were grouped as hygrophilous, ruderal, shade-tolerant, and competitive to compare succession over time among stabilization structures. In riparian zones, hygrophilous species tend to occur in the lowest elevated and more frequently flooded fluvial landforms, typical of early stages of the biogeomorphological succession (e.g., point bars, off-channel depressions, abandoned channels, Corenblit et al., 2009). Ruderal species are well-adapted to low stress and high disturbance environments and also characterize pioneer communities in the early stage of vegetation succession (González et al., 2017a). Shade-tolerant species arrive later, as the overstory canopy develops (McClain et al., 2011). Competitive species are well-adapted to low stress and low disturbance environments and characterize post-pioneer communities in the mid- to late seral successional stages (Johnson et al., 1976; Van Pelt et al., 2006).

Environmental variables

We collected measurements of spatial (i.e. altitude, latitude, longitude), geomorphological (i.e. stream width), climatic (i.e. precipitation and temperature) and land cover (i.e. proportion of forest, agriculture and urban areas in the surrounding landscape) environmental variables in addition to characterizing the riverbank condition (age and type of stabilization structure). Spatial and geomorphological variables were measured directly on each riverbank site using a GPS and laser rangefinder. Climatic variables were derived from the WorldClim climatic model (Hijmans et al., 2005) and adjusted for the effect of altitude following Zimmermann & Kienast (1999). Land cover variables were measured within a 500-m-radius around each riverbank site with the QGIS Geographic Information System (QGIS Development Team, 2015). We determined whether environmental variables varied among the three stabilization structures using one-way ANOVAs for each environmental variable with Tukey's HSD post hoc tests. The goal of this analysis was to verify that differences in plant composition were mainly due to the experimental design (riverbank stabilization structures and age) and not to environmental variables. Because we only detected a significant difference in stream width between mixed sites (higher) and ripraps (lower) (One-way ANOVA and Tukey HSD test, Suppl. Mat. 3.3) and no differences in any of the other environmental variables were found between the three stabilization structure types, we did not use either environmental variables as a covariable in the statistical analysis of vegetation (see below).

Statistical analysis of vegetation

To determine whether the plant species pool (gamma diversity) differed among stabilization structures, we used species accumulation curves with Monte Carlo randomization tests ($n = 999$), and the function `c2cv` in the `rich` package (Rossi, 2011). The plant species pool was assessed considering either all species, and by groups (non-native, hygrophilous, ruderal, shade-tolerant, competitive species).

To determine whether plant species richness and density (for all species and each species group individually) varied in bioengineering stabilization structures compared to ripraps or with their age, or a combination of both factors, we used Generalized Linear Mixed Models (GLMM) with site proximity (see explanation below) as a random effect and the functions `glmer` and `glmer.nb` in the `lme4` package (Bates et al., 2018). Site proximity was a categorical variable that grouped sites within circular units of 40 kilometers of diameter (Suppl. Mat. 3.1). A group of sites could encompass sites in the same reach or in different streams. We chose 40 km because we estimated this distance encompassed homogeneous environmental conditions, and because no sites could belong to two groups using this value. This random effect made it possible to account for spatial autocorrelation between close sites. We developed four a priori models, including the random effect – Structure (riverbank stabilization structure); Age; Structure + Age (additive effect of both factors); Structure*Age (additive effect and multiplicative interaction); and the null model (i.e. the intercept and random effect only model), and fitted Poisson GLMM for species richness and negative binomial GLMM for vegetation density (total and by group). Variance

explained by GLMMs was estimated using the marginal coefficient of determination for fixed effect parameters alone (Nakagawa et al., 2017) and the most parsimonious regression model was identified using Akaike's information criterion corrected for small sample sizes (i.e. AICc, Burnham & Anderson, 2002). When the delta AICc with the second best model was > 2 , evaluated using the function `model.sel` in the MuMIn package (Barton, 2015), estimated parameters and associated unconditional standard errors were extracted from the top-ranked model only, and when < 2 , from the most complex of the top-ranked models (Burnham & Anderson, 2002).

We used multivariate generalized linear models to test whether plant species composition varied across stabilization structure and the age of the structure, as well as the interaction between both of these factors, with `mva` package (Wang et al., 2012). This approach makes it possible to test the effects of the predictor variables (stabilization structure and age) on both community-level response and the responses of individual species (Warton et al., 2015). In this case, we fitted a negative binomial distribution to the abundance data for plant species that were present in more than 5 % of the studied sites (i.e. 105 species). In addition to the model described above, we ran a full model without the five most commonly planted species in bioengineering structures (willows) to assess whether they had a disproportionate weight in the model. More details on the computation of the multivariate generalized linear models (explanatory data analysis, model fitting and checking) are provided in Suppl. Mat. 3.4.

We also ran a canonical analysis of principal coordinates (CAP, Anderson & Willis, 2003) with the Bray-Curtis distance community matrix constrained by the stabilization structures and their age, using the `capscale` function of the `vegan` package (Oksanen et al., 2013). Ordinations such as CAP have the advantage of summarizing the main gradients of multivariate variability in a few axes that can be depicted in a multidimensional space (usually bidimensional, two main axes), thus providing an illustrative graphical representation of overall patterns. All analyses were conducted with R version 3.3.2 (R Core Team, 2017).

Results

Effect of the type of stabilization structure and age on species richness and density

Overall, 261 species of plants were recorded at the 42 sites for an average of 25 species per site. Only a small fraction (5.7 %) of these species were non-native (15 species), with an average of 1.5 species per site. One third (34 %) of the species were hygrophilous (89 species), a similar proportion were shade-tolerant (29 %, 75 species), and ruderal (29 %, 77 species), while one fourth (23 %) were competitive (61 species).

The species pool was 157 species for pure structures, 178 for mixed structures and 114 for riprap structures (Table 3.1). The species pool for total, shade-tolerant and competitive groups was significantly higher on mixed and pure sites, compared to ripraps. There were more hygrophilous species (accumulated) in pure sites than in

ripraps, more ruderal in mixed sites than in ripraps, and more non-native in pure sites than in mixed sites (Table 3.1). Even though plateaux were not reached (Suppl. Mat 3.5), the accumulation of species slowed down with increasing number of sites and was a good indicator of an appropriate sampling effort.

Table 3.1. Variations in the pool (cumulative number of species in all sites) and the mean (\pm SD) of riparian plant species richness in relation to the type of stabilization structure. Letters indicate homogeneous groups of stabilization structure types after Monte Carlo randomization tests ($n = 999$).

Variable	Total ($n = 42$)		Type of stabilization structure					
			Pure ($n = 15$)		Mixed ($n = 13$)		Riprap ($n = 14$)	
	Pool	Mean (\pm SD)	Pool	Mean (\pm SD)	Pool	Mean (\pm SD)	Pool	Mean (\pm SD)
Total	261	24.93 (\pm 9.45)	157a	25.93 (\pm 7.88)	178a	32.38 (\pm 8.09)	114b	16.93 (\pm 5.37)
Non-native	15	1.50 (\pm 1.13)	13a	1.80 (\pm 1.21)	6b	1.46 (\pm 1.33)	9ab	1.21 (\pm 0.80)
Hygrophilous	89	8.64 (\pm 4.52)	61a	10.47 (\pm 4.50)	53ab	9.46 (\pm 4.12)	43b	5.93 (\pm 3.81)
Ruderal	77	6.95 (\pm 3.70)	43ab	7.00 (\pm 4.02)	53a	8.92 (\pm 3.73)	37b	5.07 (\pm 2.27)
Shade-tolerant	75	7.29 (\pm 4.06)	50a	7.67 (\pm 4.40)	51a	10.38 (\pm 2.81)	23b	4.00 (\pm 1.57)
Competitive	61	6.93 (\pm 2.89)	44a	6.93 (\pm 2.96)	45a	9.00 (\pm 2.42)	27b	5.00 (\pm 1.80)

Table 3.2. Top-ranking models predicting richness and density of total, non-native, hygrophilous, ruderal, shade-tolerant, and competitive plant species in relation to stabilization structure age and type in the foothills of the Alps and Jura Mountains (France and Switzerland), as assessed with Akaike's information criterion corrected for small sample size (AICc). The number of parameters estimated, including the intercept and random effect (k), AICc, AICc weight (W) and marginal coefficient of determination for fixed effects (R^2), are provided (details on all a priori models are reported in Suppl. Mat. 3.6). "Structure" refers to the riverbank stabilization types.

Variable	Species group	Top-ranked model	k	AICc	W	R^2_{GLMM}
Richness	Total	Structure	4	294.5	0.498	0.568
	Non-native	Null	2	127.5	0.571	0.000
	Hygrophilous	Structure + Age	5	247.2	0.648	0.352
	Ruderal	Structure	4	224.8	0.647	0.271
	Shade-tolerant	Structure*Age	7	219.3	0.810	0.597
	Competitive	Structure + Age	5	199.9	0.420	0.320
Density	Total	Structure	5	484.1	0.673	0.645
	Non-native	Null	3	289.0	0.694	0.000
	Hygrophilous	Structure	5	462.0	0.448	0.366
	Ruderal	Structure	5	405.5	0.725	0.323
	Shade-tolerant	Structure*Age	8	397.0	0.588	0.574
	Competitive	Structure	5	404.8	0.524	0.156

We observed differences in species richness between types of stabilization structures, but some interactions with age were significant for some species groups (Table 3.2 and 3.3, and Figure 3.3). Total species richness was higher on mixed and pure than on riprap sites and remained stable with time (Figure 3.3a, Table 3.3). This pattern was also reflected in ruderal species (Figure 3.3d, and Table 3.3). Hygrophilous species richness was higher on pure and mixed sites, compared to ripraps, and decreased with time on the bioengineered sites, but

not in ripraps (Figure 3.3c and interaction Age:Riprap-Pure, Table 3.3). For shade-tolerant and competitive species, species richness increased with time on pure bioengineering but slightly decreased on mixed sites; richness of competitive species increased with time on ripraps (Figure 3.3e, f and interaction Age:Riprap-pure, Table 3.3). Richness of non-native species did not change over time with any type of stabilization structure, nor did it differ between them (Figure 3.3b, Table 3.3).

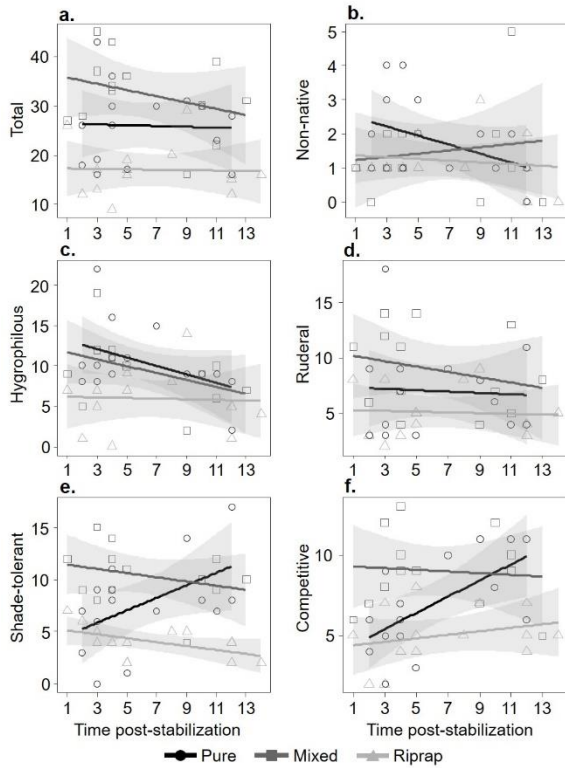


Figure 3.3. Variation in species richness (i.e., number of species) of (a) total, (b) non-native, (c) hygrophilous, (d) ruderal, (e) shade-tolerant, and (f) competitive plant species in relation to stabilization structure age and among pure (n = 15) and mixed (n = 13) bioengineering and riprap (n = 14) stabilization structures in the foothills of the Alps and the Jura Mountains (France and Switzerland).

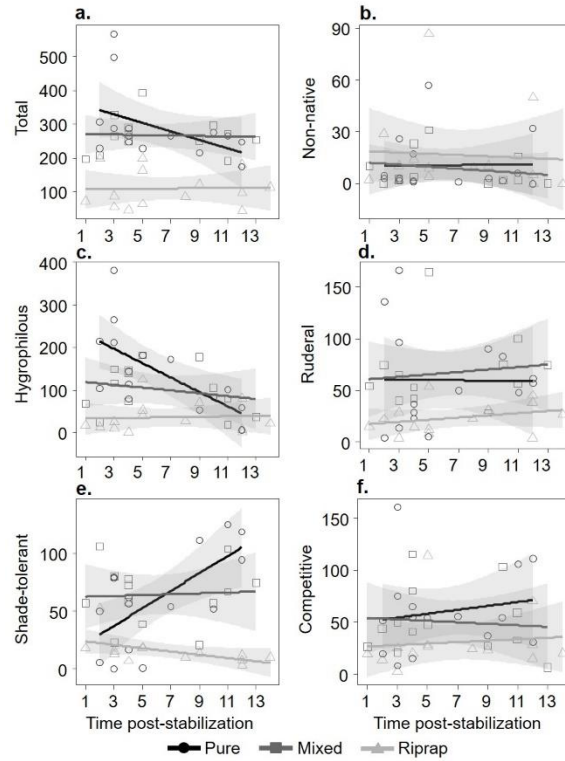


Figure 3.4. Variation in species density (frequency of occurrence with vertical overlap) of (a) total, (b) non-native, (c) hygrophilous, (d) ruderal, (e) shade-tolerant, and (f) competitive plant species in relation to stabilization structure age and among pure (n = 15) and mixed (n = 13) bioengineering and riprap (n = 14) stabilization structures in the foothills of the Alps and the Jura Mountains (France and Switzerland).

Plant density also differed greatly among stabilization structures but some interactions with age occurred as well (Table 3.2 and Figure 3.4). Plant density was significantly lower on ripraps than on pure and mixed sites for total, ruderal and competitive species (Figure 3.4a, d, f and Riprap-Mixed and Riprap-Pure, Table 3.3). Density decreased for hygrophilous and increased for shade-tolerant species on pure sites, compared to ripraps (Figure 3.4c, e and Age:Riprap-Pure, Table 3.3). Non-native species did not show differences in density between stabilization structures and age (Figure 3.4b, Table 3.3).

Table 3.3. Estimated coefficients (Estimate (\pm SE)) and confidence intervals (95 % CI) for each variable used to predict the richness and density of total, non-native, hygrophilous, ruderal, shade-tolerant, and competitive plant species in relation to stabilization structure type and age in the foothills of the Alps and the Jura Mountains (France and Switzerland). The 95 % confidence interval of coefficients in bold excluded 0 ("-" indicates no possible estimate and associated standard errors). More details on all a priori models developed and their parameters are given in Suppl. Mat. 3.6.

Variable	Species group	Riprap-Mixed		Riprap-Pure		Age	
		Estimate (\pm SE)	(95 % CI)	Estimate (\pm SE)	(95 % CI)	Estimate (\pm SE)	(95 % CI)
Richness	Total	0.624 (\pm0.090)	(0.448; 0.800)	0.421 (\pm0.088)	(0.249; 0.593)	-0.014 (\pm 0.010)	(-0.034; 0.006)
	Non-native	-	-	-	-	-	-
	Hygrophilous	0.413 (\pm0.154)	(0.111; 0.715)	0.517 (\pm0.144)	(0.235; 0.799)	-0.042 (\pm0.017)	(-0.075; -0.009)
	Ruderal	0.549 (\pm0.156)	(0.243; 0.855)	0.308 (\pm0.156)	(0.002; 0.614)	-0.017 (\pm 0.016)	(-0.048; 0.014)
	Shade-tolerant	0.764 (\pm0.289)	(0.198; 1.330)	-0.144 (\pm 0.313)	(-0.757; 0.469)	-0.049 (\pm 0.034)	(-0.116; 0.018)
	Competitive	0.776 (\pm0.292)	(0.204; 1.348)	0.029 (\pm 0.314)	(-0.586; 0.644)	0.022 (\pm 0.028)	(-0.033; 0.077)
Density	Total	0.968 (\pm0.134)	(0.705; 1.231)	1.012 (\pm0.124)	(0.769; 1.255)	-	-
	Non-native	-	-	-	-	-	-
	Hygrophilous	1.621 (\pm0.609)	(0.427; 2.815)	2.513 (\pm0.589)	(1.359; 3.667)	0.026 (\pm 0.055)	(-0.082; 0.134)
	Ruderal	1.078 (\pm0.267)	(0.555; 1.601)	0.977 (\pm0.261)	(0.465; 1.489)	0.021 (\pm 0.027)	(-0.032; 0.074)
	Shade-tolerant	0.815 (\pm 0.469)	(-0.104; 1.734)	0.001 (\pm 0.469)	(-0.918; 0.920)	-0.095 (\pm0.044)	(-0.181; -0.009)
	Competitive	0.496 (\pm 0.261)	(-0.016; 1.008)	0.671 (\pm0.252)	(0.177; 1.165)	-	-

Table 3.3. Continued

Variable	Species group	Age:Riprap-Mixed		Age:Riprap-Pure	
		Estimate (\pm SE)	(95 % CI)	Estimate (\pm SE)	(95 % CI)
Richness	Total	-	-	-	-
	Non-native	-	-	-	-
	Hygrophilous	-	-	-	-
	Ruderal	-	-	-	-
	Shade-tolerant	0.029 (\pm 0.041)	(-0.051; 0.109)	0.122 (\pm0.042)	(0.040; 0.204)
	Competitive	-0.028 (\pm 0.037)	(-0.101; 0.045)	0.047 (\pm 0.039)	(-0.029; 0.123)
Density	Total	-	-	-	-
	Non-native	-	-	-	-
	Hygrophilous	-0.070 (\pm 0.080)	(-0.227; 0.087)	-0.185 (\pm0.077)	(-0.336; -0.034)
	Ruderal	-	-	-	-
	Shade-tolerant	0.100 (\pm 0.062)	(-0.022; 0.222)	0.209 (\pm0.063)	(0.086; 0.332)
	Competitive	-	-	-	-

Effect of type of stabilization structure and age on species composition

The changes in the entire plant species composition with time since completion of the stabilization work differed among the three stabilization structures (interaction Structure x Age : Deviance = 328.1, $p = 0.006$). However, most of the variation in species composition was related to the type of stabilization structure (Deviance = 518.9, $p = 0.001$), rather than to the age of the structures (Deviance = 191.4, $p = 0.019$). Pairwise comparisons revealed that significant differences in species composition occurred between mixed and riprap sites (Deviance = 282.0, $p = 0.001$), and between pure and riprap sites (Deviance = 276.7, $p = 0.001$), but not between mixed and pure sites (Deviance = 158.9, $p = 0.172$). The full model run without the five species most commonly planted in bioengineering structures (willows) showed a similar relative contribution of type of stabilization structure and age (Structure : Deviance = 439.3, $p = 0.01$; Age : Deviance = 170.9, $p = 0.04$), compared to the models run with the five species, but a decrease of the total deviance of the model (Total deviance = 1649.8, models not shown), compared to the model including the five planted species (Total deviance = 1814.5).

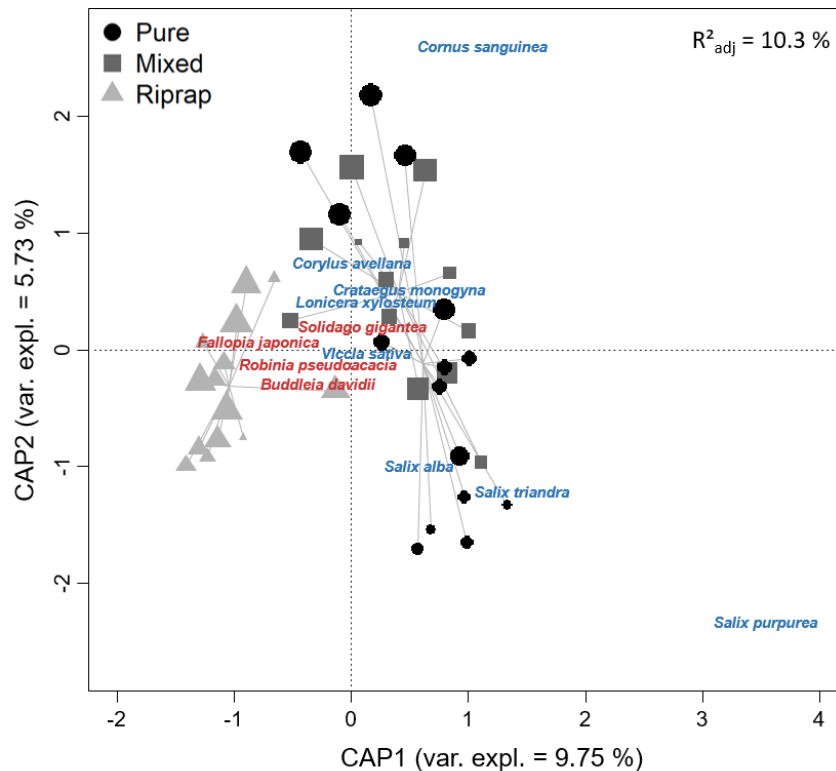


Figure 3.5. Biplot of the first two axes of a canonical analysis of principal coordinates (CAP) of plant species composition in the foothills of the Alps and the Jura Mountains (France and Switzerland). Only the scores of the most determinant species (higher deviance) and the scores of sites are displayed. Symbols of site scores represent the three different stabilization structure types. The size of the symbols is proportional to the time since completion of the stabilization work. Native species are shown in blue, non-native in red (the complete list of species with univariate tests for age, structure and their interaction is reported in Suppl. Mat. 3.7). Contribution of the constrained model (R^2 adjusted) and CAP axes 1 and 2 to the variation of community composition is provided in the upper right corner and the two axes, respectively. The grey lines connect each site to the centroid of the corresponding riverbank stabilization type.

The effect of the stabilization structure on plant composition is well illustrated by the first axis of the canonical analysis of principal coordinates (Figure 3.5), which clearly separated ripraps (negative end of Axis 1) from bioengineering sites (positive end of Axis 1), while the second axis showed only a slight relationship to the age of the stabilization structure (older sites more positively loaded, Axis 2). Plant communities from ripraps were more clustered (shorter grey lines, Figure 3.5) than those from pure and mixed sites (longer grey lines, Figure 3.5), indicating a greater similarity in species composition along the chronosequence for this stabilization structure. Despite the relatively low percentage of variability explained by the ordination ($R^2_{adj} = 10.3\%$, $p = 0.001$), the individual terms of the CAP model were highly significant (Age : $p = 0.021$; Structure : $p = 0.001$).

Univariate tests (Suppl. Mat. 3.7) revealed that few species contributed to the multivariate significant effect, i.e. the variation in the abundance of these species captured a large amount of the deviance explained by the model. *Cornus sanguinea* (Deviance = 23.5, $padj = 0.027$), *Lonicera xylosteum* (Deviance = 23.1, $padj = 0.028$), *Crataegus monogyna* (Deviance = 18.4, $padj = 0.064$), *Salix purpurea* (Deviance = 16.9, $padj = 0.096$), *Salix alba* (Deviance = 15.5, $padj = 0.158$) and *Salix triandra* (Deviance = 12.7, $padj = 0.318$) were more closely related to mixed/pure structures than to ripraps. The ligneous species *Corylus avellana* and *Cornus sanguinea* were highly associated to old mixed/pure structures (Deviance = 20.4, $padj = 0.033$; Deviance = 6.083, $padj = 0.989$, respectively, Suppl. Mat. 3.7), while *Vicia sativa* (Deviance = 12.4, $padj = 0.106$) was more closely related to young structures (i.e. < 5 years).

Discussion

Our results show that plant composition and its trajectory over time differed between soil bioengineering and civil engineering structures. Pure and mixed stabilization structures had higher richness and density of plant species than ripraps, and comprised different species assemblages. Moreover, we found that the successional trajectories of riparian communities differed among the three types of stabilization structures, with more stagnant vegetation on ripraps than on the two other types of sites. As we predicted, these findings show that soil bioengineering not only plays a role in erosion control and riverbank stabilization, but also fosters plant diversity by promoting vegetation succession following the active introduction of pioneer ligneous species.

Bioengineering and ripraps lead to different plant species diversity and composition

Our findings supported those of previous studies (Cavaillé et al., 2013; Schmitt et al., 2018), determining that soil bioengineering techniques enhanced the richness and density of riparian vegetation better than ripraps. Indeed, except for non-native species, total species pool (cumulative) and mean species richness (locally by site) of all species groups were greater on riverbanks stabilized by either pure or mixed structures than on riverbanks entirely stabilized by ripraps. This pattern was especially marked for shade-tolerant and competitive species on pure structures. Differences in environmental conditions (light, soil moisture) and in biotic interactions

between the pure (and to a lesser extent the mixed) and riprap techniques may explain the pattern. By forming dense thickets on bioengineered sites, *Salix viminalis*, *S. purpurea* and *S. triandra* may decrease flow speed and enhance fine sediment retention (Rey & Burylo, 2014) on the lower part of the riverbank, which in turn should increase seed retention of hydrochorous species and ultimately favour riparian plant diversity (Corenblit et al., 2016; Mikuš et al., 2013). Also, by modifying local conditions (e.g., reducing light availability and shear stress), the active introduction of ligneous species may favour shade-tolerant and competitive riparian plant species (González et al., 2017a; Lennox et al., 2011), particularly in pure structures where ligneous species are planted across the entire surface, from the bottom to the top of the bank. Our results thus concur with the “Field of Dreams Hypothesis” (Palmer et al., 1997), which assumes that a more complex vegetation structure established by revegetation efforts will allow other plants to recolonize a restored habitat.

Although we found clear evidence that bioengineering structures favor plant diversity better than ripraps, the findings of our study differ slightly from those reported previously, which showed higher richness on mixed structures compared to pure structures for plants and other trophic groups (Cavaillé et al., 2013). Mixed structures provide a greater heterogeneity of environmental conditions, with inert materials (riprap) on the lower part of the bank and willow cuttings and plantings on the upper part. Such a combination of techniques will increase species richness only if distinct flora establishes on the riprap area compared to the upper planted part of the riverbank. In our study, ripraps were shown to be inhospitable to most plants, being less densely colonized in general; therefore, they contributed little to increasing the plant richness of mixed sites. This hypothesis of poor colonization of ripraps in our study sites was even confirmed for non-native species, which are normally able to colonize such structures but were mostly absent from ours. For example, civil engineering structures along waterways have been identified as habitats that promote non-native invasive species such as *Fallopia japonica* (Francis & Hoggart, 2009). Even though we found no statistical evidence that riprap sites were colonized more by non-native species than mixed and pure bioengineered sites, examination of the constrained ordination plot revealed a close association between the occurrence of *Fallopia japonica* and entirely ripped riverbanks. Indeed, the mean density of this highly invasive species was twice as high on ripraps (mean \pm SD = 10.3 ± 25.5) as on bioengineering structures (pure = 5.4 ± 14.5 ; mixed = 2.6 ± 6.7). Dommanget et al. (2019) reported a poorer performance by *F. japonica* under a dense canopy cover of *Salix* species in mesocosm experiments, which suggests that bioengineering could also help limit the propagation of invasive species, more so than ripraps.

Successional trajectories also differ in bioengineered and riprap sites

Much as the type of stabilization structure influenced diversity patterns, time post-stabilization was a powerful predictor of plant species richness and density. The occurrence of certain groups of species based on their ecological requirements, i.e. soil moisture and light, as well as competitive strategies, changed along the

chronosequence. Specifically, the richness of hygrophilous species decreased over time, notably in the case of bioengineering structures, possibly due to fine sediment aggradation along stabilized riverbanks (Corenblit et al., 2009) or to a shift in trade-offs from hygrophilous to shade-tolerant species in older sites dominated by dense willow stands (Gurnell et al., 2012). However, repeated observations on the same sites would have been necessary to confirm this hypothesis. Changes in environmental conditions that accompany aggradation and hydrological disconnection typical of biogeomorphological succession theoretically favor colonization by species with different resource acquisition strategies (Corenblit et al., 2009; Tabachi et al., 2019). Nitrogen-demanding species more adapted to drought stress and shade conditions (e.g. *Alnus glutinosa*, *Corylus avellana*, *Crataegus monogyna*, *Equisetum arvense*) replaced hygrophilous species along succession (Januschke et al., 2014). Our results also showed that shade-tolerant and competitive species responded differently to time post-stabilization, depending on whether they were on pure, mixed or riprap sites. While richness of shade-tolerant and competitive species more than doubled in 14 years on pure sites, they tended to decrease or remain stable on mixed and riprap sites. Overall, we believe that the decrease in hygrophilous species and the increase in shade-tolerant and competitive species over time is related to similar successional trajectories observed in riparian forests that follow a linear succession, i.e. a shift from pioneer phreatophyte species to post pioneer drought-adapted species along succession (e.g. Fierke & Kauffman, 2005; Muñoz-Mas et al., 2017; Van Pelt et al., 2006). Thus, in accordance with previous studies, our results support the idea that planting ligneous species in riparian zones can foster succession (McClain et al., 2011; Osman & Barakbah, 2011) and favor biodiversity (Lennox et al., 2011), making soil bioengineering a good compromise solution for the restoration of eroding riverbanks. Conversely, ripraps did not show evidence of succession and remained less densely colonized by only a few species, including light tolerant and xerophytic species such as *Fallopia japonica*, *Festuca rubra*, *Robinia pseudoacacia* and *Sanguisorba officinalis* (see mean densities in Suppl. Mat. 3.7). Ripraps thus remained “blocked” in the early stages of vegetation succession, dominated by pioneer light-demanding and not strictly riparian vegetation (Wollny et al., 2019). The fact that the plant community composition in ripraps was rather simple could also explain their higher similarity as a group (as shown on the CAP ordination), compared to the more heterogeneous communities in the other two types of stabilization structures.

