

Écologie et déterminisme physique des peuplements de macrophytes dans les lacs naturels peu profonds : application aux grands lacs du littoral aquitain de Carcans-Hourtin, Lacanau, Cazaux-Sanguinet et Parentis-Biscarrosse (Gironde, Landes)

Vincent Bertrin

▶ **To cite this version:**

Vincent Bertrin. Écologie et déterminisme physique des peuplements de macrophytes dans les lacs naturels peu profonds : application aux grands lacs du littoral aquitain de Carcans-Hourtin, Lacanau, Cazaux-Sanguinet et Parentis-Biscarrosse (Gironde, Landes). Ecologie, Environnement. Université de Bordeaux, 2018. Français. ⟨NNT : 2018BORD0389⟩. ⟨tel-02050388⟩

HAL Id: tel-02050388

https://theses.hal.science/tel-02050388v1

Submitted on 27 Feb 2019

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

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



HAL Authorization

université de BORDEAUX

THÈSE PRÉSENTÉE

POUR OBTENIR LE GRADE DE

DOCTEUR DE

L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

ÉCOLE DOCTORALE SCIENCES ET ENVIRONNEMENTS – E.D. 304

SPÉCIALITÉ : ÉCOLOGIE ÉVOLUTIVE, FONCTIONNELLE ET DES COMMUNAUTÉS

Par **Vincent BERTRIN**

Écologie et déterminisme physique des peuplements de macrophytes dans les lacs naturels peu profonds

Application aux grands lacs du littoral aquitain de Carcans-Hourtin, Lacanau, Cazaux-Sanguinet et Parentis-Biscarrosse (Gironde, Landes)

Sous la direction de Didier **ALARD**
Co-directeur : Jacques **HAURY**

Soutenue le 17 décembre 2018

Membres du Jury :

Mme **THIÉBAUT** Gabrielle
Professeur, UMR CNRS 6553 ECOBIO, Université de Rennes, **Présidente, Rapporteur**

Mme **PUIJALON** Sara
Chargée de Recherche HDR, UMR CNRS 5023 LEHNA, Université de Lyon, **Rapporteur**

Mme **LEGEAY** Alexia
Maître de Conférences, UMR CNRS 5805 EPOC, Université de Bordeaux, **Examinatrice**

M. **REBILLARD** Jean-Pierre
Chef de Service DCSI, Agence de l'Eau Adour-Garonne, **Examinateur**

M. **ALARD** Didier
Professeur, UMR 1202 BIOGECO, Université de Bordeaux, **Directeur de thèse**

M. **HAURY** Jacques
Professeur, UMR ESE, Agrocampus Ouest, **Co-Directeur de thèse**

Résumé

Écologie et déterminisme physique des peuplements de macrophytes dans les lacs naturels peu profonds : application aux grands lacs du littoral aquitain de Carcans-Hourtin, Lacanau, Cazaux-Sanguinet et Parentis-Biscarrosse (Gironde, Landes)

Les écosystèmes littoraux lacustres, ou ceintures des lacs, ont une valeur écologique très importante. Zones de transition et d'échanges entre les écosystèmes terrestre et aquatique, les rives des lacs et leurs zones littorales sont reconnues pour abriter une forte biodiversité, dont des plantes aquatiques visibles à l'œil nu : les macrophytes. La structure spatiale, l'abondance et la composition spécifique de ces peuplements végétaux sont conditionnées par le caractère et le fonctionnement physiques des biotopes littoraux lacustres. Ce travail de thèse est dédié à l'acquisition de connaissances sur les relations entre les communautés de macrophytes et les déterminants physiques de biotopes littoraux lacustres dans les lacs peu profonds. Il s'applique à définir, à différentes échelles, les préférences hydroécologiques et la structure fonctionnelle et spatiale des communautés et populations de plantes aquatiques. Cette recherche s'appuie sur la modélisation et sur des observations, mesures et prélèvements menés *in situ* sur les macrophytes et les variables environnementales dans les grands lacs naturels du littoral aquitain. Les principaux résultats indiquent que l'action du vent et des vagues, la pente des rives, la profondeur, la granulométrie et la matière organique des sédiments influencent l'organisation spatiale et les assemblages d'espèces de macrophytes. Ces variables ont été utilisées pour prédire la distribution potentielle de certaines communautés végétales. Les altérations anthropiques de l'hydromorphologie favorisent le développement des espèces exotiques tout en compromettant le maintien des espèces indigènes patrimoniales. Les enjeux liés à la gestion des espèces exotiques et des espèces indigènes ont également été identifiés à partir d'une analyse diachronique des dynamiques écologiques de la végétation depuis quarante ans dans les lacs aquitains. Il est désormais urgent d'établir une stratégie de conservation des espèces indigènes, voire de restauration pour les patrimoniales, et de limiter la dispersion des espèces exotiques dans les lacs. Présentant de nombreuses analogies avec les lacs d'Europe du Nord tels que les *softwater lakes* ou les *Lobelia lakes*, les processus écologiques en cours dans les lacs du sud-ouest de la France pourraient préfigurer la situation à venir pour l'ensemble des lacs du même type dans le contexte du changement global. Les écosystèmes littoraux lacustres concentrent des enjeux écologiques, économiques et sociétaux, soulevant des questions et problématiques scientifiques sur leur fonctionnement et sur la bioindication de leur état écologique qu'il est nécessaire de continuer à explorer.

Mots clés : hydrodynamique, remise en suspension, exposition au vent, traits morpho-fonctionnels, cooccurrence, espèces invasives, isoetide, elodeide

Abstract

Ecology and physical determinism of macrophyte populations and communities in shallow natural lakes : application to Carcans-Hourtin, Lacanau, Cazaux-Sanguinet and Parentis-Biscarrosse lakes (Gironde, Landes)

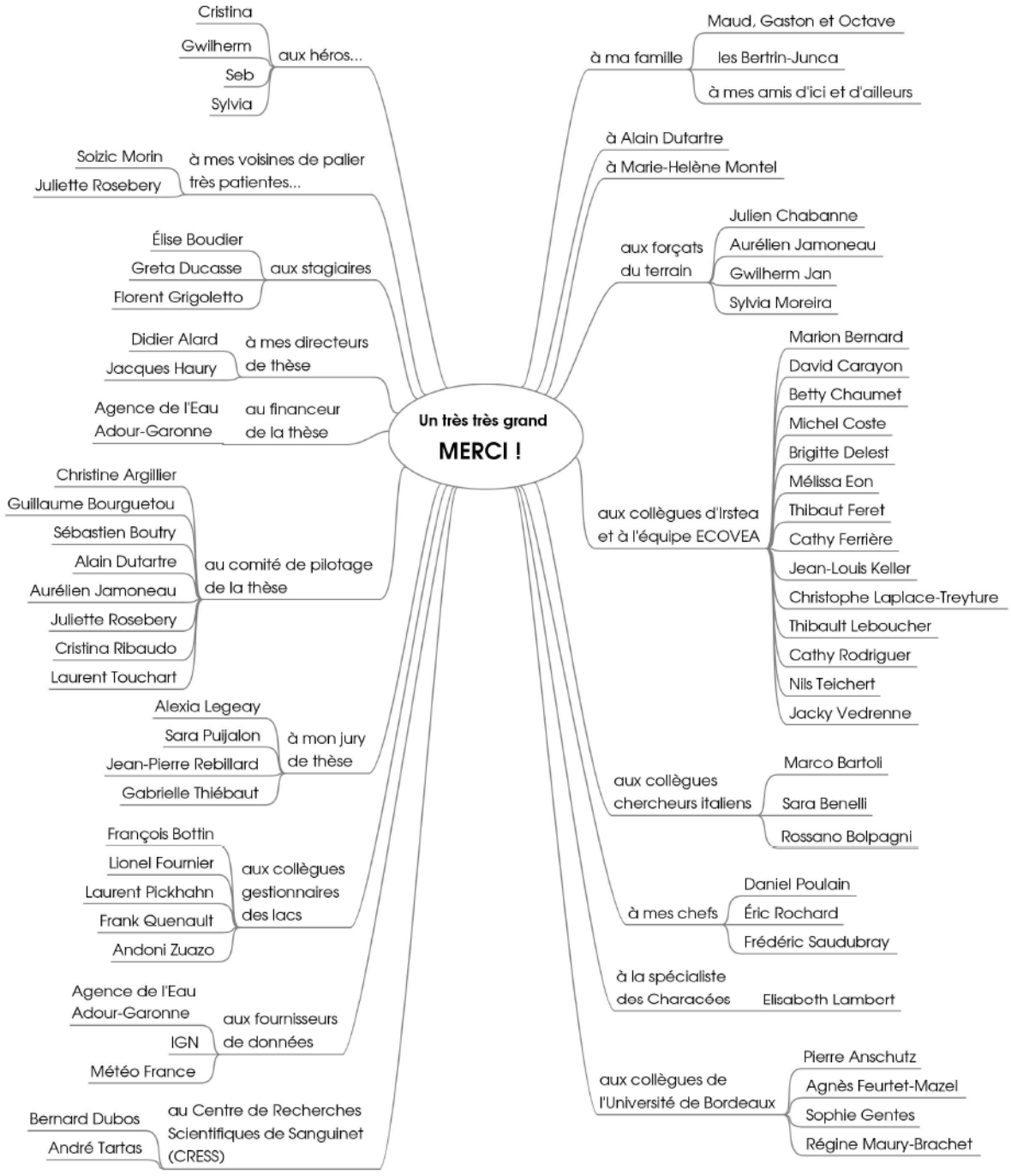
Lakeshores zones are of very high ecological value. As they are ecotones between terrestrial and aquatic ecosystems, lake shoreline and littoral zones are characterized by a high level of biodiversity, including macroscopic aquatic plants known as macrophytes. Plant distribution, abundance and species composition are determined by physical features of lakeshores. This work aims to assess relationships between macrophyte populations and communities and hydromorphological components in shallow lakes at different scales. Plant and environmental variables were modeled or collected on the field in large lakes located along the western French Atlantic coast. Wind and wave action, slope, depth, sediment grain size and organic matter content are well known for their influence on macrophyte species distribution and assemblages. Physical variables are used to predict the potential distribution of plant communities. Anthropogenic physical disturbances enhances the development of invasive species while they threaten rare and endangered native species. Plant management issues were also highlighted from a long-term field data (fourty years) analysis of macrophyte dynamics in these shallow lakes. Management strategies are needed for the conservation of native species, or even their restoration, and the control of alien species spread in these lakes. Similar in some ways to northern European lakes such as *softwater lakes* or *Lobelia lakes*, the ecological processes identified in these Atlantic shallow lakes could foreshadow the future situation for all lakes of the same type in the context of global change. Lakeshore ecosystems gather ecological, economic and societal issues, raising scientific questions and issues about their functioning and the bioindication of their ecological status that needs to be further explored.

