

Réponses des macro-invertébrés et des poissons à la restauration de la continuité écologique sur deux cours d'eau de plaine de l'ouest de la France

Responses of macro-invertebrates and fish to ecological restoration following dam removals in two lowland rivers of Western France

Loïc LE HINGRAT¹ et Nicolas BOILEAU^{2*}

¹ 6, rue principale, F-51800 SAINT-THOMAS-EN-ARGONNE, France. l.lehingrat@laposte.net

² Syndicat Mixte Fermé du JAVO (Jouanne, Laval Agglo, Vicoin et Ouette), La Chapelle du Chêne, Maison du Pays de Loiron - 53320 Loiron-Ruillé, France.

*Auteur correspondant : nicolasboileau3@aol.fr

Résumé.

Des travaux de restauration de la continuité écologique par la suppression et l'aménagement d'obstacles (N = 50 sur 53) ont été réalisés entre 2008 et 2018 sur deux cours d'eau de plaine, le Vicoin et la Jouanne affluents de la Mayenne. L'évolution des macro-invertébrés benthiques et des poissons a été étudiée durant cette période sur la base de 64 échantillonnages standardisés répartis sur 18 sites (9 par cours d'eau) en s'appuyant sur des variables caractéristiques des peuplements. La reconnexion écologique a été étudiée sous différents angles : linéaire ré-ouvert, hauteur d'étagement, linéaire et surface restaurés et nombre d'affluents reconnectés au cours d'eau principal. L'amélioration des habitats a été, aussi bien pour les macro-invertébrés benthiques que pour les poissons, le principal levier modifiant les communautés en places. La réponse des macro-invertébrés benthiques a été une augmentation de la proportion des ordres EPT (taxons généralement indicateurs de la bonne qualité des eaux) ainsi que de la diversité spécifique. Pour les poissons, la principale réponse est le retour des espèces rhéophiles concomitant à une perte d'effectif pour les individus limnophiles. Le Vicoin, cours d'eau globalement de meilleure qualité physico-chimique a montré des évolutions plus marquées que la Jouanne, et a notamment montré une augmentation de la richesse spécifique et du nombre d'anguilles capturées. Les travaux de restauration de la continuité écologique démontrent un gain biologique souvent plus important que les travaux plus traditionnels. Ainsi, la restauration de la continuité écologique s'avère être un processus nécessaire, mais incomplet car il subsiste encore de nombreuses pressions anthropiques sur les écosystèmes aquatiques.

Mots-Clés :

Restauration, continuité écologique, Invertébrés, Poissons.

Abstract.

Restoration work on ecological continuity by removing dams (N = 50 out of 53) was carried out between 2008 and 2018 on two lowland rivers, the Vicoin and the Jouanne, in Mayenne. The evolution of benthic macro-invertebrates and fishes was studied during this period on the basis of 64 standardized samples distributed over 18 sites (9 per watercourse) with the introduction of variables characterizing these populations. The ecological reconnection has been studied with different parameters: reopened linear, storied height, restored linear and surface habitats and number of tributaries reconnected to the main river. The rehabilitation of habitats (indirect effect of the work of restoring ecological continuity) has been, as much for benthic macro-invertebrates as for fish, the main lever modifying the communities in places. The response of benthic macro-invertebrates (N = 316 640 ind., 254 species) has been an increase in the proportion of EPT orders (indicator taxa of good quality) as well as in specific diversity. For fish (N = 27 401, 33 species), the replacement of limnophilic species by rheophiles species was the main ecological response. The Vicoin, a stream of better physico-chemical quality, has shown more marked changes than the Jouanne, and in particular has shown an increase in specific richness and in the quantity of captured eels. However restoring ecological continuity is a necessary but incomplete way to improve functional ecosystem resilience because of residual pressures caused by pollution and anthropogenic disturbances.

Key-words :

Dam removal, Invertebrates, Fish, River restoration

INTRODUCTION

De nombreuses fonctionnalités sont associées aux écosystèmes aquatiques dont les cours d'eau sont une composante (Loomis *et al.*, 2000 ; Postel & Richter, 2012). Ces cours d'eau sont des éléments importants du paysage, ils traduisent les activités réalisées sur les bassins versants qui leur sont associés (Allan, 2004). En conséquence, les cours d'eau figurent parmi les écosystèmes les plus affectés par l'Homme en particulier par les pollutions, l'artificialisation, la surexploitation ou l'assèchement (Pan *et al.*, 2016). Les espèces qu'ils abritent sont parmi les plus menacées de la planète (Dudgeon *et al.*, 2006 ; Nilsson *et al.*, 2007 ; Gozlan *et al.*, 2019 ; Deinet *et al.*, 2020). De nombreux éléments sont en causes pour expliquer ce déclin des populations faunistiques inféodées aux milieux aquatiques (Daufresne *et al.*, 2004 ; Fischnetz, 2004 ; Poulet *et al.*, 2013) parmi lesquels la fragmentation des habitats (Tiemann *et al.*, 2004 ; Santucci *et al.*, 2005 ; Lake *et al.*, 2007 ; Marzin *et al.*, 2013 ; Kuczynski *et al.*, 2018). Cette fragmentation a des effets directs comme le frein au brassage génétique (Yamamoto *et al.*, 2004 ; Raeymaekers *et al.*, 2009 ; Blanchet *et al.*, 2010) et le blocage des accès à certaines zones de reproduction ou d'alimentation (Santucci *et al.*, 2005). Les effets indirects de la fragmentation concernent des changements dans les faciès d'écoulement modifiant les conditions de vie des espèces présentes.

En France, cette fragmentation des milieux est majoritairement créée par des obstacles transversaux qui affectent la continuité longitudinale tels que barrages, seuils et moulins. Le référentiel des obstacles français faisait encore état de 99003 obstacles en 2019 en métropole (ROE, 2019). Plusieurs impacts vont être induits par ces obstacles : (1) géomorphologiques par modification du substrat et incision du cours d'eau en aval (Kondolf, 1997 ; Skalak *et al.*, 2009) ; (2) hydrologiques : par la baisse des vitesses du courant en amont et l'accélération en aval (Baxter, 1977) ; (3) physico-chimiques par le réchauffement des eaux (Chanderis *et al.*, 2019). Il existe également des obstacles artificialisés à la continuité latérale comme les digues, les merlons et les berges. Ces ouvrages bloquent ou limitent les interactions entre les cours d'eau et leurs annexes hydrauliques qui jouent pourtant un rôle important pour le bon fonctionnement des écosystèmes aquatiques : zones de frayères, zones de nourrissage pour de nombreuses espèces, recharge sédimentaire (Fryirs *et al.*, 2007 ; Lasne *et al.*, 2007 ; Paillex *et al.*, 2009). Ces changements modifient la composition des habitats et, par conséquent, la composition et la distribution des peuplements (Grenouillet *et al.*, 2008 ; Vigneron & Oberdoff, 2010 ; Mueller *et al.*, 2011).

Depuis 20 ans, de plus en plus de travaux d'aménagement et de restauration de cours d'eau sont entrepris pour essayer de répondre aux exigences de la Directive cadre sur l'eau (DCE), publiée en 2000 (Bœuf & Fritsch, 2016) mais ces derniers n'apportent pas systématiquement les résultats attendus en matière de gain biologique (Muhar *et al.*, 2007 ; Sundermann *et al.*, 2011 ; Schmutz *et al.*, 2016) ou sont mal évalués (Morandi *et al.*, 2014). L'hydromorphologie est, par ailleurs, citée comme le principal facteur responsable du manque de résultats (European Commission, 2014). Lorsque ces travaux concernent (ou intègrent) l'amélioration de la continuité écologique, les gains biologiques et écologiques sont souvent plus importants (Bednarek, 2001 ; Zitek & Schmutz, 2004 ; Roni *et al.*, 2008 ; Pierce *et al.*, 2013). Le fait d'agir sur la restauration écologique permet de réaliser à la fois une action à l'échelle du cours d'eau par l'ouverture du milieu mais aussi à l'échelle du tronçon et du site par l'amélioration de l'habitat (Imhol *et al.*, 1996).

Le but de cette étude est d'évaluer les conséquences sur la faune invertébrée et piscicole des travaux de restauration de la continuité écologique sur des linéaires importants au sein de deux bassins versants de cours d'eau de plaine de l'Ouest de la France, en Mayenne, entre 2008 et 2018. Ils ont notamment porté sur l'arasement de seuils, la restauration de la morphologie des cours d'eau et la reconnexion de ruisseaux affluents au cours d'eau principal (Hydroconcept, 2019). Chez les macro-invertébrés benthiques, il est attendu une modification de la composition du peuplement avec une augmentation du nombre d'individus appartenant à des taxons rhéophiles ou lithophiles, souvent pollu-sensibles des ordres des Ephéméroptères, Plécoptères et Trichoptères -ci-après EPT- (Strayer, 2006). Les changements dans la dynamique sédimentaire (Roiné & Boileau, 2017) devraient ainsi créer davantage d'habitats favorables aux espèces rhéophiles et lithophiles (Astorga *et al.*, 2014) et la suppression de la retenue d'eau en amont de l'obstacle devrait profiter aux espèces vivants dans le courant (Strayer, 2006). De plus la suppression d'obstacles peut potentiellement permettre aux espèces de se déplacer plus librement, notamment par le processus de dérive (Townsend & Hildrew, 1976 ; Williams & Hynes, 1976).

Chez les poissons, les obstacles à la continuité écologique induisent plusieurs impacts négatifs : disparition des habitats courants et ralentissement des écoulements (Hart *et al.*, 2002 ; Helms *et al.*, 2011) et frein ou blocage à la circulation des individus, variable en fonction des espèces (Ovidio & Philippart, 2002 ; Ovidio *et al.*, 2009). Ainsi, il est attendu un changement dans

la composition de la population de poissons avec une augmentation du pourcentage d'individus d'espèces rhéophiles ainsi qu'une diminution de la proportion d'individus limnophiles. De plus, l'amélioration des habitats et l'augmentation attendue des zones courantes devraient permettre une augmentation du pourcentage d'individus appartenant à des espèces accompagnatrices de la Truite fario (*Salmo trutta*) comme le Chabot (*Cottus gobio*), la Loche franche (*Barbatula barbatula*) et la Vandoise (*Leuciscus burdigalensis*). Enfin, le retrait des obstacles peut conduire à une diminution de la richesse spécifique par la suppression des effets de biefs liés à la canalisation des cours d'eau (Holcomb *et al.*, 2016). Une attention particulière sera également portée à l'Anguille européenne (*Anguilla anguilla*) dans cette étude. En effet, cette espèce catadrome est le seul poisson migrateur régulièrement présent dans les deux cours d'eau étudiés et son statut d'espèce en danger critique d'extinction depuis 2008 (UICN, 2019) en fait un enjeu essentiel de la restauration de la continuité écologique.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

1 – Zone d'étude

L'étude est réalisée sur deux cours d'eau de plaine (altitude moyenne 120 m NGF) situés en France dans le département de la Mayenne (53), dans une région agricole bocagère au climat océanique, et avec des précipitations annuelles moyennes de 769 mm (station de Laval, période : 1981-2010 ; <http://www.meteofrance.fr>). Ces cours d'eau, le Vicoin et la Jouanne, sont longs

respectivement de 51 km et 71 km pour des superficies de bassins versants de 235 km² et 422 km². Les deux cours d'eau sont des affluents de la rivière Mayenne, en rive droite pour le Vicoin et en rive gauche pour la Jouanne (Fig. 1). Certaines caractéristiques concernant le débit et la physico-chimie de ces cours d'eau sont présentées en tableau 1. Sur les deux bassins versants, les surfaces agricoles représentent respectivement 85,9% de l'occupation du sol sur la Jouanne (33,5% de cultures) et 83,9% sur le Vicoin (43,1% de cultures), les forêts 10 % et les surfaces urbanisées de 3,5 % pour la Jouanne et 5,5 % pour le Vicoin (CORINE Land Cover, 2012).

Le cours de la Jouanne était aménagé jusqu'en 2007 par 35 ouvrages hydrauliques transversaux de type clapets oscillants et seuils bétonnés en partie associés à d'anciens moulins (N = 18 pour le Vicoin) pour une moyenne de 1 obstacle tous les 1,4 km pour le Vicoin et 1,3 km pour la Jouanne. De 2007 à 2018, des travaux d'effacement des ouvrages hydrauliques (N = 34), de création de passes à poissons à macro-rugosité (N = 14) et de passes à bassins successifs (N = 2) ont permis de rendre franchissables respectivement 32 ouvrages sur la Jouanne (91 % des cas) et la totalité des ouvrages sur le Vicoin. La réduction de la hauteur d'étagement a été de 1,1 m en moyenne par obstacle pour la Jouanne (extrêmes : 0,6-2,05 m) et 1,2 m pour le Vicoin (extrêmes : 0,8-1,7 m). La hauteur d'étagement correspond à la hauteur de chute (en m) au droit des obstacles transversaux présents sur le cours d'eau au moment du prélèvement. Cette hauteur traduit l'influence des obstacles sur les conditions d'écoulement des eaux en amont de l'ouvrage.

Tableau 1. Hydrographie et physico-chimie des cours d'eau étudiés (2008-2018).

	Vicoin	Jouanne
Débits		
Module (m ³ /s)	1,89	3,07
Débit spécifique (L/s/km)	8,10	7,49
Q5 ^a (m ³ /s)	47,0	56,6
QMNA5 ^a (m ³ /s)	0,05	0,11
Physico-chimie		
Température estivale de l'eau ^b (°C)	18,0	19,9
Concentration en Ortho-phosphates estivale ^b (mg/L)	0,13	0,57
Concentration en NO ³ estivale ^b (mg/L)	6,81	6,90
Concentration des matières en suspension estivale ^b (mg/L)	11,7	10,9

Pour les débits, il s'agit de mesures journalières, et de prélèvements ponctuels mensuels pour les données de physico-chimie.