Conclusion

Overall, our results illustrated the ecological added-value of soil bioengineering techniques, through the active introduction of native shrubs to support riparian plant species. Previous research highlighted the role of native shrubs as the ecological engineers of river ecosystems. Here, soil bioengineering with *Salix* spp. promoted vegetation succession on stabilized riverbanks, through the recruitment and establishment of specific plant species groups, mainly shade-tolerant and competitive ones. As a result, soil bioengineering increased riparian plant richness and density, reinforcing the idea that this nature-based solution is a good compromise between

erosion control with civil engineering structures and other forms of ecological restoration that cannot be applied in this context. Even though bioengineering can also be designed to resist high shear stress, these techniques should be applied wherever erosion constraints are low and hard civil engineering may be unnecessary.

Conversely, community composition of ripraps did not change over time and remained species-poor, suggesting that civil engineering techniques should only be used in specific contexts where bioengineering techniques cannot be implemented, such as on sites dominated by clay, which represent high constraints for root development, or where scouring conditions are incompatible with the best available bioengineering techniques. Nonetheless, the plant diversity dynamics in ripraps need to be studied for longer periods of time to verify if our findings hold true.

Many questions remain, most importantly, those regarding the contribution of soil bioengineering to regional diversity and factors associated with patterns at the landscape scale. Comparing our results with the regional species pool, for example, would help to quantify the role of stabilization structures in regional biodiversity protection. It is also important to note that succession, particularly in riparian systems, is not always a deterministic linear process, and bifurcations, multiple pathways and regressions are common. It should also be kept in mind that bank erosion is a natural process that promotes dynamic habitats crucial for aquatic and terrestrial biodiversity in stream ecosystems, and in that sense, restoration of entire river segments that embraces channel migration may be preferable over undertaking stabilization work in contexts where public safety is not at risk. Considering natural or near-natural riparian zones as desirable reference endpoints for stabilization structures would be helpful to consider all these aspects in future studies.

Acknowledgments

This project was funded by a research grant from the Fonds de Recherche du Québec – Nature et Technologies (FRQNT), the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) and Groupe PleineTerre Inc. through a BMP Innovation scholarship to M. Tisserant. We would also like to thank INRAE, the French-Swiss Interreg IV Project Geni'Alp, the Agence de l'Eau Rhône Méditerranée Corse, the Auvergne Rhône Alpes Region, the European fund FEDER, the Agence Française de la Biodiversité and the Ministère des Transports du Québec for financial support. We are grateful to Karen Grislis for English revision and to Léon Ducasse, Gilles Favier and Nathan Daumergue for field work. We thank two anonymous reviewers and the editorial board of Ecological Engineering for their constructive comments and insights.

References

- Anderson M.J. & Willis T.J. 2003. Canonical analysis of principal coordinates: a useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology* 84, 511–525.
- Aubin I., Messier C., Gachet S., Lawrence K., McKenney D., Arseneault A., Bell W., De Grandpré L., Shipley B., Ricard J.-P. & Alison A.D. 2012. TOPIC – traits of plants in Canada. Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Sault Ste. Marie, Ontario. <http://www.nrcan.gc.ca/forests/research-centres/glfc/20303>.
- Barton K. 2015. MuMIn: Multi-model inference. R package version 1.13.4. <http://CRAN.R-project.org>.
- Bates D., Mächler M., Bolker B. & Alker S. 2014. Fitting linear mixed-effects models using lme4. arXiv preprint arXiv: 1406.5823.
- Battaglia L.L., Minchin P.R. & Pritchett D.W. 2002. Sixteen years of old-field succession and reestablishment of a bottomland hardwood forest in the Lower Mississippi Alluvial Valley. *Wetlands* 22, 1–17.
- Bonham C.D. 2013. Measurements for terrestrial vegetation, Second Edition. John Wiley & Sons, New York, 264 p.
- Bourgeois B., Vanasse A., González E., Andersen R. & Poulin M. 2016. Threshold dynamics in plant succession after tree planting in agricultural riparian zones. *Journal of Applied Ecology* 53, 1704–1713. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12675>.
- Burnham K.P. & Anderson D.R. 2002. Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach. 2nd ed. Springer-Verlag, New York.
- Bunting D.P., Kurc S. & Grabau M. 2013. Long-term vegetation dynamics after high-density seedling establishment: implications for riparian restoration and management. *River Research and Application* 29, 1119–1130. <https://doi.org/10.1002/rra.2613>.
- Carvalho L., Mackay E.B., Cardoso A.C., Baattrup-Pedersen A., Birk S., Blackstock K.L. & Globovnik L. 2019. Protecting and restoring Europe's waters: An analysis of the future development needs of the Water Framework Directive. *Science of the Total Environment* 658, 1228–1238. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.12.255>.
- Cavaillé P., Dommangeat F., Daumergue N., Loucougaray G., Spiegelberger T., Tabacchi E. & Evette A. 2013. Biodiversity assessment following a naturalness gradient of riverbank protection structures in French prealps rivers. *Ecological Engineering* 53, 23–30. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2012.12.105>.
- Cavaillé P., Dumont B., Van Looy K., Flourey M., Tabacchi E. & Evette A. 2018. Influence of riverbank stabilization techniques on taxonomic and functional macrobenthic communities. *Hydrobiologia* 807, 19–35. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3380-3>.
- Corenblit D., Tabacchi E., Steiger J. & Gurnell A.M. 2007. Reciprocal interactions and adjustments between fluvial landforms and vegetation dynamics in river corridors: A review of complementary approaches. *Earth-Science Reviews* 84, 56–86. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2007.05.004>.
- Corenblit D., Steiger J., Gurnell A.M., Tabacchi E., Roques L., 2009. Control of sediment dynamics by vegetation as a key function driving biogeomorphic succession within fluvial corridors. *Earth Surface Processes and Landforms* 34, 1790–1810. <https://doi.org/10.1002/esp.1876>.
- Corenblit D., Baas A., Balke T., Bouma T., Fromard F., Garófano-Gómez V., González E., Gurnell A.M., Hortobágyi B. & Julien F. 2015. Engineer pioneer plants respond to and affect geomorphic constraints similarly along water–terrestrial interfaces worldwide. *Global Ecology and Biogeography* 24, 1363–1376. <https://doi.org/10.1111/geb.12373>.
- Corenblit D., Vidal V., Cabanis M., Steiger J., Garófano-Gómez V., Garreau A., Hortobágyi B., Otto T., Roussel E. & Voldoire O. 2016. Seed retention by pioneer trees enhances plant diversity resilience on gravel bars:

- Observations from the river Allier, France. *Advances in Water Resources* 93, 182–192. <https://doi.org/10.1016/j.advwatres.2016.02.015>.
- Dommanget F., Evette A., Breton V., Daumergue N., Forestier O., Poupart P., Martin F.-M. & Navas M.-L. 2019. Fast-growing willows significantly reduce invasive knotweed spread. *Journal of Environmental Management* 231, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.10.004>.
- Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W. & Paulissen D. 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18, 1–248.
- Evette A., Labonne S., Rey F., Liebault F., Jancke O. & Girel J. 2009. History of bioengineering techniques for erosion control in rivers in western Europe. *Environmental Management* 43, 972–984. <https://doi.org/10.1007/s00267-009-9275-y>.
- Feld C.K., Birk S., Bradley D.C., Hering D., Kail J., Marzin A., Melcher A., Nemitz D., Pedersen M.L., Pletterbauer F., Pont D., Verdonschot P.F.M. & Friberg N. 2011. From natural to degraded rivers and back again: a test of restoration ecology theory and practice, in: Woodward, G. (Ed.), *Advances in ecological research*. Elsevier, pp. 119–209. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374794-5.00003-1>.
- Fierke M.K. & Kauffman J.B. 2005. Structural dynamics of riparian forests along a black cottonwood successional gradient. *Forest Ecology and Management* 215, 149–162. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.06.014>.
- Francis R.A & Hoggart S.P. 2009. Urban river wall habitat and vegetation: observations from the River Thames through central London. *Urban Ecosystems* 12, 465–485. <https://doi.org/10.1007/s11252-009-0096-9>.
- Gann G. D., McDonald T., Walder B., Aronson J., Nelson C. R., Jonson J. & Hua F. 2019. International principles and standards for the practice of ecological restoration. *Restoration Ecology* 27, S1–S46.
- González E., Sher A.A., Tabacchi E., Masip A. & Poulin M. 2015. Restoration of riparian vegetation: A global review of implementation and evaluation approaches in the international, peer-reviewed literature. *Journal of Environmental Management* 158, 85–94. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2015.04.033>
- González E., Masip A., Tabacchi E. & Poulin M. 2017a. Strategies to restore floodplain vegetation after abandonment of human activities. *Restoration Ecology* 25, 82–91. <https://doi.org/10.1111/rec.12400>.
- González E., Sher A. A., Anderson R. M., Bay R. F., Bean D. W., Bissonnette G. J., Bourgeois B., Cooper D. J., Dohrenwend K., Eichhorst K. D., El Waer H., Kennard D. K., Harms-Weissinger R., Henry A. L., Makarick L. K., Ostojica S. M., Reynolds L. V., Robinson W. W. & Shafroth P. 2017b. Vegetation response to invasive Tamarix control in southwestern US rivers : A collaborative study including 416 sites. *Ecological applications*, 27(6), 1789–1804.
- González E., Martínez-Fernández V., Shafroth P.B., Sher A.A., Henry A.L., Garófano-Gómez V. & Corenblit D. 2018. Regeneration of Salicaceae riparian forests in the Northern Hemisphere: A new framework and management tool. *Journal of Environmental Management* 218, 374–387. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.04.069>.
- Gray D.H. & Sotir R.B. 1996. *Biotechnical and soil bioengineering slope stabilization: a practical guide for erosion control*. New York, John Wiley & Sons. 400 p.
- Grime J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111, 1169–1194.
- Gumiero B., Mant J., Hein T., Elso J. & Boz B. 2013. Linking the restoration of rivers and riparian zones/wetlands in Europe: Sharing knowledge through case studies. *Ecological Engineering* 56, 36–50. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2012.12.103>.
- Gurnell A.M., Bertoldi W. & Corenblit, D. 2012. Changing river channels: The roles of hydrological processes, plants and pioneer fluvial landforms in humid temperate, mixed load, gravel bed rivers. *Earth-Science Reviews* 111, 129–141. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2011.11.005>.

- Gurnell A.M. 2014. Plants as river system engineers. *Earth Surface Processes and Landforms* 39, 4–25. <https://doi.org/10.1002/esp.3397>.nilsson
- Hijmans R. J., Cameron S.E., Parra J. L., Jones P. G. & Jarvis A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25, 1965-1978. <https://doi.org/10.1002/joc.1276>.
- Janssen P., Cavaillé P., Bray F. & Evette A. 2019. Soil bioengineering techniques enhance riparian habitat quality and multi-taxonomic diversity in the foothills of the Alps and Jura Mountains. *Ecological Engineering* 133, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2019.04.017>.
- Januschke K., Jähnig S.C., Lorenz A.W. & Hering D. 2014. Mountain river restoration measures and their success(ion): Effects on river morphology, local species pool, and functional composition of three organism groups. *Ecological Indicators* 38, 243–255. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.10.031>.
- Johnson M. C., Burgess R. L. & Keammerer W. R. 1976. Forest overstory vegetation and environment on the Missouri River floodplain in North Dakota. *Ecologic Monographs* 46, 59-84.
- Julve P. 1998. Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France. Version : 2017. <http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm>.
- Karle K.F. & Densmore R.V. 1994. Stream and floodplain restoration in a riparian ecosystem disturbed by placer mining. *Ecological Engineering* 3, 121–133.
- Lennox M.S., Lewis D.J., Jackson R.D., Harper J., Larson S. & Tate K.W. 2011. Development of vegetation and aquatic habitat in restored riparian sites of California's north coast rangelands. *Restoration Ecology* 19, 225-233. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2009.00558.x>.
- Li M.-H. & Eddleman K.E. 2002. Biotechnical engineering as an alternative to traditional engineering methods: A biotechnical streambank stabilization design approach. *Landscape and Urban Planning* 60, 225–242. [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(02\)00057-9](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(02)00057-9).
- Li X., Zhang L. & Zhang Z. 2006. Soil bioengineering and the ecological restoration of riverbanks at the Airport Town, Shanghai, China. *Ecological Engineering* 26, 304–314. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2005.10.011>.
- McClain C.D., Holl K.D. & Wood D.M. 2011. Successional models as guides for restoration of riparian forest understory. *Restoration Ecology* 19, 280–289. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2009.00616.x>.
- McCoy-Sulentic M.E., Kolb T.E., Merritt D.M., Palmquist E., Ralston B.E., Sarr D.A. & Shafroth P.B. 2017. Changes in community-level riparian plant traits over inundation gradients, Colorado River, Grand Canyon. *Wetlands* 37, 635-646. <https://doi.org/10.1007/s13157-017-0895-3>.
- Mikuś P., Wyzga B., Kaczka R.J., Walusiak E. & Zawiejska J. 2013. Islands in a European mountain river: Linkages with large wood deposition, flood flows and plant diversity. *Geomorphology* 202, 115–127. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2012.09.016>.
- Muñoz-Mas R., Garófano-Gómez V., Andrés-Doménech I., Corenblit D., Egger G., Francés F., Ferreira M.T., García-Arias A., Politti E., Rivaes R., Rodríguez-González P.M., Steiger J., Vallés-Morán F.J. & Martínez-Capel F. 2017. Exploring the key drivers of riparian woodland successional pathways across three European river reaches. *Ecohydrology* 10, e1888. <https://doi.org/10.1002/eco.1888>.
- Nakagawa S., Johnson P. C. & Schielzeth H. 2017. The coefficient of determination R² and intra-class correlation coefficient from generalized linear mixed-effects models revisited and expanded. *Journal of the Royal Society Interface* 14, 1-11. <https://doi.org/10.1098/rsif.2017.0213>.
- Nilsson C., Reidy C.A., Dynesius M. & Revenga C., 2005. Fragmentation and flow regulation of the world's large river systems. *Science* 308, 405–408. <https://doi.org/10.1126/science.1107887>.

- Oksanen J., Blanchet G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlenn D., Minchin P.R., O'Hara R.B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H.H., Szoecs E. & Wagner H. 2018. vegan: community ecology package. R package version 1.17-4. <http://cran.r-project.org/package=vegan>
- Osman N. & Barakbah S.S. 2011. The effect of plant succession on slope stability. *Ecological Engineering* 37, 139–147. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2010.08.002>.
- Ozenda P. & Borel J.-L. 2000. An ecological map of Europe: why and how? *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Serie III-Sciences de la Vie* 323, 983–994. [https://doi.org/10.1016/S0764-4469\(00\)01227-0](https://doi.org/10.1016/S0764-4469(00)01227-0).
- Palmer M.A., Ambrose R.F. & Poff N.L. 1997. Ecological theory and community restoration ecology. *Restoration Ecology* 5, 291–300. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.1997.00543.x>.
- Pierce S., Negreiros D., Cerabolini B.E.L., Kattge J., Díaz S., Kleyer M., Shipley B., Wright S.J., Soudzilovskaia N.A., Onipchenko V.G., van Bodegom P.M., Frenette-Dussault C., Weiher E., Pinho B.X., Cornelissen J.H.C., Grime J.P., Thompson K., Hunt R., Wilson P.J., Buffa G., Nyakunga O.C., Reich P.B., Caccianiga M., Mangili F., Ceriani R.M., Luzzaro A., Brusa G., Siefert A., Barbosa N.P.U., Chapin F.S., Cornwell W.K., Fang J., Fernandes G.W., Garnier E., Le Stradic S., Peñuelas J., Melo F.P.L., Slaviero A., Tabarelli M. & Tampucci D. 2017. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. *Functional Ecology* 31, 444–457. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12722>.
- QGIS Development Team. 2015. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project.
- R Core Team. 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reed P. B. Jr. 1988. National list of plant species that occur in wetlands : Northeast (Region 1). *Biological Report*, 88(26).
- Rey F. & Burylo M. 2014. Can bioengineering structures made of willow cuttings trap sediment in eroded marly gullies in a Mediterranean mountainous climate? *Geomorphology* 204, 564–572. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2013.09.003>.
- Rey F., Bifulco C., Bischetti G.B., Bourrier F., De Cesare G., Florineth F., Graf F., Marden M., Mickovski S.B., Phillips C., Peklo K., Poesen J., Polster D., Preti F., Rauch H.P., Raymond P., Sangalli P., Tardio G. & Stokes A. 2019. Soil and water bioengineering: Practice and research needs for reconciling natural hazard control and ecological restoration. *Science of the Total Environment* 648, 1210–1218. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.08.217>.
- Richardson D.M., Holmes P.M., Esler K.J., Galatowitsch S.M., Stromberg J.C., Kirkman S.P., Pyšek P. & Hobbs R.J. 2007. Riparian vegetation: degradation, alien plant invasions, and restoration prospects. *Diversity and Distributions* 13, 126–139. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2006.00314.x>.
- Rossi J.-P. 2011. rich: An R Package to Analyse Species Richness. *Diversity* 3, 112–120. <https://doi.org/10.3390/d3010112>.
- Ruwanza S., Gaertner M., Esler K.J. & Richardson D.M. 2013. The effectiveness of active and passive restoration on recovery of indigenous vegetation in riparian zones in the Western Cape, South Africa: A preliminary assessment. *South African Journal of Botany* 88, 132–141. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2013.06.022>.
- Sandin L. & Verdonschot P.F.M. 2006. Stream and river typologies – major results and conclusions from the STAR project. *Hydrobiologia* 566, 33–37. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0072-9>.
- Schmitt K., Schäffer M., Koop J. & Symmank L. 2018. River bank stabilisation by bioengineering: potentials for ecological diversity. *Journal of Applied Water Engineering and Research* 6, 262–273. <https://doi.org/10.1080/23249676.2018.1466735>.

- Shields Jr F., Pezeshki S., Wilson G., Wu W. & Dabney S. 2008. Rehabilitation of an incised stream using plant materials: the dominance of geomorphic processes. *Ecology and Society* 13, 2-54.
- Sudduth E. & Meyer J. 2006. Effects of bioengineered streambank stabilization on bank habitat and macroinvertebrates in urban streams. *Environmental Management* 38, 218–226. <https://doi.org/10.1007/s00267-004-0381-6>.
- Tabacchi E., Correll D., Hauer R., Pinay G., Planty-Tabacchi A.-M. & Wissmar R. C. 1998. Development, maintenance and role of riparian vegetation in the river landscape. *Freshwater Biology* 40, 497–516. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1998.00381.x>.
- Tabacchi E., González E., Corenblit D., Garófano-Gómez V., Planty-Tabacchi A.M. & Steiger J. 2019. Species composition and plant traits: Characterization of the biogeomorphological succession within contrasting river corridors. *River Research and Applications*.
- Van Looy K. 2011. Restoring river grasslands: Influence of soil, isolation and restoration technique. *Basic and applied ecology* 12, 342-349.
- Van Pelt R., O’Keefe T.C., Latterell J.J. & Naiman R.J. 2006. Riparian forest stand development along the Queets River in Olympic National Park, Washington. *Ecological Monographs* 76, 277–298. <https://doi.org/10.1890/05-0753>.
- Wang Y., Naumann U., Wright S.T. & Warton D.I. 2012. mvabund - an R package for model-based analysis of multivariate abundance data. *Methods in Ecology and Evolution* 3, 471–474. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00190.x>.
- Warton D. I., Foster S. D., De’ath G., Stoklosa J. & Dunstan P. K. 2015. Model-based thinking for community ecology. *Plant Ecology*, 216, 669-682. <https://doi.org/10.1007/s11258-014-0366-3>.
- Wollny J.T., Otte A. & Harvolk-Schöning S. 2019. Dominance of competitors in riparian plant species composition along constructed banks of the German rivers Main and Danube. *Ecological Engineering* 127, 324-337. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2018.11.013>.
- Zimmermann N. E. & Kienast F. 1999. Predictive mapping of alpine grasslands in Switzerland: species versus community approach. *Journal of Vegetation Science* 10, 469-482.

Supplementary material

Suppl. Mat. 3.1. Main characteristics of the riverbank sites (Year = year when stabilization infrastructure was completed). "Site proximity" refers to a categorical variable grouping sites within a 20 km radius, which was used as a random effect in the statistical analyses (see Methods section).

Structure		Country	Municipality	Stream	Site proximity	Altitude (m a.s.l.)	Latitude	Longitude
Type	Year							
Pure	1997	Switzerland	Cornol	Everatte	1	483	47.4206	7.1690
Pure	1997	France	Saint Barthélemy de Vals	Galaure	13	176	45.1719	4.8711
Pure	1998	Switzerland	Porrentruy	Allaine	1	450	47.4186	7.1074
Pure	1999	France	Argis	Albarine	7	320	45.9350	5.4880
Pure	2000	Switzerland	St-Ursanne	Le Malrang	1	478	47.3694	7.1752
Pure	2002	Switzerland	Cornol	Cornoline	1	492	47.4109	7.1518
Pure	2004	France	St Geoire en Valdaine	Ainan	11	381	45.4672	5.6613
Pure	2005	France	Cluse	Arve	6	471	46.0705	6.5552
Pure	2005	France	St-Martin en Vercors	la Vernaison	14	700	44.9847	5.4391
Pure	2005	France	Les Echelles	Guiers vif	11	393	45.4386	5.7602
Pure	2006	France	Villard Bonnot	Vorz	12	242	45.2503	5.9004
Pure	2006	France	Villard Bonnot	Vorz	12	240	45.2552	5.8988
Pure	2006	France	Biziat	Petite Veyle	10	182	46.2413	4.9419
Pure	2007	France	Le Grand Serre	Galaure	13	370	45.2626	5.1082
Pure	2007	France	Gaillard	Foron	4	413	46.1916	6.2050
Mixed	1996	France	Alex	Drôme	15	134	44.7495	4.9097
Mixed	1998	France	Crest	Drôme	15	204	44.7315	4.9914
Mixed	1998	Switzerland	Porrentruy	Allaine	1	436	47.4178	7.0981
Mixed	1999	France	Argis	Albarine	7	320	45.9350	5.4880
Mixed	2000	Switzerland	Canton du Valais	Rhône	2	379	46.3402	6.8972
Mixed	2004	France	St-Maurice-de-Rémens	Albarine	7	229	45.9580	5.2838
Mixed	2005	France	Les Echelles	Guiers vif	11	393	45.4386	5.7602
Mixed	2005	France	Cluse	Arve	12	470	46.0705	6.5552
Mixed	2005	France	Gièrre	Isère	6	210	45.1891	5.7890
Mixed	2006	Switzerland	St-Ursanne	Le Malrang	1	440	47.3670	7.1702
Mixed	2006	Switzerland	Courrendlin	Rebeuvelier	1	420	47.3155	7.3925
Mixed	2007	Switzerland	Avully	Rhône	4	347	46.1756	5.9994
Mixed	2008	France	Sciez	Foron	3	395	46.3311	6.3808
Riprap	1995	Switzerland	St-Ursanne	Doubs	1	442	47.3622	7.1528
Riprap	1997	France	Saint Barthélemy de Vals	Galaure	13	176	45.1719	4.8706
Riprap	1997	France	Chancy	Rhone	6	350	46.1583	5.9737
Riprap	1997	France	Magland	Arve	4	510	46.0152	6.6150
Riprap	2000	France	St Martin Du Frène	le Vau	5	501	46.1375	5.5424
Riprap	2001	France	Thone	Le Nom	8	642	45.8871	6.3287
Riprap	2004	France	St Geoire en Valdaine	Ainan	11	381	45.4670	5.6628
Riprap	2004	France	St Geoire en Valdaine	Ainan	11	381	45.4672	5.6613
Riprap	2004	France	Chateauneuf de Galaure	Galaure	13	257	45.2359	4.9752
Riprap	2005	France	Cluse	Arve	6	471	46.0705	6.5552
Riprap	2006	France	Sciez	Redon	3	407	46.3408	6.4100
Riprap	2006	France	Villard Bonnot	Vorz	12	240	45.2503	5.9004
Riprap	2007	France	Le Grand Serre	Galaure	13	370	45.2626	5.1082
Riprap	2008	France	Allinges	Néphaz	9	543	45.8641	5.9430

Suppl. Mat. 3.2. List of the 261 plant species inventoried at the 42 riverbank sites, with the origin in the Alps and the Jura regions based on their chorology (Julve, 1998), Ellenberg indicator values for soil humidity and luminosity (Ellenberg et al., 1992), and Grime's C-S-R strategies (Pierce et al., 2017; only competitive and ruderal strategies were taken into account in this study).