Keywords : Hydrodynamics, sediment resuspension, wind exposure, growth forms, morpho-functional traits, aquatic weeds, isoetid, elodeid

---

Unité de recherche
Irstea, Unité de Recherche Écosystèmes aquatiques et changements globaux (EABX), équipe ECOVEA. 50 avenue de Verdun, 33612, Cestas cedex

Remerciements



Avant-propos

Gestionnaires et scientifiques relèvent quotidiennement le défi de maintenir un fonctionnement naturel et un état écologique satisfaisants dans les écosystèmes lacustres, tout en tenant compte des contraintes liées à certains usages anthropiques et aux activités économiques dans ces milieux fragiles. Les enjeux actuels de gestion des lacs sont liés à la conservation et à la protection de ces écosystèmes soumis au changement global. Ce constat largement relayé dans la littérature scientifique (Dudgeon et al. 2006, Strayer et Findlay 2010, O'Hare et al. 2018) a été récemment rappelé lors des Journées Techniques dédiées à la chaîne des lacs et étangs du littoral aquitain les 17 et 18 octobre 2018 à Biscarrosse. Dans cet ensemble de plans d'eau naturels unique sur le territoire métropolitain, gestionnaires et scientifiques n'ont cessé de collaborer depuis les années 1970[1] afin de tenter de répondre aux problématiques posées par l'état de la biodiversité et le fonctionnement écologique des lacs dans le contexte du changement global. À titre d'exemple, les nuisances induites par les espèces exotiques à caractère envahissant à partir des années 1980 dans ces plans d'eau, ont généré un dialogue puis des collaborations entre gestionnaires et scientifiques qui perdurent aujourd'hui.

Avec l'acquisition progressive de données et de connaissances, les questions scientifiques ont évolué pour tenter de répondre aux gestionnaires dont les problématiques évoluent également avec le changement global. Comprendre le fonctionnement écologique des communautés végétales aquatiques, identifier les déterminants des patrons de biodiversité, caractériser les réponses des populations et communautés végétales face aux différents forçages abiotiques et biotiques, sont les questions scientifiques actuelles pour tenter de répondre aux problématiques de gestion en constante évolution. L'équipe ECOVEA de l'unité de recherche EABX d'Irstea dans laquelle cette thèse a été réalisée, tente de répondre à ces questions dans l'objectif de produire des outils opérationnels pour le diagnostic de l'état écologique des écosystèmes aquatiques (bioindicateurs).

Cette thèse, financée par l'Agence de l'Eau Adour-Garonne, s'insère dans une démarche de recherche appliquée à la gestion, dans l'objectif de répondre aux questions concrètes posées par les gestionnaires à une échelle locale et régionale, tout en s'efforçant de valoriser et communiquer les résultats et acquis obtenus à une échelle plus large, notamment à travers la bioindication d'état et de fonctionnement des lacs.

1. Démarrage des premiers suivis biologiques et physico-chimiques réguliers dans les lacs avec la Mission Interministérielle d'Aménagement de la Côte Aquitaine (MIACA)

Table des matières

Chapitre 1 Macrophytes aquatiques et biotopes physiques littoraux lacustres : état des connaissances et problématique scientifique appliquée aux lacs du littoral aquitain 1

1.1 Les écosystèmes littoraux lacustres 1
1.2 Structure et rôles des peuplements de macrophytes littoraux 2
1.3 Déterminisme écologique, structure des communautés et traits des macrophytes 5
1.4 Facteurs abiotiques influençant la structure des peuplements de macrophytes . . 7
1.4.1 L'hydrodynamique 7
1.4.2 La profondeur et la pente des rives 10
1.4.3 La qualité physique des sédiments lacustres 10
1.5 Les altérations d'origine anthropique des écosystèmes littoraux lacustres dans le contexte de changement global 11
1.5.1 Les altérations physiques de l'hydromorphologie des rives 11
1.5.2 Les modifications des variations des niveaux des eaux 12
1.5.3 Le changement climatique 12
1.5.4 Les introductions d'espèces exotiques à caractère envahissant 13
1.6 Les lacs peu profonds colonisés par les isoetides 13
1.7 Les enjeux de gestion liés aux macrophytes aquatiques dans les lacs 15
1.7.1 Les macrophytes comme bioindicateurs de l'état écologique des plans d'eau 15
1.7.2 Prédire la distribution potentielle des espèces pour orienter les décisions de gestion 16
1.7.3 Les suivis des dynamiques des macrophytes sur le long terme 16
1.8 Questions scientifiques et démarche adoptée pour aborder le sujet de recherche . 17

Chapitre 2 Sites d'étude et méthodologies 21

2.1 Les grands lacs du littoral aquitain 21
2.2 Méthodes d'observations et de prélèvements des macrophytes aquatiques 23
2.2.1 Étude des macrophytes dans la zone littorale des lacs (grain *Zone littorale*) 23
2.3 Étude des macrophytes dans la zone de rives des lacs 29
2.3.1 Relevés floristiques sur les secteurs de rives (grain *Secteur*) 29
2.3.2 Relevés floristiques dans les stations du lac de Lacanau (grains *Station*, *Quadrat* et *Cellule*) 31
2.4 Mesure et modélisation des variables physiques dans les écosystèmes littoraux lacustres 32
2.4.1 Prélèvements et mesures de la matière organique dans les sédiments de la zone littorale 32

2.4.2 Prélèvements et mesures sédimentaires dans la zone de rives 34
2.4.3 Cartes bathymétriques des lacs : cartes de référence pour les systèmes d'informations géographiques 34
2.4.4 Mesures des pentes dans la zone de rives des lacs 35
2.4.5 Mesures des paramètres de l'hydrodynamique dans les lacs 35
2.4.6 Protocole de caractérisation des ALtérations des BErges (AlBer) 39
2.4.7 Occupation du sol dans la partie terrestre de la zone de rives 39
2.5 Traitement des données 40
2.5.1 Tests de comparaison de moyenne et de médiane, coefficients de corrélation et modèles de régression 40
2.5.2 Analyses multivariées 40
2.5.3 Analyse en Composante Principale (ACP) 41
2.5.4 Analyse Canonique des Correspondances (CCA) 41
2.5.5 Modèles prédictifs et classification supervisée : arbres de décision et forêts aléatoires 41
2.5.6 Identification des assemblages et des cooccurrences d'espèces 42
2.6 Synthèse des méthodologies biologiques et environnementales aux différents grains 43

Chapitre 3 Influence de l'hydrodynamique sur la distribution et les traits morphologiques des macrophytes invasifs dans la zone littorale des lacs peu profonds 45
3.1 Introduction 45
3.2 Article central : Influence de la remise en suspension des sédiments produite par le vent sur la distribution et les traits morphologiques des hydrophytes exotiques dans les lacs peu profonds 46
3.2.1 Approche méthodologique 46
3.2.2 Principaux résultats 47
3.2.3 Conclusions 48
3.2.4 Effects of wind-induced sediment resuspension on distribution and morphological traits of aquatic weeds in shallow lakes 49

Chapitre 4 Modèle de distribution potentielle des macrophytes fondé sur les variables physiques naturelles et anthropiques dans la zone de rives des lacs peu profonds 63
4.1 Introduction 63
4.2 Article central : Prédiction de la distribution des macrophytes fondée sur les variables physiques et de leurs altérations d'origine anthropique 64
4.2.1 Approche méthodologique 64
4.2.2 Principaux résultats 65
4.2.3 Conclusions 68
4.2.4 Prediction of macrophyte distribution : The role of natural versus anthropogenic physical disturbances 70

Chapitre 5 Distributions, assemblages et cooccurrences d'espèces de macrophytes à grain fin dans la zone de rives du lac de Lacanau 87
5.1 Introduction 87
5.2 Approche méthodologique 89

5.3 Résultats . . . 89
5.3.1 Les variables physiques de la zone de rives du lac de Lacanau au grain *Station* . . . 90
5.3.2 Assemblages et cooccurrences d'espèces de macrophytes sur une gamme de grains fins . . . 97
5.3.3 Analyse de l'influence des variables physiques des biotopes de la zone de rives sur l'occurrence et les assemblages d'espèces de macrophytes . . . 100
5.4 Discussion . . . 104
5.4.1 Les biotopes physiques dans la zone de rives du lac de Lacanau . . . 104
5.4.2 L'influence des variables physiques sur les assemblages de macrophytes . 106
5.4.3 Des patrons de végétation qui s'expriment à grain fin . . . 107

Chapitre 6 Analyse diachronique de la dynamique des macrophytes dans les grands lacs du littoral aquitain 111
6.1 Introduction . . . 111
6.2 Approche méthodologique . . . 112
6.2.1 Dynamiques de la flore aquatique au grain des grands lacs aquitains . . . 112
6.2.2 Secteurs de rives dans lesquels les isoetides ont disparu depuis les années 1980 . . . 114
6.2.3 Secteurs de rives situés dans la Base Aérienne 120 dans le lac de Cazaux-Sanguinet . . . 114
6.3 Résultats . . . 116
6.3.1 Dynamiques des macrophytes dans les lacs de Carcans-Hourtin et de Lacanau . . . 116
6.3.2 Dynamiques des macrophytes dans les lacs de Cazaux-Sanguinet et de Parentis-Biscarrosse . . . 119
6.3.3 Dynamiques de la flore aquatique dans les secteurs où les isoetides ont disparu depuis les années 1980 . . . 124
6.3.4 Dynamiques de la flore aquatique dans les secteurs interdits d'accès dans la Base Aérienne 120 . . . 125
6.4 Discussion . . . 126
6.4.1 Le déclin des isoetides . . . 128
6.4.2 La progression des espèces exotiques à caractère envahissant . . . 131
6.4.3 Le développement du jonc bulbeux, *Juncus bulbosus* . . . 133
6.4.4 De l'intérêt d'étudier les espèces indigènes dites "communes" ou "banales" 133

Chapitre 7 Bilan de l'étude, apports et perspectives de recherches 137
7.1 Bilan de l'étude . . . 137
7.2 Apports de l'étude . . . 139
7.3 Perspectives de recherches . . . 140
7.3.1 Poursuite de l'étude du déterminisme des macrophytes . . . 140
7.3.2 Poursuite des suivis de la dynamique des peuplements de macrophytes dans les lacs et étangs du littoral aquitain . . . 140
7.3.3 Applications potentielles dans la bioindication . . . 141
7.3.4 Étude des rôles des macrophytes "espèces-ingénieurs" dans les lacs peu profonds . . . 141
7.4 Conclusion . . . 144

Bibliographie **145**

Annexes **163**

Table des figures

1.1 Zonation du rivage des lacs d'après Ostendorp et al. 2004 2
1.2 Schéma simplifié des règles d'assemblages d'une communauté végétale (d'après Lortie et al. 2004 et Garnier et Navas 2013) 6
1.3 Modèle conceptuel des variables écologiques qui affectent la distribution et l'abondance des macrophytes (d'après Lacoul et Freedman 2006). Dans le diagramme, les cercles concentriques représentent les échelles régionale, bassin versant et locale (de l'extérieur vers l'intérieur, respectivement). Les variables-clés sont rassemblées dans les échelles où elles ont le plus d'influence. Les cases intermédiaires signifient des chevauchements d'échelles spatiales 8
1.4 Forces induites par le vent causant la remise en suspension des sédiments (d'après Laenen et LeTourneau 1996). L : longueur d'onde de la vague, H : hauteur de la vague, h : profondeur 10
1.5 Quelques espèces appartenant à la communauté d'isoetides (photos : V. Bertrin) 15
1.6 Questions de recherche et grain d'observation. Le détail de la dimension verticale est disponible dans la figure 1.1 20

2.1 (a) Localisation de la chaîne des lacs et étangs naturels du littoral aquitain. (b) Localisation des lacs médocains et des lacs landais 22
2.2 Principales caractéristiques du lac de Carcans-Hourtin (SIAEBVELG 2004, Cellamare 2009, Système d'Information sur l'Eau du Bassin Adour-Garonne, Moreira et al. 2015) 24
2.3 Principales caractéristiques du lac de Lacanau (SIAEBVELG 2004, Cellamare 2009, Système d'Information sur l'Eau du Bassin Adour-Garonne, Moreira et al. 2015) 25
2.4 Principales caractéristiques du lac de Cazaux-Sanguinet (Cellamare 2009, Système d'Information sur l'Eau du Bassin Adour-Garonne, Moreira et al. 2015, Géolandes 2016) 26
2.5 Principales caractéristiques du lac de Parentis-Biscarrosse (Cellamare 2009, Système d'Information sur l'Eau du Bassin Adour-Garonne, Moreira et al. 2015, Géolandes 2016) 27
2.6 Exemple de répartition des secteurs de rives pour le lac de Carcans-Hourtin (a et b) et structure simplifiée d'un relevé de secteur de rives (c et d). La distribution des plantes dans la zone d'observation des macrophytes (d) est présentée à titre indicatif 30
2.7 Carte de localisation des stations d'étude dans le lac de Lacanau 33