^a Valeurs extrêmes instantanés ^b Concerne les mois de Juillet à Septembre

Source : DREAL, Conseil départemental de la Mayenne

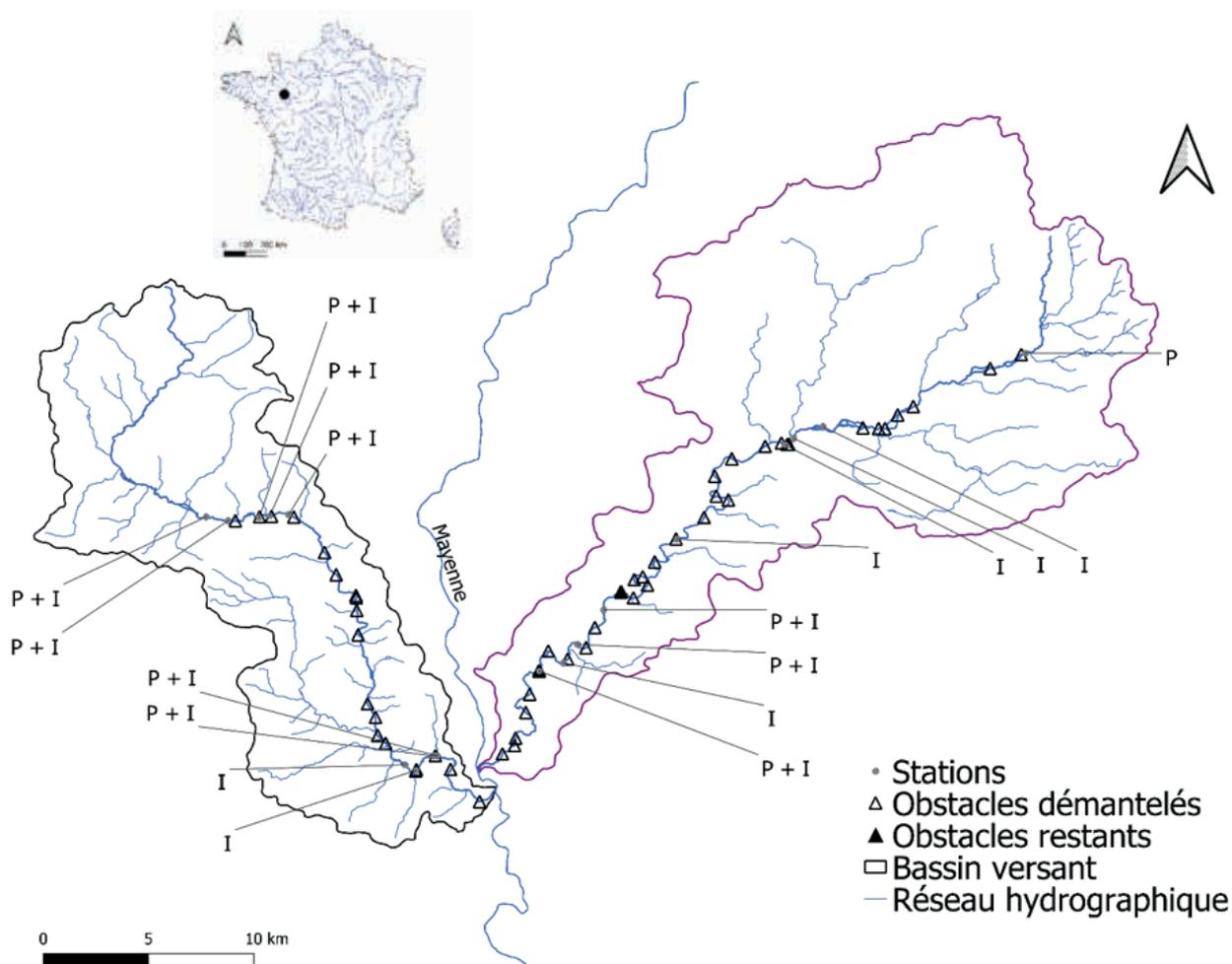


Figure 1. Bassins versants du Vicoin et de la Jouanne montrant la localisation des obstacles à l'écoulement et des sites de prélèvements (I : Invertébrés, P : Poissons).

2 – Choix des sites et des recensements d'invertébrés et de poissons

Les invertébrés et les poissons ont été échantillonnés à partir de sites (N = 18, soit 9 sur chaque cours d'eau, Fig. 1) appartenant au réseau de surveillance de la qualité des eaux mis en place par deux organismes : le syndicat du JAVO en charge de la gestion des cours d'eau étudiés (N = 6) et l'Agence de l'Eau Loire Bretagne (N = 12). Parmi ces sites, 11 ont été volontairement positionnés à partir de 2008 à moins de 300 m en amont d'ouvrages ayant été arasés (N = 8) ou remplacés par une rampe à macro-rugosité (N = 3). Dans un tiers des cas (N = 4), une restauration morphologique du cours d'eau a été réalisée par apport de granulats et création de banquettes en amont de l'obstacle retiré selon la longueur de la zone d'influence comprise entre 200 et 900 m (Hydroconcept, 2019). Les 7 sites restants étaient préexistants au programme de travaux commencé en 2008 et ne sont pas directement associés à des travaux sur ouvrages. Néanmoins ces sites sont tous situés à moins de 2,5 km de travaux de restauration de continuité ou de morphologie. Les sites ont été sélectionnés

pour l'étude lorsqu'au moins 4 prélèvements pour les poissons ou les invertébrés ont été réalisés entre 2008 et 2018. Les prélèvements sont standardisés : avec la norme NF T90-383 concernant la détermination de l'Indice Poisson Rivière (IPR ; AFNOR, 2008) pour les données des poissons (N = 10 sites). Concernant les macro-invertébrés (N = 17 sites), la norme NF T90-350 sur la détermination de l'Indice Biologique Global Normalisé (AFNOR, 2004) ainsi que la norme NF T90-333 correspondant aux prélèvements de macro-invertébrés aquatiques en rivières peu profondes ont été utilisées (AFNOR, 2016). En dépit de la normalisation des prélèvements, les méthodes de prospection pour les pêches peuvent varier : les sites les plus à l'aval nécessitent une prospection partielle en bateau (et non à pied), par PPP (Pêche Par Point) (Tomanova *et al.*, 2013). Mais dans notre cas, les méthodes de pêche ne varient pas sur un même site. Le biais apporté par le changement de méthode de prélèvement dans la comparaison entre les sites semble donc limité dans cette étude. Les prélèvements ont été réalisés après autorisation administrative par des bureaux d'études agréés et l'Office Français pour la Biodiversité (OFB).

3 - Définition des variables biologiques et écologiques

Les données sur les invertébrés et les poissons sont utilisées pour calculer soit des métriques globales et classiques, caractéristiques des peuplements étudiés (Karr, 1981 ; Oberdorff *et al.*, 2002), soit des variables écologiques ou biologiques identifiées comme étant les plus susceptibles d'être impactées par les travaux de restauration de la continuité écologique et principalement par la modification des habitats (Dole-Olivier *et al.*, 1997, Briand *et al.*, 2006 ; Helms *et al.* 2011).

Les variables choisies pour caractériser les peuplements d'invertébrés et de poissons portent sur l'abondance totale A (exprimée en nombre total d'individus par prélèvement), la richesse spécifique Rsp (uniquement pour les poissons, exprimée en nombre d'espèces pêchées par prélèvement) et la diversité spécifique caractérisée par l'indice de Shannon-Wiener H' (Shannon, 1948). Les poissons ont été étudiés en fonction de leurs groupes fonctionnels : espèces rhéophiles, limnophiles et omnivores selon Michel & Oberdorff (1995) ; Oberdorff *et al.*, (2002) et Philippart (2008). Ces variables sont exprimées en pourcentage du nombre d'individus par groupe écologique par rapport au nombre total d'individus par prélèvement.

Pour les invertébrés, les variables biologiques suivantes sont calculées : le nombre de diptères par prélèvement,

la proportion d'individus par prélèvement appartenant au groupe EPT par rapport au nombre total d'individus prélevés (ci-après % EPT), le nombre d'individus total appartenant au groupe EPT par prélèvement (ci-après EPT) et, enfin, le nombre d'individus par prélèvement du genre *Brachycentrus* (ordre des Trichoptères) caractéristique des eaux de bonne qualité (Tachet *et al.*, 2010). Ce taxon a été choisi car il s'agit du taxon le plus bioindicateur au sens de la méthode de calcul de l'IBGN (Indice Biologique Général Normalisé) et présent en nombre suffisant (414 individus identifiés sur la Jouanne) et sur une majorité de prélèvements.

Pour chaque site de prélèvement, des variables caractérisant l'évolution de la continuité écologique sont calculées pour chaque année (Tableau 2). Ces variables définissent plusieurs caractéristiques de la restauration de l'habitat et de la continuité : hauteur d'étagement, linéaire connecté et nombre d'affluents connectés (Lake *et al.*, 2007 ; Rice *et al.*, 2008 ; Huger & Schwab, 2011) ou de la recréation d'habitats associés aux travaux de reconnexion de la rivière : linéaire et surface restaurés (Roni *et al.*, 2008 ; Schmutz *et al.*, 2016). La surface restaurée correspond à la surface de lit mineur de cours d'eau en m² émergée après travaux au débit mensuel minimal moyen sur 5 ans (QMNA5) au droit de la station, comparativement à la situation avant travaux. Ces variables sont calculées sur un linéaire de 2,5 km (amont ou aval), distance maximale estimée

Tableau 2. Présentation des variables associées à l'évolution de la continuité écologique

Variable	Description	Vicoïn	Jouanne
		Moyenne ± (Ecart-type) (Min – Max)	Moyenne ± (Ecart-type) (Min – Max)
%CO_AM	% de linéaire sans obstacle infranchissable sur les 2,5 km à l'amont du site	66,7±32,6 (1,16 – 100)	84,9±30,0 (10 – 100)
%CO_AV	% de linéaire sans obstacle infranchissable sur les 2,5 km à l'aval du site	48,0±40,1 (1,56 – 100)	50,3±45,3 (1 – 100)
%CO_aj_AM	% de linéaire sans obstacle ajouté durant les 5 dernières années sur les 2,5 km à l'amont	13,6±28,8 (0–98,80)	17,5±27,6 (0 – 89,90)
%CO_aj_AV	% de linéaire sans obstacle ajouté durant les 5 dernières années sur les 2,5 km à l'aval	19,6±36,6 (0 – 98,40)	27,5±38,3 (0 – 95,50)
Affluents	Nombre d'affluents connectés sur les 2,5 km en amont et en aval du site	1,22±1,31 (0 – 4,00)	0,84±0,98 (0 – 3,00)
Affluents_aj	Nombre d'affluents reconnectés pendant les 5 dernières années sur les 2,5 km en amont et en aval du site	0,52±0,81 (0,00 – 2,00)	0,31±0,60 (0 – 2,00)
HE_AM	Hauteur d'étagement (en m) sur les 2,5 km en amont	1,64±1,27 (0 – 3,80)	0,95±1,19 (0 – 3,70)
HE_AV	Hauteur d'étagement (en m) sur les 2,5 km en aval	1,88±1,48 (0 – 5,40)	0,92±0,77 (0 – 2,70)
Lin_AM	Linéaire restauré (en km) sur les 2,5 km en amont	0,38±0,54 (0 – 1,50)	0,38±0,52 (0 – 1,50)
Lin_AV	Linéaire restauré (en km) sur les 2,5 km en aval	0,49±0,59 (0 – 1,50)	0,68±0,37 (0 – 1,37)
Sur_AM	Surface restaurée (en m ²) sur les 2,5 km en amont	3064±4593 (0 - 13 470)	3910±6905 (0 – 21000)
Sur_AV	Surface restaurée (en m ²) sur les 2,5 km en aval	4018±5008 (0 - 16 620)	7041±5255 (0 – 16850)

pour qu'une communauté d'invertébrés colonise de nouveaux habitats (Sundermann *et al.*, 2011 ; Stoll *et al.*, 2013) mais aussi pour les poissons (Lorenz *et al.*, 2018). De plus, certaines variables intègrent la quantité de travaux réalisés sur les 5 dernières années, afin de différencier les premiers aménagements des derniers, puisque les réponses hydromorphologiques et biologiques suite à un aménagement sont variables dans le temps (Doyle *et al.*, 2005 ; Kail *et al.*, 2015 Schmutz *et al.*, 2016). L'évaluation de l'infranchissabilité par les poissons des obstacles (avant travaux) est considérée en application de la méthode et du référentiel ICE (Baudouin *et al.*, 2014).

4 - Analyses statistiques

Les données dans leur ensemble ne sont pas transformées car elles sont déjà normalement distribuées (Test de Shapiro-Wilk ; Shapiro & Wilk, 1965). La moyenne, l'écart-type ainsi que les valeurs minimales et maximales sont présentés pour chaque variable d'étude, sauf précision contraire.

La relation entre les variables biologiques et l'évolution annuelle est calculée à partir d'une régression linéaire utilisant la méthode des moindres carrés. Lorsque la relation établie entre une variable biologique et les différentes années d'études est significative (seuil fixé à $\rho < 0,05$), des régressions de loess sont effectuées. Ces régressions sont non paramétriques mais permettent de produire des courbes permettant de mieux visualiser l'effet année (Cleveland & Devlin, 1988).