Plant species	Origin	Soil humidity	Luminosity	Plant strategy
<i>Acer campestre</i> L.	Native	5	8	Competitive
<i>Acer opalus</i> Mill.	Native	4	8	Competitive
<i>Acer platanoides</i> L.	Native	NA	NA	Competitive
<i>Acer pseudoplatanus</i> L.	Native	NA	NA	Stress-tolerant
<i>Achillea millefolium</i> L.	Native	5	8	Stress-tolerant
<i>Aegopodium podagraria</i> L.	Native	5	5	Competitive
<i>Agropyron repens</i> (L.) Desv. ex Nevski	Native	NA	NA	Stress-tolerant
<i>Agrostis canina</i> L.	Native	9	8	Ruderal
<i>Agrostis capillaris</i> L.	Native	5	8	Stress-tolerant
<i>Agrostis gigantea</i> Roth	Native	7	7	Ruderal
<i>Agrostis stolonifera</i> L.	Native	7	8	Stress-tolerant
<i>Alliaria petiolata</i> (L.) Carav & Grande	Native	5	4	Competitive
<i>Alnus cordata</i> Duby	Non-native	7	8	Competitive
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	Native	9	7	Stress-tolerant
<i>Alnus incana</i> (L.) Moench	Native	7	7	Competitive
<i>Alopecurus geniculatus</i> L.	Native	8	8	Ruderal
<i>Amelanchier ovalis</i> Medik	Native	4	8	Stress-tolerant
<i>Anemone ranunculoides</i> L.	Native	7	4	Ruderal
<i>Anemone sylvestris</i> L.	Native	4	6	Competitive
<i>Angelica sylvestris</i> L.	Native	6	8	Competitive
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	Native	5	8	Competitive
<i>Arenaria serpyllifolia</i> L.	Native	NA	NA	Ruderal
<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) P.Beauv. ex J.Presl & C.Presl	Native	5	8	Ruderal
<i>Artemisia vulgaris</i> L.	Native	5	7	Stress-tolerant
<i>Arum maculatum</i> (Huds.) Dumort.	Native	5	3	NA
<i>Avenula pubescens</i> L.	Native	4	8	Stress-tolerant
<i>Ballota nigra</i> L.	Native	5	7	NA
<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) P.Beauv.	Native	5	5	NA
<i>Brachypodium sylvaticum</i> (Huds.) P.Beauv.	Native	5	4	Ruderal
<i>Brassica napus</i> L.	Native	5	8	Competitive
<i>Bromus benekenii</i> (Lange) Holub	Native	NA	NA	Stress-tolerant
<i>Bromus erectus</i> (Huds.) Fourr.	Native	NA	NA	Stress-tolerant
<i>Bromus ramosus</i> (Huds.) Holub	Native	NA	NA	Competitive
<i>Bromus sterilis</i> L.	Native	NA	NA	Ruderal
<i>Bromus sylvaticus</i> Volger	Native	NA	NA	NA
<i>Bryonia alba</i> L.	Non-native	5	6	Competitive
<i>Buddleja davidii</i> Franch.	Non-native	5	7	Competitive
<i>Buxus sempervirens</i> L.	Native	4	5	Stress-tolerant

<i>Calamagrostis canescens</i> (Weber) Roth	Native	8	8	Stress-tolerant
<i>Calamagrostis epigejos</i> (L.) Roth	Native	6	7	NA
<i>Calystegia sepium</i> L.	Non-native	NA	NA	Ruderal
<i>Cardamine pratensis</i> L.	Native	9	7	Ruderal
<i>Carex acutiformis</i> Ehrh.	Native	9	5	Competitive
<i>Carex echinata</i> Murray	Native	8	7	Stress-tolerant
<i>Carex flacca</i> Schreb.	Native	8	8	Stress-tolerant
<i>Carex hirta</i> L.	Native	6	7	Ruderal
<i>Carex pendula</i> Huds.	Native	8	5	NA
<i>Carex pseudocyperus</i> L.	Native	9	6	Stress-tolerant
<i>Carex riparia</i> Curtis	Native	9	7	Competitive
<i>Carex rostrata</i> Stokes	Native	10	7	Stress-tolerant
<i>Carex</i> sp	NA	NA	NA	NA
<i>Carex sylvatica</i> Huds.	Native	5	5	Ruderal
<i>Carex vesicaria</i> L.	Native	9	7	Stress-tolerant
<i>Chaerophyllum hirsutum</i> L.	Native	7	8	Competitive
<i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.	Native	8	4	Ruderal
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	Native	3	7	NA
<i>Cirsium oleraceum</i> (L.) Scop.	Native	7	5	Competitive
<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	Native	5	8	Competitive
<i>Clematis vitalba</i> L.	Native	5	6	Competitive
<i>Cornus sanguinea</i> L.	Native	5	6	Competitive
<i>Cornus sericea</i> L.	Non-native	NA	NA	Stress-tolerant
<i>Coronilla emerus</i> L.	Native	NA	NA	Ruderal
<i>Corylus avellana</i> L.	Native	5	5	Stress-tolerant
<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.	Native	5	7	Stress-tolerant
<i>Dactylis glomerata</i> L.	Native	5	5	Competitive
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P.Beauv.	Native	7	5	Stress-tolerant
<i>Dianthus carthusianorum</i> L.	Native	4	8	Stress-tolerant
<i>Elymus athericus</i> (Link) Samp.	Native	NA	NA	Stress-tolerant
<i>Elymus caninus</i> L.	Native	7	5	NA
<i>Elymus hispidus</i> (Opiz) Melderis	Native	NA	NA	NA
<i>Elymus pycnanthus</i> (Godron) Melderis	Native	NA	NA	NA
<i>Elymus repens</i> (L.) Gould	Native	NA	NA	Stress-tolerant
<i>Epilobium hirsutum</i> L.	Native	7	7	Ruderal
<i>Epilobium palustre</i> L.	Native	9	8	Ruderal
<i>Equisetum arvense</i> L.	Native	4	7	Stress-tolerant
<i>Equisetum telmateia</i> Ehrh.	Native	7	6	Ruderal
<i>Euonymus europaeus</i> L.	Native	5	6	Stress-tolerant
<i>Eupatorium cannabinum</i> L.	Native	7	5	Competitive
<i>Euphorbia cyparissias</i> L.	Native	3	8	Stress-tolerant
<i>Euphorbia dulcis</i> L.	Native	5	6	Ruderal
<i>Euphorbia helioscopia</i> L.	Native	5	8	Ruderal

<i>Fagus sylvatica</i> L.	Native	5	7	Stress-tolerant
<i>Fallopia japonica</i> (Houtte) Ronse Decr.	Non-native	NA	NA	Competitive
<i>Festuca altissima</i> All.	Native	NA	NA	Ruderal
<i>Festuca arundinacea</i> Schreb.	Native	NA	NA	Competitive
<i>Festuca gigantea</i> (L.) Vill.	Native	NA	NA	Competitive
<i>Festuca heterophylla</i> Lam.	Native	4	4	NA
<i>Festuca ovina</i> L.	Native	5	9	Stress-tolerant
<i>Festuca pratensis</i> Huds.	Native	NA	NA	NA
<i>Festuca rubra</i> L.	Native	5	7	Ruderal
<i>Festuca</i> sp	NA	NA	NA	NA
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	Native	7	7	Competitive
<i>Fragaria vesca</i> L.	Non-native	5	5	Ruderal
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	Native	7	7	Competitive
<i>Fumaria officinalis</i> L.	Native	5	8	Ruderal
<i>Galeopsis tetrahit</i> L.	Native	5	5	Ruderal
<i>Galium aparine</i> L.	Native	5	8	Ruderal
<i>Galium mollugo</i> L.	Native	5	8	Ruderal
<i>Galium odoratum</i> (L.) Scop.	Native	5	3	Ruderal
<i>Galium verum</i> L.	Native	5	7	Stress-tolerant
<i>Geranium dissectum</i> L.	Native	5	7	Ruderal
<i>Geranium robertianum</i> L.	Native	5	4	Ruderal
<i>Geranium sanguineum</i> L.	Native	4	6	Stress-tolerant
<i>Geum rivale</i> L.	Native	7	5	Competitive
<i>Geum urbanum</i> L.	Native	5	5	Competitive
<i>Glechoma hederacea</i> L.	Native	5	5	Ruderal
<i>Glyceria fluitans</i> (L.) R.Br.	Native	9	7	Ruderal
<i>Hedera helix</i> L.	Native	5	5	Ruderal
<i>Helleborus foetidus</i> L.	Native	4	5	Competitive
<i>Hesperis matronalis</i> L.	Native	6	7	Ruderal
<i>Hieracium lactucella</i> (Wallr.) P.D.Sell & C.West	Native	NA	NA	Ruderal
<i>Hieracium pilosella</i> L.	Native	NA	NA	Ruderal
<i>Hippophaë rhamnoides</i> L.	Native	6	8	NA
<i>Holcus lanatus</i> L.	Native	5	7	Ruderal
<i>Hordelymus europaeus</i> (L.) Harz	Native	5	4	Ruderal
<i>Hordeum murinum</i> L.	Native	4	8	Ruderal
<i>Hordeum vulgare</i> L.	Non-native	4	8	Competitive
<i>Humulus lupulus</i> L.	Native	7	5	Competitive
<i>Hypericum perforatum</i> L.	Native	5	7	Ruderal
<i>Ilex aquifolium</i> L.	Native	5	5	Stress-tolerant
<i>Impatiens parviflora</i> D.C.	Non-native	5	3	Ruderal
<i>Iris pseudacorus</i> L.	Native	9	7	Competitive
<i>Juncus articulatus</i> L.	Native	8	8	Stress-tolerant
<i>Juncus conglomeratus</i> L.	Native	7	8	Stress-tolerant

<i>Juncus glomeratus</i> L.	Native	NA	NA	NA
<i>Juncus inflexus</i> L.	Native	7	8	Stress-tolerant
<i>Lamium maculatum</i> (L.) L.	Native	6	5	Ruderal
<i>Lapsana communis</i> L.	Native	NA	NA	Ruderal
<i>Lathyrus heterophyllus</i> L.	Native	4	7	Competitive
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	Native	5	6	Stress-tolerant
<i>Lathyrus sylvestris</i> L.	Native	NA	NA	Competitive
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	Native	5	8	Ruderal
<i>Ligustrum vulgare</i> L.	Native	4	7	Stress-tolerant
<i>Lolium multiflorum</i> Lam.	Non-native	5	7	NA
<i>Lolium perenne</i> L.	Native	5	7	Ruderal
<i>Lonicera nigra</i> L.	Native	5	5	Stress-tolerant
<i>Lonicera xylosteum</i> L.	Native	5	6	Stress-tolerant
<i>Lotus corniculatus</i> L.	Native	4	7	Ruderal
<i>Lunaria rediviva</i> L.	Native	6	5	Competitive
<i>Luzula campestris</i> (L.) D.C.	Native	4	7	Stress-tolerant
<i>Lycopus europaeus</i> L.	Native	9	7	Ruderal
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	Native	9	7	Ruderal
<i>Lythrum salicaria</i> L.	Native	7	7	Stress-tolerant
<i>Medicago lupulina</i> L.	Native	4	7	Ruderal
<i>Medicago sativa</i> L.	Native	4	8	Stress-tolerant
<i>Melica ciliata</i> L.	Native	5	8	Stress-tolerant
<i>Melica uniflora</i> Retz.	Native	5	4	Ruderal
<i>Melilotus albus</i> (Medik.) E.H.L.Krause	Native	4	9	Ruderal
<i>Mentha aquatic</i> L.	Native	8	5	Ruderal
<i>Mentha longifolia</i> (L.) Huds.	Native	7	7	Ruderal
<i>Mercurialis perennis</i> L.	Native	5	3	Ruderal
<i>Molinia arundinacea</i> Shrank	Native	NA	NA	NA
<i>Nepeta cataria</i> L.	Native	4	8	Ruderal
<i>Onobrychis viciifolia</i> Scop.	Native	4	9	Stress-tolerant
<i>Origanum vulgare</i> L.	Native	5	6	Stress-tolerant
<i>Parthenocissus quinquefolia</i> (L.) Planch.	Non-native	5	7	Competitive
<i>Petasites hybridus</i> (L.) G.Gaertn., B.Mey. & Scherb.	Native	7	7	NA
<i>Peucedanum ostruthium</i> (L.) W.D.J Koch	Native	NA	NA	Competitive
<i>Phalaris arundinacea</i> L.	Native	8	8	Competitive
<i>Phleum pratense</i> L.	Native	5	7	Ruderal
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. Ex Steud.	Native	9	7	Competitive
<i>Picris hieracioides</i> L.	Native	3	8	Ruderal
<i>Pimpinella major</i> (L.) Huds.	Native	5	7	Competitive
<i>Plantago lanceolata</i> L.	Native	4	8	Competitive
<i>Plantago media</i> L.	Native	4	8	Competitive
<i>Poa compressa</i> L.	Native	NA	NA	Stress-tolerant
<i>Poa nemoralis</i> L.	Native	7	7	Ruderal

<i>Poa palustris</i> L.	Native	7	7	Stress-tolerant
<i>Poa pratensis</i> L.	Native	5	6	Ruderal
<i>Poa trivialis</i> L.	Native	7	7	Stress-tolerant
<i>Populus nigra</i> L.	Native	7	8	Stress-tolerant
<i>Potentilla minima</i> Hall	Native	NA	NA	NA
<i>Potentilla reptans</i> L.	Native	6	7	Competitive
<i>Prenanthes purpurea</i> L.	Native	5	5	Competitive
<i>Primula officinalis</i> Jacqu. Coucou.	Native	NA	NA	NA
<i>Prunus avium</i> (L.) L.	Native	5	7	Stress-tolerant
<i>Prunus mahaleb</i> L.	Native	4	7	Stress-tolerant
<i>Prunus spinosa</i> L.	Native	5	7	Ruderal
<i>Quercus pubescens</i> Willd.	Native	4	8	Stress-tolerant
<i>Quercus robur</i> L.	Native	5	7	Stress-tolerant
<i>Ranunculus ficaria</i> L.	Native	NA	NA	Ruderal
<i>Ranunculus nemorosus</i> D.C.	Native	NA	NA	NA
<i>Ranunculus repens</i> L.	Native	7	5	Ruderal
<i>Ranunculus silvaticus</i> Vill.	Native	NA	NA	NA
<i>Raphanus raphanistrum</i> L.	Native	5	7	Competitive
<i>Reseda lutea</i> L.	Native	4	7	NA
<i>Rhamnus cathartica</i> L.	Native	5	6	Stress-tolerant
<i>Rhinanthus alectorolophus</i> (Scop.) Pollich	Native	5	8	Ruderal
<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	Non-native	5	8	NA
<i>Rosa canina</i> L.	Native	5	7	Stress-tolerant
<i>Rubia peregrine</i> L.	Native	4	5	Stress-tolerant
<i>Rubus</i> sp	NA	NA	NA	NA
<i>Rumex acetosa</i> L.	Native	5	8	Competitive
<i>Rumex obtusifolius</i> L.	Native	5	8	NA
<i>Salix alba</i> L.	Native	9	8	Stress-tolerant
<i>Salix appendiculata</i> Vill.	Native	5	7	Stress-tolerant
<i>Salix caprea</i> L.	Native	5	7	Stress-tolerant
<i>Salix cinerea</i> L.	Native	9	5	Stress-tolerant
<i>Salix eleagnos</i> Scop.	Native	8	8	Stress-tolerant
<i>Salix fragilis</i> L.	Native	8	8	NA
<i>Salix myrsinifolia</i> Salisb.	Native	7	8	Stress-tolerant
<i>Salix nigricans</i> Sm.	Non-native	NA	NA	NA
<i>Salix pentandra</i> L.	NA	8	7	Stress-tolerant
<i>Salix purpurea</i> L.	Native	8	8	Stress-tolerant
<i>Salix triandra</i> L.	Native	8	7	Stress-tolerant
<i>Salix viminalis</i> L.	Native	8	8	Stress-tolerant
<i>Sambucus nigra</i> L.	Native	5	5	Competitive
<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	Native	7	8	Stress-tolerant
<i>Saponaria officinalis</i> L.	Native	5	7	Competitive
<i>Scirpus sylvaticus</i> L.	Native	7	5	Competitive

<i>Scrophularia umbrosa</i> Dumort.	Native	NA	NA	Ruderal
<i>Securigera varia</i> L.	Native	NA	NA	Ruderal
<i>Sedum album</i> L.	Native	2	9	NA
<i>Senecio erucifolius</i> L.	Native	NA	NA	NA
<i>Senecio fuchsia</i> C.C.Gmel	Native	NA	NA	NA
<i>Silene acaulis</i> (L.) Jacqu.	Native	3	9	Ruderal
<i>Silene alba</i> (Mill.) E.H.L. Krause	Native	NA	NA	Ruderal
<i>Silene ciliate</i> Pourr.	Native	4	8	NA
<i>Silene gallica</i> L.	Native	NA	NA	Ruderal
<i>Silene vulgaris</i> (Moench) Garcke	Native	4	8	Ruderal
<i>Solanum dulcamara</i> L.	Native	6	7	Ruderal
<i>Solidago Canadensis</i> L.	Non-native	6	8	Stress-tolerant
<i>Solidago gigantea</i> Aiton	Non-native	6	8	Stress-tolerant
<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill	Native	5	8	Competitive
<i>Sorbus aria</i> (L.) Crantz	Native	4	8	Stress-tolerant
<i>Stachys sylvatica</i> L.	Native	7	4	Ruderal
<i>Symphytum officinale</i> L.	Native	7	8	Competitive
<i>Taraxacum officinale</i> F.H.Wigg.	Native	NA	NA	Competitive
<i>Tilia cordata</i> Mill.	Native	5	7	Stress-tolerant
<i>Tilia platyphyllos</i> Scop.	Native	5	8	Competitive
<i>Torilis japonica</i> (Houtt.) D.C.	Native	5	6	NA
<i>Trifolium arvense</i> L.	Native	NA	NA	Stress-tolerant
<i>Trifolium pratense</i> L.	Native	NA	NA	Ruderal
<i>Trifolium repens</i> L.	Native	5	8	Ruderal
<i>Trisetum flavescens</i> (L.) P.Beauv.	Native	5	8	Stress-tolerant
<i>Typha latifolia</i> L.	Native	9	8	Competitive
<i>Ulmus glabra</i> Huds.	Native	5	7	Stress-tolerant
<i>Ulmus minor</i> Mill.	Native	5	7	Stress-tolerant
<i>Urtica dioica</i> L.	Native	5	5	Competitive
<i>Valeriana officinalis</i> L.	Native	NA	NA	Competitive
<i>Veratrum album</i> L.	Native	NA	NA	Competitive
<i>Veronica beccabunga</i> L.	Native	9	8	Ruderal
<i>Veronica hederifolia</i> L.	Native	5	7	Ruderal
<i>Viburnum lantana</i> L.	Native	4	7	Competitive
<i>Viburnum opulus</i> L.	Native	6	6	Competitive
<i>Vicia cracca</i> L.	Native	6	6	Ruderal
<i>Vicia sativa</i> L.	Native	NA	NA	Stress-tolerant
<i>Vicia sylvatica</i> L.	Native	5	6	NA
<i>Vinca minor</i> L.	Native	5	3	Ruderal
<i>Vulpia myuros</i> (L.) C.C.Gmel.	Native	4	8	Ruderal

Suppl. Mat. 3.3. Averages and ranges of environmental variables among structure types, p-value based on one-way ANOVAs and Tukey's HSD post hoc tests between pairs of stabilization structures.

Variable	Unit	Riprap: mean (±SD)	Mixed: mean (±SD)	Pure: mean (±SD)	Riprap: range	Mixed: range	Pure: range	p-value	HSD: Riprap/ Mixed	HSD: Riprap/ Pure	HSD: Mixed/ Pure
Altitude	Meters	405.07 (±126.54)	336.69 (±108.14)	386.07 (±139.44)	176.0 - 642.0	134.0 - 470.0	176.0 - 700.0	0.36	0.3471	0.9136	0.5609
Latitude	Decimal degrees	45.84 (±0.60)	46.08 (±0.91)	46.06 (±0.92)	45.2 - 47.4	44.7 - 47.4	44.9 - 47.4	0.69	0.7254	0.7461	0.9979
Longitude	Decimal degrees	5.91 (±0.66)	6.13 (±0.85)	6.03 (±0.83)	4.9 - 7.2	4.9 - 7.4	4.9 - 7.2	0.758	0.7386	0.9085	0.9358
Stream width	Meters	17.75 (±25.62)	42.57 (±36.78)	10.68 (±12.34)	3.0 - 102.0	3.4 - 107.0	3.0 - 51.0	0.008	0.0481	0.7506	0.0074
Precipitation (total annual)	mm year ⁻¹	909.99 (±51.58)	873.98 (±41.47)	897.47 (±52.90)	829.4 - 987.5	796.1 - 922.5	790.0 - 975.6	0.17	0.152	0.7737	0.4257
Temperature (mean annual)	°C	10.33 (±0.88)	10.49 (±1.06)	10.23 (±1.04)	9.1 - 12.0	9.2 - 12.4	8.9 - 12.0	0.78	0.9047	0.9591	0.7627
Proportion of forest in surrounding landscape (500 m radius)	Percentage	22.01 (±16.06)	19.48 (±28.09)	23.43 (±26.17)	0.0 - 43.5	0.0 - 91.3	0.0 - 95.3	0.909	0.9595	0.9861	0.9014
Proportion of agricultural areas in surrounding landscape (500 m radius)	Percentage	42.32 (±32.86)	45.54 (±28.73)	48.11 (±34.98)	0.0 - 99.9	0.0 - 84.4	0.0 - 100.0	0.891	0.9642	0.8813	0.9763
Proportion of urban areas in surrounding landscape (500 m radius)	Percentage	34.68 (±34.72)	30.08 (±30.91)	28.45 (±35.24)	0.0 - 100.0	0.0 - 100.0	0.0 - 100.0	0.878	0.9337	0.8737	0.9911

Suppl. Mat. 3.4. Further methodological details for the multivariate generalized linear model applied to abundance data, using the mvabund package (Wang et al., 2014). The flow of model-based analysis follow the *Data*

Abundance data included many species with a very low frequency of occurrence and density. We considered that these species provided negligible information about the effect of the stabilization structure or time on riparian communities and removed those found in less than 5 % of the studied sites from the analysis. This left 105 species, from 261 found in total.

Explanatory data analysis

The mean-variance relationship in the data was visualized by plotting the sample variance against the sample mean for each stabilization structure (Fig. S3.1). A strong pattern was observed, with the variance being larger than the mean, suggesting that data were overdispersed. This pattern was corrected by using the negative binomial distribution in the model tested.

Model fitting

The question of interest involved testing the a priori hypothesis of a distinct effect of time on plant communities in bioengineering stabilization structures compared to riprap. As such, we were interested by the interaction effect between the two factors 'Stabilization structure' and 'Age' on plant communities. We thus fitted the full model (Structure*Age) to each plant species (105 species) with negative binomial distribution and summed across the univariate response to estimate their multivariate response to age, technique and their interaction using the many.glm function of the mvabund package (Wang et al., 2014).

Model checking

The residual plot shows that data are well modelled by the negative binomial distribution. If the data distribution had not been adequately modelled, a fan-shape pattern would have been observed in the Fig. S3.2.

To test the significance of each independent variable in the model (i.e. whether plant abundances differed across stabilization structures and time), an analysis of variance was run using the anova.manyglm function. To account for correlation in abundances across species, the PIT-trap method was used. This method, which operates on probability integral transformation residuals, has been shown to properly bootstrapping residuals in the regression context (Warton et al., 2017). We estimated the p-values with 999 bootstrap resamples, as recommended in Warton et al. (2017).

When the analysis of variance described above showed an overall significant effect of stabilization structure, pairwise comparisons were performed between each stabilization structure to identify which stabilization structure showed statistically significant differences in species composition. The pairwise.comp function was used, with adjustment for multiple comparisons via a free stepdown resampling procedure.

To obtain which plant species best contributed to the overall model deviance, we extracted univariate test statistics and p-values for each species. P-values were adjusted using the Holm's step-down procedure to correct for multiple testing (Wang et al., 2012).

Literature cited

Wang, Y., Naumann, U., Wright, S.T., Warton, D.I., 2012. mvabund - an R package for model-based analysis of multivariate abundance data. *Methods in Ecology and Evolution* 3, 471–474. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00190.x>.

Warton, D. I., Foster, S. D., De'ath, G., Stoklosa, J., & Dunstan, P. K., 2015. Model-based thinking for community ecology. *Plant Ecology*, 216, 669-682. <https://doi.org/10.1007/s11258-014-0366-3>.

Warton, D.I., Thibaut, L., Wang, Y.A., 2017. The PIT-trap—A “model-free” bootstrap procedure for inference about regression models with discrete, multivariate responses. *PloS One* 12, e0181790. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0181790>.

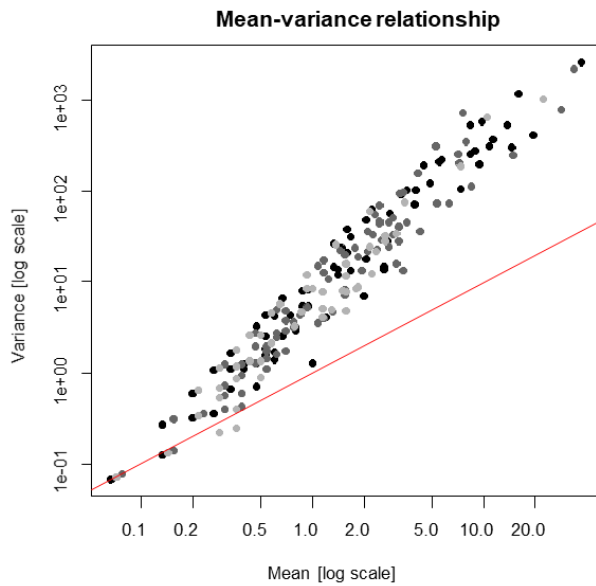


Figure S3.4.1. Mean-variance relationship of the vegetation data. Each point represents the sample mean and the sample variance for a species in a stabilization structure (black: pure, dark grey: mixed, light grey: riprap). The 1:1 line shown in red represent the mean-variance relationship following a normal distribution of the data.

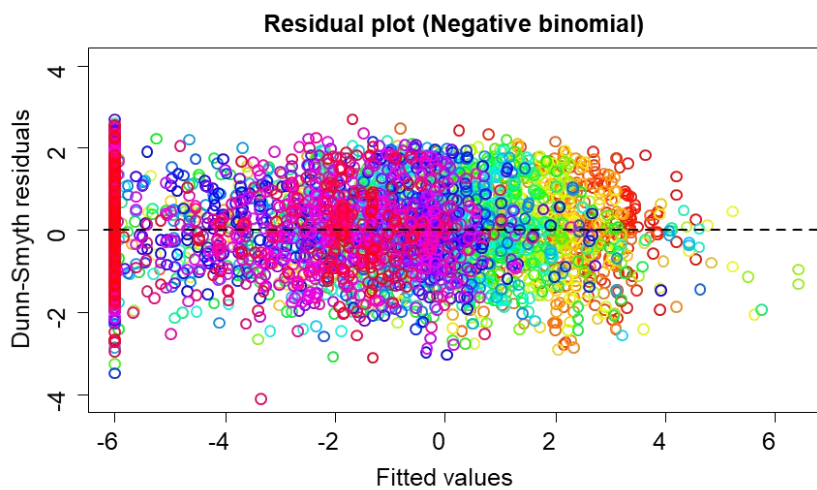
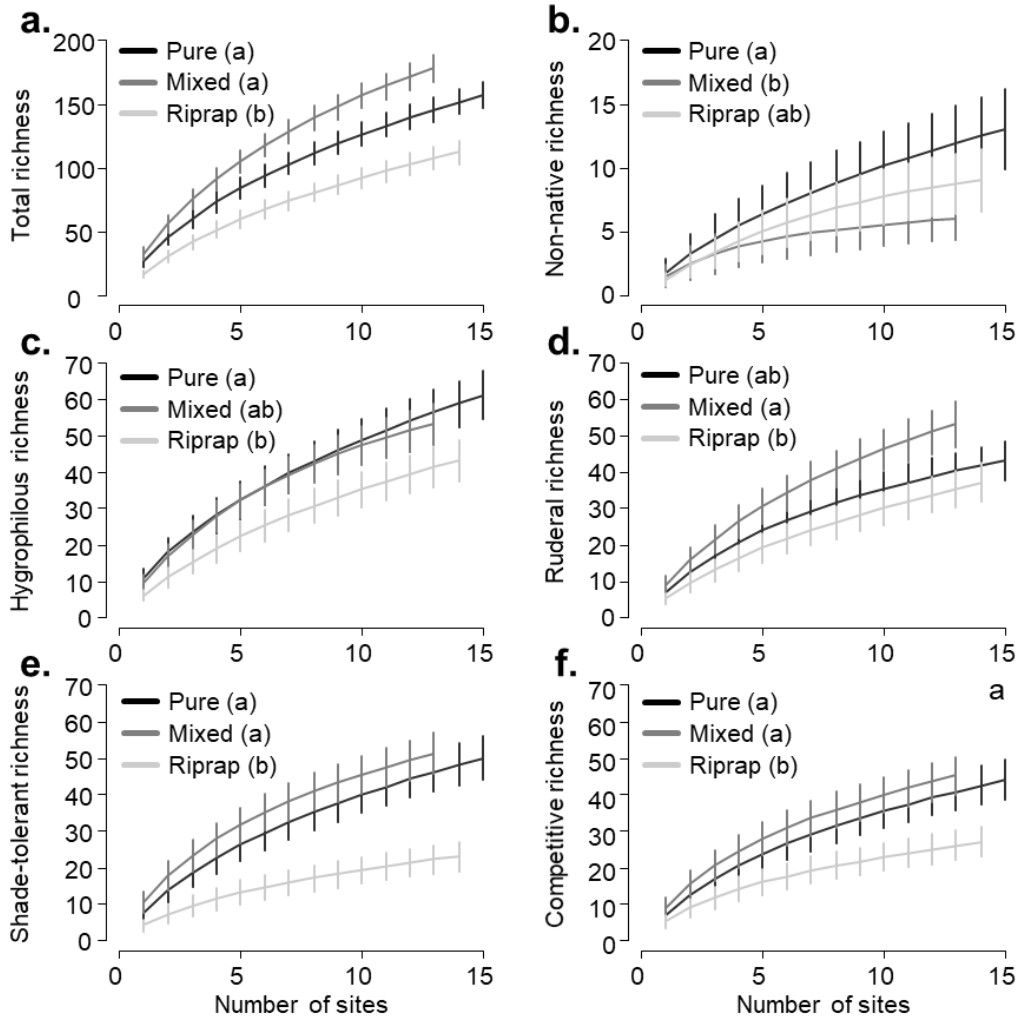


Figure S3.4.2. Residual plot for negative binomial data distribution, with different species coded in different colors.

Suppl. Mat. 3.5. Species accumulation curves (\pm standard deviation) for comparing the (a) total, (b) non-native, (c) hygrophilous, (d) ruderal, (e) shade-tolerant and (f) competitive plant species pool among pure ($n = 15$) and mixed ($n = 13$) bioengineering and riprap ($n = 14$) stabilization structures in the foothills of the Alps and the Jura Mountains (France and Switzerland). Letters indicate significant differences among the curves for the different techniques, based on Monte Carlo randomization tests.



Suppl. Mat. 3.6. All a priori models predicting richness and density of total, non-native, hygrophilous, shade-tolerant, ruderal and competitive plant species to stabilization structure age and type in the foothills of the Alps and Jura Mountains (France and Switzerland), as assessed with Akaike's information criterion corrected for small sample size (AICc). The number of parameters estimated (k), AICc, delta AICc (Δ AICc), AICc weight (W) and marginal coefficient of determination for fixed effect (R^2 GLMM) are provided. A summarized version of this table with the top-ranking models is presented in Table 3.2 of the article. "Structure" refers to the riverbank stabilization types.