2.8 (a) Exemple de fetchs calculés tous les 10 degrés d'orientation du vent pour un pixel donné. (b) Chaque longueur de fetch est calculée à l'aide de la méthode SPM dont le principe est de projeter 9 radiales (incrémentations de 3 degrés) autour d'une orientation de vent donnée, le fetch final correspond à la moyenne des 9 fetchs des radiales 36

2.9 Diagramme explicatif du processus de calcul de la probabilité de remise en suspension des sédiments pour un groupe de 12 pixels durant 4 jours (d'après ROHWEDER et al. 2012). Les valeurs reclassées correspondent à la vitesse orbitale maximale des vagues u_m 38

2.10 Schéma synthétique des observations, modélisations, prélèvements et mesures biologiques et environnementaux aux différents grains 44

4.1 Schéma simplifié de la méthode analytique pour la prédiction de la distribution des communautés de macrophytes 65

4.2 Distribution des groupes de secteurs de rives et les taxons-indicateurs de ces groupes. Lac de Carcans-Hourtin (juillet 2011) 66

4.3 Distribution des groupes de secteurs de rives et les taxons-indicateurs de ces groupes. Lac de Lacanau (juillet 2011) 67

4.4 Exemples d'altérations anthropiques de l'hydromorphologie des rives des lacs susceptibles d'avoir un impact fort sur la régression des espèces végétales patrimoniales, sur la progression des espèces exotiques, voire sur l'absence totale de végétation aquatique (photos : V. Bertrin) 69

5.1 Rose des vents élaborée à partir des vitesses, fréquences et directions des vents entre juillet 2009 et juillet 2014 (n = 1883, données Météo France, station de Vendays-Montalivet, Gironde). La direction du vent désigne la direction d'où vient le vent 91

5.2 Coefficients de corrélation de Pearson calculés entre les variables physiques mesurées dans les stations du lac de Lacanau en 2013 et 2014 (Pente : pente des rives ; M.O : fraction de la matière organique dans les sédiments ; Granu. : fractions de granulométrie des sédiments pour les tamis >1 mm/1-0,5 mm/200-63 µm/63-50 µm ; Expo. : indice d'exposition aux vagues ; Susp. : probabilité de remise en suspension des sédiments), n = 69, les cases colorées représentent les relations significatives (p <0,05) 92

5.3 Dendrogramme de la classification hiérarchique, nombre de stations et indice Silhouette moyen (SI) par groupe (a) et carte de répartition de ces groupes de stations dans le lac de Lacanau (b) 93

5.4 Distribution des variables environnementales par groupes de stations définis dans la classification hiérarchique (n = 69). Test de Wilcoxon : * : p <0,05 ; ** : p <0,01 ; *** : p <0,001 94

5.5 Analyse en composante principale (ACP) sur les variables environnementales des stations du lac de Lacanau ($n = 69$). Les groupes de stations sont identifiés par des couleurs différentes (ellipses de confiance à 95 %). Les flèches des fractions de granulométrie 1-0,5 mm et 63-50 µm sont confondues. Pente : pente des rives ; M.O : fraction de la matière organique dans les sédiments ; Granu. : fractions de granulométrie des sédiments pour les tamis >1 mm/1-0,5 mm/200-63 µm/63-50 µm ; Expo. : indice d'exposition aux vagues ; Susp. : probabilité de remise en suspension des sédiments 96

5.6 Arbre de décision CART (mode classification). Gr_0.05 : fraction de granulométrie des sédiments pour le tamis 63-50 µm (%) ; Pente : pente des rives (°) 96

5.7 Richesse spécifique observée dans les stations du lac de Lacanau en 2013 et 2014 99

5.8 Associations positives, négatives et aléatoires entre les taxons de macrophytes du lac de Lacanau calculées aux grains *Station* ($n = 78$), *Quadrat* ($n = 265$) et *Cellule* de quadrat ($n = 3428$) 101

5.9 Analyse canonique des correspondances (CCA) réalisée à partir de la fréquence relative des taxons observés sur les stations et des variables environnementales. Les groupes de stations sont identifiés par des couleurs différentes (ellipses de confiance à 95 %). La vue de la CCA est paramétrée pour que la visualisation des taxons soit optimisée sans superposition des labels. L'encadré est un agrandissement de la CCA sur l'axe 1 (0 - 1,7) et l'axe 2 (0 - 1,6) 102

5.10 Distribution des variables environnementales en fonction de la présence/absence des taxons identifiés dans l'analyse des valeurs indicatrices dans les stations. Seules les variables présentant une différence significative entre tous les taxons (Kruskall-Wallis, p <0,05) sont présentées : fraction de la matière organique dans les sédiments, fraction des sables grossiers (addition des fractions de granulométrie >1 mm et 1-0,5 mm). Test de Wilcoxon-Mann-Whitney : **** = p <0,0001 ; *** = p <0,001 ; ** = p <0,01 ; * = p <0,05 ; ns = non significatif 103

5.10 (suite) Distribution des variables environnementales en fonction de la présence/absence des taxons identifiés dans l'analyse des valeurs indicatrices dans les stations. Seules les variables présentant une différence significative entre tous les taxons (Kruskall-Wallis, p <0,05) sont présentées : fraction des sables fins (addition des fractions de granulométrie 200-63 et 63-50 µm) et probabilité de remise en suspension des sédiments. Test de Wilcoxon-Mann-Whitney : **** = p <0,0001 ; *** = p <0,001 ; ** = p <0,01 ; * = p <0,05 ; ns = non significatif 104

5.11 Distribution et principales caractéristiques physiques des biotopes identifiés dans la zone de rives du lac de Lacanau et les taxons de macrophytes-indicateurs de ces biotopes 108

5.12 Certains usages à proximité de la zone de rives des lacs peuvent avoir des impacts conséquents sur les végétations amphibies dont la diversité se concentre sur quelques dizaines de centimètres carrés (photos : V. Bertrin) 109

6.1 Localisation des zones de rives situées dans la Base aérienne 120 et le Centre d'Essais des Landes ainsi que la clôture interdisant l'accès aux rives de la zone nautique de la Base Aérienne 120 dans le lac de Cazaux-Sanguinet (photos : V. Bertrin) 113

6.2 Cartes de distribution de *Lagarosiphon major* dans le lac de Lacanau réalisées entre 1988 et 2011, puis *Lagarosiphon major* et *Egeria densa* (herbiers mixtes) en 2014 118

6.3 Occurrences et abondances relatives moyennes de *Isoetes boryana*, *Littorella uniflora* et de *Lobelia dortmanna* dans le lac de Cazaux-Sanguinet en 1985, 1997, 2005 et 2016 (hors Base Aérienne 120) 120

6.4 Occurrences et abondances relatives moyennes de *Isoetes boryana* et de *Littorella uniflora* dans le lac de Parentis-Biscarrosse en 1984, 1997, 2006 et 2016 (hors Centre d'Essais des Landes). Aucune observation de *Isoetes boryana* en 2016 . . 121

6.5 Dynamique de *Lobelia dortmanna* dans le lac de Cazaux-Sanguinet entre 1985 et 2016 (Base Aérienne 120 exclue) 122

6.6 Occurrences et abondances relatives moyennes de *Ludwigia* spp., *Lagarosiphon major* et de *Sagittaria graminea* dans le lac de Cazaux-Sanguinet en 1985, 1997, 2005 et 2016 (hors Base Aérienne 120) 124

6.7 Occurrences et abondances relatives moyennes de *Ludwigia* spp. et *Lagrosiphon major* dans le lac de Parentis-Biscarrosse en 1984, 1997, 2006 et 2016 (hors Centre d'Essais des Landes) 125

6.8 Dynamique de *Ludwigia* spp. dans le lac de Cazaux-Sanguinet entre 1985 et 2016 (Base Aérienne 120 exclue) 126

6.9 Occurrences et abondances relatives moyennes de *Juncus bulbosus* et de *Phragmites australis* dans le lac de Cazaux-Sanguinet en 1985, 1997, 2005 et 2016 (hors Base Aérienne 120) 127

6.10 Occurrences et abondances relatives moyennes de *Juncus bulbosus* et de *Phragmites australis* dans le lac de Parentis-Biscarrosse en 1984, 1997, 2006 et 2016 (hors Centre d'Essais des Landes) 127

6.11 Dynamique de *Juncus bulbosus* dans le lac de Cazaux-Sanguinet entre 1985 et 2016 (Base Aérienne 120 exclue) 128

6.12 Occurrences de *Isoetes boryana* (ISOBOR), *Lobelia dortmanna* (LOBDOR), *Littorella uniflora* (LITUNI), *Ludwigia* spp. (LUDSPP), *Lagarosiphon major* (LAGMAJ), *Sagittaria graminea* (SAGGRA), *Juncus bulbosus* (JUNBUL) et *Phragmites australis* (PHRAUS) dans les secteurs de rives où les isoetides *Isoetes boryana*, *Lobelia dortmanna* et *Littorella uniflora* ont disparu depuis les années 1980 dans le lac de Cazaux-Sanguinet ($n = 23$) et le lac de Parentis-Biscarrosse ($n = 16$) 129

6.13 Occurrences de *Isoetes boryana* (ISOBOR), *Lobelia dortmanna* (LOBDOR), *Littorella uniflora* (LITUNI), *Ludwigia* spp. (LUDSPP), *Lagarosiphon major* (LAGMAJ) et *Sagittaria graminea* (SAGGRA) issues de 30 tirages aléatoires de 30 secteurs de rives situés dans la Base Aérienne 120 (tirages parmi 60 secteurs de rives inclus dans la zone *militaire*) et dans les rives orientales (tirages parmi 114 secteurs de rives situés entre la halte nautique de Navarrosse et Püt-Blanc) du lac de Cazaux-Sanguinet en 1985, 1997, 2005 et 2016 ($n = 1800$). Test global de comparaison (ANOVA) entre les taxons toutes années confondues : $F(6,799) = 118,4$; $p < 0,001$ pour la zone *civile* et $F(5,316) = 456,3$; $p < 0,001$ pour la zone *militaire*. Tests de comparaison deux à deux (Wilcoxon-Mann-Whitney) significatifs entre les années pour chaque taxon ($p < 0,01$) sauf dans la zone *civile* pour *Isoetes boryana* de 1997 à 2016, *Ludwigia* spp. entre 1997 et 2005 et *Sagittaria graminea* entre 1985 et 1997 130

6.14 Densités élevées de *Lobelia dortmanna* dans les roselières à *Phragmites australis* et *Schoenoplectus pungens* dans le lac de Cazaux-Sanguinet en juillet 2016 (photos : V. Bertrin) 135

7.1 a) section de feuille de *Lobelia dortmanna* mettant en évidence un parenchyme aérifère bien développé par lequel l'oxygène est transféré des feuilles vers les sédiments (photo : J. Vedrenne, Irstea). b) la biomasse de *Lobelia dortmanna* est essentiellement allouée aux racines capables de transférer profondément l'oxygène dans le sable (Ribaudo et al. 2017) (photo : V. Bertrin) 143