Les différentes relations pour les variables biologiques entre les deux cours d'eau ont été testées en utilisant des tests de variance ANOVA. Le but de cette comparaison est de détecter une différence dans les variables biologiques qui peut éventuellement être expliquée par un processus lié à la continuité écologique.

Afin de faciliter et d'augmenter la robustesse de l'analyse, les sites semblables d'un point de vue de l'évolution de

la continuité écologique sont rassemblés. Pour cela, les variables liées à l'évolution de la continuité écologique (Tableau 2) sont dans un premier temps regroupées en 9 groupes différents (Tableau 3). Ces groupes ont été déterminés pour caractériser différents paramètres de la réouverture des milieux en prenant également en compte l'année de la réouverture : la restauration de la continuité (en amont ou en aval), l'effet de la restauration de la continuité (baisse de la hauteur d'eau, reconnexion d'affluent) et les travaux associés à la réouverture du milieu. Certains des 9 groupes de variables liées à la restauration intègrent plusieurs de ces paramètres. Ensuite chaque groupe est analysé par une ACP (Analyses en Composantes Principales) centrée-réduite. Le résultat de chaque ACP permet de réunir les sites d'études qui sont similaires du point de vue de la réouverture du milieu testé. Ainsi, 9 ACP ont été réalisées pour chaque cours d'eau qui permettent en moyenne de passer de 9 sites d'études à 4,6 groupes de sites sur le Vicoïn et 4,9 sur la Jouanne. La différence entre chaque regroupement de sites est ensuite testée avec l'ensemble des variables biologiques (Tableaux 4 et 5) par des tests de variance ANOVA (Santucci *et al.*, 2005 ; Holcomb *et al.*, 2016 ; Lorenz *et al.*, 2018), et des tests post-hoc HSD (Honestly Significant Difference) de Tukey (Abdi & Williams, 2010). Ces derniers tests servent ensuite à définir les différences des variables biologiques entre les sites (dès lors qu'au moins une comparaison de sites présente une différence significative) en fonction des variables associées à la restauration de la continuité écologique (Tableau 3). Le seuil de significativité des tests est fixé à $\rho < 0,05$ après avoir réalisé un ajustement de Bonferroni (Bonferroni, 1936). Tous les tests sont réalisés sur le logiciel Rstudio 1.2.5019. Le package ade4 (Thioulouse *et al.*, 2018) est utilisé pour la réalisation des ACP.

Tableau 3. Combinaisons des variables testées pour réaliser les regroupements des sites

Définition de la combinaison	Variables combinées
Reconnexion amont	%CO_AM + %CO_aj_AM
Reconnexion aval	%CO_AV + %CO_aj_AV
Nombre d'affluents connectés (Affluents)	Affluents + Affluents_aj
Evolution de la hauteur d'étagement	HE_AM + HE_AV
Restauration (Linéaires + surfaces)	Lin_AM + Lin_AV + Sur_AM + Sur_AV
Reconnexion amont + Restauration	%CO_AM + %CO_aj_AM + Lin_AM + Sur_AM
Reconnexion aval + Restauration	%CO_AV + %CO_aj_AV + Lin_AV + Sur_AV
Restauration amont + Etagement	%CO_AM + %CO_aj_AM + HE_AM + HE_AV
Restauration aval + Etagement	%CO_AV + %CO_aj_AV + HE_AM + HE_AV

RÉSULTATS

1 - Invertébrés

Au total, 316 640 invertébrés ont été collectés et identifiés sur l'ensemble des 17 sites prélevés (254 taxons) sur une chronique de 10 années. Les ordres EPT regroupent 75 genres (29,5%). La famille la plus

représentée est celle des chironomes (*Chironomidae*) avec 78 763 individus qui représentent 94 % de l'ordre des diptères sur le Vicoin et 85% sur la Jouanne. Les deux cours d'eau présentent des différences significatives dans l'abondance des invertébrés ($F=15,15$; $\rho < 0,001$), dans le nombre d'individus des taxons EPT ($F=22,73$; $\rho < 0,001$) et le nombre de diptères ($F=48,64$; $\rho < 0,001$; tab. IV).

Tableau 4. Valeurs moyennes des variables biologiques par rivière pour les invertébrés.

Variables par prélèvement	Moyenne \pm Ecart-type (Min – Max)	
	Vicoin	Jouanne
% d'EPT	17,9 \pm 10,1 (1,5 – 41,2)	18,2 \pm 12,1 (0,2 – 52,5)
EPT (Nb individus)	357 \pm 283 (29,0 – 1478)	631 \pm 868 (7,0 – 6040)
Diptères (Nb individus)	190 \pm 192 (5,0 – 872)	995 \pm 1778 (38,0 – 11404)
Diversité spécifique (H'i)	3,2 \pm 0,6 (1,6 – 4,5)	3,4 \pm 0,6 (2,2 – 4,5)
Abondance (Ai)	2145 \pm 1180 (359 – 5268)	3959 \pm 3080 (884– 38772)
<i>Brachycentrus</i> (Nb individus)	-	8,00 \pm 22,1 (0,0 – 122)

1a - Évolution temporelle des invertébrés

Sur le Vicoin, le nombre d'individus appartenant au groupe des EPT, tout comme leur proportion, augmente significativement au cours de la période étudiée (EPT : +60,6 individus/an de moyenne annuelle par prélèvement ; $F_{2,54} = 14,0$; $\rho < 0,001$ et %EPT : +3,3%/an ; $F_{2,54} = 33,16$; $\rho < 0,001$; Figure 2A et 2C). L'évolution du nombre de diptères n'est pas significative (Diptère : -4,97 ind/an ; $F_{2,54} = 0,16$; $\rho = 0,694$). Sur la Jouanne, la proportion d'espèces appartenant au groupe EPT et le nombre de diptères montrent une diminution significative (% EPT : +2,37% ; $F_{2,49} = 15,5$; $\rho < 0,001$; Diptère : -243 ind/an ; $F_{2,49} = 5,15$; $\rho < 0,05$) (Figure 2B et 2D) alors que le nombre d'individus des ordres EPT ne montre aucune tendance (EPT : -32,0 ind/an ; $F_{2,49} = 0,594$; $\rho = 0,55$). La diversité spécifique montre une augmentation significative sur les deux rivières entre 2008 et 2018 ($H'i_{\text{Vicoin}}$: +0,16/an ; $F_{2,54} = 7,68$; $\rho < 0,01$; $H'i_{\text{Jouanne}}$: +0,08 ; $F_{2,49} = 9,55$; $\rho < 0,01$; Figure 2E et 2F). Enfin, le nombre total d'individus présente une diminution sur les deux cours d'eau proche de la significativité (Ai_{Vicoin} : -127, 5 ind/an ; $F_{2,54} = 0,741$; $\rho = 0,07$ et Ai_{Jouanne} : -661 ind/an ; $F_{2,49} = 0,854$; $\rho = 0,06$).

Figure 2.

1b - Réponses des invertébrés à la restauration de la continuité écologique

Sur le Vicoin, la comparaison entre les regroupements de sites restaurés entre eux ou en comparaison avec les sites non restaurés montre que les invertébrés

ne réagissent pas significativement aux travaux à l'exception des diptères. Ces derniers présentent une diminution significative de leur abondance pour les sites sur lesquels il y a eu une augmentation du linéaire reconnecté en amont associé à la baisse de la ligne d'eau ($F = 7,03$; $\rho < 0,002$). Ces résultats sont néanmoins à relativiser dans la mesure où ils sont fortement dépendants de l'évolution du nombre de diptères sur un seul site (Nombre de diptères moyen = 401 \pm 271 ; N = 7 prélèvements). Ainsi, ce site présente une population de diptères beaucoup plus importante que celles des autres sites, ce qui explique la significativité du test. Aucune relation n'est significative si l'on retire ce site de l'analyse.

A contrario, sur la Jouanne, le %EPT montre une évolution positive significative associée aux variables relatives à la reconnexion de linéaires, seules ($F = 7,78$; $\rho < 0,005$) ou elles-mêmes associées aux surfaces restaurées ($F = 8,99$; $\rho < 0,01$). Les sites où ce % EPT a fortement augmenté présentent une augmentation considérable du linéaire reconnecté, passant de moins de 222 m avant un obstacle (N = 2) à plus de 2500 m du linéaire du tronçon de cours d'eau. Ces sites présentent également des linéaires et des surfaces de travaux plus importants sur les 2,5 km en aval (17850 m², N = 2 sites) que sur la moyenne des autres sites (5645 m²). Le nombre total d'individus, le nombre d'individus des ordres EPT, le nombre de diptères ne montrent aucune différence significative entre sites, et pour aucune combinaison de variables de restauration écologique ($\rho > 0,05$).

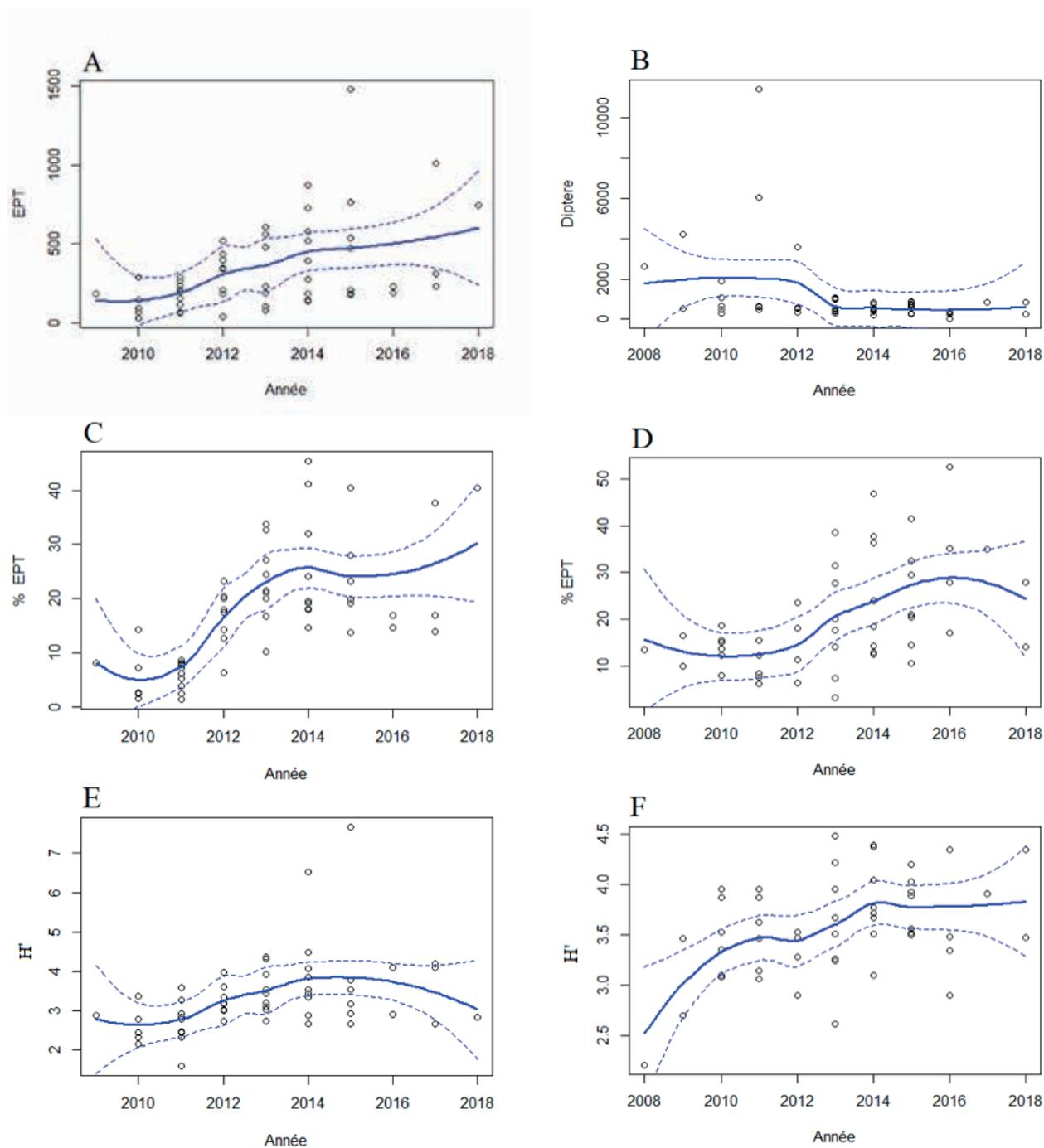


Figure 2. Evolution des variables associées aux invertébrés sur le Vicoïn (A,C,E) et sur la Jouanne (B,D,F) . Courbes centrales = Régression loess ; courbes en pointillé = Régression loess avec intervalle de confiance 95% ; Points = projection des variables. Diptère = Nombre d'individus. EPT = Nombre d'individus H' = Indice de Shannon-Wiener (Diversité spécifique).

Le genre *Brachycentrus* sur la Jouanne montre des différences significatives entre regroupements de sites pour les combinaisons associant la reconnexion de cours d'eau à l'aval et les travaux de restauration effectués à la suite de la recréation de la continuité écologique ($F = 8,74$; $p < 0,05$). Les sites ayant une forte concentration de ce taxon sont les mêmes que ceux où le pourcentage d'individus EPT a fortement augmenté (moyenne du nombre d'individus de 31,9 contre 0,11 sur tous les autres sites).

2 - Poissons

Pour les poissons, 64 prélèvements ont été effectués sur 10 sites et 10 années comprenant 27 401 individus et 33 espèces (26 sur la Jouanne et 31 sur le Vicoïn, cf. Annexe 1.)