Measure	Variable	Rank	Candidate model (fixed-effect)	k	AICc	Δ AICc	W	R^2_{GLMM}
Richness	Total	1	Structure	4	294.5	0.000	0.498	0.568
		2	Structure + Age	5	295.0	0.510	0.386	0.559
		3	Structure*Age	7	297.4	2.907	0.116	0.529
		4	Age	3	336.5	42.049	0.000	0.154
		5	Null	2	344.8	50.310	0.000	0.000
	Non-native	1	Null	2	127.5	0.000	0.571	0.000
		2	Age	3	129.1	1.605	0.256	0.018
		3	Structure	4	130.6	3.079	0.122	0.040
		4	Structure + Age	5	132.6	5.105	0.044	0.053
		5	Structure*Age	7	136.4	8.876	0.007	0.084
	Hygrophilous	1	Structure + Age	5	247.2	0.000	0.648	0.352
		2	Structure*Age	7	249.2	2.031	0.235	0.348
		3	Structure	4	250.8	3.578	0.108	0.270
		4	Age	3	255.8	8.645	0.009	0.186
		5	Null	2	262.7	15.464	0.000	0.000
	Ruderal	1	Structure	4	224.8	0.000	0.647	0.271
		2	Structure + Age	5	226.3	1.484	0.308	0.278
		3	Structure*Age	7	231.3	6.544	0.025	0.264
		4	Age	3	232.9	8.079	0.011	0.069
		5	Null	2	233.2	8.448	0.009	0.000
	Shade-tolerant	1	Structure*Age	7	219.3	0.000	0.810	0.597
		2	Structure	4	222.7	3.440	0.145	0.536
		3	Structure + Age	5	225.1	5.805	0.044	0.537
		4	Null	2	258.2	38.922	0.000	0.000
		5	Age	3	260.5	41.245	0.000	0.000
Competitive	1	Structure + Age	5	199.9	0.000	0.420	0.320	
	2	Structure	4	200.3	0.435	0.338	0.284	
	3	Structure*Age	7	201.0	1.133	0.239	0.365	
	4	Null	2	211.1	11.216	0.002	0.000	
	5	Age	3	211.4	11.517	0.001	0.049	
Density	Total	1	Structure	5	484.1	0.000	0.673	0.645
		2	Structure + Age	6	486.1	1.968	0.252	0.647
		3	Structure*Age	8	488.5	4.373	0.076	0.673
		4	Null	3	519.1	35.015	0.000	0.000
		5	Age	4	520.0	35.912	0.000	0.039
	Non-native	1	Null	3	289.0	0.000	0.694	0.000
		2	Age	4	291.4	2.361	0.213	0.002
		3	Structure	5	293.5	4.527	0.072	0.010
		4	Structure + Age	6	296.1	7.147	0.019	0.013
		5	Structure*Age	8	301.1	12.131	0.002	0.044

Hygrophilous	1	Structure	5	462.0	0.000	0.448	0.366
	2	Structure + Age	6	462.4	0.418	0.364	0.374
	3	Structure*Age	8	463.8	1.814	0.181	0.467
	4	Age	4	470.7	8.683	0.006	0.149
	5	Null	3	473.5	11.473	0.001	0.000
Ruderal	1	Structure	5	405.5	0.000	0.725	0.323
	2	Structure + Age	6	407.6	2.140	0.249	0.341
	3	Structure*Age	8	413.0	7.539	0.017	0.352
	4	Null	3	414.6	9.110	0.008	0.000
	5	Age	4	417.1	11.559	0.002	0.000
Shade-tolerant	1	Structure*Age	8	397.0	0.000	0.588	0.574
	2	Structure	5	398.1	1.183	0.325	0.446
	3	Structure + Age	6	400.8	3.836	0.086	0.441
	4	Null	3	413.9	16.956	0.000	0.000
	5	Age	4	415.7	18.761	0.000	0.015
Competitive	1	Structure	5	404.8	0.000	0.524	0.156
	2	Null	3	406.4	1.586	0.237	0.000
	3	Structure+ Age	6	407.3	2.416	0.156	0.164
	4	Age	4	408.8	3.948	0.073	0.002
	5	Structure*Age	8	412.7	7.841	0.010	0.175

Suppl. Mat. 3.7. Univariate tests for density of each plant species separately and associated P-values. P-values have been adjusted to control for multiple testing across species, using a resampling-based implementation of Holm's step-down multiple testing procedure. To facilitate interpretation, mean density of plant species, at the riverbank scale, is provided for pure, mixed and riprap stabilization structures as well as for young (i.e. < 5 years) and old (i.e. ≥ 5 years) stabilization structures.

Plant species	Age		Type		Age:Type		Mean plant species density				
	Test	<i>p</i>	Test	<i>p</i>	Test	<i>P</i>	Pure	Mixed	Riprap	Young	Old
<i>Acer campestre</i>	0.589	1.000	3.070	1.000	3.557	1.000	2.067	1.071	0.357	1.048	1.318
<i>Acer opalus</i>	0.076	1.000	4.494	1.000	1.955	1.000	0.133	0.786	0.000	0.238	0.364
<i>Acer platanoides</i>	0.455	1.000	5.556	0.999	2.311	1.000	0.067	0.643	0.071	0.238	0.273
<i>Acer pseudoplatanus</i>	1.017	1.000	3.595	1.000	2.894	1.000	1.600	0.286	0.000	0.143	1.136
<i>Achillea millefolium</i>	6.039	0.829	4.701	1.000	2.200	1.000	0.067	0.643	0.357	0.714	0.000
<i>Aegopodium podagraria</i>	1.716	1.000	7.162	0.986	0.000	1.000	1.467	0.000	0.000	0.143	0.864
<i>Agrostis capillaris</i>	4.734	0.949	4.785	1.000	0.001	1.000	4.400	0.000	0.929	3.762	0.000
<i>Agropyron repens</i>	0.026	1.000	1.159	1.000	5.461	0.997	0.733	6.929	1.357	0.524	5.273
<i>Agrostis stolonifera</i>	2.896	0.999	0.083	1.000	4.617	1.000	3.267	4.429	1.857	4.952	1.500
<i>Alliaria petiolata</i>	1.891	1.000	0.863	1.000	5.268	1.000	0.667	0.357	0.786	0.333	0.864
<i>Alnus cordata</i>	2.944	0.999	4.738	1.000	0.136	1.000	1.400	0.000	0.571	0.762	0.591
<i>Alnus glutinosa</i>	0.024	1.000	1.955	1.000	1.358	1.000	0.800	0.500	2.357	0.714	1.682
<i>Angelica sylvestris</i>	0.044	1.000	1.224	1.000	1.615	1.000	0.200	0.571	0.214	0.286	0.364
<i>Arrhenatherum elatius</i>	0.213	1.000	2.762	1.000	2.634	1.000	9.667	4.857	2.143	3.810	7.409
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	7.828	0.491	2.350	1.000	0.760	1.000	2.000	3.286	1.571	0.762	3.727
<i>Bromus erectus</i>	0.782	1.000	2.586	1.000	1.634	1.000	0.267	0.000	0.143	0.190	0.091
<i>Bromus ramosus</i>	0.002	1.000	3.874	1.000	4.377	1.000	0.333	1.000	0.000	0.667	0.227
<i>Bromus sterilis</i>	0.138	1.000	1.369	1.000	3.981	1.000	0.067	0.429	0.286	0.143	0.364
<i>Buddleja davidii</i>	0.333	1.000	4.138	1.000	1.739	1.000	0.533	0.000	1.143	0.952	0.182
<i>Calystegia sepium</i>	2.098	1.000	4.749	1.000	0.117	1.000	1.000	2.714	0.500	0.952	1.818
<i>Carex flacca</i>	2.438	1.000	2.913	1.000	0.035	1.000	0.267	1.643	0.000	1.286	0.000
<i>Carex pendula</i>	0.988	1.000	1.655	1.000	3.363	1.000	0.333	0.643	0.214	0.619	0.182
<i>Carex sp</i>	0.358	1.000	5.834	0.999	2.616	1.000	0.867	0.143	0.000	0.571	0.136
<i>Carex sylvatica</i>	1.093	1.000	3.699	1.000	4.010	1.000	0.933	0.214	0.000	0.143	0.636
<i>Cirsium arvense</i>	1.887	1.000	2.416	1.000	0.020	1.000	0.333	0.214	0.000	0.333	0.045
<i>Clematis vitalba</i>	0.678	1.000	11.434	0.457	0.956	1.000	0.000	0.500	1.786	0.667	0.818
<i>Corylus avellana</i>	0.000	1.000	4.726	1.000	20.369	0.033	2.600	3.286	0.643	2.048	2.318
<i>Cornus sanguinea</i>	1.853	1.000	23.539	0.027	6.083	0.989	10.667	15.643	0.286	7.000	10.727
<i>Crataegus monogyna</i>	2.208	1.000	18.363	0.064	4.049	1.000	0.133	2.714	0.000	0.667	1.182
<i>Dactylis glomerata</i>	3.061	0.997	5.335	0.999	1.766	1.000	11.267	4.000	1.500	8.619	2.955
<i>Elymus caninus</i>	2.886	1.000	4.170	1.000	0.391	1.000	0.533	0.286	0.000	0.048	0.500
<i>Elymus repens</i>	0.011	1.000	4.439	1.000	1.931	1.000	0.333	0.000	1.571	0.524	0.727
<i>Epilobium hirsutum</i>	0.018	1.000	9.027	0.825	2.272	1.000	0.000	0.286	1.143	0.238	0.682
<i>Equisetum arvense</i>	0.451	1.000	0.941	1.000	9.655	0.742	2.067	0.429	1.286	1.524	1.045
<i>Equisetum telmateia</i>	0.001	1.000	0.535	1.000	1.259	1.000	0.667	1.714	0.571	0.667	1.273
<i>Euonymus europaeus</i>	0.259	1.000	9.189	0.801	6.821	0.972	1.333	1.429	0.000	1.000	0.864

<i>Eupatorium cannabinum</i>	1.931	1.000	2.209	1.000	1.659	1.000	0.067	0.357	0.286	0.381	0.091
<i>Fallopia japonica</i>	0.234	1.000	0.630	1.000	0.911	1.000	5.467	2.643	10.357	1.238	10.818
<i>Festuca arundinacea</i>	0.428	1.000	0.581	1.000	2.972	1.000	8.267	6.643	3.071	8.381	3.818
<i>Festuca pratensis</i>	1.449	1.000	3.296	1.000	4.042	1.000	0.400	1.429	0.000	1.143	0.091
<i>Festuca rubra</i>	0.009	1.000	2.348	1.000	3.886	1.000	1.667	2.714	7.214	2.905	4.682
<i>Festuca sp</i>	0.035	1.000	0.587	1.000	7.835	0.917	3.933	6.571	3.429	5.810	3.500
<i>Filipendula ulmaria</i>	5.003	0.932	1.458	1.000	0.617	1.000	1.667	1.357	0.286	0.095	2.091
<i>Fraxinus excelsior</i>	0.294	1.000	0.899	1.000	3.361	1.000	1.200	2.357	1.571	1.476	1.909
<i>Fragaria vesca</i>	0.009	1.000	2.546	1.000	3.482	1.000	0.133	0.143	0.000	0.095	0.091
<i>Galium aparine</i>	2.368	1.000	3.269	1.000	9.385	0.775	3.533	1.214	0.214	0.952	2.409
<i>Galium mollugo</i>	0.890	1.000	0.284	1.000	3.815	1.000	0.600	1.000	0.500	0.810	0.591
<i>Geranium robertianum</i>	2.622	1.000	1.067	1.000	1.256	1.000	0.800	1.429	0.357	1.381	0.364
<i>Geum urbanum</i>	4.487	0.960	3.435	1.000	0.211	1.000	0.200	0.286	0.000	0.000	0.318
<i>Glechoma hederacea</i>	0.003	1.000	3.899	1.000	7.902	0.913	2.733	1.071	0.357	1.000	1.818
<i>Hedera helix</i>	4.272	0.966	2.519	1.000	3.043	1.000	0.467	3.000	0.071	0.190	2.091
<i>Hippophaë rhamnoides</i>	2.259	1.000	5.199	0.999	0.035	1.000	0.067	0.500	0.000	0.381	0.000
<i>Holcus lanatus</i>	5.975	0.831	6.923	0.986	4.066	1.000	4.867	0.357	0.214	3.714	0.136
<i>Humulus lupulus</i>	0.166	1.000	4.981	1.000	5.675	0.995	0.200	0.143	2.643	0.048	1.864
<i>Hypericum perforatum</i>	1.927	1.000	2.795	1.000	0.360	1.000	0.200	0.357	0.000	0.238	0.136
<i>Juncus inflexus</i>	1.356	1.000	0.902	1.000	2.150	1.000	1.333	0.286	0.571	1.143	0.364
<i>Ligustrum vulgare</i>	0.128	1.000	15.625	0.151	0.016	1.000	0.467	5.786	0.000	2.333	1.773
<i>Lonicera xylosteum</i>	6.040	0.829	23.059	0.028	3.554	1.000	0.133	3.500	0.000	2.381	0.045
<i>Lotus corniculatus</i>	5.351	0.899	0.082	1.000	7.773	0.917	5.600	2.857	0.429	6.095	0.091
<i>Lysimachia vulgaris</i>	0.202	1.000	0.778	1.000	0.955	1.000	0.467	0.143	0.643	0.095	0.727
<i>Lythrum salicaria</i>	0.661	1.000	3.338	1.000	10.119	0.689	0.000	0.071	0.357	0.190	0.091
<i>Medicago lupulina</i>	7.070	0.667	1.250	1.000	0.550	1.000	1.400	1.071	0.286	1.905	0.000
<i>Medicago sativa</i>	4.235	0.967	6.598	0.993	5.432	0.997	0.000	0.571	0.429	0.476	0.182
<i>Mentha longifolia</i>	0.107	1.000	2.743	1.000	2.562	1.000	0.200	0.000	0.500	0.143	0.318
<i>Origanum vulgare</i>	0.939	1.000	5.947	0.999	0.029	1.000	0.067	0.714	0.000	0.476	0.045
<i>Petasites hybridus</i>	3.635	0.982	1.781	1.000	2.807	1.000	0.267	2.143	0.214	1.667	0.091
<i>Phalaris arundinacea</i>	0.307	1.000	2.557	1.000	6.649	0.979	1.600	7.071	0.571	5.524	0.682
<i>Phragmites australis</i>	1.015	1.000	5.592	0.999	0.041	1.000	0.533	0.143	0.000	0.333	0.136
<i>Plantago lanceolata</i>	1.837	1.000	4.020	1.000	0.672	1.000	0.133	0.714	0.071	0.476	0.136
<i>Poa compressa</i>	1.224	1.000	8.527	0.887	0.977	1.000	4.000	0.286	0.000	2.714	0.318
<i>Poa palustris</i>	2.732	1.000	7.406	0.978	0.000	1.000	0.000	1.357	0.000	0.905	0.000
<i>Poa pratensis</i>	0.009	1.000	1.380	1.000	3.759	1.000	2.800	2.071	0.214	2.619	0.864
<i>Poa trivialis</i>	0.184	1.000	5.821	0.999	2.884	1.000	15.867	3.143	2.214	9.095	5.545
<i>Populus nigra</i>	2.620	1.000	3.024	1.000	4.176	1.000	0.000	2.286	0.286	0.000	1.636
<i>Potentilla reptans</i>	0.543	1.000	8.010	0.936	1.386	1.000	2.600	2.071	0.143	2.000	1.273
<i>Prunus avium</i>	0.002	1.000	0.692	1.000	16.112	0.128	0.933	0.643	0.571	0.857	0.591
<i>Prunus spinosa</i>	3.995	0.973	3.442	1.000	0.012	1.000	0.400	0.571	0.000	0.667	0.000
<i>Ranunculus ficaria</i>	0.014	1.000	6.839	0.987	0.000	1.000	0.267	0.000	0.000	0.143	0.045
<i>Ranunculus nemorosus</i>	1.021	1.000	0.359	1.000	3.864	1.000	0.133	0.143	0.071	0.190	0.045

<i>Robinia pseudoacacia</i>	0.800	1.000	1.262	1.000	7.536	0.935	0.333	0.643	2.143	1.667	0.409
<i>Rosa canina</i>	0.000	1.000	5.765	0.999	0.926	1.000	0.133	0.429	0.000	0.286	0.091
<i>Rubia peregrina</i>	0.486	1.000	3.554	1.000	5.314	0.998	0.200	0.357	0.000	0.143	0.227
<i>Rubus sp</i>	0.134	1.000	0.446	1.000	0.699	1.000	19.200	26.571	21.929	17.429	27.318
Salix alba	1.867	1.000	15.481	0.158	4.892	1.000	8.333	0.286	0.000	4.619	1.455
<i>Salix caprea</i>	0.022	1.000	8.633	0.876	4.469	1.000	9.400	8.500	0.857	7.810	4.909
<i>Salix eleagnos</i>	5.293	0.903	2.446	1.000	4.756	1.000	7.200	7.214	0.357	7.952	2.136
<i>Salix fragilis</i>	0.765	1.000	5.275	0.999	0.192	1.000	0.600	2.286	0.000	0.286	1.591
Salix purpurea	1.686	1.000	16.877	0.096	8.791	0.836	36.733	33.786	1.000	33.429	15.273
Salix triandra	6.771	0.708	12.723	0.318	10.035	0.702	14.467	3.214	0.357	9.905	2.682
<i>Salix viminalis</i>	0.024	1.000	10.875	0.544	0.746	1.000	13.733	2.286	0.071	3.381	7.636
<i>Sambucus nigra</i>	1.748	1.000	5.920	0.999	4.852	1.000	0.533	0.214	0.000	0.190	0.318
<i>Sanguisorba officinalis</i>	0.525	1.000	16.619	0.101	0.000	1.000	0.000	0.000	2.643	1.000	0.727
<i>Saponaria officinalis</i>	1.055	1.000	0.682	1.000	2.118	1.000	0.867	0.500	1.143	0.190	1.455
<i>Scrophularia umbrosa</i>	3.479	0.987	2.919	1.000	0.142	1.000	0.000	0.286	0.214	0.286	0.045
<i>Sedum album</i>	0.076	1.000	7.216	0.983	0.000	1.000	0.000	0.000	0.929	0.524	0.091
<i>Silene vulgaris</i>	0.675	1.000	2.380	1.000	1.254	1.000	0.200	0.571	0.143	0.000	0.591
<i>Solidago gigantea</i>	0.577	1.000	5.785	0.999	2.914	1.000	0.067	2.143	0.357	1.381	0.318
<i>Stachys sylvatica</i>	0.555	1.000	7.292	0.981	0.000	1.000	0.000	0.286	0.000	0.143	0.045
<i>Taraxacum officinale</i>	1.666	1.000	2.477	1.000	2.362	1.000	0.133	0.429	0.357	0.238	0.364
<i>Tilia platyphyllos</i>	5.505	0.887	3.717	1.000	0.435	1.000	0.133	1.000	0.000	0.000	0.727
<i>Trisetum flavescens</i>	4.134	0.969	3.865	1.000	3.367	1.000	0.600	0.571	0.000	0.048	0.727
<i>Trifolium repens</i>	4.404	0.963	6.324	0.997	0.059	1.000	2.200	0.000	0.071	1.619	0.000
<i>Urtica dioica</i>	0.824	1.000	3.915	1.000	4.962	1.000	8.800	4.929	1.571	4.000	6.318
<i>Viburnum lantana</i>	0.696	1.000	4.903	1.000	1.150	1.000	0.200	1.286	0.071	0.905	0.136
<i>Viburnum opulus</i>	3.577	0.983	7.805	0.951	1.560	1.000	0.200	3.000	0.000	2.095	0.045
Vicia sativa	12.403	0.106	7.019	0.986	0.845	1.000	0.133	0.857	0.000	0.667	0.000
<i>Vicia sylvatica</i>	0.027	1.000	4.645	1.000	0.497	1.000	0.067	0.714	0.000	0.286	0.227

CHAPITRE 3

USING FUNCTIONAL TRAITS TO STUDY ENVIRONMENTAL DETERMINANTS OF VEGETATION IN BIOENGINEERED RIVERBANKS COMPARED TO NATURAL RIPARIAN HABITATS

Maxime Tisserant, Béranger Bourgeois, Eduardo González, André Evette & Monique Poulin

Copie de l'article "Tisserant M., Bourgeois B., González E., Evette A. & Poulin M. Using functional traits to study environmental determinants of vegetation in bioengineered riverbanks compared to natural riparian habitats.", à soumettre pour publication à l'été 2020.

Résumé

En plus du contrôle de l'érosion des berges, le génie végétal vise à restaurer la structure et certaines fonctions d'une végétation riveraine typique. Malgré son emploi courant, on ignore encore si les communautés végétales des berges de génie végétal sont influencées par des facteurs paysagers (utilisation des terres) et locaux (environnement) similaires à ceux qui structurent la végétation des berges naturelles. L'objectif de cette étude est de comparer la composition fonctionnelle des berges de génie végétal et de berges naturelles, et d'évaluer les rôles respectifs de variables environnementales à l'échelle du bassin versant (réseau de cours d'eau) et locale (hydrologie du cours d'eau et conditions édaphiques de la berge). Nous avons utilisé une approche fonctionnelle associée au partitionnement de variation pour étudier le rôle des facteurs paysagers et locaux structurant les communautés végétales de berges de génie végétal ($n = 16$) et naturelles ($n = 16$). Parmi les treize variables environnementales, la proportion urbanisée du bassin versant et la pente de la berge étaient positivement liées à la tolérance à l'ombre et aux espèces pérennes tandis que la proportion agricole du bassin versant était négativement liée à la capacité de propagation végétative, dans les berges de génie végétal. Les berges naturelles semblaient être structurées par des facteurs locaux tels que l'exposition aux crues. Les espèces aux graines légères ont remplacé celles aux graines lourdes au fil du temps dans les berges de génie végétal, s'approchant de la valeur trouvée dans les berges naturelles. Nos résultats soulignent l'importance des variables paysagères et la capacité des espèces à s'établir comme facteurs prédominants pour les communautés de berges de génie végétal, tandis que les perturbations hydrologiques et la compétition semblent structurer les communautés végétales de berges naturelles.

Abstract

Bioengineering is an alternative to hard civil engineering to control erosion in riverbanks while partially preserving riparian vegetation. Despite its common use, it is still largely unknown whether plant communities of sites affected by bioengineering are influenced by similar catchment (land use) and local (environment) factors as those shaping natural riparian vegetation. The aim of our study was to compare the functional composition of bioengineered and natural sites, and to assess the relative roles of environmental variables at the catchment (network of streams), stream and stream reach scales. We used a trait-based approach in combination with variance partitioning to investigate the role of local and landscape factors shaping plant communities of bioengineered (n=16) and natural sites (n=16). Of twelve landscape and local variables, in bioengineered sites, proportion of urbanized catchment and bank slope were positively related to tolerance to shade and perennial life cycle, while agricultural catchment was linked to a decrease in the proportion of vegetative propagation. Vegetative propagation in natural sites followed flood frequency. Species with lighter seed mass replaced those with heavy seed mass over time in bioengineered sites, resembling that of natural sites. Our results emphasize the importance of landscape-scale variables and the capacity of species to establish as predominant factors in structuring traits of bioengineered plant communities, while hydrological disturbances and competition drove plant communities in natural sites.

Introduction

Trait-based ecology is an insightful approach to reveal the mechanisms shaping plant communities (Westoby & Wright, 2006), and compare or predict biodiversity patterns across contexts and regions (Carmona et al., 2016; Webb et al., 2010). Indeed, plant individual fitness relies on their morpho-physio-phenological features (i.e., traits sensu Violle et al., 2007) which determine species response to multiscale ecological filters (Lavorel et al., 2011; Mayfield et al., 2010). The leaf-height-seed scheme (LHS; Westoby, 1998) that combines three key functional traits (i.e., specific leaf area, plant height and seed mass) has notably been proposed as an efficient framework for describing the main functional dimensions driving plant responses to the environmental constraints, namely their ability to grow, compete, reproduce and disperse (Díaz et al., 2016). Functional dimensions may also be complemented with additional traits describing plant ecological requirements, regeneration strategies or tolerance to disturbances, in order to provide a global understanding of biodiversity patterns and dynamics.

Despite the fact that environmental drivers shaping the functional structure of plant communities have been evaluated in many habitats, riparian zones, at the interface between rivers and terrestrial ecosystems, still challenge our understanding of trait-environment relationships. Riparian plant communities are regularly disturbed by flooding and at the same time, highly connected hydrologically along dendritic river networks. These properties lead to complex and dynamic assembly rules jointly dependent on catchment scale processes as directionality of species dispersion (Bourgeois et al., 2016a) or land use intensification (Pakeman, 2011) and local conditions related to flooding intensity (Merritt et al., 2010), propagule pressure (Catford & Jansson, 2014; Lite et al., 2005), facilitation processes (Levine, 1999) and soil texture (Werden et al., 2018). Many studies further suggested that these drivers act hierarchically from regional to local scale, therefore adding to this complexity (Bello et al., 2013; Bruno et al., 2014). Response of riparian vegetation to upstream land-use pressures generally includes decreases of soil moisture- and shade-tolerant species (Schwoertzig et al., 2016) or of long-lived species and lateral propagative biomass (Burton et al., 2005). Indirect effects can concern the modification of water physical chemistry by pollutants and fertilizers. Several studies also reported relationships between riparian trait composition and local characteristics related to flood disturbances or bank conditions. For example, it is well known that deep rooting, vegetative propagation ability and high stem flexibility allow vegetation to persist under physical disturbance caused by flooding (Karrenberg et al., 2002). Kyle & Leishman (2009) showed a low seed mass with high flooding intensity, explained as a way to escape local disturbances through longer dispersal distance. In boreal rivers of northern Sweden, stream flow regulation by dams (and the decrease of water access induced) triggered changes in riparian plant traits with more competitive and more small-seeded species (Bejarano et al., 2018). Moreover, edaphic properties such as soil texture have been shown to explain a large part of functional composition in riparian communities, the increasing stream size being linked to wider

range in habitat conditions and larger dispersion of traits associated with ecological requirements for moisture, pH and nitrogen (Kuglerová et al., 2015).

When trait-environment relationships have been disrupted by anthropic activities, riverbank ecological restoration provides a nature-based option for recovering ecosystem processes and functions, and thereby promote ecosystem resilience and biodiversity conservation. Along eroded rivers, bioengineering aims to restore a typical riparian vegetation while respecting the engineering goal of riverbank stabilization through the active introduction of plant material, especially willow shrubs (Kuzovkina & Quigley, 2005). Yet, the distinct abiotic and biotic constraints characterizing bioengineered riverbanks can adversely affect plant establishment during the first years after stabilization. Despite increasing soil cohesion and resistance to shear stress, fast-growing willow stands can induce strong competitive pressure for understory vegetation (Cavaillé et al., 2015; Schmitt et al., 2018; Tisserant et al., In Preparation). Over time however, perennial and stress-tolerant species progressively replace annual ruderals, following a classic vegetation succession scheme (Tisserant et al., 2020). In contrast to taxonomic evidences of riparian vegetation response to restoration operations, only 3 out of 169 studies used functional traits in the reviewed evaluation of restoration outcomes (González et al., 2015). Trait-based approaches revealing the functional structure of riparian plant communities along bioengineered riverbanks are required. Such approaches would allow disentangling the ecological processes underlying vegetation shifts, but also to inform ecological restoration towards innovative practices promoting resilient and self-sustaining systems (Perring et al., 2015).

The purpose of this study was to identify the multiscale ecological processes determining plant assembly rules on bioengineered riverbanks in comparison with natural sites, using a trait-based approach. We first compared diversity estimates and community-level traits (i.e., Community Weighted Means, CWM) between bioengineered and natural riverbanks based on nine plant traits representing establishment, persistence in the habitat and competition strategies. Second, we tested if plant taxonomic and functional structure was mostly driven by landscape or local (hydrological or edaphic) variables within bioengineered and natural sites, in order to assess potential differences in the spatial scale-dependency of the functional structure of riparian plant communities. Third, trait-environment relationships were compared between the two types of sites, in order to evaluate whether the ecological processes shaping riparian communities differed between bioengineered and natural riverbanks. We notably expected bioengineered plant communities to exhibit specific trait values favoring dispersal (lower seed weight, persistent seedbanks, higher ability to propagate vegetatively) and persistence (higher SLA and height) as well as distinct ecological requirements. We expected local conditions and propagule pressure induced by landscape intensification to contribute more importantly to the functional structure of plant communities in bioengineered riverbanks compared to natural ones. Based on the observed differences in trait-

environment relationships between the two types of sites, we propose new avenues for riverbank restoration likely to improve the recovery of the ecological processes shaping plant communities in natural riparian zones.

Material and methods

Study area

The study was conducted in 25 stream reaches located in the Saint Lawrence lowlands, south of the province of Québec, Canada. The hydrological regime of these streams is niveo-pluvial (Pardé, 1955). The climate of the Saint Lawrence lowlands is cold moist continental, with a mean annual temperature of 2°C (1981-2010), a minimum monthly average of -15°C in January and a maximum of 17°C in July (MELCC, 2019). The yearly precipitation is 1000 mm, including 300 mm as snow. Large-scale land-use changes and stream channelization started in the middle 20th century and led to the narrowing and fragmentation of riparian zones. Consequently, 40 % of the Saint-Lawrence lowlands area (total area of 31 539 km²) is now allocated to agriculture and 12 % to impervious urban areas (Pellerin & Poulin, 2013). This history of human-induced changes, combined with frequent flooding events (Boyer et al., 2010) and the extensive presence of gleysolic soils, has resulted in numerous stabilization projects to protect human infrastructures from bank failure and erosion. With the need of fostering nature-based stabilization strategies, numerous stabilization projects were designed with bioengineering techniques in the province : our survey with private firms and governmental agencies revealed 130 of them.