Liste des tableaux

1.1 Synthèse des formes de croissance des macrophytes d'après Den Hartog et Van Der Velde 1988 tirée de Pourriot et Meybeck 1995 4

2.1 Évaluation de l'indice d'abondance sur les secteurs de rives (Kohler 1978) . . . 31

5.1 Variables physiques mesurées dans les stations du lac de Lacanau en 2013 et 2014 (Pente : pente des rives ; M.O : fraction de la matière organique dans les sédiments ; Granu. : fractions de granulométrie des sédiments pour les tamis >1 mm/1-0,5 mm/500-200 µm/200-63 µm/63-50 µm ; Expo. : indice d'exposition aux vagues ; Susp. : probabilité de remise en suspension des sédiments), $n = 69$ (9 stations exclues : 0-30/15, 0-30/75, 0-30/115, 30-60/7, 30-60/75, 30-60/115, 60-100/52, 60-100/75, 60-100/104). Le détail des distributions de ces variables est disponible en annexes B, C, D, E, F, G, H, I et J 90

5.2 Liste des taxons observés sur les stations ($n = 78$) du lac de Lacanau après exclusion des singletons. * indique les espèces exotiques à caractère envahissant . 97

5.3 Taxons-indicateurs des groupes de stations et valeurs indicatrices (Indval) 99

6.1 Principe général des différentes méthodologies d'observation des plantes aquatiques mises en œuvre dans les lacs de Carcans-Hourtin et de Lacanau 114

6.2 Principe général des différentes méthodologies d'observation des plantes aquatiques mises en œuvre dans les lacs Cazaux-Sanguinet et de Parentis-Biscarrosse 115

Chapitre 1

Macrophytes aquatiques et biotopes physiques littoraux lacustres : état des connaissances et problématique scientifique appliquée aux lacs du littoral aquitain

1.1 Les écosystèmes littoraux lacustres

Les écosystèmes d'eau douce représentent 0,01 % de la ressource en eau dans le monde et ils occupent 0,8 % de la surface de la Terre. Néanmoins, cette infime fraction abrite au moins 100 000 espèces d'animaux et de végétaux, soit environ 6 % de la richesse spécifique mondiale estimée à ce jour à environ 1,8 million d'espèces décrites (Dudgeon et al. 2006). Parmi eux, les écosystèmes littoraux lacustres, ou ceintures des lacs, ont une valeur écologique très importante (Strayer et Findlay 2010). En effet, ces écosystèmes sont des zones de transition et d'échanges entre les écosystèmes terrestre et aquatique, et sont reconnus pour abriter une forte diversité biologique. Composés d'un assemblage complexe d'habitats connectés entre-eux, ces écosystèmes littoraux sont conditionnés par l'énergie physique qu'ils dissipent, leur structure géologique, leur morphologie ainsi que par les biocénoses qu'ils abritent (Pourriot et Meybeck 1995). L'origine et le mode de formation des lacs, leur régime hydrologique, leur niveau trophique et le climat auquel ils sont soumis, s'ajoutent également à la détermination du caractère écologique de ces écosystèmes littoraux. Ces milieux naturels sont également lourdement dégradés par les activités humaines depuis plusieurs décennies (Schmieder 2004).

Considérés comme des écotones, tenant une position intermédiaire entre les habitats terrestres et aquatiques, les biotopes littoraux lacustres abritent une forte biodiversité végétale qui contraste avec les zones d'eau libre situées plus au large des lacs (Wetzel 2001). Les variations de paramètres environnementaux tels que la profondeur, le type de sédiments et l'exposition aux vagues, combinées aux variations du niveau des eaux, confèrent à ces écosystèmes une forte diversité en espèces de plantes aquatiques (Hutchinson 1975, Spence 1982). Plusieurs approches sont disponibles pour représenter la structure de cet écosystème côtier lacustre dans lequel elles se développent (*e.g.* Hutchinson 1975, McLachlan et Defeo 1983, Ostendorp

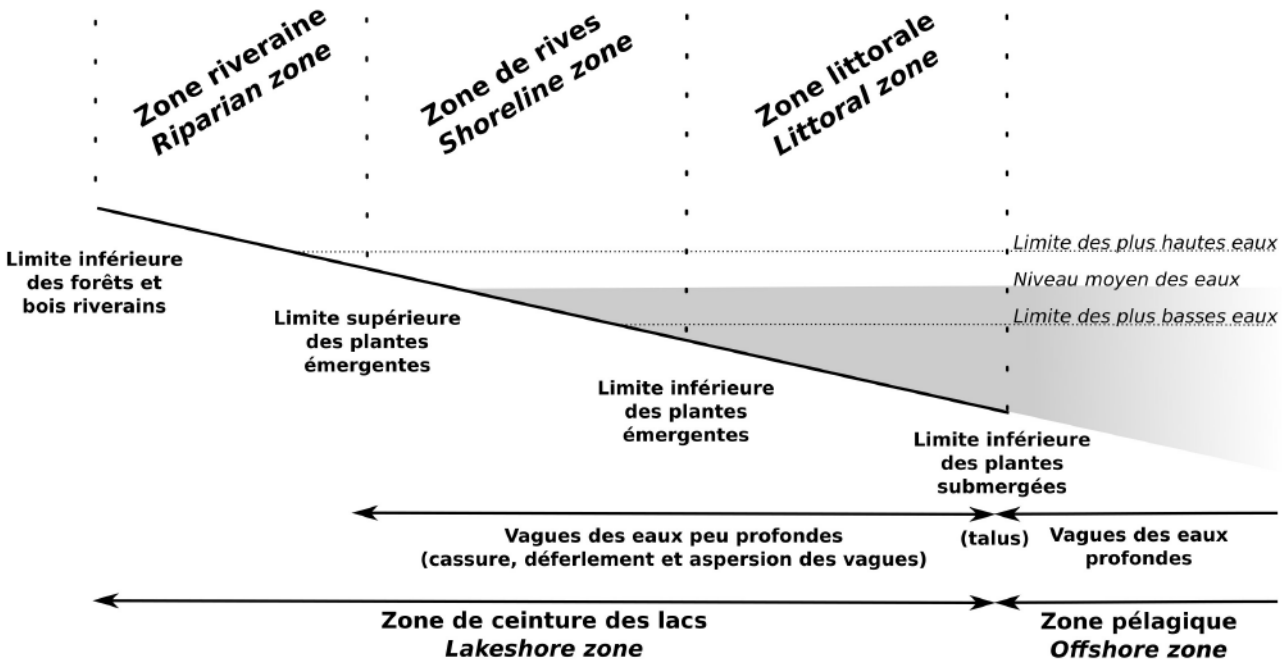


Figure 1.1 – Zonation du rivage des lacs d'après Ostendorp et al. 2004

et al. 2004). Il serait difficile de faire une synthèse de ces zonations, le plus souvent dépendantes du sujet de recherche, de l'échelle adoptée et des caractéristiques des sites étudiés. Cependant, la structure du rivage des lacs proposée par Ostendorp et al. (2004) est particulièrement intéressante. En effet, cette zonation, décrite dans la figure 1.1, s'appuie à la fois sur des critères liés à la distribution des plantes aquatiques ainsi que sur des variables du fonctionnement physique des lacs (*e.g.* l'action des vagues) tout en intégrant la partie riveraine terrestre des lacs. Cette zonation servira de référence spatiale dans les différents travaux réalisés pour cette étude.

1.2 Structure et rôles des peuplements de macrophytes littoraux

Les macrophytes rassemblent l'ensemble des végétaux aquatiques visibles à l'œil nu (Symoens et al. 1982). Ils comprennent des groupements macroscopiques d'algues coloniales et filamenteuses, des macro-algues characées et des groupes plus évolués tels que les lichens, les bryophytes, les ptéridophytes et les phanérogames (Haury et al. 2008, Afnor 2010). Il est possible de classer schématiquement les macrophytes selon leur appartenance à un type biologique (Raunkiaer et al. 1934, Sculthorpe 1967) de la manière suivante :

- les hélophytes, végétaux dont la partie épigée est aérienne et la partie hypogée, ainsi que la base de la tige, sont aquatiques. Les hélophytes sont capables de supporter des périodes d'exondation temporaires (*e.g.* les roseaux phragmites) ;
- les hydrophytes, végétaux dont l'ensemble de l'appareil végétatif est aquatique, immergé et/ou flottant à la surface de l'eau. Les hydrophytes sont classés en quatre catégories :
  - les hydrophytes enracinés (*rhizophytes*) à feuilles flottantes, avec présence ou non de feuilles immergées (*e.g.* les nénuphars) ;

  - les hydrophytes enracinés (*rhizophytes*) intra-aquatiques, totalement immergés (*e.g.* les myriophylles) ;
  - les hydrophytes libres non enracinés (*pleustophytes*) flottants à la surface de l'eau (*e.g.* les lentilles d'eau) ;
  - les hydrophytes libres non enracinés (*pleustophytes*) intra-aquatiques, totalement immergés (*e.g.* les cératophylles) ;
- les amphiphytes, végétaux amphibies capables de se développer soit dans l'eau soit en milieu humide, et de différencier des formes aquatiques et terrestres (*e.g.* la littorelle à une fleur).

Ces attributs confèrent aux macrophytes des capacités à coloniser une grande diversité de milieux, depuis les mares temporaires, les zones de marnage d'étangs, de lacs ou de réservoirs, les canaux, les bancs sédimentaires des cours d'eau, jusqu'aux zones relativement profondes des plans d'eau et cours d'eau, à partir du moment où la quantité de lumière est suffisante au fond (zone euphotique) pour assurer un bilan énergétique positif entre respiration et photosynthèse (Haury et al. 2008). Dans les lacs, la structure spatiale des macrophytes est souvent repérésentée sous la forme de ceintures, une zonation utilisant le gradient de profondeur pour décrire le positionnement de la végétation aquatique sur la périphérie des lacs (Hutchinson 1975). Or, l'intégrité structurale de ces ceintures végétales théoriques ne se limite pas à ce gradient de profondeur. Il dépend également de la pente des rives, de la nature et la texture des sédiments, de l'exposition aux vents et aux vagues et des altérations humaines des rives (Pourriot et Meybeck 1995).

La structure spatiale des peuplements de macrophytes dépend également de la forme de croissance des plantes (Den Hartog et Van Der Velde 1988). Certaines espèces de macrophytes, notamment les hydrophytes et les amphiphytes, sont capables de produire de nombreux accommodats morphologiques (*e.g.* taille, forme des tiges et des feuilles) pour s'adapter aux conditions du milieu. Cette plasticité donne lieu à des phénotypes morphologiques parfois très différents selon les caractéristiques écologiques stationnelles (*e.g.* profondeur, lumière, courant, compétition inter-spécifiques) (Den Hartog 1982). Les différentes formes de croissance proposées par Den Hartog et Van Der Velde (1988) traduisent la faculté d'adaptation que possèdent les communautés de macrophytes pour l'accomplissement de leur cycle biologique vis-à-vis des contraintes imposées par leur milieu de vie. Une synthèse de ces formes de croissance est présentée dans le tableau 1.1.