Dix-huit espèces sont omnivores, 18 limnophiles et 10 rhéophiles. Seul le Goujon (*Gobio gobio*) est présent sur tous les sites. Les autres espèces les plus

présentes sont le Chevaîne (*Squalius cephalus*) et la Loche franche (*Barbatula barbatula*) présents dans 63 des 64 prélèvements.

La Jouanne et le Vicoin montrent des différences significatives dans la proportion d'individus rhéophiles

($F = 4,61$; $p = 0,04$), limnophiles ($F = 6,16$; $p = 0,02$), omnivores ($F = 6,30$; $p = 0,01$), et accompagnateurs de la truite ($F = 33,3$; $p < 0,001$). La diversité spécifique est également significativement différente ($F = 4,52$; $p = 0,04$; tableau 5).

Tableau 5. Valeurs moyennes des variables biologiques par rivière pour les poissons.

Variables par pêche	Moyenne \pm Ecart-type (min – max)	
	Vicoin	Jouanne
% d'individus Rhéophiles	55,4 \pm 19,0 (19,1 – 92,3)	57,9 \pm 15,0 (22,0 – 78,6)
% d'individus Limnophiles	8,2 \pm 11,0 (0 – 59,1)	5,0 \pm 6,0 (0 – 20,8)
% d'individus Omnivores	39,0 \pm 15,0 (10,7 – 87,4)	50,2 \pm 18,0 (12,8 – 84,8)
Diversité spécifique (H'p)	2,63 \pm 0,40 (1,12 – 3,19)	2,50 \pm 0,48 (1,51 – 3,28)
Abondance (Ap)	53,8 \pm 40,0 (5,22 – 198)	72,2 \pm 107 (4,80 – 413)
Richesse spécifique (Rsp)	13,3 \pm 2,9 (7,0 – 19,0)	10,5 \pm 3,2 (3,0 – 17,0)
Nombre d'anguilles (Nb d'individus)	0,26 \pm 0,25 (0 – 1,07)	0,36 \pm 0,64 (0 – 2,50)
% d'individus accompagnateurs de la Truite	42,2 \pm 19,0 (10,0 – 83,2)	41,4 \pm 16,0 (10,2 – 67,6)

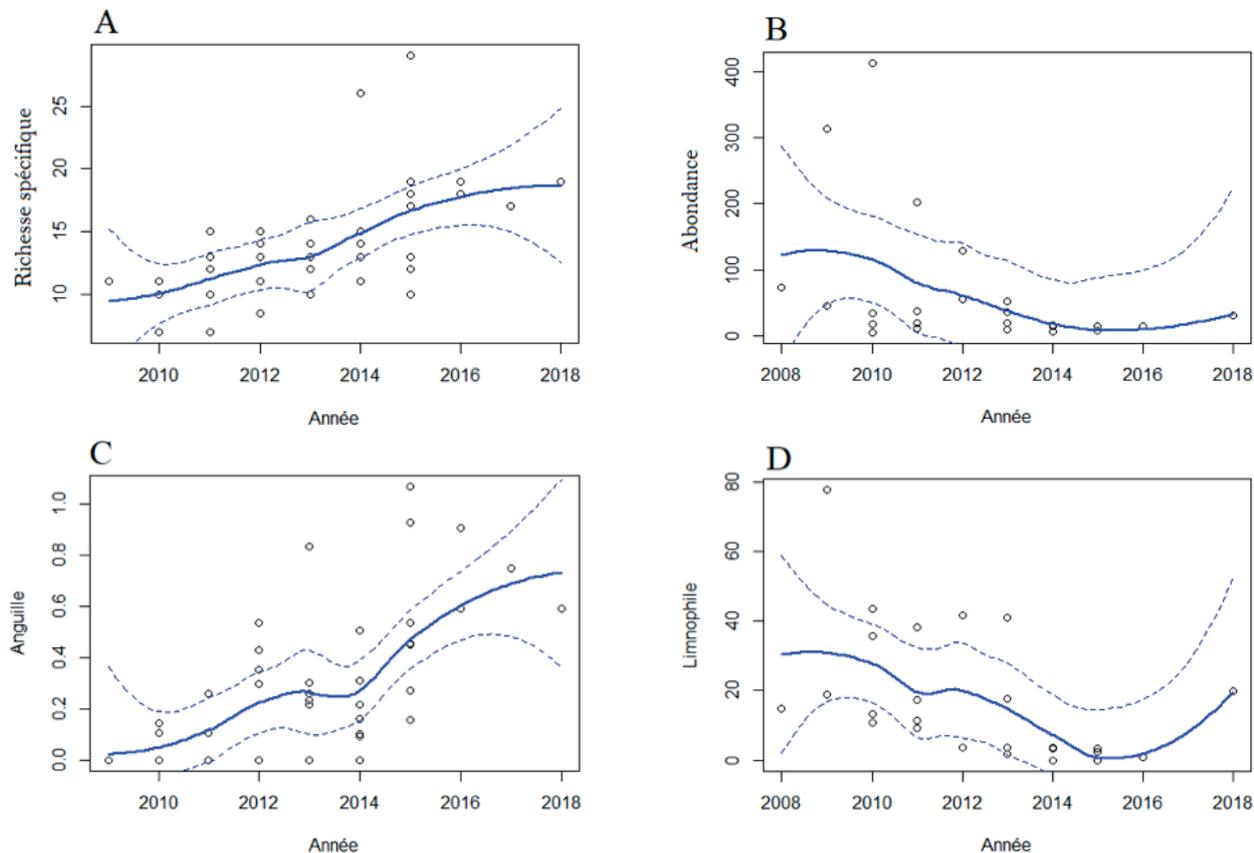


Figure 3. Evolution des variables associées aux poissons sur le Vicoin (A, C) et sur la Jouanne (B, D). Courbes centrales = Régression loess ; courbes en pointillé = Régression loess avec intervalle de confiance 95% ; Points = projection des variables. Richesse spécifique = nombre d'espèces. Anguille = nombre d'individus/100 m de cours d'eau. Abondance = nombre d'individus/100 m de cours d'eau. Limnophile = % d'individus limnophiles.

2a – Evolution temporelle des poissons

La richesse spécifique ($R_{sp_Vicoïn} : +1,27 \text{ ind}/100\text{m}/\text{an}$; $F_{2,44} = 23,9$; $\rho < 0,001$) et le nombre d'anguilles ($Anguille_{Vicoïn} : +0,09 \text{ ind}/100\text{m}/\text{an}$; $F_{2,44} = 29,47$; $\rho < 0,001$) montrent une évolution positive significative sur le Vicoïn (Figure 3A et 3B). Concernant la Jouanne, deux variables montrent également des changements négatifs significatifs : l'abondance totale ($Ap_{Jouanne} : -16,9 \text{ ind}/100\text{m}$; $F_{2,25} = 4,72$; $\rho = 0,04$) et la proportion de poissons limnophiles ($Limnophiles_{Jouanne} : -3,65\%$; $F_{2,25} = 6,67$; $\rho = 0,02$) (Figure 3C et 3D). Les autres variables ne décrivent pas de tendances significatives au cours de la période étudiée.

Figure 3.

2b - Réponses des poissons à la restauration de la continuité écologique

Sur le Vicoïn, l'évolution des proportions d'individus limnophiles et rhéophiles est liée à la réalisation de travaux de restauration de la continuité écologique.

Les tests ont démontré qu'un site présentait des proportions en individus limnophiles plus importantes que sur les autres sites (26,5 % -N = 1- vs 5,26 % -N = 4 en moyenne durant l'étude) pour les combinaisons de paramètres suivants : suppression des obstacles positionnés à l'aval des sites d'études seules ($F = 9,52$; $\rho < 0,005$), associées à la restauration d'habitat sur les sites ($F = 8,51$; $\rho < 0,005$) ou à la hauteur d'étagement ($F = 8,77$; $\rho < 0,001$) et avec les travaux de restauration-associés à l'ouverture du milieu en amont ($F = 6,59$; $\rho < 0,01$).

Ce site se différencie des autres sites par une faible connectivité à l'aval sans évolution ($< 900 \text{ m}$; $N = 1$), un faible gain sur la ligne d'eau (0,9 m ; $N = 1$) mais avec d'importantes restaurations des habitats (linéaire restauré = 1 km) qui montrent une proportion d'individus limnophiles plus importante que sur le reste des sites.

La proportion d'individus d'espèces rhéophiles montre une augmentation significative pour la reconnexion aval seule ($F = 10,74$; $\rho < 0,001$), associée avec la hauteur d'étagement ($F = 10,97$; $\rho = 0,001$) et les travaux de restauration ($F = 11,25$; $\rho < 0,001$). A l'inverse des individus limnophiles, le site où la continuité écologique n'évolue pas (voir supra) présente une proportion d'individus rhéophiles stable et faible (23% ; $N = 1$). Les sites présentant de forts gains de connectivité à l'aval (gain minimum de 975 m ; baisse de la hauteur d'étagement minimum de 0,45 m, $N =$

5) présentent une proportion d'individus rhéophiles de 64% (avec des augmentations jusqu'à 37% en 10 ans sur un site). Le pourcentage d'individus rhéophiles varie également en fonction de la reconnexion à l'amont associée aux travaux de restauration ($F = 7,927$; $\rho < 0,001$). Cette différence s'explique surtout par la présence d'un fort pourcentage d'espèces rhéophiles sur des sites en amont du bassin versant où il n'y a pas eu de travaux de restauration car la connectivité était déjà assurée (100 % ; $N = 2$, Rhéophiles = 41 %). Enfin, deux sites présentant un gain linéaire supérieur à 1300 m et une surface restaurée de 13470 m² ont atteint des proportions d'espèces rhéophiles supérieures à 70 %.

Sur la Jouanne, la proportion de rhéophiles, d'espèces accompagnatrices de la Truite et le nombre d'anguilles ne réagit pas avec la défragmentation du milieu. La richesse spécifique diminue significativement avec le nombre d'affluents connectés ($F_{omnivores} = 25,8$; $F_{RSp} = 21,1$; $\rho < 0,005$), avec l'évolution de la hauteur d'étagement ($F_{omnivores} = 15,3$; $F_{RSp} = 12,0$; $\rho < 0,05$) et avec la reconnexion en amont ($F_{omnivores} = 25,8$; $F_{RSp} = 21,1$; $\rho < 0,005$). A l'inverse, la proportion d'omnivores augmente significativement. La variation s'explique par un site présent très en amont des autres sites avec une faible richesse spécifique ($R_{sp} = 8,0$ contre 13 en moyenne sur les autres sites) et une importante proportion d'omnivores (68% contre 40%).

Le pourcentage d'individus limnophiles, l'abondance et la diversité spécifique, varient négativement en fonction du nombre d'affluents connectés ($F_{limnophiles} = 51,5$; $F_{abondance} = 40,6$; $F_{H'p} = 22,7$; $\rho < 0,01$), de la hauteur d'étagement ($F_{limnophiles} = 24,8$; $F_{abondance} = 20,0$; $\rho < 0,005$), et de la reconnexion à l'amont qu'elle soit seule ou associée à d'autres paramètres comme la hauteur d'étagement ($F_{limnophiles} = 17,3$; $F_{abondance} = 9,5$; $F_{H'p} = 7,6$; $\rho < 0,01$) et les travaux de restauration ($F_{limnophiles} = 17,3$; $F_{abondance} = 12,8$; $F_{H'p} = 160,4$; $\rho < 0,01$). Les différences sont majoritairement expliquées, comme pour la richesse spécifique et le pourcentage d'omnivores, par la différence entre le site le plus amont (Limnophiles = 48%, $Ap = 222$; $H'p = 1,93$; $N = 1$) et la quasi-totalité des autres sites (Limnophiles = 9,5%, $Ap = 22,5$ et $H'p = 2,74$; $N = 3$).

DISCUSSION

1 - Invertébrés

Dans un milieu non perturbé, les cours d'eau de plaine présentent une large gamme d'habitats permettant à la fois aux macro-invertébrés privilégiant les habitats graveleux, sableux et à ceux vivant sur des substrats

végétaux d'assurer leur cycle de vie (Tolkamp, 1982). Le Vicoin et la Jouanne ont des communautés d'invertébrés similaires aux cours d'eau de plaine de taille moyenne (pour une revue, voir Stroot, 1984 ; Morley *et al.*, 2008).

Les macro-invertébrés sont des taxons qui montrent une réponse négative ou positive aux conditions du système (et donc à la suppression d'obstacles) très rapide (Orr *et al.*, 2008) mais aussi très locale (Carlson *et al.*, 2018). Or, la majorité des sites d'étude n'ont pas été positionnés spécifiquement pour étudier l'évolution du peuplement avant et après un obstacle (N = 8/17 à moins de 200 m d'un obstacle). Cela explique les différences entre les résultats de notre étude et les résultats obtenus dans les études analysant les effets en amont et aval direct d'anciens obstacles. Ces études décrivent un premier effet globalement négatif de «pulse disturbance» dans un court délai à la suite des perturbations créées par la suppression ou l'aménagement de l'obstacle (Doyle *et al.*, 2005 ; Van Looy *et al.*, 2014). D'après la méta-analyse réalisée par Carlson *et al.* (2018), il faut une durée comprise entre 15 et 20 mois pour que la densité totale et la densité EPT (que ce soit en aval ou en amont) de l'ancien barrage ne soient plus perturbées par les travaux. De plus, de nombreux autres paramètres (caractéristiques du bassin versant, rétablissement total ou non de l'écosystème, positionnement de(s) obstacle(s) sur le bassin versant) déterminent l'évolution des communautés d'invertébrés sur les sites ré-ouverts (Pollard & Reed, 2004 ; Doyle *et al.*, 2005 ; Carlson *et al.*, 2018).