Site selection

A total of 16 bioengineered and 16 natural riparian sites were chosen in the study area, based on several criteria : uniform distribution over the study area, accessibility and the possibility to pair both types of site on the same river reach (only 1/3 of our sites) and number of years since completion for bioengineered sites. Bioengineering techniques were typically fascines of willows and dogwood at the bottom of the riverbank (below the bankfull), keyed or not with boulders (400-800 mm) acting as toe protection. Between the shoreline and the upper bank, there were brushmattress or other rows of fascine of the same shrub species. Brushmattress is live cuttings installed with branches parallel to the slope direction to form a mattress and covered with soil layer and a geotextile (Li & Eddleman, 2002). The following four species were the most commonly used : *Salix eriocephala*, *Salix interior*, *Salix discolor*, and *Cornus sericea*. Stabilization works were rarely sown, except in the upper bank with a seed mixture dominated by native grasses of *Festuca rubra*. Altogether, these techniques form a dense bushy willow stand covering a large part of the riverbank. Bioengineering works took place between 2 and 18 years prior to this study.

Natural sites were chosen to represent riparian vegetation subjected to erodible conditions similar to those of stabilized sites. We used satellite imagery and field reconnaissance surveys to select natural riparian riverbanks

located in sites with high erosion constraints (i.e. concave margin of a meander) and developed vertical vegetation structure (ligneous species cover > 75 % and forest patches wider than 5 m).

Floristic data

Within each bioengineered or natural site, the understory vegetation was surveyed along 25-m linear transects parallel to the shoreline. In this paper, we focus on the herbaceous stratum because we aim to assess the influence of local and landscape factors within a short time frame and this stratum it has been shown to accurately and rapidly react to micro- and macroenvironmental changes (Bourgeois et al., 2016b; George & Bazzaz, 2003; Roberts, 2004). To capture the influence of different flood frequency, three transects were settled, one at the mean water level, one at the bankfull and a last one at the upper bank. Species occurrence was sampled every 20 cm along the transects, for a total of 126 points per transect, using the line-point intercept method (Bonham, 2013). At each point, all species intercepted by a vertical rod (or its upward projection) were recorded once during summer 2016 or 2017 (mid-June to mid-September).

Plant traits

To understand the variation of plant community structure, we characterized nine plant traits that have previously been shown to be strongly associated with establishment, persistence in the habitat and competition ecological mechanisms listed in Table 4.1 (McIntyre et al., 1999; Weiher et al., 1999; Westoby et al., 2002). In accordance with the LHS strategy scheme (Westoby, 1998), we retrieved plant specific leaf area (SLA), vegetative height and seed weight, to allow the comparison of strategies coping with persistence (resource acquisition), competitive ability and dispersal strategy. Additionally, strategies of vegetative propagation and seed dispersal were assessed from three traits : vegetative propagation capacity, seed dispersal vector and seedbank persistence (Table 4.1). Finally, ecological requirements were assessed based on tolerance to shade, life cycle and tolerance to soil moisture (Table 4.1). Trait values were retrieved from databases containing functional traits measured following standard procedures (Perez-Harguindeguy et al., 2016). Quantitative traits (SLA, vegetative height and seed weight) were extracted from the TRY database (Kattge et al., 2011) while qualitative traits were obtained from the TOPIC database (Aubin et al., 2012), except for the tolerance to soil moisture taken from the wetland indicator status of the governmental plant classification (Ministère du Développement Durable, de l'Environnement et des Parcs, 2008) and the Plant database (USDA, 2015).

Traits values were collected for the 80 % most abundant species at each site (values documented for 283 species out of 454 in total) and CWM were quantified only when trait information was available for at least 70 % of the species (See completed values, Table 4.1). For different values associated to a single trait of a particular species, we only consider values measured in similar conditions (examination of geographical coordinates) and we used the global mean after removing outliers (values three standard deviations away from the mean).

Table 4.1. List and description of the nine plant traits selected to characterize the 283 plant species.

Code	Functional trait	Unit / Scale	Mecanism	Completed values (%)
SLA	Specific leaf area	mm ² / mg	Persistence	71
PlaHgt	Plant height	cm	Competition	93
SeedMs	Seed mass	mg	Establishment	93
VegPro	Vegetative propagation	NoVegRep: Seeds only VegRep: Possible, mostly by veg. repro.	Persistence	88
Hydro	Seed dispersal vector	Hydrochore: Yes/No	Establishment	100
Anemo		Anemochore: Yes/No		
Zoo		Zoochore: Yes/No		
SeedBk	Seed persistence in the seedbank	Trans: Transient SemiPers: Short-term persistent (< 5 years) Pers: Long-term persistent (> 5 years)	Establishment	70
ShaTol	Shade tolerance	Light: Shade-intolerant SemiShade: Semi-tolerant Shade: Shade-tolerant	Competition	92
LifeCy	Life cycle and form	GrPer: Perennial graminoid FoAnn: Annual forb FoPer: Perennial forb	Persistence	100
SMoTol	Soil moisture tolerance	FACU: Usually in upland FAC: Occur in wetlands and uplands FACW: Usually in wetlands OBL: Exclusive wetland species	Persistence	100

Environmental data

A total of twelve variables were measured to describe the environmental characteristics of sites and to assess their effect on plant community traits of bioengineered and natural sites (Table 4.2). These variables were related to landscape variables mostly related to land-uses and local variables linked to hydrological context and edaphic conditions at each site.

For landscape variables, the sub-catchment boundary upstream of each sampling site was first determined using a digital elevation model. Then, the sub-catchment boundaries were overlaid on governmental georeferenced databases (Natural Resources Canada, 2017) to calculate the cover of each land-use (natural, urban and agricultural areas). We also measured their physico-chemical effects on the water (pH and conductivity). For local conditions, we estimated the flood intensity by comparison of the transect elevation along the bank. We

also used proxies of river flow characteristics, namely the flow speed and the river width. These variables describe the hydrological context of the local conditions. For edaphic conditions, we measured the proportion of clay in bank soils (determination on the field), the slope inclination and the slope aspect. Based on the last two variables, a heat index (HI) was calculated according to the following formula : $HI = \cos(\text{slope aspect} - 202.5) * \tan(\text{slope inclination})$, where 202.5° represents the warmest SSW aspect. The heat index is a measure of the xeric stress at the bank (Parker, 1988).

Table 4.2. List and description of the 12 environmental variables measured at the 32 sampled riparian sites.

Scales	Codes	Explanatory variables	Units
Landscape	natural	Proportion of natural habitats	%
	urban	Proportion of urban areas	%
	agriculture	Proportion of agricultural areas	%
	pH	Water pH	dimensionless
	conductivity	Water electrical conductivity	$\mu\text{S/cm}$
Local (hydrological context)	flood	Frequency of annual flood	Ordinal categories 1: flooded several times per year (mean water level) 2: flooded 1-2 years (bankfull level) 3: rarely or never flooded (upper bank)
	flow	Flow velocity	Ordinal categories from 1 (< 25 cm/s) to 3 (> 75 cm/s)
	width	River width at the mean water level	Ordinal categories 1: < 5 m 2: 5 – 10 m 3: 10 – 50 m 4: 50 – 100 m 5: 100 – 300 m 6: > 300 m
Local (edaphic conditions)	clay	Proportion of clay in bank soil	%
	slope	Mean riverbank slope inclination	degree
	exposition	Slope aspect	degree
	HI	Heat Index	dimensionless

Data analysis

Riparian communities were characterized using three taxonomic and nine functional metrics. For each site, we calculated species richness, Shannon index and Local Contribution to Bêta Diversity (LCBD; Anderson et al., 2011) as diversity estimates. Local Contribution to Bêta Diversity represents the uniqueness of the plant community in terms of species composition, and therefore is an appropriate β -diversity estimate when no gradient is studied. For traits, we calculated CWM of the nine selected traits separately, by multiplication of the species-by-site abundance matrix and the standardized species-by-trait matrix.

To assess plant compositional and functional differences between bioengineered and natural riverbanks we first compared the three diversity estimates and the CWM between the two types of site. For diversity estimates, we compared the mean values between types of site using a Tukey honest significant difference. For leaf-height-seed (LHS) traits, we permuted CWM between types of site and calculated functional overlap as the percentage of the common area to both trait distributions, under a null hypothesis of no functional difference between types of site (Geange et al., 2011). We simulated 10 000 null overlap values and compared them to the observed overlap with actual trait CWM, with a significance threshold of 0.05. For other (non-quantitative) traits, we performed χ^2 tests to assess differences in CWM between the two types of site. Vegetative height and seed weight were log-transformed prior to analyses to achieve normal distribution.

Second, we tested if plant taxonomic and functional structure was mostly driven by landscape or local (hydrological or edaphic) variables within each type of site, also taking in consideration the effect of the time since stabilization completion. We quantified the relative contribution of each category of variables using the multiple coefficient of determination (R^2_{adj}) through variation partitioning (Peres-Neto et al., 2006). This analysis framework is highly recommended in plant trait approach to allow control and comparison of environmental variables at various scales (Wesuls et al., 2012). The proportion of natural habitats was removed from variation partitioning as the information was already expressed in the sum of urban and agricultural areas. Environmental variables expressed as proportions (land-uses, clay proportion in soil) were logit-transformed ($\text{logit}(\text{proportion}) = \ln(\text{proportion}/1-\text{proportion})$) and all explanatory variables were standardized. The significance of each fraction was obtained by 10 000 permutations.

Third, we evaluated differences in trait-environment relationships between bioengineered and natural riverbanks. For this, we analyzed changes in diversity estimates and CWM on significant category of variables with standardized effect sizes. Calculating standardized effect size on parsimonious models allowed us to compare the magnitude and the directionality of the role of environmental drivers in shaping the traits of riparian plant communities between bioengineered and natural sites. To obtain parsimonious models among each fraction, a stepwise procedure was conducted among the environmental variables of the significant fractions (obtained from the variation partitioning), using the Akaike information criterion (AIC) and the two stopping criteria of Blanchet et al. (2008).

All statistical analyses were conducted with R version 3.3.2 (R Core Team, 2015). More precisely, we used the function `specnumber`, `diversity` and `varpart` in the `vegan` package for alpha diversity estimates and variation partitioning (Oksanen et al., 2018), the function `beta.div` in the `adespatial` package for beta diversity estimates (Dray et al., 2017) and the function `dbFD` in the `FD` package for CWM computations (Laliberté et al., 2014).

Results

Functional differences

Diversity estimates were consistent between bioengineered and natural sites, while four community-level traits over the nine investigated differed between the two types of site (Figure 4.1). Regarding LHS traits, riparian communities of bioengineered sites were characterized by a higher seed weight than the one found in natural sites (Figure 4.1f). SLA and vegetative height did not differ between the two types of site, although SLA was slightly higher at bioengineered sites. Plant communities of both types of site were mainly dominated by species with vegetative propagation ability, with this strategy slightly more associated with natural sites than bioengineered sites (1.3 times more proportion of species with vegetative propagation ability, Figure 4.1g).

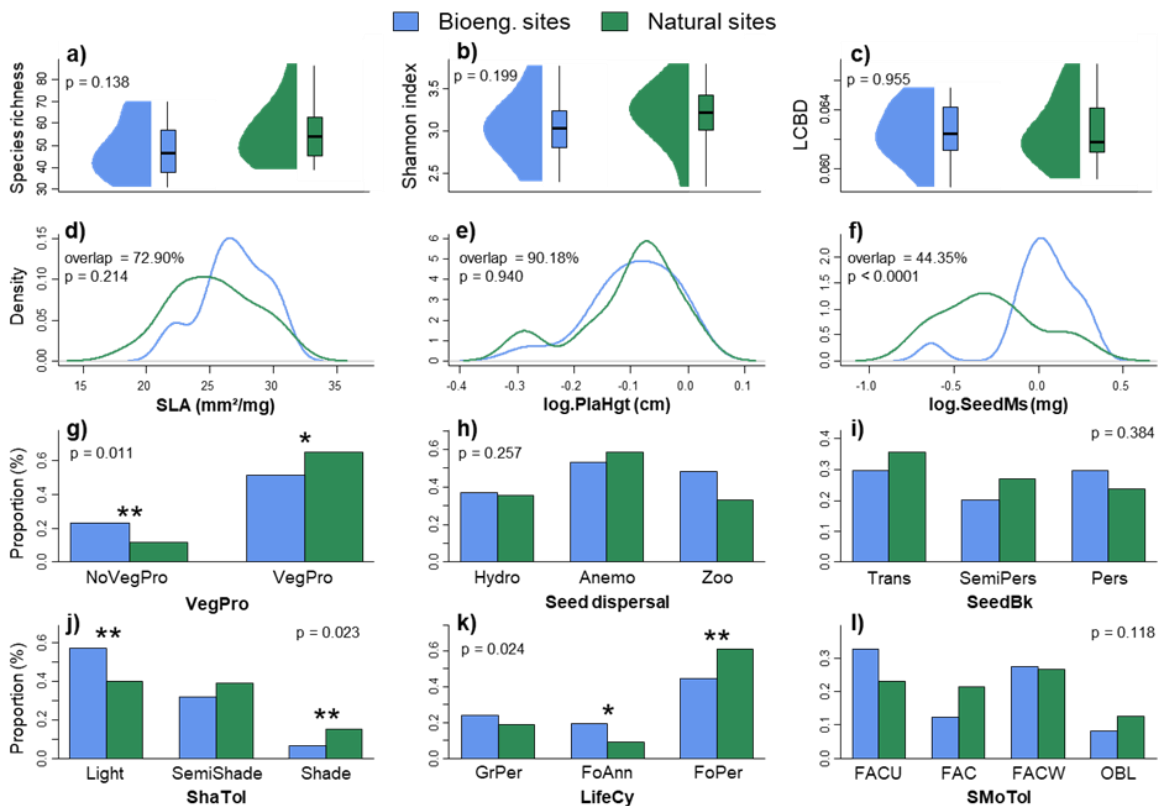


Figure 4.1. Differences of three diversity estimates and plant trait CWM between bioengineered (blue; n=16) and natural (green; n=16) riparian sites. The p-values for natural-bioengineered differences in CWM distributions were obtained from Tukey HSD tests for diversity estimates, a null model approach for leaf-height-seed traits and χ^2 tests for the others.

Dispersal vector and seedbank persistence did not differ between the two types of site (Figure 4.1h,i). Regarding ecological requirements, plant communities were dominated by light-tolerant and perennial forb species in both types of site but those from bioengineered sites had 2.3 times less shade-tolerant species and 1.4 times less perennial species (Figure 4.1j,k). Difference in tolerance to soil moisture was not detected in either bioengineering or natural sites (Figure 4.1l).

Multiscale drivers of plant functional structure

Overall, most important differences in CWM between the two types of site through landscape and local variables were for plant height (Figure 4.2e), seed mass (Figure 4.2f), anemochory and zoochory dispersion (Figure 4.2h), tolerance to shade (Figure 4.2j) and life cycle (Figure 4.2k), with 2 to 3.5 times more of variation explained in one type of site compared to the other. All variables explained 20 % more variation in diversity estimates in bioengineered sites compared to those in natural sites, though the relations were weak and mainly driven by hydrological context (Figure 4.2a,b,c). On average, landscape variables explained more variation in bioengineered sites compared to natural sites for zoochory (22 % in bioengineered and 19 % in natural sites, Figure 4.2h) and seedbank (18 % and 12 %, Figure 4.2i). On the contrary, more variation was explained by landscape variables in natural sites compared to bioengineered sites for plant height (28 % in bioengineered and 47 % in natural sites, Figure 4.2e), tolerance to shade (13 % and 20 %, Figure 4.2j) and to soil moisture (0 % and 22 %, Figure 4.2l). Local variables linked to hydrological context explained more variation of CWM in natural sites than in bioengineered sites : vegetative propagation (15 % in bioengineered sites and 20 % in natural sites, Figure 4.2g), tolerance to shade (13 % and 20 %, Figure 4.2j) and life cycle (15 % and 24 %, Figure 4.2k). Local conditions linked to edaphic conditions explained a low part of variation in traits, for both bioengineered and natural sites. The effect of time (computed only for bioengineered sites) captured variation of seed-linked traits (seed mass, anemochory and zoochory, Figure 4.2f,h).

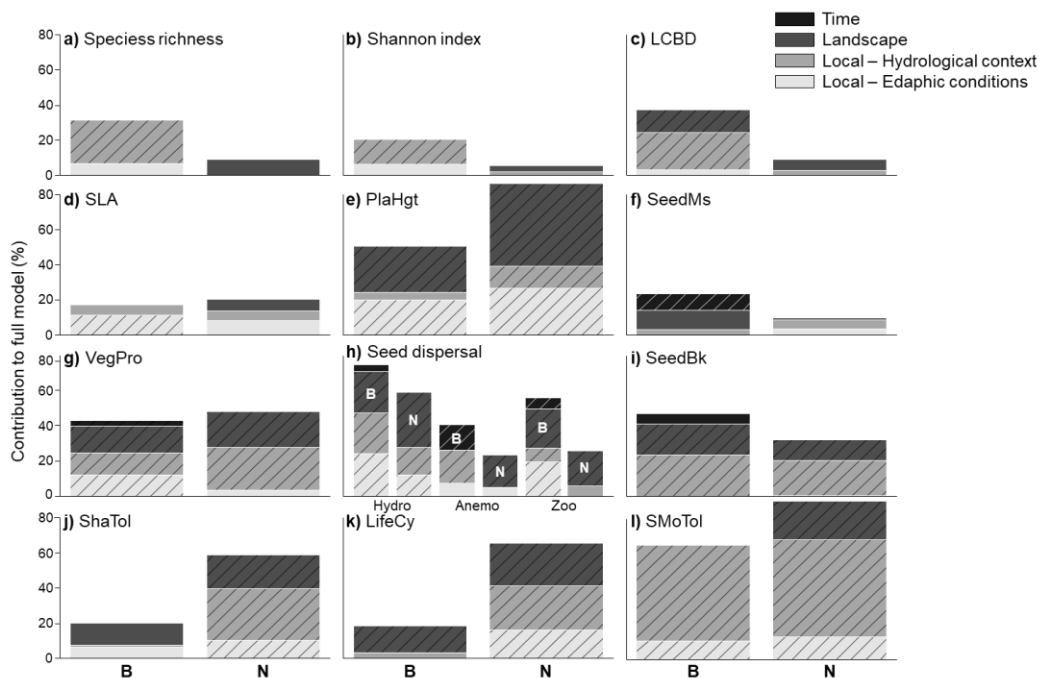


Figure 4.2. Variation partitioning results of the distribution of diversity estimates and plant functional trait CWM for bioengineered (B) and natural (N) sites. Individual fraction of variation explained by the local conditions, the hydrological context, the landscape anthropogenic disturbances or the time is measured by R^2_{adj} from redundancy analysis and it is hatched if it is statistically significant ($p < 0.05$).

Trait-environment relationships

Stream hydrology exerted strong effects on diversity estimates, with alpha-diversity (species richness and Shannon index) being negatively correlated to flow speed in natural sites and to river width in bioengineered sites (Figure 4.3a,b,c). Large variations in trait-environment relationships were detected between bioengineered sites and natural riparian forests. On average, CWM plant traits in bioengineered sites differed significantly with the landscape. Seed mass and seedbank decreased (Figure 4.3f,i), vegetative propagation and tolerance to shade increased with proportion of urban areas (Figure 4.3g,j), while there were no effect on these CWM in natural sites. Vegetative propagation decreased with flood (Figure 4.3g), while seedbank and tolerance to soil moisture strongly increased with flood, in both types of site (Figure 4.3i,l). Tolerance to shade and life cycle decreased with flood variable in natural sites, but not in bioengineered sites (Figure 4.3j,k). Specific leaf area, tolerance to shade and life cycle decreased with bank slope in natural sites, with no effect or increasing trend in bioengineered sites (Figure 4.3d,j,k). All seed dispersal vector (hydrochory, anemochory and zoochory proportions) decreased with landscape and local variables at bioengineered sites, except increasing effect of time on anemochory in bioengineered sites and effect of heat index (HI) on hydrochory in natural sites (Figure 4.3h).

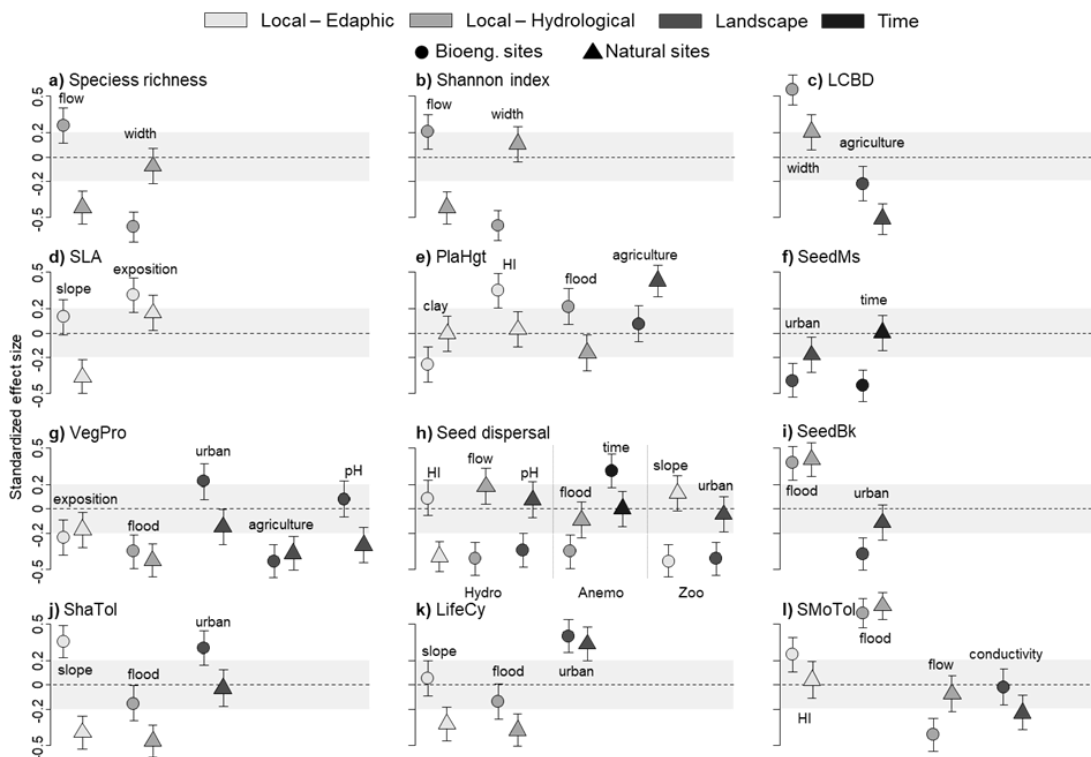


Figure 4.3. Standardized effect sizes of significant environmental variables after model selection on diversity estimates and plant functional trait CWMs, for bioengineered and natural sites. Points are standardized effect sizes and bars are their standard error. The further away a point is from the zero line, the stronger was the effect of the variable. Both explanatory and explained variables were standardized, and are thus comparable. Points included in the shaded area [-0.2;0.2] represent poor standardized effect size while points apart from the shaded area represent medium to strong standardized effect size.

Among contrasting trait-environment relationships between the two types of site, four environmental variables (and time) were particularly redundant (Figure 4.3) : the proportion of urban and agricultural areas, the flood frequency, the bank slope and the heat index. Among CWM significantly differing between bioengineered and natural sites (Figure 4.1), differences between the two types of site were imputable to four environmental variables (Figure 4.4). Seed mass significantly decreased through time in bioengineered sites, and approached a CWM value of natural sites after approximately fifteen years. Vegetative propagation ability in bioengineered sites decreased with higher proportion of agricultural areas in the catchment, varying from 80 % in low to 60 % in high impacted catchments. Flood frequency strongly decreasing the proportion of tolerance to shade in natural sites, from around 26 % to around 8 % of shade-tolerant species, but did not change tolerance to shade in bioengineered sites. Finally, the proportion of perennial forbs increased with the slope inclination and the proportion of urban areas in the catchment, only in bioengineered sites.

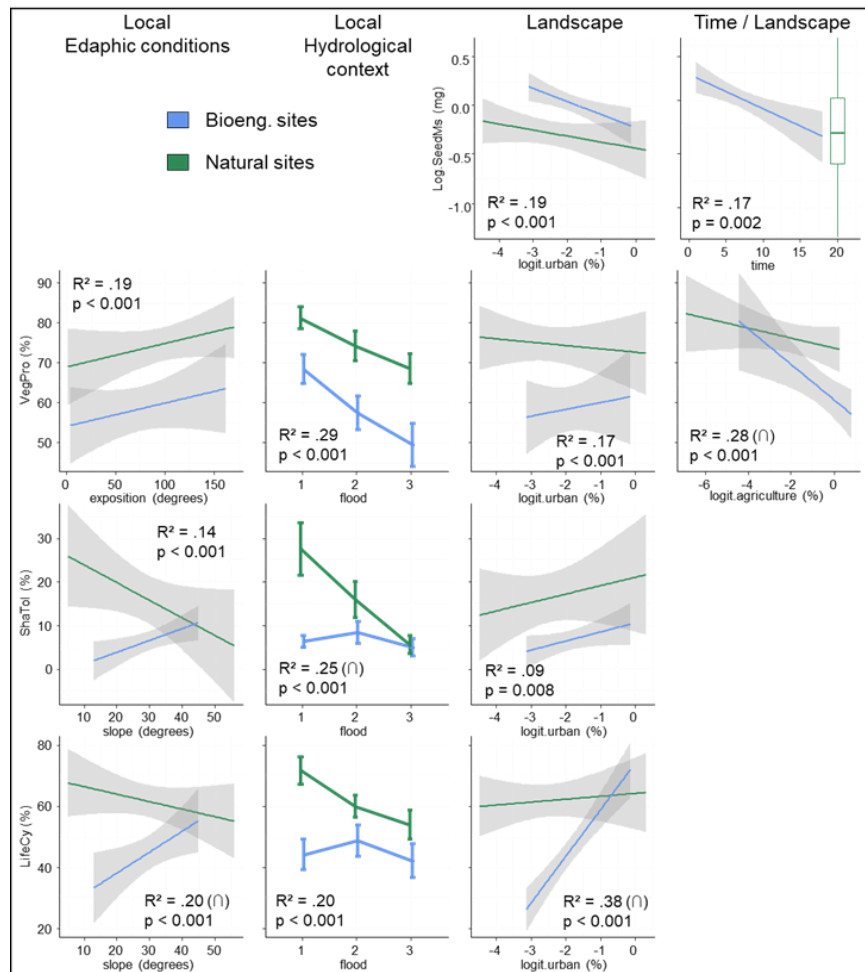


Figure 4.4. Variation in plant functional trait CWM with significantly different values between bioengineered natural sites in relation to a set of select explanatory variables after model selection. Variance is represented by the 95% confidence interval (shaded areas) for quantitative explanatory variables and standard error bars for qualitative explanatory variable. Adjusted coefficient of correlation (R²) of the linear model 'Variable x Type of site' with significant interaction (∩) and p-value are provided.

Some similarities in the response of community-level traits to the environment were however found between the two types of site. Anthropized catchment promoted small seeds and high tolerance to shade (Figure 4.4). High flood frequency promoted low vegetative propagation and annual life cycle. Bank exposition promoted high vegetative propagation ability.

Discussion

This study provides an informative characterization on the trait-environment relationships shaping plant communities in bioengineered sites, in comparison with natural sites. For most of the trait investigated, different environmental drivers determined community-level traits between the two types of site, evidencing distinct ecological processes in bioengineering reaches. Among bioengineered sites, plant communities were characterized by heavier seeds as well as trait values reflecting a ruderal strategy : low vegetative propagation, low tolerance to shade and shorter life cycle. Community-level traits of vegetation along bioengineered sites predominantly responded to landscape-scale variables (especially proportion of urban and agriculture in the upstream catchment), while in natural sites hydrological context and local edaphic conditions were the most influent. These results notably suggest plant dispersal and colonization ability as key determinants of riparian community along bioengineered sites, but hydrological disturbances and autogenous processes (like interspecific competition) among natural sites.

Response of functional composition

We showed that the vegetation from bioengineered sites was characterized by heavier seed, compared to natural sites. Seed features (mass and size) represent trade-offs along a colonization/competition gradient where large-seeded species are superior competitors but inferior colonizers (Turnbull et al., 2004). They also have been shown to penetrate deeply through soil layers and thus to have a higher survival rate and a better establishment capacity (Dalling & Hubbell, 2002; Moles & Westoby, 2004). Thus, our results suggest that assembly processes at bioengineered sites filtered species on their ability to establish on the riverbank. Heavier seeds at bioengineered sites also suggests that wind dispersal (which negatively correlates with seed mass; Stromberg et al., 2008) does not promote recolonization after a restoration project. This result contrasts with the review of Soons (2006) who found a high frequency of anemochorous species in newly restoration of wetland habitats. Water-dispersal process is usually a key factor shaping riparian plant communities (Bourgeois et al., 2016a; Nilsson et al., 2010). In our study, we did not explicitly detect this hypothesized pattern. We believe that it could be explained by the lack of germination niche in bioengineered sites due to the rapid and extended substrate colonization and root elongation of willow shrubs (Corenblit et al., 2009; Karrenberg et al., 2002).