Les macrophytes sont des éléments majeurs dans le fonctionnement des écosystèmes aquatiques car ils influencent un certain nombre de processus chimiques et physiques et ils participent à la complexité des habitats dans les lacs et les rivières (Wetzel 2001, Jeppesen et al. 2012). En tant que producteurs primaires, les macrophytes sont à la base des chaînes alimentaires. Les plantes aquatiques modifient la qualité physicochimique de l'eau et des sédiments par la photosynthèse et la respiration, mais également par les nutriments qu'elles consomment et la matière organique qu'elles apportent au moment de leur senescence (Blindow et al. 2002, Marion et Paillisson 2003, Takamura et al. 2003, Scheffer 2004). Ces organismes sont également considérés comme des espèces-ingénieurs, car ils sont capables de contrôler directement ou indirectement la disponibilité en ressources pour eux et les autres organismes, en provoquant des modifications dans leur biotope physique (Jones et al. 1994, Jones et al. 1997). Ils fixent les sédiments et les particules en suspension dans l'eau, participant à stabiliser les fonds et les rives

Table 1.1 – Synthèse des formes de croissance des macrophytes d'après Den Hartog et Van Der Velde 1988 tirée de Pourriot et Meybeck 1995

Forme de croissance	Description du type morphologique	Exemple
	Pleustophytes	
Lemnides	petites frondes, feuilles flottantes à la surface de l'eau	*Lemna minor*
Ricciellides	plante de petite taille, feuilles submergées, lancéolées ou fourchues, sporulation à la surface de l'eau	*Riccia fluitans*
Ceratophyllides	plante ramifiée, feuilles submergées finement divisées	*Ceratophyllum demersum*
Hydrocharides	feuilles en rosette flottant librement à la surface	*Hydrocharis morsus-ranae*
	Rhizophytes	
Stratiotides	feuilles rigides, en rosette au-dessus de la surface de l'eau	*Stratiotes aloides*
Isoetides	rosette de feuilles rigides sur tige courte	*Lobelia dortmanna*
Charides	branches verticillées submergées	*Chara fragifera*
Vallisnerides	rosette ou faisceau de longues feuilles rubanées souples sur tige courte	*Vallisneria spiralis*
Magnopotamides	feuilles submergées oblongues ou lancéolées sur grandes tiges érigées dans l'eau, inflorescence au-dessus de la surface de l'eau	*Potamogeton polygonifolius*
Parvopotamides	feuilles rubanées ou oblongues submergées sur tige courte érigée dans l'eau, disposition distique quelque fois plus ou moins décussée et rarement verticillée	*Juncus bulbosus*
Elodeides	verticilles de feuilles rubanées ou oblongues sur tige érigée dans l'eau	*Lagarosiphon major*
Myriophyllides	feuilles submergées finement disséquées, sans feuilles flottantes, sur longue tige érigée dans l'eau avec une partie émergente, parties génératives toujours émergées	*Myriophyllum alterniflorum*
Batrachiides	feuilles flottantes et submergées finement disséquées sur tige érigées dans l'eau, tendance à développer des formes terrestres	*Ranunculus peltatus*
Peplides	feuilles oblongues et spatulées, les feuilles supérieures formant des rosettes de feuilles flottantes (aériennes)	*Callitriche stagnalis*
Trapides	tige fortement ramifiée, rosette de feuilles flottantes	*Trapa natans*
Magnonymphaeides	grandes feuilles longuement pétiolées, flottantes, généralement en rosette, feuilles submergées de formes variées	*Nuphar lutea*
Parvonymphaeides	petites feuilles flottantes de formes variées, rosette sur tige courte	*Ranunculus flammula*

face aux conditions hydrodynamiques intenses (Bonham 1983, Coops et al. 1996, Vermaat et al. 2000, J. D. Madsen et al. 2001, Oguz et al. 2013). Enfin, ils sont un facteur d'habitat pour la faune aquatique (invertébrés, poissons, certains oiseaux) (Lauridsen et Jeppesen 1993, Söndergaard et al. 1996, Gross et al. 2001).

Les macrophytes représentent une faible part de la diversité totale des plantes vasculaires dans le monde (environ 1 %), ils sont cependant un des groupes les plus menacés, notamment dans les zones de faible altitude, là où les pressions anthropiques sont les plus fortes (Saunders et al. 2002, P. A. Chambers et al. 2008, Alahuhta et al. 2013, Bolpagni et al. 2018).

1.3 Déterminisme écologique, structure des communautés et traits des macrophytes

Les facteurs qui régissent la distribution spatiale et les assemblages des communautés font toujours l'objet de débats. Deux approches tentent de décrire les mécanismes à l'origine de la formation des patrons d'assemblage des communautés. La théorie *neutraliste* stipule que les communautés sont des groupes d'espèces qui résultent principalement d'un équilibre stochastique entre la dispersion des individus et la démographie locale, et que les différences entre les niches n'influencent pas les performances entre les individus (Hubbell 2001). La théorie des niches, dite *déterministe*, considère à l'inverse que les assemblages des communautés sont déterminés par des variations adaptatives entre les espèces, reflétant les différences entre les niches (Keddy 1992). Dans cette hypothèse, la stabilité et la résilience des communautés vis-à-vis de perturbations dépendent des capacités des membres de la communauté, à évoluer pour être les meilleurs compétiteurs dans leur niche écologique (Beisel, Lévêque et al. 2010). De telles communautés forment ainsi des assemblages d'espèces dont la présence, ou non, est conditionnée par la compétition pour des ressources limitées.

Le processus d'assemblage d'une communauté fondé sur la théorie des niches peut être représenté sous la forme de filtres environnementaux emboîtés et hiérarchisés (Lortie et al. 2004, Götzenberger et al. 2012). Une représentation simplifiée de ces filtres est proposée dans la figure 1.2. Dans ce cas, à partir du pool d'espèces global (toutes les espèces végétales présentes sur la Terre), trois filtres définissent successivement le pool d'espèces régional, puis le pool d'espèces local et enfin le pool d'espèces de la communauté (Garnier et Navas 2013). Le premier filtre est un filtre de dispersion, correspondant aux grands événements biogéographiques stochastiques et des phénomènes de spéciation et d'extinction. Le second filtre est un filtre abiotique, correspondant aux conditions environnementales locales. Le troisième filtre est un filtre biotique, lié aux interactions positives ou négatives entres les organismes vivant dans la communauté.

Les plantes possèdent une grande variété de caractéristiques/traits morphologiques, physiologiques et phénologiques susceptibles de traduire une adaptation aux conditions de leur milieu de vie (Garnier et Navas 2013). Ces caractéristiques peuvent conditionner les performances écologiques des plantes durant les phases de croissance, de survie, de reproduction ou de dispersion. Quand ce rôle est avéré, on parle de "traits fonctionnels" qui peuvent alors être utilisés pour l'étude des relations plantes-environnement. Ainsi, des traits correspondant aux modes de dissémination (*i.e.* reproduction sexuée et multiplication végétative) et des traits morphologiques (*e.g.* mode de croissance et d'ancrage, taille des plantes et du système racinaire, flexibilité des tiges) peuvent être reliés au fonctionnement de l'individu plante. De nombreux travaux indiquent que les traits des macrophytes varient le long de gradients environnementaux (*e.g.* Willby et al. 2000, Puijalon et al. 2005, Puijalon et al. 2011). À titre d'exemple, Puijalon et al. (2008) présente les capacités de quatre espèces de macrophytes appartenant à des types biologiques différents, à tolérer différentes conditions de vitesse de courant en conditions expérimentales. Les réponses contrastées des traits morphologiques et de reproduction à ces traitements expérimentaux révèlent les performances hydrodynamiques et les capacité adaptatives (plasticité) de certaines espèces vis-à-vis du stress mécanique produit par la vitesse du courant.

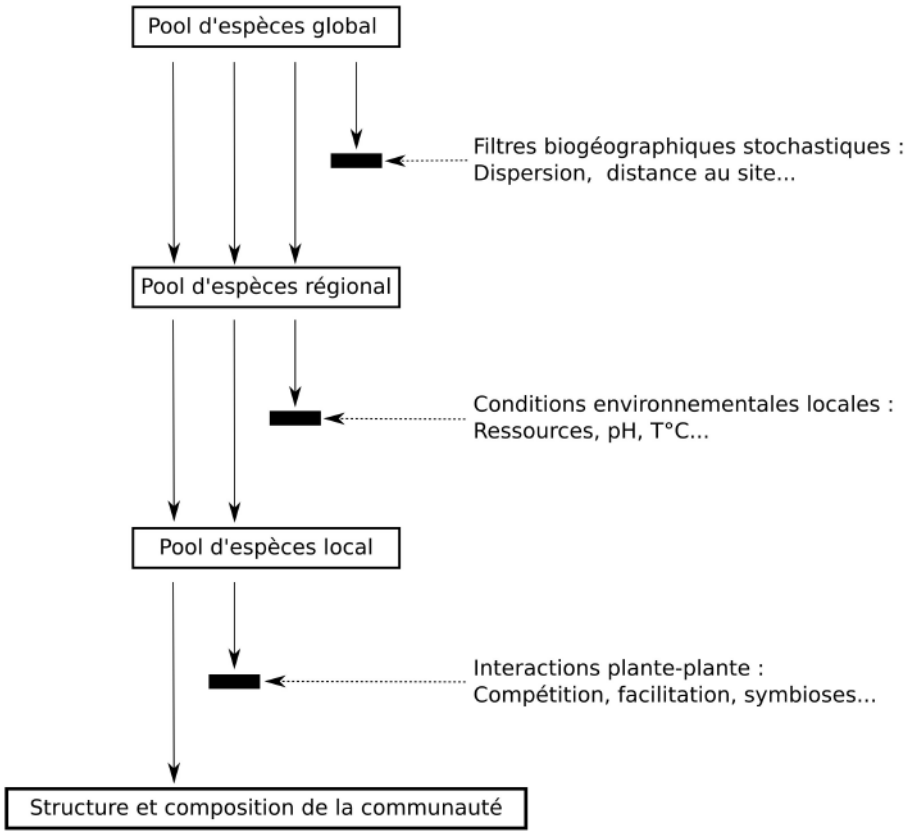


Figure 1.2 – Schéma simplifié des règles d'assemblages d'une communauté végétale (d'après Lortie et al. 2004 et Garnier et Navas 2013)

1.4 Facteurs abiotiques influençant la structure des peuplements de macrophytes

Au delà des caractéristiques génotypiques et phénotypiques des plantes (*e.g.* mode de croissance, forme de la plante, mode de propagation et d'assimilation des substances nutritives) et des facteurs biotiques liés à l'impact des autres organismes (*e.g.* compétition intra- et interspécifique, consommation des plantes par les herbivores, parasitisme), les facteurs abiotiques des habitats aquatiques du milieu jouent un rôle essentiel dans la structure des peuplements de macrophytes (Pourriot et Meybeck 1995). Les caractéristiques environnementales des habitats aquatiques déterminent l'occurrence, la dynamique, la distribution et les traits d'histoire de vie des macrophytes (Bornette et Puijalon 2011). Parmi eux, des paramètres essentiels tels que la lumière, la température et la concentration en nutriments dans les eaux, interviennent notamment dans la nutrition des plantes (Sculthorpe 1967). À ceux-là s'ajoutent les facteurs liés à la topographie, la morphologie et l'hydrodynamique qui caractérisent l'espace colonisable par les macrophytes (Pourriot et Meybeck 1995). Il s'agit notamment de la pente des rives, de la hauteur de la colonne d'eau (profondeur), la texture du substrat (granulométrie), l'action du vent et des vagues, la vitesse du courant et les variations du niveau des eaux (Strayer et Findlay 2010). La transparence des eaux intervient également dans la manière dont les macrophytes submergés et enracinés vont coloniser l'espace disponible (Sculthorpe 1967).