Dans notre cas, seuls le %EPT, la diversité spécifique et le taxon *Brachycentrus* ont montré des différences associées à la réouverture des milieux pour les invertébrés. Ainsi, l'augmentation du pourcentage EPT ainsi que celle de la diversité spécifique, à la fois sur la Jouanne et sur le Vicoin, indiquent un changement des habitats et une plus grande diversité à l'échelle des sites. Néanmoins, les processus expliquant l'augmentation de la proportion EPT sont différents entre la Jouanne et le Vicoin. Sur le Vicoin, c'est avant tout l'augmentation du nombre d'individus EPT qui permet cet accroissement tandis que sur la Jouanne, c'est une importante baisse du nombre de diptères qui l'explique. Davantage de linéaires (>1250 m) ont été réouverts sur le Vicoin à l'amont des sites comparativement à la Jouanne (5 vs 2), ce qui pourrait favoriser la dérive des invertébrés présents à l'amont vers les sites d'étude (Brittain & Eikeland, 1988). En effet, la dérive est le principal processus de colonisation d'habitats pour les macro-invertébrés benthiques : 41 à 80% des macro-invertébrés benthiques présents sur un

site y arrivent par dérive (Townsend & Hildrew, 1976 ; Williams & Hynes, 1976).

Concernant la plus forte abondance de diptères et la baisse significative sur la Jouanne (et non sur le Vicoin), cela peut s'expliquer par une proportion plus importante de matières en suspension (MES) sur la Jouanne (moyennes annuelles 2006-2019 de 15,9 mg/l sur la Jouanne et de 12,8 mg/l sur le Vicoin), d'autant plus que la quasi-totalité des diptères présents dans notre étude appartiennent à la famille des Chironomidés. Cette quantité plus importante de MES, associée à un milieu lentique, va favoriser le colmatage du lit de la rivière. Or, le colmatage interstitiel est une source de pression importante pour les macro-invertébrés benthiques : les sédiments comblent les interstices de la zone hyporhéique qui, en temps normal, a un rôle de refuge pour de nombreux invertébrés benthiques (Dole-Olivier *et al.*, 1997). À l'inverse, les chironomes qui représentent une part importante des diptères dans notre étude sont des individus euryèces qui s'adaptent bien aux conditions de vie d'un cours d'eau colmaté (Armitage *et al.*, 2012). Or, la suppression des obstacles à l'écoulement a permis de modifier profondément les habitats établis sur la Jouanne : importante reprise sédimentaire, réduction de la largeur du lit de 17 % (et par conséquent une augmentation des vitesses d'écoulement) ainsi que le commencement d'un décolmatage, processus s'étalant sur une durée comprise entre 5 et 7 ans (Roiné & Boileau, 2017). Ainsi, l'évolution de ces paramètres a-t-elle fortement modifié les habitats des invertébrés dans l'ancienne zone d'influence des seuils (Bednarek, 2001 ; Hart *et al.*, 2002 ; Villeneuve *et al.*, 2017).

Enfin, le principal facteur permettant la recolonisation d'un site par un taxon invertébré est la proximité géographique de celui-ci au site en question (Sundermann *et al.*, 2011 ; Tonkin *et al.*, 2014). L'amélioration des habitats est certainement incomplète sur certains sites à cause de longs processus encore inachevés : décolmatage, recolonisation des habitats par des mousses... : Johnson *et al.*, 2003 ; Pedersen & Friberg, 2009 ; Haase *et al.*, 2013). Ensuite la qualité chimique du cours d'eau est également une source de pression résiduelle très importante (Sedell *et al.*, 1990 ; Rundle *et al.*, 1992 ; Sundermann *et al.*, 2013 ; pour une revue précise des valeurs limitantes voir Villeneuve *et al.*, 2017) tout comme la qualité de la ripisylve (Bis *et al.*, 2000), notamment pour la survie lors de l'émergence des invertébrés hémimétaboles (Erman, 1984).

2 – Poissons

À l'échelle française, les espèces d'eaux froides se cantonnent de plus en plus à l'amont des cours d'eau tandis que l'aire de répartition des espèces exotiques et à tendance limnophile s'agrandit. La dégradation des habitats des espèces d'eaux froides ou encore le réchauffement climatique peuvent expliquer ce processus (Lasne *et al.*, 2007 ; Poulet *et al.*, 2013 ; Baptist & Séon-Massin, 2014 ; Kuczynski *et al.*, 2018). Cette tendance est visible sur le Vicoin et la Jouanne mais pourrait être modérée par le caractère océanique tempéré du climat, moins sujet au réchauffement. En général, le niveau biotypologique calculé sur les stations d'étude est théoriquement retrouvé plus en aval des cours d'eau, permettant ainsi de voir que ces cours d'eau présentent une (ou plusieurs) altération(s) d'ordre anthropique.

L'augmentation de la richesse spécifique sur le Vicoin suit une tendance nationale (Poulet *et al.*, 2013). Cet accroissement peut être la conséquence de plusieurs facteurs (Sax & Gaines, 2003). L'extension des aires de répartition d'espèces généralistes comme la Brème commune (apparition après 2012 sur 83% des sites), la Brème bordelière (50%), la Carpe miroir ou la Carpe commune (33%) peut être associée au probable réchauffement des eaux (Baptist & Séon-Massin, 2014) ou au décloisonnement des biefs à la suite des suppressions d'ouvrages, même si la colonisation des cours d'eau pour ces espèces est surtout associée aux lâchers et à la présence de plans d'eau (Vigneron & Oberdoff, 2010). L'amélioration des habitats et la restauration de la continuité écologique (Kanehl *et al.*, 1997 ; Im *et al.*, 2011) peuvent expliquer un changement de distribution pour des espèces non limitées par la température (cas du Sandre : apparition après 2012 sur 33% des sites). En effet, la température de l'eau est probablement trop limitante pour certaines espèces (Hydroconcept, 2019). Enfin, l'apparition d'espèces invasives sur certains sites telles que le Pseudorasbora (50% des sites) et la Perche soleil (50% des sites) a été potentiellement favorisée par la réouverture du milieu (Sax & Gaines, 2003 ; McLaughlin *et al.*, 2013) mais cela demeure à démontrer pour le Pseudorasbora car l'espèce augmente fortement en France et notamment dans les Pays de la Loire (Poulet *et al.*, 2013).

À l'échelle du bassin versant de la Jouanne, l'augmentation de la richesse spécifique n'est en revanche pas visible. Cela peut provenir du fait que la réouverture en aval de 2 des 4 sites d'étude a été réalisée tardivement (après 2015) et qu'un site n'a pas encore été rendu franchissable en aval, même si la colonisation

est également possible par les plans d'eau présents sur le bassin versant. Cela illustre le fait que la cinétique de recolonisation par les poissons est un processus pouvant nécessiter une durée importante (i.e. supérieure à 3 ans) avant d'avoir des résultats significatifs sur la composition spécifique de l'ichtyofaune (Doyle *et al.*, 2005 ; Maloney *et al.*, 2008). La baisse de l'abondance sur la Jouanne est couplée à une baisse de la proportion d'individus limnophiles de 2008 à 2018. La baisse proportionnelle de limnophiles sur la Jouanne peut être une conséquence directe de l'ensemble des travaux effectués. En effet, de manière générale, les travaux de restauration de la continuité écologique font diminuer la proportion de ce groupe écologique par la suppression des zones d'écoulements lenticques (Hart *et al.*, 2002 ; Burroughs *et al.*, 2010). Parallèlement, la proportion d'habitats favorables aux espèces rhéophiles a augmenté, ce qui participe à un remplacement d'espèces limnophiles par des espèces rhéophiles (Hart *et al.*, 2002 ; Poulos & Chernoff, 2017 ; Bellmore *et al.*, 2019). Sur la Jouanne, en dépit de conditions morpho-dynamiques favorables à ces espèces (Roiné & Boileau, 2017), le taux d'ortho-phosphates – trop élevé annuellement (>0,5 mg/l) - et surtout la température de l'eau - trop élevée l'été (> 20 °C) – créent une situation de stress empêchant le maintien et la croissance des individus de certaines espèces rhéophiles (Dorts *et al.*, 2012 ; Hydroconcept, 2020). D'ailleurs, sur la Jouanne, la proportion d'individus rhéophiles n'évolue pas significativement avec la réouverture du milieu au contraire du Vicoin. Sur la Jouanne, l'évolution des variables biologiques sur les sites s'explique davantage par un gradient amont-aval que par une évolution de la défragmentation (Huet, 1949). Malgré tout, les arasements ont également un impact sur ce gradient (Verneaux, 1973).

Les effets des travaux obtenus sur l'ichtyofaune semblent également liés, comme pour les invertébrés, à une diversification des habitats. Cette diversification peut conduire à une modification complète du cycle de vie des espèces piscicoles. Les modifications des communautés d'invertébrés (*cf supra*) génère un changement dans les ressources alimentaires des poissons à la suite des travaux de restauration de la continuité écologique (Kanehl *et al.*, 1997 ; Catalano *et al.*, 2007 ; Kornis *et al.*, 2015). Cette restauration de la continuité écologique s'impose comme étant l'une des meilleures alternatives pour restaurer les cours d'eau avec des effets sur le long terme (Catalano *et al.*, 2007 ; Roni *et al.*, 2008). En effet, les travaux de restauration des habitats seuls ont pour conséquence, dans une majorité des cas, une augmentation de l'abondance des poissons (Roni, 2019) ou le changement de la communauté piscicole

(Schmutz *et al.*, 2016). Cependant, ils ne permettent pas toujours une augmentation de la richesse spécifique (Kail *et al.*, 2015 ; Roni, 2019), au contraire des travaux associant la restauration de la continuité écologique. Néanmoins, l'objectif principal de la restauration doit être de retrouver des communautés piscicoles adaptées aux caractéristiques écologiques de la section du cours d'eau restaurée. Les études se focalisant sur l'impact à l'amont et à l'aval direct d'anciens obstacles détectent souvent une augmentation de la richesse spécifique (Kanehl *et al.*, 1997 ; Catalano *et al.*, 2007 ; Burroughs *et al.*, 2010 ; Kornis *et al.*, 2015) mais cette évolution est souvent à relier à l'évolution positive du gradient amont-aval. De plus, la réouverture des cours d'eau pourrait permettre un meilleur brassage génétique de l'ichtyofaune ou encore favoriser la présence d'individus de plus grande taille (Blanchet *et al.*, 2010).

La réponse biologique à des travaux de restauration de la continuité écologique est également régie par un ensemble de paramètres physiques, biologiques et de boucles de rétroactions (Bellmore *et al.*, 2019). Par exemple, une température de l'eau élevée, la qualité physico-chimique de l'eau et l'utilisation agricole du bassin versant vont fortement limiter l'efficacité des travaux (Kail *et al.*, 2015 ; Friberg *et al.*, 2016). Ces facteurs sont cruciaux pour l'ichtyofaune car si ces pressions subsistent, les résultats des efforts de restauration ne pourront pas être optimums (Verneaux, 1973 ; Bernhardt & Palmer, 2011). C'est notamment ce qui peut expliquer en partie pourquoi les efforts de la restauration de la continuité écologique n'ont pas permis l'augmentation de la proportion d'individus associés à la Truite dans notre étude, au moins sur la Jouanne (Hydroconcept, 2020).

Le pourcentage d'individus omnivores et la diversité spécifique ne varient pas avec la restauration de la continuité écologique dans notre étude. L'absence de modification de la proportion d'omnivores est contraire à ce qui est généralement observé : baisse des omnivores à la suite de la réouverture (Gottgens *et al.*, 2009 ; Dorobek *et al.*, 2015), mais ces études sont faites au droit d'anciens obstacles, ce qui diffère de notre cas. Une des raisons de cette absence de changement pourrait tenir au fait que les espèces omnivores occupent une large gamme de niches écologiques. Ce caractère ubiquiste leur confère une forte adaptabilité, même dans des sites où les conditions de milieux ont évolué (Tullos *et al.*, 2009). Toutefois, l'absence d'évolution traduit peut être davantage le fait que la modification des habitats n'est pas achevée ou est trop partielle sur de nombreux sites : 14 des 50 obstacles n'ont pas été supprimés mais seulement aménagés, ce qui limite la modification des habitats (Doyle *et al.*, 2005).

La communauté d'espèces régionales est également un facteur clé pouvant déterminer ou non la réussite de recolonisation après une restauration (Lake *et al.*, 2007 ; Stoll *et al.*, 2014, Schmutz *et al.*, 2016). Cette communauté est limitée dans notre cas. Le nombre d'espèces susceptibles de coloniser les cours d'eau depuis la Mayenne étant relativement faible (Vigneron & Oberdoff, 2010), cela pourrait expliquer l'absence d'évolution de la diversité spécifique malgré la restauration de la continuité écologique.