The functional composition of bioengineered sites includes less vegetative propagation, less tolerance to shade and more annuals. Shade intolerant short-lived species are usually characteristic of ruderal species (Grime,

1979). Previous authors have found that small-scale vegetation restoration measures favored ruderal plants on riparian habitats (Göthe et al., 2016; Salinas & Guirado, 2002). Göthe et al. (2016) and Salinas and Guirado (2002) justified this finding by the fact that restored sites were new and open habitats available for the colonization and unpredictable over time through flood disturbances. Our results therefore suggest that bioengineered sites are still in a colonization stage, and not yet reached mature states. Surprisingly, and contrary to our hypotheses, dense stands of willow shrubs do not outcompete species with low tolerance to shade. We believe that this is most probably due to the temporal lag between the arrival of ruderal species and their replacement by more adapted species into willow stands after canopy closure.

Plant communities from natural sites were characterized by lower seed mass and high capacity to propagate vegetatively. Disturbance frequency is typically high in riparian habitats and species are usually filtered on their ability to regenerate and recolonize rapidly following a disturbance (Barrat-Segretain et al., 1999). Such properties described 'endurers' (sensu Naiman & Decamps, 1997), riparian plants that can cope with physical disturbances from floods and ice. Moreover, functional composition of natural sites was characterized by small seed mass. This result is not surprising since the frequent flood disturbances occurring in riparian areas may promote species with long dispersal distance, allowing seeds released to disperse far enough to avoid disturbance (Pausas & Lavorel, 2003; Stromberg & Boudell, 2013). Hence, following Grime typology (1979), our results suggest a shift in successful plant strategy in bioengineered sites compared to natural ones, from R-strategists to S-strategists respectively.

Trait-environment relationships

The functional composition at bioengineered sites were mostly explained by the landscape composition and that of natural sites by local properties, namely flood frequency and slope. Riparian plant community response to landscape processes along bioengineered riverbanks most likely reflects intensive land-use in the catchment. Indeed, land-use often strongly determined the species pool available for spontaneous recolonization at the local scale (Allan, 2004; Fischer & Lindenmayer, 2007). In line with our results, Planty-Tabacchi et al. (1996) found an increase of ruderal species in riparian plant communities as a sign of increasing human activities along French and American streams. Moreover, Palma et al. (2017) showed that large seed mass was among key trait influencing the ability of species to colonize urbanized landscapes. Yet, the decreasing of seed mass CWM over time along bioengineered sites may suggest plant succession foster communities functionally closer to those of natural sites. Hence, with time, autogenous processes overcome exogenous ones along bioengineered sites.

In natural sites, differences in CWM values for tolerance to shade and life cycle were negatively related to the flood frequency. This result confirms the classic ecophysiological trade-off between environmental stresses as a key factor structuring communities (Niinemets & Valladares, 2006). However, functional composition did not

seem to be recreated in vegetation of bioengineered sites, possibly because of the dominance of ruderal species. Interestingly, while no differences were found in diversity estimates between bioengineered and natural sites, it seemed that those of natural sites were not related to any landscape or local variables in the variation partitioning. This finding could be linked to some stochastic processes at play in natural sites, as suggested by theoretical studies (see Camporeale & Ridolfi, 2006).

Of the twelve environmental variables tested in our study, only a few were selected to explain functional composition of bioengineered and natural sites. Hence, despite discrepancies in trait-environment relationships between bioengineered and natural sites, similar environmental determinants were detected. Low vegetative propagation (mainly in bioengineered sites) and transient seedbank were found in riverbanks largely influenced by anthropized upstream catchment. Low vegetative propagation, low tolerance to shade and annual life cycle were induced by high flood frequency. Some authors stressed the importance of considering both scales (landscape and local) for freshwater conservation planning (Davis et al., 2015). The small subset of landscape and local variables found explicative of functional composition should therefore be characterized in preliminary phases of vegetation restoration operations.

Interestingly, for some traits, no difference in CWM was detected between bioengineered and natural sites, although they responded to different environmental drivers in each type of site. It is likely that some important variables were missing here to explain the functional composition. However, this result could also reflect that bioengineered sites are still in a transitional phase toward a state of natural sites, and that the functional structure of plant communities has not yet adjust to ecological processes.

Implications for riverbanks restored by bioengineering techniques

Although many previous studies have examined plant functional trait variation in riparian ecosystems (Kyle & Leishman, 2009; Nilsson et al., 1994; Schwoertzig et al., 2016), only some of them have investigated plant functional traits in restored riverbanks (Fraaije et al., 2019; Janssen et al., 2019), and only a few have examined such a broad suite of functional traits and their relationships with environment (Göthe et al., 2016; Tabacchi et al., 2019). In bioengineered sites, the predominance of ruderals and the major response of community-level plant traits to landscape-scale factors notably suggest that vegetation in these sites is mostly driven by colonization processes. Yet, with time, plant communities shifted from species with heavy seeds to species with light anemochorous seeds demonstrating restoration success strongly depend on temporal dynamics. Such temporal dynamics could also allow bioengineered riverbanks to recover the functional and resilient characteristics of natural riparian habitats under the major influence of hydrological connectivity (Bourgeois et al., 2016a; Schwoertzig et al., 2016). Our study also stresses the importance for restoration planning scheme to include the landscape scale determinants (e.g. urban and agricultural areas) in order to optimize the ecological

value of restored sites. Finally, our results indicate that flood frequency and bank slope inclination were the main hydrological and local determinants explaining functional differences between bioengineered and natural sites. This finding emphasizes the importance of choosing relevant bioengineering designs for adapted local conditions (e.g. smooth slope) affecting the functional composition at restored sites.

Acknowledgments

This project was funded by a research grant from the Fonds de Recherche du Québec – Nature et Technologies (FRQNT), the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) and Groupe PleineTerre Inc. through a BMP Innovation scholarship to M. Tisserant. We would also like to thank the Ministère des Transports du Québec, the Ministère des Relations Internationales et de la Francophonie du Québec, the Ministère des Affaires étrangères et du Développement international of the République Française for financial support. Our thanks also to field assistants for data collection (A. Humbert, M. Castagni and Matisse Petit-Prost).

References

- Allan J.D. 2004. Landscapes and riverscapes: the influence of land use on stream ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35, 257–284.
- Anderson M.J., Crist T.O., Chase J.M., Vellend M., Inouye B.D., Freestone A.L., Sanders N.J., Cornell H.V., Comita L.S., Davies K.F., Harrison S.P., Kraft N.J.B., Stegen J.C. & Swenson N.G. 2011. Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters* 14, 19–28.
- Aubin I., Messier C., Gachet S., Lawrence K., McKenney D., Arseneault A., Bell W., De Grandpré L., Shipley B. & Ricard J.P. 2012. TOPIC—traits of plants in Canada. Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Sault Ste. Marie, Ontario. URL: <http://topic.nrcan.gc.ca>.
- Barrat-Segretain M.-H., Henry C.P. & Bornette G. 1999. Regeneration and colonization of aquatic plant fragments in relation to the disturbance frequency of their habitats. *Archiv für Hydrobiologie* 111–127.
- Bejarano M.D., Nilsson C. & Aguiar F.C. 2018. Riparian plant guilds become simpler and most likely fewer following flow regulation. *Journal of Applied Ecology* 55, 365–376.
- Bello F. de, Lavorel S., Lavergne S., Albert C.H., Boulangeat I., Mazel F. & Thuiller W. 2013. Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: a case study in the French Alps. *Ecography* 36, 393–402.
- Blanchet F. G., Legendre P. & Borcard D. 2008. Forward selection of explanatory variables. *Ecology*, 89(9), 2623–2632.
- Bonham C.D. 2013. *Measurements for terrestrial vegetation*, Second Edition. John Wiley & Sons, New York, 264 p.
- Bourgeois B., González E., Vanasse A., Aubin I. & Poulin M. 2016a. Spatial processes structuring riparian plant communities in agroecosystems: implications for restoration. *Ecological Applications* 26, 2103–2115.
- Bourgeois B., Vanasse A., González E., Andersen R. & Poulin M. 2016b. Threshold dynamics in plant succession after tree planting in agricultural riparian zones. *Journal of Applied Ecology* 53, 1704–1713.
- Boyer C., Chaumont D., Chartier I. & Roy A.G. 2010. Impact of climate change on the hydrology of St. Lawrence tributaries. *Journal of Hydrology* 384, 65–83.
- Bruno D., Belmar O., Sánchez-Fernández D., Guareschi S., Millán A. & Velasco J. 2014. Responses of Mediterranean aquatic and riparian communities to human pressures at different spatial scales. *Ecological Indicators* 45, 456–464.
- Burton M.L., Samuelson L.J. & Pan S. 2005. Riparian woody plant diversity and forest structure along an urban-rural gradient. *Urban Ecosystems* 8, 93–106.
- Camporeale C. & Ridolfi L. 2006. Riparian vegetation distribution induced by river flow variability: A stochastic approach. *Water resources research* 42.
- Carmona C.P., de Bello F., Mason N.W. & Lepš J. 2016. Traits without borders: integrating functional diversity across scales. *Trends in ecology & evolution* 31, 382–394.
- Catford J.A. & Jansson R. 2014. Drowned, buried and carried away: effects of plant traits on the distribution of native and alien species in riparian ecosystems. *New Phytol* 204, 19–36.
- Cavallé P., Ducasse L., Breton V., Dommangeat F., Tabacchi E. & Evette A. 2015. Functional and taxonomic plant diversity for riverbank protection works: Bioengineering techniques close to natural banks and beyond hard engineering. *Journal of Environmental Management* 151, 65–75.

- Corenblit D., Steiger J., Gurnell A.M. & Naiman R.J. 2009. Plants intertwine fluvial landform dynamics with ecological succession and natural selection: a niche construction perspective for riparian systems. *Global Ecology and Biogeography* 18, 507–520.
- Dalling J.W. & Hubbell S.P. 2002. Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology* 90, 557–568.
- Davis J., O'Grady A.P., Dale A., Arthington A.H., Gell P.A., Driver P.D., Bond N., Casanova M., Finlayson M., Watts R.J., Capon S.J., Nagelkerken I., Tingley R., Fry B., Page T.J. & Specht A. 2015. When trends intersect: The challenge of protecting freshwater ecosystems under multiple land use and hydrological intensification scenarios. *Science of the Total Environment* 534, 65–78.
- Díaz S., Kattge J., Cornelissen J.H., Wright I.J., Lavorel S., Dray S., Reu B., Kleyer M., Wirth C. & Prentice I.C. 2016. The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529, 167.
- Dray S., Blanchet G., Borcard D., Guénard G., Jombart T., Larocque G., Legendre P., Madi N. & Wagner H.H. 2017. *adespatial: Multivariate Multiscale Spatial Analysis*.
- Fischer J. & Lindenmayer D.B. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 16, 265–280.
- Fraaije R.G.A., Poupin C., Verhoeven J.T.A. & Soons M.B. 2019. Functional responses of aquatic and riparian vegetation to hydrogeomorphic restoration of channelized lowland streams and their valleys. *Journal of Applied Ecology* 56, 1007–1018.
- Geange S.W., Pledger S., Burns K.C. & Shima J.S. 2011. A unified analysis of niche overlap incorporating data of different types. *Methods in Ecology and Evolution* 2, 175–184.
- George L.O. & Bazzaz F.A. 2003. The herbaceous layer as a filter determining spatial pattern in forest tree regeneration. *The herbaceous layer in forests of eastern North America* 265–282.
- González E., Sher A.A., Tabacchi E., Masip A. & Poulin M. 2015. Restoration of riparian vegetation: A global review of implementation and evaluation approaches in the international, peer-reviewed literature. *Journal of Environmental Management* 158, 85–94.
- Göthe E., Timmermann A., Januschke K. & Baattrup-Pedersen A. 2016. Structural and functional responses of floodplain vegetation to stream ecosystem restoration. *Hydrobiologia* 769, 79–92.
- Grime J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. Plant strategies and vegetation processes.
- Janssen P., Cavaillé P., Bray F. & Evette A. 2019. Soil bioengineering techniques enhance riparian habitat quality and multi-taxonomic diversity in the foothills of the Alps and Jura Mountains. *Ecological Engineering* 133, 1–9.
- Karrenberg S., Edwards P.J. & Kollmann J. 2002. The life history of Salicaceae living in the active zone of floodplains. *Freshwater Biology* 47, 733–748.
- Kattge J., Diaz S., Lavorel S., Prentice I.C., Leadley P., Bönsch G., Garnier E., Westoby M., Reich P.B. & Wright I.J. 2011. TRY—a global database of plant traits. *Global change biology* 17, 2905–2935.
- Kuglerová L., Jansson R., Sponseller R.A., Laudon H. & Malm-Renöfält B. 2015. Local and regional processes determine plant species richness in a river-network metacommunity. *Ecology* 96, 381–391.
- Kuzovkina Y.A. & Quigley M.F. 2005. Willows beyond wetlands: uses of *Salix* L. species for environmental projects. *Water, Air, and Soil Pollution* 162, 183–204.
- Kyle G. & Leishman M.R. 2009. Plant functional trait variation in relation to riparian geomorphology: The importance of disturbance. *Austral Ecology* 34, 793–804.

- Labiberté E., Legendre P. & Shipley B. 2014. FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology.
- Lavorel S., Grigulis K., Lamarque P., Colace M.-P., Garden D., Girel J., Pellet G. & Douzet R. 2011. Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology* 99, 135–147.
- Levine J.M. 1999. Indirect facilitation: evidence and predictions from a riparian community. *Ecology* 80, 1762–1769.
- Li M.-H. & Eddleman K.E. 2002. Biotechnical engineering as an alternative to traditional engineering methods: A biotechnical streambank stabilization design approach. *Landscape and Urban Planning* 60, 225–242.
- Lite S.J., Bagstad K.J. & Stromberg J.C. 2005. Riparian plant species richness along lateral and longitudinal gradients of water stress and flood disturbance San Pedro River, Arizona, USA. *Journal of Arid Environments* 63, 785–813.
- Mayfield M.M., Bonser S.P., Morgan J.W., Aubin I., McNamara S. & Vesik P.A. 2010. What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. *Global Ecology and Biogeography* 19, 423–431.
- McIntyre S., Lavorel S., Landsberg J. & Forbes T.D.A. 1999. Disturbance response in vegetation—towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science* 10, 621–630.
- Merritt D.M., Scott M.L., LeRoy Poff N., Auble G.T. & Lytle D.A. 2010. Theory, methods and tools for determining environmental flows for riparian vegetation: riparian vegetation-flow response guilds. *Freshwater Biology* 55, 206–225.
- Ministère du développement durable, de l'environnement et de la lutte contre les changements climatiques. 2019. Normales climatiques du Québec. URL: <http://www.environnement.gouv.qc.ca/climat/normales/index>.
- Ministère du Développement Durable, de l'Environnement et des Parcs. 2008, version révisée 2015. Politique de protection des rives, du littoral et des plaines inondables, *Note explicative sur la ligne naturelle des hautes eaux: la méthode botanique experte*. 9 pages + annexes.
- Moles A.T. & Westoby M. 2004. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *Journal of Ecology* 92, 372–383.
- Naiman R.J. & Decamps H. 1997. The ecology of interfaces: riparian zones. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28, 621–658.
- Natural Resources Canada. 2017. 2010 Land Cover of North America at 30 meters. Canada Center for Remote Sensing, Canada Center for Mapping and Earth Observation. URL: <http://www.ccc.org/tools-and-resources/north-american-environmental-atlas/land-cover-and-land-cover-change>
- Niinemets Ü. & Valladares F. 2006. Tolerance to shade, drought and waterlogging of temperate Northern hemisphere trees and shrubs. *Ecological Monographs* 76, 521–547.
- Nilsson C., Brown R.L., Jansson R. & Merritt D.M. 2010. The role of hydrochory in structuring riparian and wetland vegetation. *Biological Reviews* 85, 837–858.
- Nilsson C., Ekblad A., Dynesius M., Backe S., Gardfjell M., Carlberg B., Hellqvist S. & Jansson R. 1994. A comparison of species richness and traits of riparian plants between a main river channel and its tributaries. *Journal of Ecology* 82, 281–295.
- Oksanen J., Blanchet G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlinn D., Minchin P.R., O'Hara R.B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H.H., Szoecs E. & Wagner H. 2018. vegan: community ecology package. R package version 1.17-4. <http://cran.r-project.org/package=vegan>

- Pakeman R.J. 2011. Functional diversity indices reveal the impacts of land use intensification on plant community assembly. *Journal of Ecology* 99, 1143–1151.
- Palma E., Catford J.A., Corlett R.T., Duncan R.P., Hahs A.K., McCarthy M.A., McDonnell M.J., Thompson K., Williams N.S.G. & Vesk P.A. 2017. Functional trait changes in the floras of 11 cities across the globe in response to urbanization. *Ecography* 40, 875–886.
- Parde M. 1955. *Fleuves et rivières*, Paris, A. Librairie Armand Colin.
- Parker K.C. 1988. Environmental relationships and vegetation associates of columnar cacti in the northern Sonoran Desert. *Vegetatio* 78, 125–140.
- Pausas J.G. & Lavorel S. 2003. A hierarchical deductive approach for functional types in disturbed ecosystems. *Journal of Vegetation Science* 14, 409–416.
- Pellerin S. & Poulin M. 2013. Analyse de la situation des milieux humides au Québec et recommandations à des fins de conservation et de gestion durable. Rapport final présenté au Ministère du développement durable, de l'environnement, de la faune et des parcs.
- Peres-Neto P.R., Legendre P., Dray S. & Borcard D. 2006. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology* 87, 2614–2625.
- Perez-Harguindeguy N., Diaz S., Garnier E., Lavorel S., Poorter H., Jaureguiberry P., Bret-Harte M.S., Cornwell W.K., Craine J.M. & Gurvich D.E. 2016. Corrigendum to: new handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of botany* 64, 715–716.
- Perring M.P., Standish R.J., Price J.N., Craig M.D., Erickson T.E., Ruthrof K.X., Whiteley A.S., Valentine L.E. & Hobbs R.J. 2015. Advances in restoration ecology: rising to the challenges of the coming decades. *Ecosphere* 6, art131.
- Planty-Tabacchi A.-M., Tabacchi E., Naiman R.J., Deferrari C. & Décamps H. 1996. Invasibility of Species-Rich Communities in Riparian Zones. *Conservation Biology* 10, 598–607.
- R Core Team. 2015. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for statistical computing, Vienna, Austria.
- Roberts M.R. 2004. Response of the herbaceous layer to natural disturbance in North American forests. *Canadian Journal of Botany* 82, 1273–1283.
- Salinas M.J. & Guirado J. 2002. Riparian plant restoration in summer-dry riverbeds of southeastern Spain. *Restoration Ecology* 10, 695–702.
- Schmitt K., Schäffer M., Koop J. & Symmank L. 2018. River bank stabilisation by bioengineering: potentials for ecological diversity. *Journal of Applied Water Engineering and Research* 6, 262–273.
- Schwoertzig E., Poulin N., Hardion L. & Trémolières M. 2016. Plant ecological traits highlight the effects of landscape on riparian plant communities along an urban–rural gradient. *Ecological Indicators* 61, 568–576.
- Soons M.B. 2006. Wind dispersal in freshwater wetlands: knowledge for conservation and restoration. *Applied Vegetation Science* 9, 271–278.
- Stromberg J.C. & Boudell J.A. 2013. Floods, drought, and seed mass of riparian plant species. *Journal of Arid Environments* 97, 99–107.
- Stromberg J.C., Boudell J.A. & Hazelton A.F. 2008. Differences in seed mass between hydric and xeric plants influence seed bank dynamics in a dryland riparian ecosystem. *Functional Ecology* 22, 205–212.
- Tabacchi E., Gonzalez E., Corenblit D., Garófano-Gómez V., Planty-Tabacchi A.-M. & Steiger J. 2019. Species composition and plant traits: Characterization of the biogeomorphological succession within contrasting river corridors. *River Research and Applications*.

- Tisserant M., Bourgeois B., González E., Evette A. & Poulin M. In Preparation. Controlling erosion while promoting plant biodiversity: a comparison of riverbank stabilization techniques. Manuscript non published.
- Tisserant M., Janssen P., Evette A., González E., Cavaillé P. & Poulin M. 2020. Diversity and succession of riparian communities along riverbanks bioengineered for erosion control: a case study in the foothills of the Alps and the Jura Mountains. *Journal of Environmental Management*.
- Turnbull L.A., Coomes D., Hector A. & Rees M. 2004. Seed mass and the competition/colonization trade-off: competitive interactions and spatial patterns in a guild of annual plants: Competition and spatial patterns in annuals. *Journal of Ecology* 92, 97–109.
- USDA. 2015. The PLANTS Database. National Plant Data Team, Greensboro, NC. URL: <http://plants.usda.gov>
- Violle C., Navas M.-L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I. & Garnier E. 2007. Let the Concept of Trait Be Functional!. *Oikos* 116, 882–92.
- Webb C.T., Hoeting J.A., Ames G.M., Pyne M.I. & LeRoy Poff N. 2010. A structured and dynamic framework to advance traits-based theory and prediction in ecology. *Ecology letters* 13, 267–283.
- Weiher E., Van Der Werf A., Thompson K., Roderick M., Garnier E. & Eriksson O. 1999. Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of vegetation science* 10, 609–620.
- Werden L.K., Becknell J.M. & Powers J.S. 2018. Edaphic factors, successional status and functional traits drive habitat associations of trees in naturally regenerating tropical dry forests. *Funct Ecol* 32, 2766–2776.
- Westoby M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and soil* 199, 213–227.
- Westoby M., Falster D.S., Moles A.T., Vesk P.A. & Wright I.J. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual review of ecology and systematics* 33, 125–159.
- Westoby M. & Wright I.J. 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 261–268.
- Wesuls D., Oldeland J. & Dray S. 2012. Disentangling plant trait responses to livestock grazing from spatio-temporal variation: the partial RLQ approach. *Journal of Vegetation Science* 23, 98–113.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Maxime Tisserant

Ce travail de doctorat repose principalement sur une approche holistique permettant de décrire et d'expliquer la diversité végétale riveraine le long d'un gradient de naturalité de berge (Figure 5.1). Le chapitre 1 résume l'effet du génie végétal à augmenter la richesse spécifique totale, d'espèces indigènes et hydrochores sur les berges comparativement au génie civil (avec toutefois un effet homogénéisant sur les communautés, et une dépendance à l'ordre du cours d'eau). Le chapitre 2 synthétise la dynamique temporelle des communautés végétales dans les berges stabilisées, en montrant un retour d'espèces compétitrices et tolérantes à l'ombre dans les ouvrages de génie végétal. Le chapitre 3 s'intéresse la réponse fonctionnelle de la végétation des berges de génie végétal et leurs déterminants environnementaux, par comparaison avec les berges naturelles. Il y est montré que les communautés végétales de berge de génie végétal sont structurées par des mécanismes de colonisation, et des processus agissant à l'échelle du bassin versant, alors que celles des berges naturelles sont contrôlées par les perturbations hydrologiques et des processus autogènes locaux. Dans cette conclusion générale, je synthétise brièvement les résultats de mes travaux pour ensuite donner des implications pratiques dans les aménagements de berge, avant de cibler certaines limites de mon étude et de proposer des perspectives de recherche.

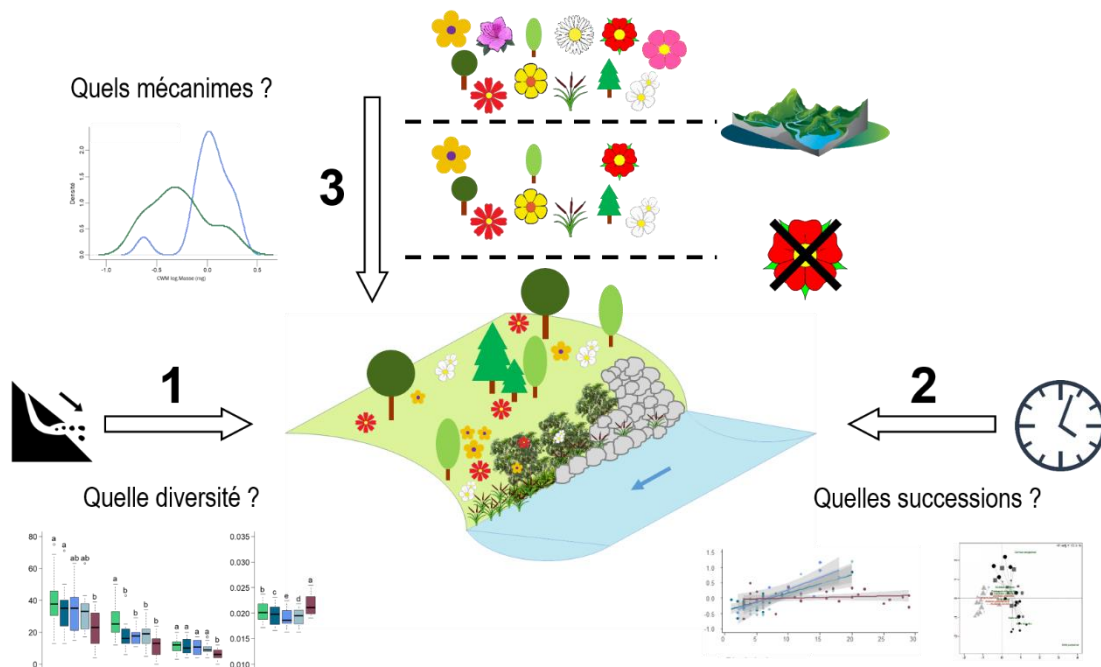


Figure 5.1. Principaux résultats replacés dans l'organisation générale de la thèse.

Synthèse des résultats et implications pour la restauration

Bien que conçus avant tout pour stabiliser la berge, les ouvrages de génie végétal offrent une véritable plus-value écologique, par rapport aux techniques traditionnelles comme les enrochements. Suite à mon étude, nous avons maintenant une image plus claire de cette contribution des ouvrages de génie végétal à la diversité des milieux riverains. Les techniques de génie végétal sont en effet bénéfiques à la diversité végétale, contrairement aux enrochements (Chapitre 1). Selon la typologie des ouvrages, on retrouve une diversité végétale croissante sur le gradient de naturalité, pour tous les groupes écologiques étudiés, bien que cet effet soit surtout visible sur le pied de berge. Des études précédentes ont déjà montré le potentiel du génie végétal (ou d'autres formes de protections de berge avec une valeur écologique ajoutée) à favoriser le retour d'une flore diversifiée sur les berges (voir par exemple Cavaillé et al., 2013; Schmitt et al., 2018; Wollny et al. 2019). De même, il a été démontré que le génie végétal restaure efficacement des conditions de l'habitat propices à l'établissement d'autres groupes taxonomiques (Januschke et al., 2011; Li et al., 2006). Cependant, la contribution des ouvrages de génie végétal à permettre le retour de groupes écologiques importants pour la conservation a rarement été étudiée. En accord avec la *Field of Dreams hypothesis* (Palmer et al., 1997), j'ai montré dans cette étude que les ouvrages de génie végétal abritaient une flore riche en espèces indigènes et hydrochores, et ce à tous les niveaux de berge. La diversité de ces groupes écologiques était souvent comparable à celle des berges naturelles. J'ai également mis en lumière la tendance du génie végétal à homogénéiser les berges stabilisées. Dans les ouvrages de génie végétal, de fortes densités de saules et de cornouiller sont nécessaires pour stabiliser la berge et la protéger contre l'érosion. En contrepartie, les conditions d'ombrage créées limitent le nombre d'espèces capable de s'établir dans les ouvrages, et peuvent expliquer cette diminution de l'originalité des sites, lorsque comparée à la flore riveraine à l'échelle régionale.

L'introduction d'espèces ligneuses de stade pionnier, comme les saules et les cornouillers, initiaient des processus de succession végétale assurant le retour d'espèces forestières (Chapitre 1 et 2). A travers les deux chronoséquences présentées dans cette thèse, j'ai donc pu démontrer que les techniques de génie végétal induisaient bien une succession végétale vers des stades post-pionniers (Figure 5.2). La croissance rapide des espèces implantées n'entravait pas l'établissement d'une flore riche sous la canopée et permettait le retour d'espèces tolérantes au stress dans les ouvrages, et cela même si ces espèces sont souvent peu compétitrices (Niinemets & Valladares, 2006).

Bien que la diversité végétale des communautés de berge stabilisée soit conditionnée par le type d'ouvrage, et par les processus de succession végétale, elle est également fortement influencée par les mécanismes de dispersion des graines, et par des processus spatiaux agissant à l'échelle du bassin versant (Chapitre 3). En effet, j'ai montré dans cette étude que les communautés de berges de génie végétal étaient surtout structurées par la capacité des espèces à s'établir sur l'ouvrage. Cohérent avec ce résultat, les communautés végétales

des ouvrages de génie végétal étaient surtout influencées par des processus agissant à l'échelle du bassin versant, tels que la proportion de milieux urbains et agricoles. L'effet du temps était également visible sur les mécanismes de dispersion des graines, suggérant que même si les communautés de berge stabilisées sont dominées par des processus de colonisation, une transition semble s'opérer dans les ouvrages de génie végétal vers une végétation dominée par des processus autogènes.