Ces facteurs agissent à des échelles différentes, notamment en ce qui concerne le déterminisme de l'abondance et de la distribution des macrophytes. Lacoul et Freedman (2006) propose un modèle qui précise les variables écologiques qui affectent ce déterminisme et les échelles auxquelles elles agissent. Ainsi, les plantes aquatiques et leurs communautés sont influencées par trois groupes complexes de variables (biogéographie, climat, géomorphométrie) qui opèrent à trois échelles (régionale, bassin versant et locale) (figure 1.3). L'échelle régionale, ou échelle synoptique, représente le grain[1] grossier du modèle que ce soit sur le plan géographique (*e.g.* continent, biome) ou environnemental (*e.g.* eaux douces ou salées, acides ou alcalines, claires ou colorées). Le grain moyen du modèle est représenté par l'échelle du bassin versant. Il se rapporte aux écosystèmes (*e.g.* un bassin hydrographique ou l'intégralité d'un lac) et les variables qui opèrent à cette échelle. Enfin, l'échelle locale, le grain le plus fin du modèle, concerne les habitats particuliers et les facteurs environnementaux qui agissent à cette échelle. Les écosystèmes littoraux lacustres s'insèrent dans cette échelle locale. Parmi les variables environnementales qui agissent sur les macrophytes à cette échelle, les paramètres physiques relatifs à l'hydrodynamique, la topographie et la morphologie des rives, ainsi que la qualité physique des sédiments, seront décrits plus en détail dans la suite de cette section.

1.4.1 L'hydrodynamique

Les interactions entre l'eau et les sédiments sont déterminées par trois paramètres physiques : la profondeur, la vitesse du vent et le fetch (Scheffer 2004). Le fetch est la distance en eau libre le long de laquelle le vent souffle sans obstacle, dans une direction donnée, entre un point du lac et la rive. La vitesse et la direction du vent ne sont pas constantes, elles composent une suite d'événements survenant durant une période de temps limitée (Pourriot et Meybeck

1. Unité élémentaire d'observation, résolution des observations

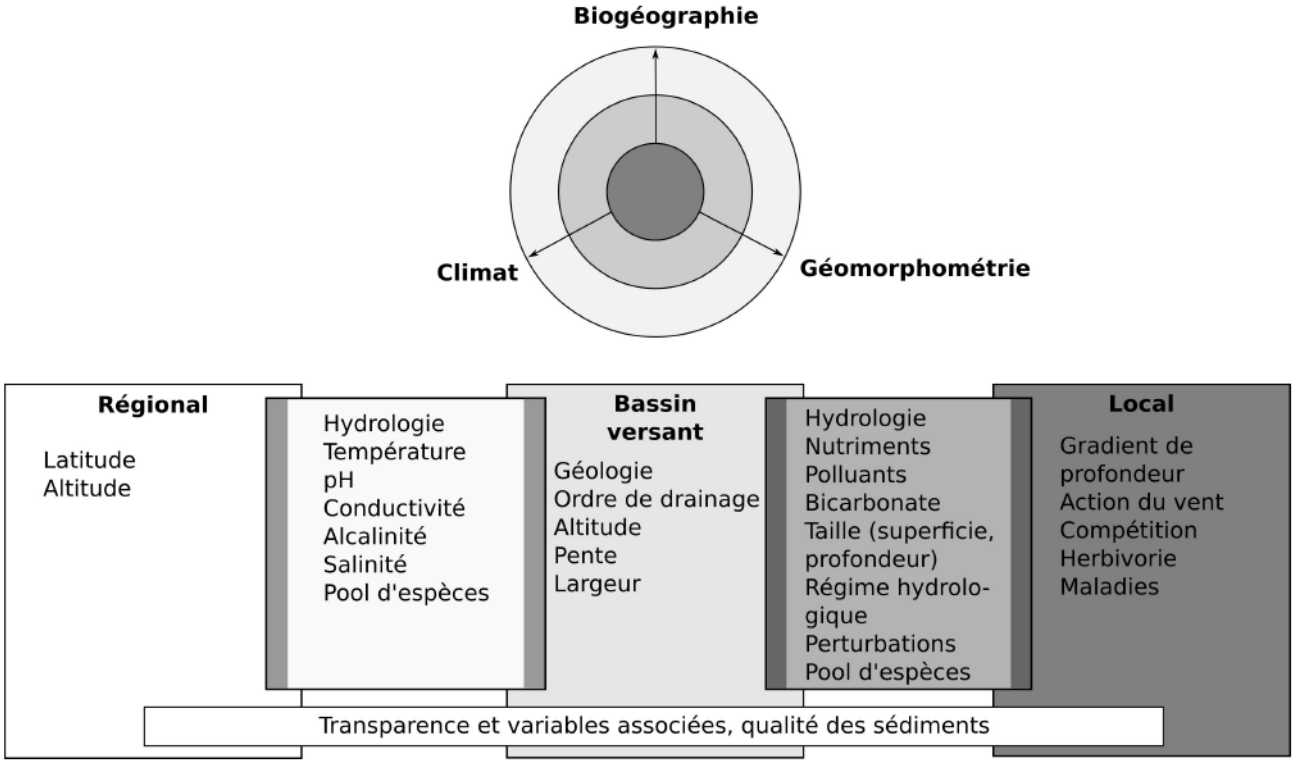


Figure 1.3 – Modèle conceptuel des variables écologiques qui affectent la distribution et l'abondance des macrophytes (d'après Lacoul et Freedman 2006). Dans le diagramme, les cercles concentriques représentent les échelles régionale, bassin versant et locale (de l'extérieur vers l'intérieur, respectivement). Les variables-clés sont rassemblées dans les échelles où elles ont le plus d'influence. Les cases intermédiaires signifient des chevauchements d'échelles spatiales

1995). Le fetch et le vent, en combinaison avec les variations de la profondeur, déterminent le développement potentiel de vagues dans les lacs (Håkanson 1977). L'énergie générée par ces vagues se dissipe au niveau des biotopes littoraux des lacs (Strayer et Findlay 2010, Denny 1988). La formation des vagues et leur progression sur les rives des lacs est un processus complexe à décrire. Succinctement, avec la diminution progressive de la profondeur à proximité du littoral lacustre (talus), les vagues générées au large par le vent soufflant le long d'un fetch plus ou moins important, vont se casser (*build-up zone*) puis déferler (*surf zone*) jusqu'à la bordure des eaux (*swash zone*) (Lorang et al. 1993). Plus les pentes des fonds seront faibles, plus la dissipation de l'énergie des vagues sera forte en raison du phénomène de friction (Rohweder et al. 2012). En l'absence de remontée progressive des fonds (talus) en présence de pentes fortes, l'énergie des vagues se dissipe plus ou moins brutalement sur la rive à la bordure des eaux (*swash zone*), augmentant fortement les risques d'érosion à leur niveau (Coops et al. 1996). Plus les rives seront exposées à de longs fetchs en direction des vents dominants, plus elles seront soumises à l'action des vagues (Denny 1988).

L'exposition aux vagues est un paramètre complexe, notamment dans les grands lacs, capable de modifier la structure physique des sédiments lacustres (Keddy 1982). Les vagues donnent lieu, sous l'eau, à un mouvement orbital de l'eau dont l'amplitude diminue exponentiellement avec la profondeur (figure 1.4). Ces mouvements d'eau et, par conséquent les forces qui en résultent, prennent la forme de courants oscillatoires horizontaux et verticaux (Laenen et LeTourneau 1996). La vitesse orbitale maximale des vagues est susceptible de remettre en suspension les particules sédimentaires fines non consolidées à partir de 0,1 $m.s^{-1}$ (Håkanson et Jansson 1983, Rohweder et al. 2012). Il est également admis que cette remise en suspension des sédiments intervient dès que la profondeur est inférieure à la demi-longueur d'onde des vagues (Carper et Bachmann 1984, Laenen et LeTourneau 1996). À titre d'exemple, d'après le diagramme d'action des vagues disponible dans Norrman (1964), un vent de 6 $m.s^{-1}$ (*i.e.* 22 $km.h^{-1}$, force 3 de l'échelle de Beaufort), parcourant un fetch de 8 km, génère des vagues d'environ 0,35 m capables de mobiliser des particules de 0,5 mm (sables fins à grossiers) jusqu'à 3 m de profondeur.

L'action des vagues, caractérisée par ces mouvements orbitaux de la surface des eaux jusqu'aux sédiments, joue un rôle déterminant dans la dynamique et la structure des communautés de macrophytes dans les biotopes littoraux lacustres (Keddy 1983, Weisner 1987, Riis et Hawes 2003, Bornette et Puijalon 2011). L'exposition aux vagues induites par le vent dans les lacs influence l'abondance, la richesse spécifique et la distribution des hydrophytes et des hélophytes (*e.g.* Spence 1982, Jupp et Spence 1977, Keddy 1985, Duarte et Kalff 1986, P. A. Chambers 1987, Coops et al. 1991, Coops et al. 1994, Hawes et al. 2003, Schutten et al. 2004). L'action des vagues peut avoir un effet direct sur la biomasse végétale par fragmentation, affaiblissement ou déracinement des plantes (Schutten et al. 2005, Spierenburg et al. 2013). En réponse à ces perturbations, les plantes aquatiques ont parfois la capacité d'adapter certains aspects de leur morphologie (*e.g.* morphologie des plantes, allocation de la biomasse, densité des tissus, architecture) (Puijalon et al. 2005, Puijalon et al. 2008). Enfin, l'action des vagues peut avoir des effets indirects sur les plantes, en créant notamment des conditions de substrat impropres à leur établissement (Keddy 1982, E. W. Koch 2001). Enfin, la remise en suspension des sédiments induite par l'action des vagues, atténue la diffusion de la lumière dans l'eau et influence donc les hydrophytes (Lehmann et al. 1997, J. D. Madsen et al. 2001,

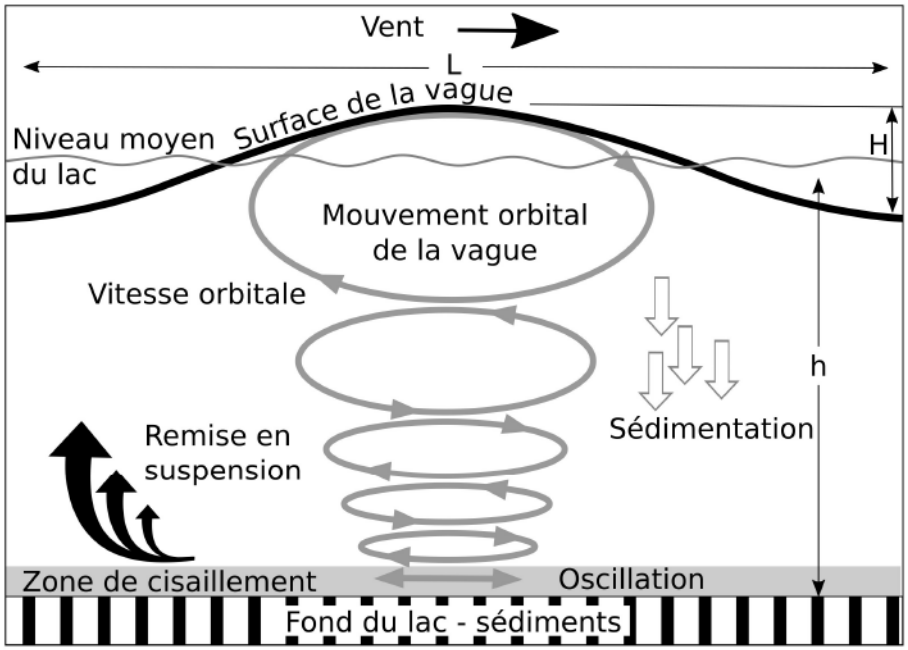


Figure 1.4 – Forces induites par le vent causant la remise en suspension des sédiments (d'après Laenen et LeTourneau 1996). L : longueur d'onde de la vague, H : hauteur de la vague, h : profondeur

Istvánovics et al. 2008, Van Zuidam et Peeters 2015).