3 - Cas de l'Anguille

Sur la rivière Mayenne, la population d'anguilles estimée globalement est inférieure à 1 ind/100m² (Chancerel, 1994), ce qui est similaire à la quantité sur le Vicoin et sur la Jouanne (tab. V). Le bassin versant de la Mayenne accueille des anguilles d'une taille supérieure à 15,0 cm (Canal *et al.*, 2013) qui s'y sédentarisent pendant une période de 5 à 15 ans (Laffaille *et al.*, 2005) jusqu'à la maturation sexuelle et la phase de dévalaison. Cela est illustré par la taille moyenne des anguilles pêchées dans notre étude (Vicoin : 51,4 cm \pm 14,8 ; min = 24,0 ; max = 84,0 et Jouanne : 52,2 cm \pm 17,2 ; min = 30,0 ; max = 94,0). La présence de nombreux obstacles sur la Mayenne a été jusqu'en 2012, un frein au déplacement de l'Anguille avec un des taux d'étagement les plus importants de la Loire moyenne, avec en moyenne un obstacle tous les 3 km (Steinbach, 2010). Depuis 2012, 36 des 38 ouvrages de la Mayenne (dont 19 depuis la confluence de la Maine, jusqu'à la confluence avec le Vicoin et la Jouanne) ont été équipés de tapis-brosses (Steinbach, 2012) et, depuis 2017, de turbines ichtyo-compatibles au niveau des centrales hydro-électriques. Cette restauration de la continuité sur la Mayenne pourrait expliquer l'augmentation des effectifs d'anguilles sur la rivière le Vicoin (0,45 ind/100m² en 2015 (N = 6) contre seulement 0,11 ind/100m² en 2010 (N = 3) et probablement dans une moindre mesure sur la Jouanne (0,83 ind/100m² en 2015 pour la Jouanne (N = 3) pour 0,69 ind/100m² en 2010 ; N = 2), même si cela n'a pas pu être mis en évidence significativement sur ce cours d'eau. Cette différence entre les deux cours d'eau pourrait être liée à la présence d'un obstacle difficilement franchissable non aménagé en aval de la Jouanne (et de l'ensemble des sites d'étude) qui réduirait la remontée de l'espèce vers les sites d'études ; au contraire du Vicoin où la totalité des obstacles ont été rendus franchissables. L'autre explication serait induite par la distribution des sites d'étude sur les cours d'eau : sur la Jouanne 3 des 4 sites sont situés dans la partie aval du cours d'eau. Avant la réouverture du milieu, ces sites faisaient partie des zones plus facilement atteignables pour les anguilles car

il y avait moins d'obstacles à franchir. La réouverture du milieu crée de nouvelles zones accessibles plus en amont pour que les anguilles s'y sédentarisent (Laffaille *et al.*, 2005). Cette redistribution spatiale des anguilles n'aurait pas été détectée par les pêches situées sur les sites en aval, au contraire du Vicoin où les sites sont mieux répartis longitudinalement.

CONCLUSION

En raison de nombreuses perturbations (régulation des débits, réchauffement climatique, présence d'obstacles, (i.e. Tolkamp, 1982 ; Statzner *et al.*, 2001 ; Mueller *et al.*, 2011), les populations des macro-invertébrés sur les cours d'eau de plaine tendent à être dégradées et à perdre en diversité, perte dont l'une des principales causes est l'homogénéisation des habitats (Bis *et al.*, 2000 ; Pedersen & Friberg, 2009 ; Labat, 2013). En conséquence, les travaux menés sur le Vicoin et la Jouanne entre 2008 et 2018 avaient pour objectif, outre la restauration de la continuité écologique, de restaurer une diversité d'habitats favorables à la vie biologique. Ces objectifs ont été, pour partie, atteints dans la mesure où des gains écologiques en lien avec la classe de qualité des eaux ont été observés depuis 2008 (Hydroconcept, 2019). Cela s'est vérifié chez les macro-invertébrés à l'échelle des sites suivis, notamment sur les taxons des ordres EPT avec une augmentation de leur proportion (Carlson *et al.*, 2018), soulignant une restauration d'habitats plus diversifiés à la suite de la modification de la morphologie du lit et des berges des cours d'eau (Roiné & Boileau, 2017). Cette amélioration est d'autant plus intéressante que les effets des travaux de restauration montrent, en général, une faible amélioration globale des communautés d'invertébrés et cela même sur le long terme (Haase *et al.*, 2013 ; Leps *et al.*, 2016 ; Lorenz *et al.*, 2018) et parfois même aucun effet (Hansen & Hayes, 2012 ; Renöfalt *et al.*, 2013), soulignant les fortes variabilités des résultats entre cours d'eau et le maintien de sources de pressions variées sur ces espèces (Villeneuve *et al.*, 2017).

Les travaux de restauration ont permis un changement des communautés piscicoles allant vers des communautés plus adaptées aux stations d'étude avec une augmentation de classes d'état biologique sur 5 des 11 sites aménagés (Hydroconcept, 2019). Le

changement de la communauté limnophile vers une communauté plus rhéophile est la principale raison de ce gain. Cela est une conséquence de l'amélioration des habitats, effet indirect de la réouverture du milieu. Les effets directs sont visibles uniquement par l'augmentation de la richesse spécifique sur le Vicoin. La défragmentation se révèle être un outil intéressant pour améliorer la qualité des habitats par suppression de l'effet succession de plans d'eau et cela même si la réponse est variable en fonction des caractéristiques des cours d'eau (Holcomb *et al.*, 2016 ; Foley *et al.*, 2017). Néanmoins, la qualité physico-chimique et la température de l'eau du Vicoin et de la Jouanne -comme pour de nombreux autres cours d'eau (Kail *et al.*, 2015)- restent trop limitantes pour certaines espèces spécialistes. Cependant, en dépit de ces températures élevées, des espèces comme le Spirlin *Alburnoides bipunctatus* et le Barbeau *Barbus barbus* pourraient coloniser ces rivières (Vigneron & Oberdoff, 2010).

Malgré les efforts de restauration consentis sur le Vicoin et la Jouanne ainsi que sur la Mayenne, le cycle de vie de l'Anguille fait que le maintien d'un niveau stable d'individus sur ces cours d'eau reste dépendant de nombreux autres facteurs extérieurs à l'amélioration locale de la continuité des cours d'eau. Néanmoins, les efforts faits pour cette espèce sont concluants sur un des bassins versants d'étude, ce qui contribue à la stabilisation de la population d'anguilles à l'échelle du bassin versant de la Loire (LOGRAMI, 2019). Cette tendance est perçue au niveau national, dont le bassin de la Maine représente une importante surface d'habitats à reconquérir (Feunteun & Prouzet, 2020).

Pour conclure, la restauration de la continuité écologique ne peut à elle seule améliorer la qualité biologique des cours d'eau mais elle permet d'augmenter la résilience des écosystèmes (recréation d'habitats, régulation de la température, reconnexion avec des zones refuges, ...) (Palmer *et al.*, 2005), ce qui va devenir impératif pour compenser les effets, déjà visibles, du réchauffement climatique (Floury *et al.*, 2012 ; Baptist & Séon-Massin, 2014 ; Kuczynski *et al.*, 2018 ; Baranov *et al.* 2020).

Annexe 1. Liste des espèces de poissons prélevées par rivière de 2008 à 2018

Nom vernaculaire	Nom latin	Vicoïn		Jouanne	
		Effectif total	Nombre de prélèvements	Effectif total	Nombre de prélèvements
Able de Heckel	<i>Leucaspis delineatus</i>	4	2	0	0
Ablette	<i>Alburnus alburnus</i>	478	23	73	6
Anguille	<i>Anguilla anguilla</i>	104	35	49	14
Barbeau fluviatile	<i>Barbus barbus</i>	48	11	39	6
Bouvière	<i>Rhodeus amarus</i>	24	7	57	9
Brème bordelière	<i>Blicca bjoerkna</i>	6	5	6	2
Brème commune	<i>Abramis brama</i>	210	22	41	4
Brochet	<i>Esox lucius</i>	61	25	23	12
Carrassin sp.	<i>Carassius sp.</i>	1	1	0	0
Carpe commune	<i>Cyprinus carpio</i>	5	3	0	0
Carpe miroir	<i>Cyprinus carpio carpio</i>	2	2	0	0
Chabot commun	<i>Cottus gobio</i>	3498	42	366	20
Chevaine	<i>Squalius cephalus</i>	3510	42	984	21
Cyprinidés indéterminés	-	637	29	45	7
Épinochette	<i>Pungitius pungitius</i>	21	9	0	0
Gardon	<i>Rutilus rutilus</i>	2026	42	973	20
Goujon	<i>Gobio gobio</i>	3250	43	2415	21
Grémille	<i>Gymnocephalus cernua</i>	9	7	34	9
Lamproie de planer	<i>Lamptera planeri</i>	1	1	0	0
Loche franche	<i>Barbatula barbatula</i>	2549	43	1945	20
Perche commune	<i>Perca fluviatilis</i>	305	35	86	15
Perche soleil	<i>Lepomis gibbosus</i>	57	16	16	3
Poisson chat	<i>Ameiurus melas</i>	2	2	1	1
Pseudorasbora	<i>Pseudorasbora parva</i>	15	3	0	0
Rotengle	<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	16	7	21	2
Sandre	<i>Sander lucioperca</i>	14	8	2	2
Tanche	<i>Tinca tinca</i>	63	18	72	12
Hotu	<i>Chondrostoma nasus</i>	0	0	3	1
Truite arc-en-ciel	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	1	1	1	1
Truite fario	<i>Salmo trutta</i>	29	12	0	0
Vairon	<i>Phoxinus phoxinus</i>	2526	29	547	15
Vandoise	<i>Leuciscus burdigalensis</i>	1	1	129	9

REMERCIEMENTS

Cette étude a été réalisée dans le cadre d'un mémoire de fin d'études d'école d'ingénieur IMA dispensée à l'école Polytech de Tours (LL). Elle a été financée dans le cadre du contrat CT Eau Mayenne aval (2020-2022) par l'Agence de l'Eau Loire Bretagne, le Conseil départemental de la Mayenne, le Conseil régional des Pays de la Loire et le Syndicat JAVO. Nous remercions l'ensemble des personnes et des organismes ayant participé à cet article en partageant leurs données et leurs savoirs : Alexis Robert et Sarah Fauconnier (CD53), Fabrice Goubin et Thibault Vigneron (OFB), Raphaël Chaussis, Sylvain Jolly et Marie-Andrée Praud (AELB), Marie-Laure Piau (FDPMA53) et enfin Bertrand You (Hydro-concept). Y. Lucas (JAVO), T. Vigneron (OFB), M. Ménard (INRAE), B. You, Y. Favreau (Hydro-concept) et M.L. Piau ont accepté de relire une première version du manuscrit qu'ils ont contribué à grandement améliorer : qu'ils en soient ici remerciés.

RÉFÉRENCES

- ABDI H. & WILLIAMS L. J. 2010. Tukey's honestly significant difference (HSD) test. *Encyclopedia of Research Design*. Thousand Oaks, CA: Sage, 1-5.
- AFNOR 2004. *Qualité de l'eau – Détermination de l'indice biologique global normalisé (IBGN)*. NF T90-350.
- AFNOR 2008. *Qualité de l'eau – Echantillonnage des poissons à l'électricité dans le cadre des réseaux de suivi des peuplements de poissons en lien avec la qualité des cours d'eau*. NF T90-383.
- AFNOR 2016. *Qualité de l'eau – Prélèvement des macro-invertébrés aquatiques en rivières peu profondes*. NF T90-333.
- ALLAN J. D. 2004. Landscapes and riverscapes: the influence of land use on stream ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 35 :257-284.
- ARMITAGE P. D., PINDER L. C. & CRANSTON P. S. 2012. *The Chironomidae: biology and ecology of non-biting midges*. Springer Science & Business Media.
- ASTORGA A., DEATH R., DEATH F., PAAVOLA R., CHAKRABORTY M. & MUOTKA T. 2014. Habitat heterogeneity drives the geographical distribution of beta diversity: the case of New Zealand stream invertebrates. *Ecol. Evol.*, 4(13) : 2693-2702.
- BAPTIST F. & SEON-MASSIN N. 2014. *Les poissons d'eau douce à l'heure du changement climatique: état des lieux et pistes pour l'adaptation*. ONEMA, Paris.
- BARANOV V., JOURDAN J., PILOTTO F., WAGNER R. & HAASE P. 2020. Complex and nonlinear climate-driven changes in freshwater insect communities over 42 years. *Cons. Biol.* DOI: 10.1111/cobi.13477.
- BAUDOIN J.M., BURGUN V., CHANSEAU M., LARINIER M., OVIDIO M., SREMSKI W., STEINBACH P. & VOEGTLE B. 2014. *Evaluer le franchissement des obstacles par les poissons. Principes et méthodes*. ONEMA, Paris.
- BAXTER R. M. 1977. Environmental effects of dams and impoundments. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 8(1) : 255-283.
- BEDNAREK A. T. 2001. Undamming rivers: a review of the ecological impacts of dam removal. *Env. Manag.*, 27(6) : 803-814.
- BELLMORE J. R., PESS G. R., DUDA J. J., O'CONNOR J. E., EAST A. E., FOLEY M. & MAGIRL C. S. 2019. Conceptualizing ecological responses to dam removal: if you remove it, what's to come? *BioScience*, 69(1) : 26-39.
- BERNHARDT E. S. & PALMER M. A. 2011. River restoration: the fuzzy logic of repairing reaches to reverse catchment scale degradation. *Ecol. Appl.*, 21(6) : 1926-1931.
- BIS B., ZDANOWICZA. & ZALEWSKI M. 2000. Effects of catchment properties on hydrochemistry, habitat complexity and invertebrate community structure in a lowland river. *Hydrobiologia*, 422/423 : 369-387.
- BLANCHET S., REYO O., ETIENNE R., LEK S. & LOOT G. 2010. Species specific responses to landscape fragmentation: implications for management strategies. *Evol. Applic.*, 3(3) : 291-304.
- BŒUF B. & FRITSCH O. 2016. Studying the implementation of the Water Framework Directive in Europe: a meta-analysis of 89 journal articles. *Ecol. Soc.*, 21(2) : 19.
- BONFERRONI C. 1936. Teoria statistica delle classi e calcolo delle probabilita. *Pubblicazioni del R Istituto Superiore di Scienze Economiche e Commerciali di Firenze*, 8 : 3-62.
- BRIAND C., FATIN D., FONTENELLE G. & FEUNTEUN E. 2006. Effect of re-opening of a migratory axis for eel at a watershed scale (Vilaine river, Southern Brittany). *Bull. Franc. Pêche Pisciculture*, 378 : 67-86.
- BRITAIN J. E. & EIKELAND T. J. (1988). Invertebrate drift—a review. *Hydrobiologia*, 166(1) : 77-93.
- BURROUGHS B. A., HAYES D. B., KLOMP K. D., HANSEN J. F. & MISTAK J. 2010. The effects of the Stronach Dam removal on fish in the Pine River, Manistee County, Michigan. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 139(5) : 1595-1613.
- CANAL J., BESSE T., BAISEZ A. & LAFFAILLE P. 2013. *Front de colonisation de l'Anguille européenne en Loire, année 2013*. LOGRAMI.
- CARLSON P. E., DONADI S. & SANDIN L. 2018. Responses of macroinvertebrate communities to small dam removals: Implications for bioassessment and restoration. *J. Appl. Ecol.*, 55(4) : 1896-1907.
- CATALANO M. J., BOZEK M. A. & PELLETT T. D. 2007. Effects of dam removal on fish assemblage structure and spatial distributions in the Baraboo River, Wisconsin. *North Am. J. Fish. Manag.*, 27(2) : 519-530.
- CHANCEREL F. 1994. La répartition de l'anguille en France. *Bull. Franc. Pêche Pisciculture*, 335 : 289-294.
- CHANDERIS A., VAN LOOY K., DIAMOND J.S. & SOUCHON Y. 2019. Small dams alter thermal regimes of downstream water. *Hydrol. Earth Syst. Sci.*, 23 : 4509-4525.
- CORINE Land Cover 2012. *CORINE Land Cover – France métropolitaine*. La Défense, France.