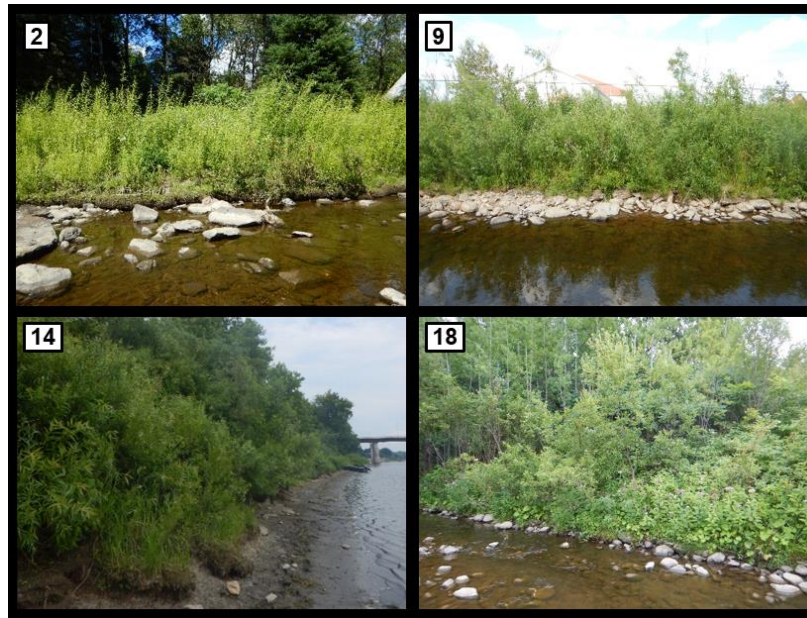


Figure 5.2. Changement de physionomie de la végétation après l'implantation d'un matelas de branches ou de couches de branches à rejet pour stabiliser la berge (âge des sites en années dans les encadrés). Photographies : Maxime Tisserant.

Ce travail de thèse se place dans le champ de la restauration écologique, puisque les ouvrages de génie végétal visent à restaurer la structure et les processus écologiques clés dans les berges stabilisées (Figure 5.3). Bien que le génie végétal ait des effets négatifs sur la dynamique latérale des cours d'eau, j'ai montré dans cette thèse qu'il permettait le retour d'une structure et de processus écologiques retrouvés dans les écosystèmes riverains naturels (voir Figure 5.2 pour la structure de la végétation sur les ouvrages et voir Figure 5.4 pour les compartiments restaurés par le génie végétal). Les résultats obtenus peuvent donc trouver des implications intéressantes pour l'aménagement de berge.

J'ai révélé l'efficacité des ouvrages de génie végétal pour l'établissement d'un cortège floristique diversifié, notamment en espèces indigènes et hydrochores. Ce résultat est d'une grande importance pour les gestionnaires, puisqu'il montre que les ouvrages de génie végétal favorisent le retour d'une végétation typique de milieu riverain, et non la colonisation par des espèces indésirables. L'intégration d'une mesure contre les

invasions biologiques est souvent requise dans les opérations de stabilisation de berge, puisque les milieux nouveaux et ouverts sont souvent susceptibles d'être envahis par des espèces exotiques.

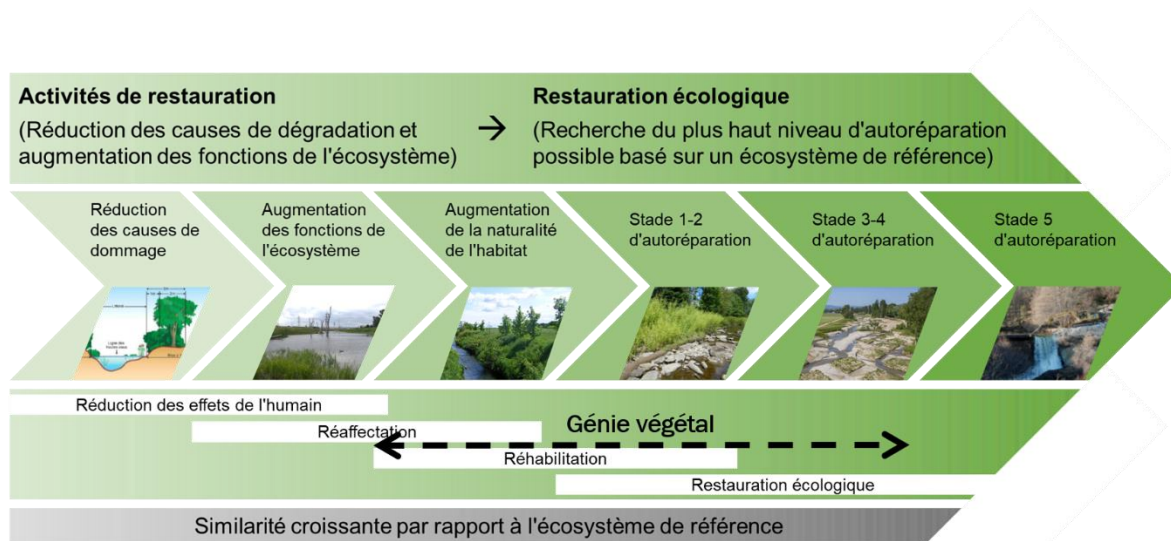


Figure 5.3. Place du génie végétal sur le continuum de restauration écologique. Les stades 1 à 5 permettant d'évaluer les opérations de restauration écologique sont détaillées dans la Figure 5.4. Diagramme tiré de Gann et al. (2019).

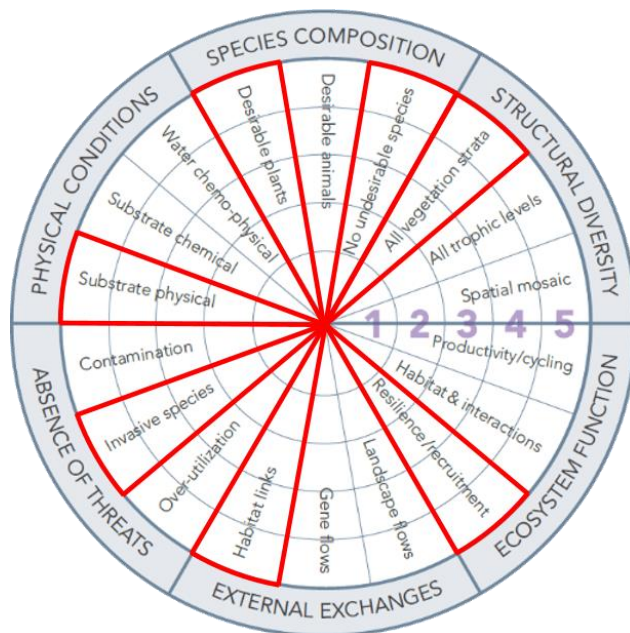


Figure 5.4. Roue à 5 stades permettant d'évaluer les opérations de restauration écologique selon les compartiments définis par la Society for Ecological Restoration. Les différents compartiments sont: Composition en espèces, Diversité structurelle, Fonctions de l'écosystème, Échanges externes, Absence de menaces et Conditions physiques du milieu. Basés sur les résultats de ma thèse, les caractéristiques du milieu riverain restauré avec des projets de génie végétal sont entourées en rouge. Diagramme tiré de Gann et al. (2019).

Le potentiel homogénéisant des ouvrages de génie végétal sur les communautés végétales riveraines a été abordé dans mes travaux, avec les faibles valeurs de LCBD trouvées dans le Chapitre 1. Pour pallier à cela, plusieurs solutions pourraient être recommandées. La première serait de diversifier les essences arbustives employées dans le génie végétal au Québec, par exemple en utilisant plusieurs espèces de saules dans les techniques. Par exemple, *Salix interior* et *S. eriocephala* ont un port légèrement différent et se prêtent au

bouturage avec la même efficacité, selon des études expérimentales (Keita et al., In Preparation). D'autres espèces de saules arbustifs pourraient être utilisées plus fréquemment dans les ouvrages, bien que leur capacité de bouturage reste à démontrer (*Salix pellita*, *S. lucida*, *S. petiolaris*). Dans cette même optique, il serait utile de planter des aulnes (*Alnus incana* subsp. *rugosa*) en milieu et haut de berge lorsque les conditions du milieu s'y prêtent. Cette espèce fixatrice d'azote améliore la qualité du sol et permet de diversifier la strate ligneuse et herbacée (Kennedy et al., 2015; Mason et al., 1984). Ces applications diminueraient l'effet "mur" induit par des plants monospécifiques de même stade de développement et augmenteraient les niches potentielles pour la recolonisation des ouvrages. De plus, elles pourraient permettre l'accélération de la succession végétale vers des stades plus avancés, puisque les aulnes sont des espèces post-pionnières. La seconde proposition est de couper les saules pour diminuer la compétition pour la lumière dans les ouvrages. La surveillance des ouvrages de génie végétal durant les premières années de croissance est recommandée, comme pour les autres opérations de restauration (Pinto et al., 2016). Elle permet d'ajuster le système et d'éviter les échecs de restauration. Lors de ces visites de surveillance, une coupe partielle dans l'ouvrage, préférentiellement à l'automne, pourrait permettre la colonisation d'une flore spontanée plus diversifiée au printemps suivant. Cette méthode est de plus conseillée pour fortifier le réseau racinaire des saules et ainsi augmenter la stabilité du sol de la berge. Enfin, j'ai pu constater que certaines espèces ensemencées comme *Lolium perenne* et *Poa pratensis* ne persistaient pas dans l'ouvrage. Au contraire, *Festuca rubra* semblait couvrir l'ensemble du haut de berge après quelques années de croissance. Ainsi, diversifier les mélanges grainiers en y ajoutant des espèces mellifères et fixatrices d'azote serait un gain écologique majeur en termes de biodiversité et de fonctions.

J'ai également montré l'importance des traits de dispersion des graines dans la structure des communautés de berges stabilisées. Ainsi, maintenir la connectivité transversale dans les ouvrages est important pour favoriser la circulation des propagules dans l'ouvrage, jusqu'en haut de berge. Cela peut se faire en limitant tant que possible l'implantation d'un enrochement en pied de berge et en maintenant les régimes hydrologiques naturels dans les rivières. Tel que suggéré dans le chapitre 3, la pente de la berge doit aussi jouer un rôle dans la colonisation spontanée des ouvrages de génie végétal. Ainsi, certaines mesures lors de la construction comme l'adoucissement de la pente sur le pied et le milieu de berge pourraient permettre une meilleure dispersion des graines dans l'ouvrage. De plus, le maintien d'une largeur de bande riveraine suffisante sur le haut de berge serait favorable à la colonisation par les espèces terrestres forestières.

Limites de l'étude et perspectives de recherche

Différentes limites de cette étude de thèse de doctorat peuvent être avancées. Il aurait été intéressant de comparer lors de cette thèse la composition spécifique et fonctionnelle de communautés végétales riveraines dans les mêmes conditions que les berges de génie végétal. En effet, les berges naturelles échantillonnées

dans ce projet étaient sélectionnées sur la base de leur structure verticale (processus d'érosions ou de sédimentation visible sur le pied de berge, colonisation par des espèces ligneuses post-pionnières en haut de berge), et situées sur les mêmes cours d'eau, ou sur des cours d'eau à la dynamique hydrogéomorphologique semblable à celle des berges stabilisées. Toutefois, les techniques de génie végétal ne reconstituent pas forcément cette structure végétale proche d'une forêt riveraine mature. Pour comparer plus finement la diversité, la dynamique temporelle et les mécanismes à l'œuvre dans les berges de génie végétal et les berges naturelles, il aurait été intéressant d'échantillonner des saulaies basses naturelles. Cependant, ce type de végétation n'est pas largement représenté dans les milieux riverains au Québec.

Dans mon étude, les communautés végétales de berge stabilisées n'ont pas été étudiées individuellement dans le temps. La substitution "espace-pour-le-temps" est une méthode efficace pour établir une chronoséquence et étudier la dynamique temporelle des communautés végétales. Elle permet de réduire l'effort d'échantillonnage et l'échelle de temps incompatible avec celui d'un doctorat. Elle présente aussi des désavantages, dont celui de supposer que les communautés progressent dans les mêmes conditions environnementales locales (Damgaard, 2019; Foster & Tilman, 2000). Or, il est probable que les sites soient contraints par des mécanismes environnementaux locaux, et que les communautés progressent en suivant des modèles de succession végétale stochastiques, particulièrement sur les enrochements. Un suivi individuel de sites stabilisés au long terme permettrait de s'affranchir de la variabilité locale des communautés végétales propres à chaque site. Un autre aspect de la dimension temporelle qui n'a pas été pris en compte dans cette étude est le changement des habitudes et de la technicité des méthodes de génie végétal. Comme toutes les techniques ayant une forte composante empirique, les gestionnaires peuvent connaître des échecs dans les opérations de stabilisation, ou utiliser des "recettes" éprouvées par de multiples applications (mythe du livre de recettes sensu Hilderbrand et al., 2005). Les techniques de génie végétal et les espèces utilisées dans les techniques évoluent dans le temps et ont une influence sur la composition des communautés végétales riveraines. Dans le même raisonnement, les données issues de ce doctorat sont certainement dépendantes de l'"effet firme", c'est-à-dire la dépendance entre la technique du moment employée et la firme ou l'individu responsable de la conception de l'ouvrage.

De plus, la dynamique temporelle des cortèges végétaux peut être dépendante de l'arrivée et du départ successifs des espèces exotiques, selon les changements de disponibilité en lumière du milieu au cours de la succession (Meiners et al., 2002). Des études suggèrent que les patrons de succession des espèces exotiques sont comparables à ceux des espèces indigènes, reflétant la *Parallel dynamics hypothesis* (Matthews et al., 2009; McLane et al., 2012). Dans ce cas, les espèces exotiques diminueraient avec l'âge des sites de génie végétal, et ne poseraient pas de problème de gestion. La flore vasculaire du Québec est composée de 880 espèces vasculaires exotiques naturalisées, groupés au sein de 95 familles (Lavoie et al., 2012). Ainsi, dans la mesure où environ 26 à 28 % de la flore vasculaire du Québec est constituée d'espèces exotiques, une étude

sur le devenir de ces espèces dans les ouvrages de stabilisation et les mécanismes sous-jacents (colonisation, influence du pool régional d'espèces) serait intéressante.

Toujours en lien avec l'aspect temporel de mon étude, il est important de noter que les chronoséquences utilisées pour les ouvrages de génie végétal restent relativement courtes, soit de 20 ans au chapitre 1 et de 14 ans au chapitre 2. Pour des écosystèmes forestiers, ce laps de temps est relativement court, étant donné que le passage d'un stade de gaulis (< 10 cm au DHP) au stade perchis prend souvent plus de 20 ans au Québec, pour les espèces caduques à bois dur et les Pinaceae. Les espèces caduques à bois tendre comme les Salicaceae, qui sont caractéristiques des milieux riverains, ont quant à elles une croissance rapide (2 mètres en un an dans les premières années de croissance) et une durée de vie relativement courte (*Salix fragilis* : 30-50 ans; *Populus balsamifera* : 70 ans). Ainsi, il est important de rappeler que la végétation des sites stabilisés est encore aux premiers stades de développement d'une forêt riveraine, c'est-à-dire dans les stades saulaies, aulnaies-frênaies ou début du stade érablières-ormaises, et que l'amplitude temporelle considérée dans cette thèse est restreinte à ces premiers stades arborés. La limite de gradient temporel est principalement liée aux projets de stabilisation disponibles. Cette limite peut également être liée à la durée de vie ou à la visibilité des firmes lors du recensement puisque les firmes en cessation d'activités ou ayant changé de nom ont pu être exclues lors du recensement des ouvrages de génie végétal. Cependant, le nombre d'intervenants impliqués dans la construction d'un ouvrage (concepteur, constructeur, municipalité, ministères) permet généralement de recouper l'information.

Si le génie végétal peut augmenter localement la diversité et restaurer la berge dans une certaine mesure, mon étude ne fournit pas de réponse sur la capacité des ouvrages à compenser des dégradations à l'échelle du bassin versant. En effet, les aménagements de berge ne concernent que des linéaires de faible distance, et sont donc des approches de restauration à l'échelle locale. J'ai montré une augmentation des espèces hydrochores dans les berges de génie végétal, et l'importance des mécanismes de dispersion des graines, ce qui va en faveur de la restauration du processus clé de connectivité. Cependant, il faudrait également vérifier si l'implantation d'ouvrages de génie végétal le long d'un même linéaire de cours d'eau permet aussi de restaurer les fonctions des milieux riverains à l'échelle paysagère, tel que la connectivité biologique.

Ce qui amène la dernière limite de cette étude, uniquement centrée sur le compartiment végétal des écosystèmes riverains. Si j'ai montré que les ouvrages de génie végétal induisaient le retour d'une flore diversifiée, il aurait été intéressant d'échantillonner d'autres communautés dans cette étude. Les macroinvertébrés sont par exemple fréquemment utilisés pour évaluer le retour de la fonctionnalité des écosystèmes après une stabilisation de berge (Cavaillé et al., 2018; Leps et al., 2016; Sudduth & Meyer, 2006). La méthode utilisée pour aménager le pied de berge et le fond du lit ont également un impact majeur sur les

stades larvaires et juvéniles des communautés piscicoles (Pander et al., 2017). De plus, des études ont montré que la réponse des écosystèmes à l'intensification de l'utilisation des terres était dépendante du groupe taxonomique étudié (Flynn et al., 2009). Des indices de diversité multitaxonomiques (par exemple végétation herbacée et ligneuse, insectes, oiseaux) permettent notamment de décrire ces processus d'intensification avec plus de précision (Hevia et al., 2016).

Ce travail de thèse ouvre de nombreuses perspectives de recherche. Parmi celles-ci, la compréhension plus fine de la relation entre les différentes techniques de stabilisation et la diversité végétale demeure incomplète. La proportion de matériaux minéraux dans l'ouvrage ne semblait pas expliquer clairement les patrons de diversité retrouvés dans cette étude, mis à part le génie mixte qui hébergeait une diversité proche de celle des enrochements en pied de berge. La végétalisation des enrochements est un procédé qui est parfois utilisé au Québec. Une étude sur ce type de stabilisation de berge permettrait d'identifier si les ouvrages se différencient au cours du temps des enrochements purs et s'ils se rapprochent des ouvrages de génie végétal en termes de composition spécifique.

La capacité des ouvrages de génie végétal à rétablir les services écologiques sur les berges stabilisées reste également à étudier. J'ai montré ici que le génie végétal permettait de retrouver une composition spécifique et certains traits fonctionnels comparables aux berges naturelles. Cependant, de futurs projets de recherche pourraient s'intéresser à l'étude de traits d'effet associés à la filtration de l'eau et à la dépollution ou à la fonction de corridor biologique et d'habitabilité du milieu.

En lien avec cette perspective, il est nécessaire d'améliorer les connaissances sur la biomasse souterraine des végétaux, principalement celle des espèces utilisées dans le génie végétal. Les traits de plantes en lien avec le système racinaire sont peu documentés dans les bases de données de traits et apporteraient une meilleure compréhension du fonctionnement des sols de berges stabilisées. De manière complémentaire, il est nécessaire de mieux connaître la phénologie et les interactions plantes-sol et plantes-érosion des espèces de génie végétal (survie des espèces implantées, résistance à certains stress et perturbations), par exemple grâce à des expérimentations *in situ* en conditions contrôlées.

Il semble également impératif d'étudier plus finement le devenir des mélanges grainiers dans les ouvrages. Une collecte d'information de la composition précise des ensemencements dans les ouvrages (génie végétal et enrochements) et le suivi des espèces ensemencées sur les berges permettraient de connaître la persistance de ces espèces dans les ouvrages. De manière préliminaire, j'ai remarqué que seule *Festuca rubra* persistait dans les ouvrages après trois à quatre années de croissance surpassant les autres espèces semées grâce à son fort pouvoir couvrant. De façon inverse, *Poa pratensis* et *Lolium perenne* disparaissaient après 2 à 3 années

de croissance, et ne seraient pas utiles dans les mélanges grainiers. Mais il serait nécessaire de réaliser une étude complète sur la composition et le devenir des mélanges grainiers sur les berges ensemencées.

De plus, une étude structurale du couvert végétal serait intéressante pour décrire la variation de densité de couvert selon l'ouvrage construit, et comment celui-ci influence la strate herbacée. En effet, la disponibilité en lumière est un facteur clé dans la composition de la strate herbacée dans les saulaies (Mudrák et al., 2016).



Figure 5.5. Variabilité de la physionomie des ouvrages d'enrochement de berge selon leur âge en années (précisé dans l'encadré pour chaque sous-figure). Le degré de végétalisation (intentionnelle ou spontanée) dans l'ouvrage semble indépendant de l'âge de l'enrochement, jusqu'à 21 ans après l'implantation. Photographies : Maxime Tisserant.

Finalement, les patrons de diversité dans les enrochements, et leurs déterminants mériteraient d'être approfondis. J'ai montré ici que la diversité alpha des communautés végétales retrouvée sur les enrochements était faible, alors que la diversité bêta était élevée. Sur la base de ces résultats, et d'autres études réalisées auparavant (Strayer et al., 2016), j'ai émis l'hypothèse que la recolonisation spontanée après l'implantation d'un enrochement était stochastique, en partie à cause de la perte d'habitat propice à l'établissement de la végétation (Figure 5.6). De plus, j'ai mis en évidence dans les chapitres 1 et 2 que la végétation établie sur les

enrochements ne suivait pas le schéma d'une succession classique, et la piste de l'établissement d'états alternatifs sur les enrochements devrait être explorée. Il se pourrait également que sur les enrochements, la flore spontanée soit tributaire de la taille des interstices entre les roches, et de la vitesse à laquelle ces interstices se colmatent par l'apport de sédiments du cours d'eau. Toutefois, les résultats préliminaires faits en ce sens ne montraient pas d'effet de la taille des interstices sur la diversité alpha.

À l'heure des recherches croisées entre sciences appliquées et sciences sociales, il est important d'évaluer l'acceptabilité sociale des ouvrages de stabilisation de berges faisant appel à du génie végétal. Cette approche a déjà été utilisée pour les milieux envahis par la Renouée du Japon (Cottet et al., 2015), par le Tamarix (Stromberg et al., 2009) ou pour des opérations de restauration passive de rivière (Arsénio et al., 2019). Une telle étude permettrait de comparer les perceptions de différents groupes (aménagistes, biologistes, habitants riverains et non riverains) au génie végétal et de comprendre les facteurs pouvant influencer le choix du génie végétal par rapport au génie civil conventionnel, et le choix des techniques utilisées. En lien avec cet aspect social, la construction d'une base de données recensant les ouvrages de génie végétal au Québec pourrait servir à augmenter sa visibilité et à favoriser les techniques de génie végétal sur des rivières où son utilisation n'est *a priori* pas possible.

Cette thèse a permis d'apporter une meilleure compréhension de la valeur écologique des ouvrages de génie végétal et de décrire les facteurs structurant la biodiversité végétale riveraine. En agissant par le vivant et pour le vivant, le génie végétal induit le retour d'espèces typiques de milieu riverain et permet d'initier le processus de succession végétale. Ainsi, le génie végétal devrait être favorisé par rapport aux enrochements dans les opérations de stabilisation de berge. Dans la mesure où environ la moitié de la population vit à proximité d'écosystèmes d'eau douce, il est important de conserver et de restaurer les milieux qui les bordent. Les techniques de génie végétal ont montré leur efficacité, tant pour la stabilisation des berges que pour la restauration de la végétation riveraine. Il est cependant nécessaire de poursuivre les efforts de recherche sur les communautés végétales de milieux restaurés, d'améliorer le transfert des connaissances d'une discipline basée principalement sur l'empirisme et de faciliter l'emploi du génie végétal dans les politiques publiques.

Bibliographie

(Introduction et conclusion)

Abernethy B. & Rutherford I. D. 2001. The distribution and strength of riparian tree roots in relation to riverbank reinforcement. *Hydrological processes*, 15, 63-79.

Adam P., Debais N., Gerber F. & Lachat B. 2008. Le génie végétal: un manuel technique au service de l'aménagement et de la restauration des milieux aquatiques. Ministère de l'Ecologie, de l'Environnement, du Développement Durable et de l'Aménagement du Territoire. La Documentation Française. 290 p.

Allen T.F., Giampietro M. & Little A.M. 2003. Distinguishing ecological engineering from environmental engineering. *Ecological Engineering* 20, 389-407.

Aronson J., Clewell A. & Moreno-Mateos D. 2016. Ecological restoration and ecological engineering: Complementary or indivisible?. *Ecological Engineering* 91, 392-395.

Arsénio P., Rodríguez-González P.M., Bernez I., Dias S. F., Bugalho M.N. & Dufour S. 2019. Riparian vegetation restoration: Does social perception reflect ecological value?. *River Research and Applications*, 1-14.

Baptist M.J., Penning W.E., Duel H., Smits A.J., Geerling G.W., Van der Lee G.E. & Van Alphen J.S. 2004. Assessment of the effects of cyclic floodplain rejuvenation on flood levels and biodiversity along the Rhine River. *River Research and Applications* 20, 285-297.

Beaulieu R. 2001. Historique des travaux de drainage au Québec et état du réseau hydrographique. Gouvernement du Québec, Ministère de l'Agriculture des Pêcheries et de l'Alimentation, Direction régionale de la Montérégie, secteur Ouest, Québec, Canada.

Bender E.A., Case T.J. & Gilpin M.E. 1984. Perturbation experiments in community ecology: theory and practice. *Ecology* 65, 1-13.

Bendix J., & Hupp C. R. 2000. Hydrological and geomorphological impacts on riparian plant communities. *Hydrological processes* 14, 2977-2990.

Bischetti G.B., Chiaradia E.A., D'agostino V. & Simonato T. 2010. Quantifying the effect of brush layering on slope stability. *Ecological Engineering* 36, 258-264.

Biswas S.R. & Mallik A.U. 2010. Disturbance effects on species diversity and functional diversity in riparian and upland plant communities. *Ecology* 91, 28.

Bonin L., Evette A., Frossard P.-A., Prunier P., Roman D. & Valé N. 2013. Génie végétal en rivière de montagne - Connaissances et retours d'expériences sur l'utilisation d'espèces et de techniques végétales: végétalisation de berges et ouvrages bois. Grenoble. 318 p.

Borsje B.W., van Wesenbeeck B.K., Dekker F., Paalvast P., Bouma T.J., van Katwijk M.M. & de Vries M.B. 2011. How ecological engineering can serve in coastal protection. *Ecological Engineering* 37, 113-122.

Bouchard J. 2018. Processus de drainage et analyse géoréférencée. Présentation orale dans le cadre d'une réunion d'équipe. Napierville, QC, Canada.

Bowler D. E., Buyung-Ali L., Knight T. M. & Pullin A. S. 2010. Urban greening to cool towns and cities: A systematic review of the empirical evidence. *Landscape and urban planning* 97, 147-155.

Brouillet L., F. Coursol, S.J. Meades, M. Favreau, M. Anions, P. Bélisle & Desmet P. 2010+. VASCAN, the Database of Vascular Plants of Canada. <http://data.canadensys.net/vascan>

Bryant J.P. 1987. Feltleaf willow-snowshoe hare interactions: plant carbon/nutrient balance and floodplain succession. *Ecology* 68, 1319-1327.

Capers R.S., Selsky R., Bugbee G.J. & White J.C. 2009. Species richness of both native and invasive aquatic plants influenced by environmental conditions and human activity. *Botany* 87, 306–314.

Catford J.A. & Jansson R. 2014. Drowned, buried and carried away: effects of plant traits on the distribution of native and alien species in riparian ecosystems. *New Phytol* 204, 19–36.

Cavaillé P., Dommangeat F., Daumergue N., Loucougaray G., Spiegelberger T., Tabacchi E. & Evette A. 2013. Biodiversity assessment following a naturalness gradient of riverbank protection structures in French prealps rivers. *Ecological Engineering* 53, 23–30.

Cavaillé P., Dumont B., Van Looy K., Flourey M., Tabacchi E. & Evette A. 2018. Influence of riverbank stabilization techniques on taxonomic and functional macrobenthic communities. *Hydrobiologia* 807, 19–35.

Charbonneau G. 2016. Freins et pistes de solutions à la progression des phytotechnologies au Québec: vision d'un entrepreneur. Colloque sur la stabilisation de berges de rivières et les phytotechnologies, Université Laval, Québec, QC, Canada.

Corenblit D., Steiger J., Gurnell A.M., Tabacchi E. & Roques L. 2009. Control of sediment dynamics by vegetation as a key function driving biogeomorphic succession within fluvial corridors. *Earth Surface Processes and Landforms* 34, 1790–1810.

Corenblit D., Tabacchi E., Steiger J., Gonzales E. & Planty-Tabacchi A.M. 2012. Ecosystem engineers modulate exotic invasions in riparian plant communities. Presented at the EGU General Assembly Conference Abstracts, p. 1286.