1.4.2 La profondeur et la pente des rives

Un nombre important de subdivisions théoriques des biotopes littoraux lacustres (zonations) sont fondées sur les variations de la profondeur (Strayer et Findlay 2010). En effet, le gradient de profondeur induit des modifications chez de nombreuses variables physiques telles que, de façon non exhaustive, la formation des vagues littorales et la remise en suspension des sédiments, l'intensité de la lumière nécessaire à la croissance des plantes aquatiques immergées et enracinées (Sculthorpe 1967) et la pression hydrostatique (Coffey et Wah 1988). La pente détermine la largeur de la zone de rives et de la zone littorale et donc la superficie des zones potentiellement colonisables par les plantes aquatiques (Strayer et Findlay 2010). Cette superficie est élevée quand les pentes sont douces, elle est réduite quand les pentes sont fortes. La pente est également un facteur de dissipation de l'énergie générée par les vagues (cf. paragraphe précédent). Les variations de la biomasse des hydrophytes sont également influencées par la pente des rives (Duarte et Kalff 1986).

1.4.3 La qualité physique des sédiments lacustres

La granulométrie des sédiments est l'un des éléments qui participe à la complexité des écosystèmes littoraux lacustres (Strayer et Findlay 2010). Le transport de particules, tant allochtones qu'autochtones, varie dans le temps et selon le lieu pour un même système lacustre (Pourriot et Meybeck 1995). Un lac est un piège pour les différentes sources de matériaux issues du bassin versant et fonctionne tel un bassin de décantation. C'est ce qui explique en partie que les lacs et étangs sont voués naturellement au comblement à plus ou moins long terme.

Les principales informations contenues dans le message sédimentaire apporté par la granulométrie sont la dynamique des eaux, les événements exceptionnels et l'origine des sédiments. À titre d'exemple, les sables sont facilement transportés par les courants (vitesse critique d'érosion de 0,2 $m.s^{-1}$ environ), tandis que les particules plus grossières nécessitent des vitesses de courant plus élevées pour être déplacées (1 $m.s^{-1}$ environ pour des graviers grossiers) (J. D. Madsen et al. 2001). Les particules organiques présentes dans les sédiments, en raison de leur faible densité, sont facilement transportées par les courants.

La granulométrie est également une variable physique déterminante pour l'implantation des macrophytes enracinés (Sculthorpe 1967, Barko et al. 1991). A l'exception des mousses capables de s'installer sur substrat rocheux, l'installation des plantes aquatiques ancrées au substrat est largement conditionnée par la présence stable de sables limoneux, argiles ou vases organiques. Les substrats minéraux fins très cohésifs sont favorables à l'enracinement de certaines communautés des eaux peu profondes comme les isoetides (<0,5 %), tandis que les sédiments fluides, faiblement cohésifs et riches en matière organique (>5 %) sont favorables à certaines communautés d'hydrophytes caulescentes[2] (Haslam 1978, Arts et al. 1990, E. W. Koch 2001, Sand-Jensen et Moller 2013, Liu et al. 2017).

1.5 Les altérations d'origine anthropique des écosystèmes littoraux lacustres dans le contexte de changement global

Le changement environnemental global, ou les changements globaux, désignent tous les changements imposés aux écosystèmes par l'anthropisation.

1.5.1 Les altérations physiques de l'hydromorphologie des rives

Les activités humaines se sont intensifiées à proximité des lacs durant ces dernières décennies, augmentant ainsi les pressions sur leur état écologique (Liddle et Scorgie 1980, Ostendorp et al. 2004). Les effets des altérations anthropiques physiques du littoral lacustre sont souvent sous-estimés vis-à-vis d'autres sources de dégradation des lacs telles que l'eutrophisation et l'acidification (Whittier et al. 2002). L'urbanisation dans la zone riveraine, le renforcement des rives par des enrochements, la création de murs de soutien ou d'aménagements tels que des pontons (Bragg et al. 2003, Ostendorp et al. 2004, Hicks et Frost 2011), les dégâts mécaniques liés au piétinement (*e.g.* baignade, promenade et pratique de la pêche), à l'échouage et au mouillage des bateaux sur la rive (Liddle et Scorgie 1980, Ostendorp et al. 2009), engendrent une simplification des biotopes physiques littoraux. Ces perturbations ont des impacts forts sur les communautés biologiques, notamment sur les macrophytes aquatiques (Ballantyne et Pickering 2013, Jusik et Maciol 2014). Cependant, il est parfois difficile d'identifier les relations entre certaines métriques descriptives des peuplements macrophytiques, telles que la richesse et la composition spécifiques, et les paramètres chimiques et physiques dans les lacs. À titre d'exemple, l'apport de nutriments dans les lacs peut compenser les dégradations issues des altérations de l'hydromorphologie (Hellsten et Dudley 2006).

2. Qualifie un végétal muni d'une tige nettement visible au dessus du sol

1.5.2 Les modifications des variations des niveaux des eaux

Les fluctuations des niveaux des eaux sont un phénomène complexe qui inclut non seulement l'amplitude (*i.e.* le marnage) mais également la fréquence et la régularité des fluctuations (Riis et Hawes 2002). Ce gradient hydrologique, des niveaux hauts permanents aux niveaux bas permanents, influence fortement la distribution, la richesse et la composition spécifiques de la végétation aquatique des écosystèmes littoraux lacustres (Leira et Cantonati 2008, Evtimova et Donohue 2016). Des niveaux d'eau maintenus à une cote élevée peuvent limiter le développement de la végétation émergée et réduire l'accès à la lumière pour certaines plantes immergées sensibles à la lumière (Loiselle et al. 2005, Van Geest et al. 2005). Des niveaux d'eau faibles maintenus sur une période prolongée peuvent détruire les espèces aquatiques présentes par dessication. De nombreuses espèces qui colonisent les bordures des lacs sont adaptées à des variations modérées et cycliques des niveaux d'eau (C. L. Wells et Pigliucci 2000), favorisant même la richesse spécifique (Riis et Hawes 2002, Van Geest et al. 2005), mais les modifications extrêmes d'origine anthropique du régime hydrologique des lacs ont des conséquences négatives sur le développement et le maintien des végétaux aquatiques (Coops et al. 2003, Wantzen et al. 2008). N. M. Hill et al. (1998) considèrent qu'une variation du niveau des eaux comprise entre 1 et 2 m est optimale pour la végétation littorale des lacs, bien que cette estimation devrait être adaptée à chaque type de plans d'eau. Des variations saisonnières, temporaires et non extrêmes, du niveau des eaux sont nécessaires pour l'accomplissement du cycle biologique de certaines communautés, notamment pour les plantes émergées telles que les roselières (Schmieder et al. 2004, Urbanc-Berčić et Gaberščik 2004) ou les pelouses littorales à isoetides (Szmeja 1987, Baastrup-Spohr et al. 2016).

1.5.3 Le changement climatique

Les modèles prédictifs du climat à venir prévoient une hausse des températures allant de 1,4 à 4 °C d'ici 2100 (Collins et al. 2013). Parmi les nombreux impacts du changement climatique, le réchauffement global a pour conséquences la hausse de la température de l'eau mais également la modification du régime des précipitations susceptible d'augmenter la fréquence et l'intensité des épisodes extrêmes, inondations et assecs, des variations du niveau des eaux des plans d'eau (Hartig et al. 1997, Coops et al. 2003, Whitehead et al. 2009). Ce changement climatique génère des impacts directs et indirects sur la distribution, la productivité et la morphologie des plantes aquatiques (Wrona et al. 2006, Heino et al. 2009, Meerhoff et al. 2012), et peut également favoriser le développement des espèces exotiques à caractère envahissant (Rahel et Olden 2008, Patrick et al. 2012, Thouvenot et al. 2013, Gillard et al. 2017). À titre d'exemple, l'augmentation des températures saisonnières accroît les capacités de croissance, de régénération ainsi que les performances de colonisation d'espèces exotiques invasives telles que *Egeria densa* Planch. et *Lagarosiphon major* (Ridl.) Moss (Thiébaut et al. 2016, Silveira et Thiébaut 2017). Au-delà de la hausse des températures, de la concentration en CO_2 et des modifications du régime des précipitations, les modifications de la distribution et de la variabilité inter- et intra-annuelles des vents sont également un aspect du changement climatique (Pryor et Barthelmie 2010, McInnes et al. 2011). À titre d'exemple, dans le sud du golfe de Gascogne (du Cap Ferret à Biarritz), une tendance à la diminution des vitesses moyennes des vents a été observée depuis les années 1990 (Planque et al. 2003). Des simulations du changement du régime des vents dans cette région (2061-2100) indiquent une diminution de l'intensité des vents d'ouest et d'ouest-nord-ouest, avec une diminution de l'occurrence des

vents extrêmes locaux d'ouest (Charles et al. 2012). Ces simulations indiquent également un décalage dans le sens des aiguilles d'une montre des vents dominants d'ouest, avec une augmentation en été de l'occurrence des vents de nord, nord-nord-est.

1.5.4 Les introductions d'espèces exotiques à caractère envahissant

Les invasions biologiques sont un phénomène aussi ancien que l'existence des espèces sur Terre, même s'il est aujourd'hui amplifié par les changements globaux et rapides de l'environnement (Beisel, Lévêque et al. 2010). Les espèces exotiques envahissantes en milieux aquatiques ont été principalement introduites par l'homme pour l'aquariophilie et les bassins d'ornement (Fleming et Dibble 2015). Ces espèces ont une capacité de dispersion importante (graines et/ou multiplication végétative) leur permettant de coloniser divers types d'habitats au-delà de leur aire de répartition naturelle (Thiébaut 2007, Gillard et al. 2017). Toutes les espèces exotiques ne créent pas d'envahissements systématiques. Au même titre que les espèces indigènes potentiellement envahissantes, des conditions environnementales favorables doivent être réunies (*e.g.* température, profondeur, lumière, type de substrat), ou les plantes doivent être favorisées par les activités humaines (*e.g.* dispersion des boutures par les hélices de bateaux, réchauffement climatique, eutrophisation), pour générer de fortes biomasses et créer des envahissements (Muller et al. 1998, Dutartre et al. 2006, Fleming et Dibble 2015). Les espèces exotiques peuvent créer des dommages écologiques importants dans les habitats aquatiques (Hulme 2007, Vilà et al. 2010). Ces invasions créent également des nuisances localement pour certains usages, engendrant des coûts de gestion importants pour leur régulation (Dutartre et Oyarzabal 1993, Dutartre et Menozzi 2008, Thiébaut et Dutartre 2012, Thouvenot et al. 2013).