- CLEVELAND W. S. & DEVLIN S. J. (1988). Locally weighted regression: an approach to regression analysis by local fitting. *J. Am. Stat. Assoc.*, 83(403) : 596-610.
- DAUFRESNE M., ROGER M. C., CAPRA H. & LAMOUREUX N. 2004. Long term changes within the invertebrate and fish communities of the Upper Rhône River: effects of climatic factors. *Glob. Change Biol.*, 10(1) : 124-140.
- DEINET S., SCOTT-GATTY K., ROTTON H., TWARDEK W. M., MARCONI V., MCRAE L., BAUMGARTNER L. J., BRINK K., CLAUSSEN J. E., COOKE S. J., DARWALL W., ERIKSSON B. K., GARCIA DE LEANIZ C., HOGAN Z., ROYTE J., SILVA L. G. M., THIEME M. L., TICKNER D., WALDMAN J., WANNINGEN H., WEYL O. L. F. & BERKHUYSSSEN, A. 2020. *The Living Planet Index (LPI) for migratory freshwater fish* - Technical Report. World Fish Migration Foundation, The Netherlands.
- DOLE-OLIVER M. J., MARMONIER P. & BEFFY J. L. 1997. Response of invertebrates to lotic disturbance: is the hyporheic zone a patchy refugium? *Fresh. Biol.*, 37(2) : 257-276.
- DOROBK A., SULLIVAN S. M. P. & KAUTZA A. 2015. Short-term consequences of lowhead dam removal for fish assemblages in an urban river system. *Riv. Syst.*, 21(2-3) : 125-139.
- DORTS J., GRENOUILLET G., DOUXFILS J., MANDIKI S.N., MILLA S., SILVESTRE F. & KESTEMONT P. 2012. Evidence that elevated water temperature affects the reproductive physiology of the European bullhead *Cottus gobio*. *Fish Physiol. Biochem.*, 38 : 389-399.
- DOYLE M. W., STANLEY E. H., ORR C. H., SELLE A. R., SETHI S. A. & HARBOR J. M. 2005. Stream ecosystem response to small dam removal: lessons from the Heartland. *Geomorphology*, 71(1-2) : 227-244.
- DUDGEON D., ARTHINGTON A. H., GESSNER M. O., KAWABATA Z. I., KNOWLER D. J., LEVEQUE C. & SULLIVAN C. A. 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biol. Rev.*, 81(2) : 163-182.
- ERMAN N. A. 1984. The use of riparian systems by aquatic insects. Pp 177-182. In: RE Warner and K. Hendrix (Eds). California riparian systems: Ecology, conservation, and productive management. Los Angeles.
- European Commission. 2014. *A water blueprint for Europe*. Publications Office of the European Union.
- FEUNTEUN E. & PROUZET P. 2020. Forty years of decline and 10 years of management plan: Are European eels (*Anguilla anguilla*) recovering? Pp. 269-295 in: Ceccaldi H.J., Hénocque Y., Komatsu T., Prouzet P., Sautour B., Yoshida J. (eds). *Evolution of marine coastal ecosystems under the pressure of global changes*. Springer, Cham.
- FISCHNETZ P. 2004. *Sur la trace du déclin piscicole*. Rapport final. EAWAG/OFEFP, Dübendorf, Bern.
- FLOURY M., DELATTRE C., FERREOL M., VILLENEUVE B. & SOUCHON Y. 2012. *Tendances d'évolution à long-terme des communautés de macro-invertébrés benthiques dans le contexte de changement global: exemple de la Loire moyenne sur une période de 30 ans*. Coll. IS Rivers, Lyon.
- FOLEY M. M., MAGILIGAN F. J., TORGENSEN C. E., MAJOR J. J., ANDERSON C. W., CONNOLLY P. J. & CRAIG L. S. 2017. Landscape context and the biophysical response of rivers to dam removal in the United States. *PLoS One*, 12(7): e0180107.
- FRIBERG N., ANGELOPOULOS N. V., BUIJSE A. D., COWX I. G., KAIL J., MOE T. F. & WOLTER C. 2016. Effective river restoration in the 21st century: from trial and error to novel evidence-based approaches. *Adv. Ecol. Res.*, 55 : 535-611.
- FRYIRS K. A., BRIERLEY G. J., PRESTON N. J. & KASAI M. 2007. Buffers, barriers and blankets: the (dis) connectivity of catchment-scale sediment cascades. *Catena*, 70(1) : 49-67.
- GOTTGENS J. F., ARCEO A. I. & CRAIL T. D. 2009. *Impact of the removal of the Secor Road Dam on the fish community structure and composition in the Ottawa River, Ohio.Final Report*. Toledo Metropolitan Area Council of Governments Project, Toledo.
- GOZLAN R. E., KARIMOV B. K., ZADEREEV E., KUZNETSOVA D. & BRUCET S. 2019. Status, trends, and future dynamics of freshwater ecosystems in Europe and Central Asia. *Inland Waters*, 9(1) : 78-94.
- GRENOUILLET G., BROSSE S., TUDESQUE L., LEK S., BARAILLE Y. & LOOT G. 2008. Concordance among stream assemblages and spatial autocorrelation along a fragmented gradient. *Div. Distr.*, 14 : 592-603.
- HAASE P., HERING D., JAHNING S. C., LORENZA W. & SUNDERMANNA. 2013. The impact of hydromorphological restoration on river ecological status: a comparison of fish, benthic invertebrates, and macrophytes. *Hydrobiologia*, 704(1) : 475-488.
- HANSEN J. F. & HAYES D. B. 2012. Long term implications of dam removal for macro-invertebrate communities in Michigan and Wisconsin rivers, United States. *River Res. Applic.*, 28(9) : 1540-1550.

- HART D. D., JOHNSON T. E., BUSHAW-NEWTON K. L., HORWITZ R. J., BEDNAREK A. T., CHARLES D. F. & VELINSKY D. J. 2002. Dam removal: challenges and opportunities for ecological research and river restoration. *BioScience*, 52(8) : 669-682.
- HELMS B. S., WERNEKE D. C., GANGLOFF M. M., HARTFIELD E. E. & FEMINELLA J. W. 2011. The influence of low-head dams on fish assemblages in streams across Alabama. *J. North Am. Benthol. Soc.*, 30(4) : 1095-1106.
- HOLCOMB J. M., NICHOLS R. B. & GANGLOFF M. 2016. Effects of small dam condition and drainage on stream fish community structure. *Ecol. Fresh. Fish*, 25(4) : 553-564.
- HUET M. 1949. Aperçu des relations entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie*, 11(3-4) : 332-351.
- HUGER F. & SCHWAB T. 2011. *Note Technique: Les obstacles à l'écoulement: Identification des "points noirs" dans les études de restauration de la continuité*. ONEMA, Paris.
- HYDROCONCEPT 2019. *Evaluation du volet milieu aquatiques du contrat territorial de la Jouanne et du Vicoin 2015-2019 et préparation du contrat 2020-2025*. Les Sables d'Olonne.
- HYDROCONCEPT 2020. *Restauration d'habitat à salmonidés en partie aval de la Jouanne, mise en place d'un projet pilote*. Document A : Rapport phase 1. Les Sables d'Olonne.
- IM D., KANG H., KIM K. H. & CHOI S. U. 2011. Changes of river morphology and physical fish habitat following weir removal. *Ecol. Engineering*, 37(6) : 883-892.
- IMHOL J. G., FITZGIBON J. & ANNABELE W. K. 1996. A hierarchical evaluation system for characterizing watershed ecosystems for fish habitat. *C. J. Fish. Aquatic Sci.*, 53(S1) : 312-326.
- JOHNSON L. B., BRENNEMAN D. H. & RICHARDS C. 2003. Macro-invertebrate community structure and function associated with large wood in low gradient streams. *River research and applications*, 19(3) : 199-218.
- KAIL J., BRABEC K., POPPE M. & JANUSCHKE K. 2015. The effect of river restoration on fish, macro-invertebrates and aquatic macrophytes: A meta-analysis. *Ecol. Indic.*, 58 : 311-321.
- KANEHL P. D., LYONS J. & NELSON J. E. 1997. Changes in the habitat and fish community of the Milwaukee River, Wisconsin, following removal of the Woolen Mills Dam. *North Am. J. Fish. Manag.*, 17(2) : 387-400.
- KARR J. R. 1981. Assessment of biotic integrity using fish communities. *Fisheries*, 6(6) : 21-27.
- KONDOLF, G. M. 1997. PROFILE: hungry water: effects of dams and gravel mining on river channels. *Env. Manag.*, 21(4) : 533-551.
- KORNIS M. S., WEIDEL B. C., POWERS S. M., DIEBEL M. W., CLINE T. J., FOX J. M. & KITCHELL J. F. 2015. Fish community dynamics following dam removal in a fragmented agricultural stream. *Aquatic Sci.*, 77(3) : 465-480.
- KUCZYNSKI L., LEGENDRE P. & GRENOUILLET G. 2018. Concomitant impacts of climate change, fragmentation and non-native species have led to reorganization of fish communities since the 1980. *Global Ecol. Biogeogr.*, 27 : 213-222.
- LABAT F. 2013. Le macrobenthos du bassin de la Dordogne. 4ème note: la rivière Dordogne, répartition des Éphéméroptères et des Trichoptères [Ephemeroptera, Trichoptera]. *Ephemera*, 13(2) : 129-136.
- LAFFAILLE P., ACOUA A. & GUILLOUËT J. 2005. The yellow European eel (*Anguilla anguilla* L.) may adopt a sedentary lifestyle in inland freshwaters. *Ecol. Fresh. Fish*, 14 (2) : 191-196.
- LAKE P. S., BOND N. & REICH P. 2007. Linking ecological theory with stream restoration. *Fresh. Biol.*, 52(4) : 597-615.
- LASNE E., LEK S. & LAFFAILLE P. 2007. Patterns in fish assemblages in the Loire floodplain: the role of hydrological connectivity and implications for conservation. *Biol. Cons.*, 139(3-4) : 258-268.
- 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. *Sci. Tot. Env.*, 557 : 722-732.
- LOGRAMI 2019. *Recueil de données biologiques sur les populations de poissons grands migrants du bassin de la Loire en 2018*. Saint-Pourçain sur Sioule.
- LOOMIS J., KENT P., STRANGE L., FAUSCH K. & COVICH A. 2000. Measuring the total economic value of restoring ecosystem services in an impaired river basin: results from a contingent valuation survey. *Ecol. Economics*, 33(1) : 103-117.
- LORENZ A. W., HAASE P., JANUSCHKE K., SUNDERMANN A. & HERING D. 2018. Revisiting restored river