Corenblit D., Tabacchi E., Steiger J. & Gurnell A.M. 2007. Reciprocal interactions and adjustments between fluvial landforms and vegetation dynamics in river corridors: A review of complementary approaches. *Earth-Science Reviews* 84, 56–86.

Cottet M., Piola F., Le Lay Y.-F., Rouified S. & Riviere-Honegger A. 2015. How environmental managers perceive and approach the issue of invasive species: the case of Japanese knotweed s. l. (Rhône River, France). *Biological Invasions* 17, 3433–3453.

Cowles H.C. 1899. The Ecological Relations of the Vegetation on the Sand Dunes of Lake Michigan. Part I.- Geographical Relations of the Dune Floras. *Botanical Gazette* 27, 95–117.

Damgaard C. 2019. A critique of the space-for-time substitution practice in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution*.

Debiais N. 2003. Les fonctions de la ripisylve - L'influence des formations végétales dans la stabilité mécanique des rives. in: *Forêt Méditerranéenne* 3, 297-304.

Décamps H. 2011. River networks as biodiversity hotlines. *Comptes Rendus Biologies, Biodiversity in face of human activities / La biodiversité face aux activités humaines* 334, 420–434.

Décamps H. 2002. Du bon usage des ripisylves. *La Houille Blanche* 49–53.

Delage C., Evette A., Baillin M., Jaunatre R., Jaymond D. & Huyghe G. 2019. Quels semis pour le génie végétal sur les berges de cours d'eau ?. *Sciences, Eaux et Territoires* 59, Hors-série, 7 p.

Demers D., Robitaille D., Locat P. & Potvin J. 2014. Inventory of Large Landslides in Sensitive Clay in the Province of Québec, Canada: Preliminary Analysis. In: L'Heureux J.-S., Locat A., Leroueil S., Demers D. & Locat J. *Landslides in Sensitive Clays: From Geosciences to Risk Management*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 77–89.

Demers D., Robitaille D., Potvin J., Bilodeau C. & Dupuis C. 2008. La gestion des risques de glissements de terrain dans les sols argileux au Québec, *Comptes rendus de la 4e Conférence canadienne sur les géorisques: des causes à la gestion*. Presse de l'Université Laval, Québec.

Denslow J.S., 1980. Patterns of plant species diversity during succession under different disturbance regimes. *Oecologia* 46, 18–21.

Donovan G.H. & Prestemon J.P. 2012. The effect of trees on crime in Portland, Oregon. *Environment and Behavior* 44, 3–30.

Dufour S. & Piégay H. 2009. From the myth of a lost paradise to targeted river restoration: forget natural references and focus on human benefits. *River Res. Applic.* 25, 568–581.

Dufour S. & Rodríguez-González P.M. 2019. Définition des zones riveraines et de la végétation riveraine: principes et recommandations, COST Action CA16208 CONVERGES.

Dutoit T., Buisson E. & Mesléard F. 2014. L'écologie de la restauration a 80 ans! Espoirs et limites d'une discipline scientifique controversée.

ECC & MELCC. 2018. Cartographie de l'occupation des Basses-terres du Saint-Laurent. Environnement et Changement climatique Canada et Ministère du Développement durable, de l'Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques, Plan d'action Saint-Laurent, Québec.

Elton C.S. 1958. *The ecology of invasions by plants and animals*. Methuen, London 18.

Evette A. 2017. Ingénierie écologique pour la restauration des berges de rivières: Adaptation de techniques ancestrales aux nouveaux défis d'un monde en transition (Mémoire d'Habilitation à Diriger des Recherches, non publié). Université Grenoble Alpes, Saint-Martin-d'Hères.

Evette A. Balique C., Lavaine C. Rey F. & Prunier P. 2012. Using ecological and biogeographical features to produce a typology of the plant species used in bioengineering for riverbank protection in Europe. *River Research and Applications* 28, 1830-1842.

Evette A., Cavallé P., Baz F., Frossard P.-A. & Raymond P. 2015. Quelles techniques pour végétaliser des enrochements de berges de cours d'eau?. *Sciences, Eaux et Territoires* 19, Hors-série, 7 p.

Evette A. & Frossard P.-A. 2009. Les végétaux ont du génie. *Espaces naturels* 26, 3 p.

Evette A., Labonne S., Rey F., Liebault F., Jancke O., Girel J. 2009. History of Bioengineering Techniques for Erosion Control in Rivers in Western Europe. *Environmental Management* 43, 972–984.

Fédération interdisciplinaire de l'horticulture ornementale du Québec (FIHOQ) & Association Québécoise des producteurs en pépinière (AQPP). 2008. Répertoire des végétaux recommandés pour la végétalisation des bandes riveraines du Québec. 28 p.

Florineth F. & Molon M. 2004. *Ingegneria naturalistica*, Università di Bodenkultur, Vienna Istituto di Ingegneria Naturalistica e Costlruzione dei Paesaggio. ed, Dispensa di Ingegneria Naturalistica.

Florsheim J.L., Mount J.F. & Chin A. 2008. Bank erosion as a desirable attribute of rivers. *BioScience* 58, 519–529.

Flynn D.F., Gogol-Prokurat M., Nogeire T., Molinari N., Richers B.T., Lin B.B., Simpson N., Mayfield M.M. & DeClerck F. 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology letters* 12, 22–33.

Foster B.L. & Tilman D. 2000. Dynamic and static views of succession: testing the descriptive power of the chronosequence approach. *Plant Ecology* 146, 1–10.

Franklin J.F., Spies T.A., Pelt R.V., Carey A.B., Thornburgh D.A., Berg D.R., Lindenmayer D.B., Harmon M.E., Keeton W.S., Shaw D.C., Bible K. & Chen J. 2002. Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecology and Management, Forest Ecology in the next Millennium : Putting the long view into Practice* 155, 399–423.

Gann G. D., McDonald T., Walder B., Aronson J., Nelson C. R., Jonson J. & Hua F. 2019. International principles and standards for the practice of ecological restoration. *Restoration Ecology* 27, 1-46.

Genet M., Stokes A., Fourcaud T. & Norris J.E. 2010. The influence of plant diversity on slope stability in a moist evergreen deciduous forest. *Ecological Engineering, Special Issue: Vegetation and Slope Stability* 36, 265–275.

Gómez-Baggethun E., Gren Å., Barton D.N., Langemeyer J., McPhearson T., O'Farrell P., Andersson E., Hamstead Z. & Kremer P. 2013. Urban ecosystem services. In: *Urbanization, biodiversity and ecosystem services: Challenges and opportunities*. Springer, Dordrecht, Netherlands. 175-251.

González E., Sher A.A., Tabacchi E., Masip A. & Poulin M. 2015. Restoration of riparian vegetation: a global review of implementation and evaluation approaches in the international, peer-reviewed literature. *Journal of Environmental Management* 158, 85–94.

Gouvernement du Québec. 2019a. Rapport sur l'eau et les écosystèmes aquatiques au Québec: la flore des écosystèmes aquatiques et humides. URL: <http://www.environnement.gouv.qc.ca/rapportsurleau/Etat-eau-ecosysteme-aquatique-Flore-situationCauses.htm#plus>.

Gouvernement du Québec. 2019b. Rapport sur l'eau et les écosystèmes aquatiques au Québec: l'état de l'eau et des écosystèmes aquatiques. URL: <http://www.environnement.gouv.qc.ca/rapportsurleau/Etat-eau-ecosysteme-aquatique.htm>.

Gouvernement du Québec. 2014. Le Québec chiffres en main - Édition 2014. Institut de la Statistique du Québec.

Gouvernement du Québec. 2009. Loi affirmant le caractère collectif des ressources en eau et favorisant une meilleure gouvernance de l'eau et des milieux associés, RLRQ c C-6.2.

Gouvernement du Québec. 1987. Politique de protection des rives, du littoral et des plaines inondables, RLRQ c Q-2, r. 35.

Gouvernement du Québec. 1979. Loi sur l'aménagement et l'urbanisme, RLRQ c A-19.1.

Gouvernement du Québec. 1972. Loi sur la qualité de l'environnement, RLRQ c Q-2.

Gray D.H. & Sotir R.B. 1996. *Biotechnical and soil bioengineering slope stabilization: a practical guide for erosion control*. John Wiley and Sons. 400 p.

Grime J.P. 2006. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. John Wiley and Sons. Second edition, 456 p.

Grime J.P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86, 902–910.

Grubb P.J. 1985. Plant populations and vegetation in relation to habitat, disturbance and competition: problems of generalization. In: *The population structure of vegetation*. Springer, Dordrecht, Netherlands. 596-621.

Gurnell A.M., Bertoldi W., Corenblit D. 2012. Changing river channels: The roles of hydrological processes, plants and pioneer fluvial landforms in humid temperate, mixed load, gravel bed rivers. *Earth-Science Reviews* 111, 129–141.

Gurnell A.M., Corenblit D., García de Jalón D., González del Tánago M., Grabowski R.C., O'Hare M.T. & Szewczyk M. 2015. A conceptual model of vegetation–hydrogeomorphology interactions within river corridors. *River Research and Applications*.

Hanski I. 1999. *Metapopulation ecology*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom. 313 p.

Hassid M.-J. 2006. *Alpage, boue et eau en montagne: les enjeux de la végétalisation des pistes de ski dans les stations alpines*. Ecole Normale Supérieure de Lyon.

Hevia V., Carmona C.P., Azcárate F.M., Torralba M., Alcorlo P., Ariño R., Lozano J., Castro-Cobo S. & González J.A. 2016. Effects of land use on taxonomic and functional diversity: a cross-taxon analysis in a Mediterranean landscape. *Oecologia* 181, 959–970.

Hilderbrand R.H., Watts A.C. & Randle A.M. 2005. The myths of restoration ecology. *Ecology and society* 10, 1–19.

Hubbell S.P. 2001. A unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, United States. 375 p.

Hubble T.C.T., Docker B.B. & Rutherford I.D. 2010. The role of riparian trees in maintaining riverbank stability: A review of Australian experience and practice. *Ecological Engineering, Special Issue: Vegetation and Slope Stability* 36, 292–304.

Hunter M.L. 2017. Conserving small natural features with large ecological roles: An introduction and definition. *Biological Conservation* 211, 1–2.

Huston M.A. 1997. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia* 110, 449–460.

Janssen P., Cavallé P., Bray F. & Evette A. 2019. Soil bioengineering techniques enhance riparian habitat quality and multi-taxonomic diversity in the foothills of the Alps and Jura Mountains. *Ecological Engineering* 133, 1–9.

Jansson R., Laudon H., Johansson E. & Augspurger C. 2007. The importance of groundwater discharge for plant species number in riparian zones. *Ecology* 88, 131–139.

Januschke K., Brunzel S., Haase P. & Hering D. 2011. Effects of stream restorations on riparian mesohabitats, vegetation and carabid beetles. *Biodiversity and Conservation* 20, 3147–3164.

Januschke K., Jähnig S. C., Lorenz A. W. & Hering D. 2014. Mountain river restoration measures and their success(ion): effects on river morphology, local species pool, and functional composition of three organism groups. *Ecological Indicators* 38, 243–255.

Junk W.J., Bayley P.B. & Sparks R.E. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian special publication of fisheries and aquatic sciences* 106, 110–127.

Kapetsky J.M. 2003. Review of the state of world fishery resources: inland fisheries. *FAO Fisheries Circular*.

Keita N., Bourgeois B., Evette A., Tisserant M., González E., Breton V. & Poulin M. In Preparation. Growth response of cuttings to drought and waterlogging for three *Salix* species and implications for riverbank soil bioengineering.

Kennedy P.G., Walker J.K. & Bogar L.M. 2015. Interspecific mycorrhizal networks and non-networking hosts: exploring the ecology of the host genus *Alnus*. In: *Mycorrhizal Networks*. Springer, pp. 227–254.

Kim K.D., Ewing K. & Giblin D.E. 2006. Controlling *Phalaris arundinacea* (reed canarygrass) with live willow stakes: a density-dependent response. *Ecological Engineering* 27, 219–227.

Kuglerová L., Jansson R., Ågren A., Laudon H. & Malm-Renöfält B. 2014. Groundwater discharge creates hotspots of riparian plant species richness in a boreal forest stream network. *Ecology* 95, 715–725.

Lachat B. 1994. Guide de protection des berges de cours d'eau en techniques végétales. Ministère de l'aménagement du territoire et de l'environnement. 143 p.

Lavoie C., Saint-Louis A., Guay G., & Groeneveld E. 2012. Les plantes vasculaires exotiques naturalisées: une nouvelle liste pour le Québec. *Le naturaliste canadien*, 136, 6–32.

- Lavorel S. & Garnier E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16, 545–556.
- Lavorel S., McIntyre S., Landsberg J. & Forbes T.D.A. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution* 12, 474–478.
- Leblais S., Evette A., Favier G. & Recking A. 2016. Amélioration des méthodes de dimensionnement des ouvrages de génie végétal en berges de cours d'eau par une approche empirique. *Sciences, Eaux et Territoires, Hors série*.
- Lee P., Smyth C. & Boutin S. 2004. Quantitative review of riparian buffer width guidelines from Canada and the United States. *Journal of Environmental Management* 70, 165–180.
- Leibold M. A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J. M., Hoopes M. F., Holt R.D., Shurin J.B., Law R., Tilman D., Loreau M. & Gonzalez A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7, 601-613.
- Lepori F., Palm D., Brännäs E. & Malmqvist B. 2005. Does restoration of structural heterogeneity in streams enhance fish and macroinvertebrate diversity?. *Ecological Applications* 15, 2060–2071.
- Leps M., Sundermann A., Tonkin J.D., Lorenz A.W. & Haase P. 2016. Time is no healer: Increasing restoration age does not lead to improved benthic invertebrate communities in restored river reaches. *Science of the Total Environment* 557, 722–732.
- Li M.-H. & Eddleman K.E. 2002. Biotechnical engineering as an alternative to traditional engineering methods: A biotechnical streambank stabilization design approach. *Landscape and Urban Planning* 60, 225–242.
- Li X., Zhang L. & Zhang Z. 2006. Soil bioengineering and the ecological restoration of riverbanks at the Airport Town, Shanghai, China. *Ecological Engineering* 26, 304–314.
- Lite S.J., Bagstad K.J. & Stromberg J.C. 2005. Riparian plant species richness along lateral and longitudinal gradients of water stress and flood disturbance, San Pedro River, Arizona, USA. *Journal of Arid Environments* 63, 785–813.
- Locat A., Leroueil S., Fortin A., Demers D. & Jostad H.P. 2014. The 1994 landslide at Sainte-Monique, Quebec: geotechnical investigation and application of progressive failure analysis. *Canadian Geotechnical Journal* 52, 490–504.
- Locat A., Locat P., Demers D., Leroueil S., Robitaille D. & Lefebvre G. 2017. The Saint-Jude landslide of 10 May 2010, Quebec, Canada: Investigation and characterization of the landslide and its failure mechanism. *Canadian Geotechnical Journal* 54, 1357–1374.
- Loreau M. 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos* 91, 3–17.
- Loreau M. & Hector A. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412, 72-76.
- MacArthur R.H. & Wilson E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, United States. 203 p.
- Mason C.F., Macdonald S.M. & Hussey A. 1984. Structure, management and conservation value of the riparian woody plant community. *Biological Conservation* 29, 201–216.
- Massey W., Biron P. M. & Choné G. 2017. Impacts of river bank stabilization using riprap on fish habitat in two contrasting environments. *Earth Surface Processes and Landforms*, 42, 635-646.
- Matthews J.W., Peralta A.L., Soni A., Baldwin P., Kent A.D. & Endress A.G. 2009. Local and landscape correlates of non-native species invasion in restored wetlands. *Ecography* 32, 1031–1039.

McIntyre S., Lavorel S., Landsberg J. & Forbes T.D.A. 1999. Disturbance response in vegetation—towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science* 10, 621–630.

McLane C.R., Battaglia L.L., Gibson D.J. & Groninger J.W. 2012. Succession of Exotic and Native Species Assemblages within Restored Floodplain Forests: A Test of the Parallel Dynamics Hypothesis. *Restoration Ecology* 20, 202–210.

MDELCC. 2010. Description des provinces naturelles - Les Basses-terres du Saint-Laurent.
URL: http://www.mdelcc.gouv.qc.ca/biodiversite/aires_protegees/provinces/partie4b.htm.

Meiners S.J., Pickett S.T. & Cadenasso M.L. 2002. Exotic plant invasions over 40 years of old field successions: community patterns and associations. *Ecography* 25, 215–223.

Mell I.C. 2008. Green infrastructure: concepts and planning. In: FORUM. pp. 69–80.

Merritt D.M. & Wohl E.E. 2002. Processes governing hydrochory along rivers: hydraulics, hydrology, and dispersal phenology. *Ecological Applications* 12, 1071–1087.

Mitsch W.J. & Jørgensen S.E. 1989. *Ecological engineering: an introduction to ecotechnology*. United States.

Morandi B. 2014. La restauration des cours d'eau en France et à l'étranger: De la définition du concept à l'évaluation de l'action. Ecole Normale Supérieure de Lyon.

Mudrák O., Hermová M., Tesnerová C., Rydlová J. & Frouz J. 2016. Above-ground and below-ground competition between the willow *Salix caprea* and its understorey. *Journal of vegetation science* 27, 156–164.

Naiman R.J., Bilby R.E. & Bisson P.A. 2000. Riparian ecology and management in the Pacific coastal rain forest. *BioScience* 50, 996–1011.

Naiman R.J. & Decamps H. 1997. The ecology of interfaces: riparian zones. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28, 621–658.

Naiman R.J., Decamps H. & McClain M.E. 2010. *Riparia: ecology, conservation, and management of streamside communities*. Elsevier. 448 p.

Nakamura F., Swanson F.J. & Wondzell S.M. 2000. Disturbance regimes of stream and riparian systems – a disturbance cascade perspective. *Hydrological Processes* 14, 2849–2860.

Niinemets Ü. & Valladares F. 2006. Tolerance to shade, drought and waterlogging of temperate Northern hemisphere trees and shrubs. *Ecological Monographs* 76, 521–547.

Nilsson C., Brown R.L., Jansson R. & Merritt D.M. 2010. The role of hydrochory in structuring riparian and wetland vegetation. *Biological Reviews* 85, 837–858.

Nilsson C. & Svedmark M. 2002. Basic principles and ecological consequences of changing water regimes: riparian plant communities. *Environmental Management* 30, 468–480.

Occhietti S. 1989. Quaternary geology of St. Lawrence Valley and adjacent Appalachian subregion. In: Fulton R. J. (Eds). *Quaternary geology of Canada and Greenland*. Geological Survey of Canada, Geology of Canada Series 1, 350–379.

Odum H.T. 1962. Man in the ecosystem. Proceedings of the Lockwood conference on the suburban forest and ecology (Ed. By P.E. Waggoner & J.D. Ovington). The Connecticut Agricultural Experiment Station, Bulletin 652, 75–75.

Olsen D.A. & Townsend C.R. 2003. Hyporheic community composition in a gravel-bed stream: influence of vertical hydrological exchange, sediment structure and physicochemistry. *Freshwater Biology* 48, 1363–1378.

Palmer M.A., Ambrose R.F. & Poff N.L. 1997. Ecological theory and community restoration ecology. *Restoration ecology* 5, 291–300.

Palmer M.A. & Richardson D.C. 2009. Provisioning services: A focus on fresh water. In *Princeton Guide to Ecology*: 625–633. Princeton University Press. Princeton, NJ.

Pander J., Mueller M., Knott J., Egg L. & Geist J. 2017. Is it worth the money? The functionality of engineered shallow stream banks as habitat for juvenile fishes in heavily modified water bodies. *River research and applications* 33, 63–72.

Park S.-H. & Mattson R.H. 2009. Therapeutic influences of plants in hospital rooms on surgical recovery. *HortScience* 44, 102–105.

Peeters A., Houbrechts G., Hallot E., Van Campenhout J., Verniers G. & Petit F. 2018. Efficacité et résistance de techniques de protection de berges en génie végétal. *Géomorphologie: relief, processus, environnement* 24, 121-138.

Pellerin S. & Poulin M., 2013. Analyse de la situation des milieux humides au Québec et recommandations à des fins de conservation et de gestion durable. Rapport final présenté au Ministère du développement durable, de l'environnement, de la faune et des parcs. 104 p.

Perry D.A. 1994. *Forest ecosystems*. JHU Press.

Petts G.E. & Amoros C. 1996. The fluvial hydrosystem. In: *The Fluvial Hydrosystems*. Springer, pp. 1–12.

Piégay H., Darby S.E., Mosselman E. & Surian N. 2005. A review of techniques available for delimiting the erodible river corridor: a sustainable approach to managing bank erosion. *River research and applications* 21, 773–789.

Pielech R., Aniol-Kwiatkowska J. & Szczesniak E. 2015. Landscape-scale factors driving plant species composition in mountain streamside and spring riparian forests. *Forest Ecology and Management* 347, 217–227.

Pinto A., Fernandes L.F.S. & Maia R. 2016. Monitoring Methodology of Interventions for Riverbanks Stabilization: Assessment of Technical Solutions Performance. *Water Resources Management* 30, 5281–5298.

Poulin M., Evette A., Tisserant M., Keita N., Breton V., Biron P., Raymond P., Charbonneau G. & Falardeau I. 2019. Le génie végétal pour la protection des berges de cours d'eau au Québec : état des lieux et perspectives pour les Basses-terres du Saint-Laurent, *Science Eaux & Territoires* 57, Hors-série, 7 p.

Primack R.B. & Sher A. 2016. *Introduction to conservation biology*. Sinauer Associates, Incorporated, Oxford University Press. 512 p.

Pulliam H.R. 1988. Sources, sinks and population regulation. *The American Naturalist* 132, 652-661.

Randall C. 2015. Survival and growth of sandbar willow, *Salix interior*, in bioengineering projects, and the implications for use in erosion control in Manitoba (Master thesis). University of Manitoba.

Richard L.-F. 2010. Suivi de l'état du Saint-Laurent: L'érosion des berges en eaux douces. Ministère de l'Environnement du Canada, Ministère du Développement Durable, de l'Environnement et des Parcs du Québec.

Riis T., Kelly-Quinn M., Aguiar F. C., Manolaki P., Bruno D., Bejarano M. D., Clerici N., Fernandes M. R., Franco J. C., Pettit N., Portela A. P., Tammeorg O., Tammeorg P., Rodríguez-González P. M. & Dufour S. 2020. Global Overview of Ecosystem Services Provided by Riparian Vegetation. *BioScience*, biao041.

Rohwer Y. & Marris E. 2016. Renaming restoration: conceptualizing and justifying the activity as a restoration of lost moral value rather than a return to a previous state: Renaming restoration. *Restoration Ecology* 24, 674–679.

Sabo J.L., Sponseller R., Dixon M., Gade K., Harms T., Heffernan J., Jani A., Katz G., Soykan C. & Watts J. 2005. Riparian zones increase regional species richness by harboring different, not more, species. *Ecology* 86, 56–62.

Schiechtl H.M. & Stern R. 1996. *Ground bioengineering techniques for slope protection and erosion control*. Blackwell Scientific Publications Limited. 146 p.

Schiechtl H.M., Stern R., Jaklitsch L. & Barker D.H. 1997. *Water bioengineering techniques: for watercourse, bank and shoreline protection*. Klosterneuburg, Austria. 186 p.

Schmitt K., Schäffer M., Koop J. & Symmank L. 2018. River bank stabilisation by bioengineering: potentials for ecological diversity. *Journal of Applied Water Engineering and Research* 1–12.

SER. 2004. *The SER International Primer on Ecological Restoration*. S. P. W. G. Society for Ecological Restoration International.

Simard A. 2004. *Portrait global de la qualité de l'eau des principales rivières du Québec*. Ministère de l'Environnement du Québec.

Stanford J.A. & Ward J.V. 1993. An ecosystem perspective of alluvial rivers: connectivity and the hyporheic corridor. *Journal of the North American Benthological Society* 12, 48–60.

Statistique Canada. 2010. Profil d'écorégion : Basses terres du fleuve Saint-Laurent. URL: <https://www150.statcan.gc.ca/n1/pub/16-002-x/2010002/article/11285-fra.htm>.

Stella J. C., Hayden M. K., Battles J. J., Piégay H., Dufour S. & Fremier A. K. 2011. The role of abandoned channels as refugia for sustaining pioneer riparian forest ecosystems. *Ecosystems*, 14, 776-790.

Stokes A., Douglas G., Fourcaud T., Giadrossich F., Gillies C., Hubble T., Kim J., Loades K., Mao Z., Mclvor I., Mickovski S., Mitchell S., Osman N., Phillips C., Poesen J., Polster D., Preti F., Raymond P., Rey F., Schwarz M. & Walker L. 2014. Ecological mitigation of hillslope instability: ten key issues facing researchers and practitioners. *Plant and Soil* 377, 1–23.

Strayer D.L., Kiviat E., Findlay S.E.G. & Slowik N. 2016. Vegetation of riprapped revetments along the freshwater tidal Hudson River, New York. *Aquatic Sciences* 78, 605–614.

Stromberg J.C., Chew M.K., Nagler P.L. & Glenn E.P. 2009. Changing perceptions of change: the role of scientists in Tamarix and river management. *Restoration Ecology* 17, 177–186.

Stromberg J. C. & Merritt D. M. 2016. Riparian plant guilds of ephemeral, intermittent and perennial rivers. *Freshwater Biology* 61, 1259-1275.

Sudduth E. & Meyer J. 2006. Effects of Bioengineered Streambank Stabilization on Bank Habitat and Macroinvertebrates in Urban Streams. *Environmental Management* 38, 218–226.

Suding K.N., Lavorel S., Chapin F.S., Cornelissen J.H.C., Díaz S., Garnier E., Goldberg D., Hooper D.U., Jackson S.T. & Navas M.-L. 2008. Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology* 14, 1125–1140.

Suzuki W., Osumi K., Masaki T., Takahashi K., Daimaru H. & Hoshizaki K. 2002. Disturbance regimes and community structures of a riparian and an adjacent terrace stand in the Kanumazawa Riparian Research Forest, northern Japan. *Forest Ecology and Management* 157, 285–301.

Tabacchi E., Correll D.L., Hauer R., Pinay G., Planty-Tabacchi A.-M. & Wissmar R.C. 1998. Development, maintenance and role of riparian vegetation in the river landscape. *Freshwater Biology* 40, 497–516.

Tardif A., Shipley B., Bloor J.M.G. & Soussana J.-F. 2014. Can the biomass-ratio hypothesis predict mixed-species litter decomposition along a climatic gradient? *Annals of Botany* 113, 843–850.

Tiegs S., O'leary J., Pohl M. & Munill C. 2005. Flood disturbance and riparian species diversity on the Colorado River Delta. *Biodiversity and Conservation* 14, 1175–1194.

Tilman D. 1980. Resources: a graphical-mechanistic approach to competition and predation. *The American Naturalist* 116, 362-393.

Tilman D., Lehman C.L. & Thomson K.T. 1997. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proceedings of the national academy of sciences* 94, 1857–1861.

Tockner K., Lorang M.S. & Stanford J.A. 2010. River flood plains are model ecosystems to test general hydrogeomorphic and ecological concepts. *River research and applications* 26, 76–86.

Tockner K., Malard F., Ward J.V. 2000. An extension of the flood pulse concept. *Hydrological processes* 14, 2861–2883.

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

Ulrich R. 1984. View through a window may influence recovery. *Science* 224, 224–225.

Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R. & Cushing C.E. 1980. The river continuum concept. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences* 37, 130–137.

Vanschoenwinkel B., De Vries C., Seaman M. & Brendonck L. 2007. The role of metacommunity processes in shaping invertebrate rock pool communities along a dispersal gradient. *Oikos*, 116, 1255-1266.

Violle C., Navas M.-L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I. & Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882–892.

Von der Thannen M., Hoerbinger S., Paratscha R., Smutny R., Lampalzer T., Strauss A. & Rauch H.P. 2017. Development of an environmental life cycle assessment model for soil bioengineering constructions. *European Journal of Environmental and Civil Engineering* 24, 1–15.

Ward J.V. 1998. Riverine landscapes: Biodiversity patterns, disturbance regimes, and aquatic conservation. *Biological Conservation* 83, 269–278.

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

Ward J.V. & Stanford J.A. 1995. Ecological connectivity in alluvial river ecosystems and its disruption by flow regulation. *Regulated Rivers: Research and Management* 11, 105–119.

Ward J.V., Tockner K., Arscott D.B. & Claret C. 2002. Riverine landscape diversity. *Freshwater Biology* 47, 517–539.

Westoby M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and soil* 199, 213-227.

Wissmar R.C., Beschta R.L. 1998. Restoration and management of riparian ecosystems: a catchment perspective. *Freshwater Biology* 40, 571–585.

Wollny J. T., Otte A. & Harvolk-Schöning S. 2019. Dominance of competitors in riparian plant species composition along constructed banks of the German rivers Main and Danube. *Ecological engineering* 127, 324-337.