- reaches – Assessing change of aquatic and riparian communities after five years. *Sci. Tot. Env.*, 613 : 1185-1195.
- MALONEY, K. O., DODD, H. R., BUTLER, S. E. & WAHL, D. H. 2008. Changes in macroinvertebrate and fish assemblages in a medium-sized river following a breach of a low-head dam. *Fresh. Biol.*, 53(5) : 1055-1068.
- MARZIN A., VERDONSCHOT P. F. & PONT D. 2013. The relative influence of catchment, riparian corridor, and reach-scale anthropogenic pressures on fish and macro-invertebrate assemblages in French rivers. *Hydrobiologia*, 704(1) : 375-388.
- MAC LAUGHLIN R. L., SMYTH E. R., CASTRO-SANTOS T., JONES M. L., KOOPS M. A., PRATT T. C. & VELEZ-ESPINO L. A. 2013. Unintended consequences and trade-offs of fish passage. *Fish and Fisheries*, 14(4) : 580-604.
- MORANDI B., PIGEAY H., LAMOUREUX N. & VAUDOR L. 2014. How is success or failure in river restoration projects evaluated? Feedback from French restoration projects. *J. Env. Manag.*, 137: 178-188.
- MORLEY S. A., DUDA J. J., COE H. J., KLOEHN K. K. & MCHENRY M. L. 2008. Benthic invertebrates and periphyton in the Elwha River basin: current conditions and predicted response to dam removal. *Northwest Science*, 82(sp1) : 179-196.
- MICHEL P. & OBERDORFF T. 1995. Feeding habits of fourteen European freshwater fish species. *Cybium*, 19(1) : 5-46.
- MUELLER M., PANDER J. & GEIST J. 2011. The effects of weirs on structural stream habitat and biological communities. *J. Appl. Ecol.* 48(6) : 1450-1461.
- MUHAR S., JUNGWIRTH M., UNFER G., WIESNER C., POPPE M., SCHMUTZ S. & HABERSACK H. 2007. Restoring riverine landscapes at the Drau River: successes and deficits in the context of ecological integrity. *Dev. Earth Surface Process.*, 11 : 779-803.
- NILSSON C., JANSSON R., MALMQVIST B. & NAIMAN R. J. 2007. Restoring riverine landscapes: the challenge of identifying priorities, reference states, and techniques. *Ecol. Soc.*, 12(1) : 16.
- OBERDORFF T., PONT D., HUGUENY B. & PORCHER J. P. 2002. Development and validation of a fish based index for the assessment of 'river health' in France. *Fresh. Biol.*, 47(9) : 1720-1734.
- ORR C. H., KROISS S. J., ROGERS K. L. & STANLEY E. H. 2008. Downstream benthic responses to small dam removal in a coldwater stream. *River Res. Applic.* 24(6) : 804-822.
- OVIDIO M. & PHILIPPART J. C. 2002. The impact of small physical obstacles on upstream movements of six species of fish. Pp 55-69. In: Thorstad E.B., Fleming I.A., Næsje T.F. (eds) *Aquatic Telemetry. Developments in Hydrobiology*, vol 165. Springer, Dordrecht.
- OVIDIO M., PHILIPPART J. C., ORBAN P., DENOEL P., GILLIQUET M. & LAMBOT F. 2009. Bases biologiques et éco-hydrauliques pour la restauration de la continuité piscicole en rivière : premier bilan et perspectives. *Forêt Wallonne*, 101 :18-29.
- PAILLEX A., DOLEDEC S., CASTELLA E. & MERIGOUX S. 2009. Large river floodplain restoration: predicting species richness and trait responses to the restoration of hydrological connectivity. *J. Appl. Ecol.*, 46(1) : 250-258.
- PALMER M. A., BERNAHRDT E. S., ALLAN J. D., LAKE P. S., ALEXANDER G., BROOKS S. & GALAT D. L. 2005. Standards for ecologically successful river restoration. *J. Appl. Ecol.*, 42(2) : 208-217.
- PAN B., YUAN J., ZHANG X., WANG Z., CHEN J., LU J. & XU M. 2016. A review of ecological restoration techniques in fluvial rivers. *Int. J. Sed. Res.*, 31(2) : 110-119.
- PEDERSEN M. L. & FRIBERG N. 2009. Influence of disturbance on habitats and biological communities in lowland streams. *Fund. Appl. Limnol./Archiv für Hydrobiologie*, 174(1) : 27-41.
- PHILIPPART J. C. 2008. Biodiversité et caractéristiques physiques des cours d'eau. Pp. 17-26. In *Actes du Colloque de Namur. La gestion physique des cours d'eau: bilan d'une décennie d'ingénierie écologique.* DGRNE, Région Wallonne.
- PIERCE R., PODNER C. & CARIM K. 2013. Response of wild trout to stream restoration over two decades in the Blackfoot River Basin, Montana. *T. Am. Fish. Soc.*, 142(1) : 68-81.
- POLLARD A. I. & REED T. 2004. Benthic invertebrate assemblage change following dam removal in a Wisconsin stream. *Hydrobiologia*, 513 (1-3) : 51-58.
- POSTEL S. & RICHTER B. 2012. *Rivers for life: managing water for people and nature.* Island Press, Washington D.C., U.S.A.
- POULET N., BEAULATON L. & DEMBSKIA. 2013. Tendances évolutives des populations de poissons de 1990 à 2009. *Eau France*, 7 : 1-13.
- POULOS H. M. & CHERNOFF B. 2017. Effects of dam removal on fish community interactions and stability in the

- eightmile river system, Connecticut, USA. *Env. Manag.*, 59(2) : 249-263.
- RAEYMAEKERS J. A., RAEYMAEKERS D., KOIZUMI I., GELDOF S. & VOLCKAERT F. A. 2009. Guidelines for restoring connectivity around water mills: a population genetic approach to the management of riverine fish. *J. Appl. Ecol.*, 46(3) : 562-571.
- RENOFALT B. M., LEJON A. G., JONSSON M. & NILSSON C. 2013. Long term taxon specific responses of macroinvertebrates to dam removal in a mid-sized Swedish stream. *River Res. Applic.*, 29(9) : 1082-1089.
- RICE S. P., KIFFNEY P., GREENE C. & PESS G. R. 2008. The ecological importance of tributaries and confluences. Pp 209-242. *in*: Rice S. P., Roy A. G. & Rhoads B. L. (eds) *River Confluences, Tributaries and the Fluvial Network*. John Wiley and Sons.
- ROE 2019. *Nombre d'obstacles à l'écoulement : janvier 2019*. OFB. Disponible sur <http://www.eaufrance.fr> (consulté le 8 juillet 2020).
- ROINE A. & BOILEAU N. 2017. La suppression des barrages sur la rivière la Jouanne (Mayenne) I. Effets sur la ripisylve, les berges et la granulométrie. *Biotopes 53 & Bull. Mayenne Sci.*, 33 : 75-85.
- RONI P., HANSON K. & BEECHIE T. 2008. Global review of the physical and biological effectiveness of stream habitat rehabilitation techniques. *North Am. J. Fish. Manag.*, 28(3) : 856-890.
- RONI P. 2019. Does river restoration increase fish abundance and survival or concentrate fish? The effects of project scale, location, and fish life history. *Fisheries*, 44(1) : 7-19.
- RUNDLE S. D., CLARE LLOYD E. & ORMEROD S. J. 1992. The effects of riparian management and physicochemistry on macroinvertebrate feeding guilds and community structure in upland British streams. *Aquatic. Cons. Mar. Fresh. Ecosyst.*, 2(4) : 309-324.
- SANTUCCI J., GEPHARD S. R. & PESCIPELLI, S. M. 2005. Effects of multiple low-head dams on fish, macroinvertebrates, habitat, and water quality in the Fox River, Illinois. *North Am. J. Fish. Manag.*, 25(3) : 975-992.
- SAX D. F. & GAINES S. D. 2003. Species diversity: from global decreases to local increases. *TREE*, 8(11) : 561-566.
- SCHMUTZ S., JURAJDA P., KAUFMANN S., LORENZ A. W., MUHAR S., PAILLEX A. & WOLTER C. 2016. Response of fish assemblages to hydromorphological restoration in central and northern European rivers. *Hydrobiologia*, 769(1) : 67-78.
- SEDELL J. R., REEVES G. H., HAUER F. R., STANFORD J. A. & HAWKINS C. P. 1990. Role of refugia in recovery from disturbances: modern fragmented and disconnected river systems. *Env. Manag.*, 14(5) : 711-724.
- SHANNON C. E. 1948. A mathematical theory of communication. *Bell system technical journal*, 27(3) : 379-423.
- SHAPIRO S. S. & WILK M. B. 1965. An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika*, 52(3/4) : 591-611.
- SKALAK K., PIZZUTO J. & HART D. D. 2009. Influence of small dams on downstream channel characteristics in Pennsylvania and Maryland: Implications for the long-term geomorphic effects of dam removal. *JAWRA*, 45(1) : 97-109.
- STATZNER B., BIS B., DOLEDEC S. & USSEGLIO-POLATERA P. 2001. Perspectives for biomonitoring at large spatial scales: a unified measure for the functional composition of invertebrate communities in European running waters. *Bas. Appl. Ecol.*, 2(1) : 73-85.
- STEINBACH P. 2010. *Evaluation des conditions de circulation de l'anguille, démarche mise en oeuvre dans le bassin Loire-Bretagne, zoom sur le sous bassin de la Mayenne*. Disponible sur: <http://bit.ly/3iG13CM> (consulté le 08/07/2020).
- STEINBACH P. 2012. *Continuité écologique pour les poissons migrateurs: prise en compte des enjeux et notions d'efficacité à l'échelle des grands axes, illustration dans le bassin de la Loire*. Disponible sur: <http://bit.ly/205ub8n> (consulté le 08/07/2020).
- STOLL S., SUNDERMANN A., LORENZ A. W., KAIL J., & HAASE P. 2013. Small and impoverished regional species pools constrain colonisation of restored river reaches by fishes. *Fresh. Biol.*, 58(4) : 664-674.
- STOLL S., KAIL J., LORENZ A. W., SUNDERMANN A. & HAASE, P. 2014. The importance of the regional species pool, ecological species traits and local habitat conditions for the colonization of restored river reaches by fish. *PLoS One*, 9(1). e84741.
- STRAYER D. L. 2006. Challenges for freshwater invertebrate conservation. *J. North Am. Benthol. Soc.*, 25(2) : 271-287.
- STROOT P. 1984. Faunistique et répartition longitudinale des Trichoptères dans une rivière salmonicole de basse montagne, en Belgique. *Hydrobiologia*, 108(3) : 245-258.
- SUNDERMANN A., STOLL S. & HAASE P. 2011. River restoration success depends on the species pool of the immediate

surroundings. *Ecol. Applic.*, 21(6) : 1962-1971.

SUNDERMANN A., GERHARDT M., KAPPES H. & HAASE P. 2013. Stressor prioritisation in riverine ecosystems: which environmental factors shape benthic invertebrate assemblage metrics? *Ecol. Indic.*, 27 : 83-96.

TACHET H., RICHOUX P., BOURNAUD M. & USSEGLIO-POLEATERA P. 2010. *Invertébrés d'eau douce: systématique, biologie, écologie* (Vol. 15). CNRS éditions, Paris.

THIOULOUSE J., DRAY S., DUFOUR A. B., SIBERCHICOT A., JOMBART T. & PAVOINE S. 2018. *Multivariate analysis of ecological data with ade4*. Springer, New York, Dordrecht, London, Heidelberg.

TIEMANN J. S., GILLETTE D. P., WILDHABER M. L. & EDDS D. R. 2004. Effects of lowhead dams on riffle-dwelling fishes and macroinvertebrates in a midwestern river. *T. Am. Fish. Soc.*, 133(3) : 705-717.

TOLKAMP H. H. 1982. Microdistribution of macroinvertebrates in lowland streams. *Hydrobiological bull.*, 16(2-3) : 133-148.

TOMANOVA S., TEDESCO P. A., ROSET N., BERREBI R. & BELLIARD J. 2013. Systematic point sampling of fish communities in medium and large sized rivers: sampling procedure and effort. *Fish. Manag. Ecol.*, 20(6) : 533-543.

TONKIN J. D., STOLL S., SUNDERMANN A. & HAASE P. 2014. Dispersal distance and the pool of taxa, but not barriers, determine the colonisation of restored river reaches by benthic invertebrates. *Fresh. Biol.*, 59(9) : 1843-1855.

TOWNSEND C. R. & HILDREW A. G. 1976. Field experiments on the drifting, colonization and continuous redistribution of stream benthos. *J. Anim. Ecol.* 45(1) : 759-772.

TULLOS D. D., PENROSE D. L., JENNINGS G. D. & COPE W. G. 2009. Analysis of functional traits in reconfigured channels: implications for the bioassessment and disturbance of river restoration. *J. North Am. Benth. Soc.*, 28(1) : 80-92.

UICN 2019. *La Liste rouge des espèces menacées en France- Chapitre Poissons d'eau douce de France métropolitaine*. Paris, France.

VAN LOOY K., TORMOS T. & SOUCHON Y. 2014. Disentangling dam impacts in river networks. *Ecol. Indic.*, 37 : 10-20.

VERNEAUX J. 1973. *Cours d'eau de Franche-Comté (massif du Jura): recherches écologiques sur le réseau hydrographique du Doubs: essai de biotypologie*. Doctoral dissertation, Institut des Sciences Naturelles, Paris.

VIGNERON T. & OBERDOFF T. 2010. *Peuplements de poissons et anthropisation du milieu : Le cas des systèmes potamiques du bassin de la Loire*. ONEMA.

VILLENEUVE B., PIFFADY J., VALETTE L., SOUCHON Y. & USSEGLIO-POLATERA P. 2017. Direct and indirect effects of multiple stressors on stream invertebrates across watershed, reach and site scales: A structural equation modelling better informing on hydromorphological impacts. *Sci. Tot. Env.*, 612 : 660-671.

WILLIAMS D. D. & HYNES H. B. N. 1976. The recolonization mechanisms of stream benthos. *Oikos*, 27(1) : 265-272.

YAMAMOTO S., MORITA K., KOIZUMI I. & MAEKAWA K. 2004. Genetic differentiation of white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) populations after habitat fragmentation: spatial-temporal changes in gene frequencies. *Cons. Genetics*, 5(4) : 529-538.

ZITEK A. & SCHMUTZ S. 2004. Efficiency of restoration measures in a fragmented Danube/tributary network. Pp 1-5. in: ISE. *Proceedings of the fifth international conference on ecohydraulics-aquatic habitats: analysis and restoration* (12.-17. IX.04), Madrid.