La Commission européenne a établi une liste des espèces exotiques envahissantes préoccupantes pour l'Union Européenne (règlement (UE) n°1143/2014). À ce jour, 49 espèces sont listées dont 9 espèces de macrophytes aquatiques : *Cabomba caroliniana* A.Gray, *Elodea nuttallii* (Planch.) H.St.John, *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms, *Hydrocotyle ranunculoides* L.f., *Lagarosiphon major* (Ridl.) Moss, *Ludwigia grandiflora* (Michx.) Greuter Burdet, *Ludwigia peploides* (Kunth) P.H.Raven, *Myriophyllum aquaticum* (Vell.) Verdc., *Myriophyllum heterophyllum* Michx. En France, près d'une vingtaine d'espèces végétales aquatiques sont considérées comme envahissantes ou potentiellement envahissantes (Thiébaut et Dutartre 2012). Parmi elles, certaines ne figurent pas encore dans la liste des espèces préoccupantes pour l'Union Européenne, notamment *Egeria densa* Planch. et *Crassula helmsii* (Kirk) Cockayne, alors que leur fort potentiel d'envahissement des milieux aquatiques est avéré (Thiébaut et Dutartre 2012). Un nombre important de questions et de perspectives subsistent autour de la problématique des macrophytes exotiques envahissants, notamment la compréhension des mécanismes de leur distribution à différentes échelles ainsi que l'évaluation de leurs impacts sur les espèces indigènes et sur le fonctionnement biogéochimique des milieux aquatiques (Willby 2007).

1.6 Les lacs peu profonds colonisés par les isoetides

Les lacs peu profonds représentent une catégorie de plans d'eau dont la colonne d'eau est fréquemment mélangée, la stratification estivale étant instable et facilement détruite par le vent (lacs polymictiques) (Scheffer 2004). La profondeur moyenne de ces lacs est généralement

inférieure à 3 m, leur superficie s'étend de quelques hectares à plus de 100 km^2. Des interactions eau-sédiments intenses ainsi que des superficies potentielles importantes de colonisation par les macrophytes aquatiques, représentent les éléments essentiels du fonctionnement des lacs peu profonds et les différencient de leurs homologues profonds (Havens et al. 2001). Le fonctionnement écologique de ce type particulier de lacs est sensible à l'action du vent et des vagues susceptible de générer la resuspension des sédiments et de perturber les plantes aquatiques enracinées (Carper et Bachmann 1984, Bengtsson et Hellström 1992, J. D. Madsen et al. 2001, Van Zuidam et Peeters 2015). Dans ce fonctionnement, les communautés de macrophytes submergés et enracinés dans les sédiments jouent un rôle important dans le maintien de conditions du milieu caractérisées par des eaux claires, en assurant une compétition efficace vis-à-vis des algues planctoniques (Scheffer 2004). Les lacs peu profonds sont nombreux et largement distribués du nord au sud de l'Europe, de la Finlande à l'Espagne (Moss et al. 2003).

Dans le sud-ouest de la France, une quinzaine de lacs et étangs naturels peu profonds s'étend le long du littoral Atlantique, de l'estuaire de la Gironde au nord à celui de l'Adour au sud. Il s'agit de la chaîne des lacs et étangs du littoral aquitain. Parmi eux, quatre lacs sont caractérisés par des superficies particulièrement élevées, pouvant atteindre 60 km^2 pour le lac de Carcans-Hourtin, ce qui en fait le plus grand lac naturel d'eau douce sur le territoire métropolitain. Les eaux douces de ces grands lacs sont pauvres en calcium, leur alcalinité est relativement faible, le pH varie de neutre à légèrement acide et les sédiments sont largement dominés par des sables constituant les dunes côtières (Capdevielle 1979, Cellamare 2009). Ces grands lacs ont également la particularité d'abriter des espèces végétales aquatiques rares et menacées telles que *Lobelia dortmanna* L., et parfois endémiques à ces lacs telles que *Isoetes boryana* Durieu (Vanden Berghen 1969, Dutartre 2007). Cette dernière est protégée sur le territoire national (classée "en danger" dans la liste rouge des espèces protégées) et européen (Annexes II et IV de la Directive "Habitats" et Annexe I de la Convention de Berne). Ces espèces appartiennent à la communauté des isoetides (figure 1.5), plantes pérennes de petite taille, aux feuilles épaisses et rigides en forme de rosette basale, et présentant une biomasse souterraine proportionnellement importante (Hutchinson 1975). Ces espèces sont également caractérisées par un très faible taux de croissance, elles colonisent les biotopes littoraux peu profonds des lacs oligotrophes, faiblement carbonatés et peu alcalins[3], qui sont distribués majoritairement dans le nord de l'Europe (Murphy 2002, Smolders et al. 2002). Les principales menaces pour les isoetides sont l'eutrophisation, l'acidification, l'alcalinisation, les dépôts de matières organiques, les modifications du niveau des eaux et la destruction des écosystèmes littoraux lacustres (Arts 2002, Smolders et al. 2002, Urban et al. 2006, Baastrup-Spohr et al. 2016). Le déclin des isoetides dans les lacs est un processus naturel lié à la trajectoire des successions végétales conditionnée par l'augmentation du niveau trophique menant au comblement naturel de ces écosystèmes lentiques (Dierssen 1981). Cependant, ce phénomène est intensifié par les activités humaines notamment pour ce type particulier de plans d'eau en Europe (Arts 2002). Le nombre de sites colonisés par les isoetides a fortement décliné en Europe et il est désormais urgent d'établir et d'appliquer des stratégies pour leur conservation (Free et al. 2009).

3. À l'exception de *Littorella uniflora* (L.) Asch. qui tolère un gradient d'alcalinité plus large

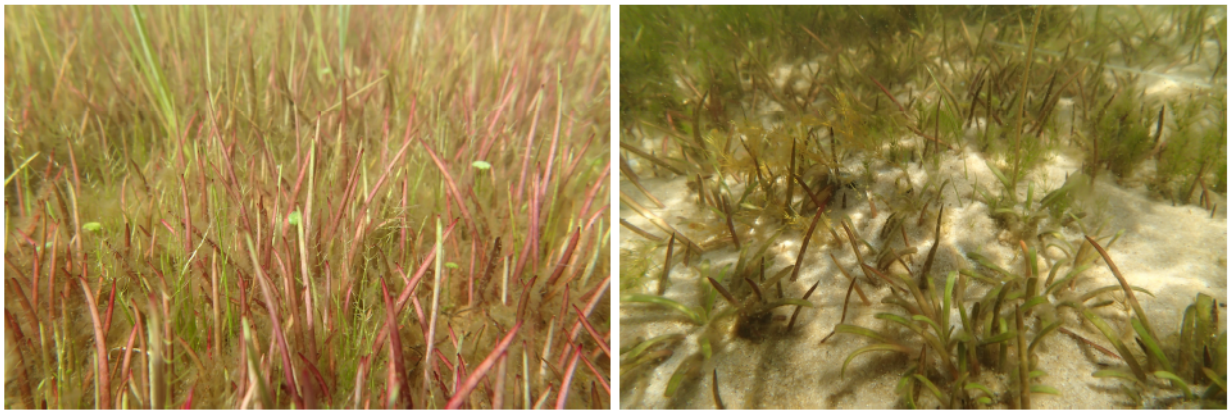


Figure 1.5 – Quelques espèces appartenant à la communauté d'isoetides (photos : V. Bertrin)

1.7 Les enjeux de gestion liés aux macrophytes aquatiques dans les lacs

1.7.1 Les macrophytes comme bioindicateurs de l'état écologique des plans d'eau

Les macrophytes aquatiques sont explicitement désignés dans la Directive Cadre sur l'Eau 2000/60/EC (DCE) comme un des quatre "éléments de qualité biologique" dont l'utilisation est nécessaire pour l'évaluation de l'état des masses d'eau. De nombreuses méthodes ont été développées en Europe pour répondre aux prescriptions méthodologiques de la DCE (Birk et al. 2012). Les méthodes développées par les États-membres et intercalibrées au niveau européen, sont pour la plupart sensibles aux pollutions chimiques (concentration en phosphore total des eaux) révélant des altérations anthropiques du niveau trophique des lacs (*eutrophication pressure*) (Dudley et al. 2013, Kolada et al. 2014, Poikane et al. 2018). En France, la méthode nationale d'évaluation de l'état écologique des plans d'eau à l'aide des communautés de macrophytes (*i.e.* l'Indice Biologique Macrophytique en Lacs, IBML) est également sensible à ce type de pression (Boutry et al. 2012, Boutry et al. 2015). Elle s'appuie sur une liste de taxons dont les valeurs indicatrices traduisent leur affinité pour les conditions trophiques du milieu et leur amplitude écologique (taxons euryèces ou sténoèces).

La DCE prévoit également la prise en compte des paramètres hydromorphologiques littoraux en soutien aux indicateurs biologiques, notamment dans la définition du *Très bon état écologique* des masses d'eau. À ce jour, ces indicateurs ne tiennent pas encore suffisamment compte de ces paramètres physiques dans leur mode d'évaluation de l'état écologique. Un outil national de caractérisation et d'évaluation des altérations hydromorphologiques des berges (protocole ALBER) a été récemment développé pour répondre à un déficit de données sur l'hydromorphologie des plans d'eau en France (Alleaume et al. 2012), et permettre le développement à terme de modèles pressions-impacts intégrant ce paramètre dans les bioindicateurs existants. L'acquisition de connaissances sur les préférences hydroécologiques des macrophytes vis-à-vis des variables physiques et des altérations anthropiques de l'hydromorphologie des biotopes littoraux lacustres, est nécessaire pour envisager à terme de dépasser un diagnostic initial de l'état écologique DCE fondé à ce jour sur la seule évaluation du niveau trophique des lacs.

1.7.2 Prédire la distribution potentielle des espèces pour orienter les décisions de gestion

Les modèles de distribution des espèces et des communautés sont de plus en plus utilisés dans les stratégies de gestion des écosystèmes (Guisan et al. 2013). Ces modèles sont utilisés pour estimer, expliquer et prédire les changements dans la localisation géographique des espèces (Elith et Leathwick 2009). L'utilisation de ces modèles est une étape importante dans la mise en œuvre des stratégies de surveillance et de gestion dans les lacs (Bolpagni et al. 2016, Lodge et al. 2006). Ainsi, de nombreux modèles ont été développés pour prédire la distribution des espèces indigènes (Lehmann 1998, Williams et al. 2009, Mutanga et al. 2012, Pulido et al. 2012, Auderset Joye et Rey-Boissezon 2014) et des espèces invasives (Bini et Thomaz 2005, Boylen et al. 2006, Coetzee et al. 2009, Angradi et al. 2013, Tamayo et Olden 2014). Dans ces études, les prédictions se font généralement à large échelle (*e.g.* échelle régionale) avec une approche multi-sites (*e.g.* identification des lacs vulnérables vis-à-vis d'une ou plusieurs espèces exotiques). Néanmoins, pour la gestion opérationnelle de terrain à l'échelle d'un plan d'eau ou d'une partie d'un plan d'eau, un degré de précision géographique plus fin que l'échelle régionale ou du bassin versant est nécessaire (Dutartre 2004, Dutartre et Menozzi 2008). La régulation, voire l'éradication à une échelle locale, des espèces exotiques envahissantes dans la phase précoce de leur processus de colonisation ou de leur cycle biologique, est un enjeu important pour les gestionnaires (Ministère de l'Environnement 2017). En effet, la détection des sites favorables à la colonisation d'une espèce au préalable de son introduction dans un lac, peut permettre de limiter les risques d'envahissements potentiels et la dispersion des macrophytes envahissants dans les sites encore non colonisés. De même, la détection des sites favorables au développement d'espèces indigènes, telles que les espèces patrimoniales présentes dans la communauté des isoetides, pourrait contribuer aux éventuelles stratégies de gestion dédiées à leur conservation. Pour arriver à cela, et à la surveillance correspondante, il est essentiel de définir les préférences hydroécologiques des espèces et des communautés végétales aquatiques à une échelle et un contexte écologique donné.

1.7.3 Les suivis des dynamiques des macrophytes sur le long terme

Les lacs ayant bénéficié de suivis réguliers de leurs peuplements de macrophytes sur le moyen ou long termes sont relativement rares. En Europe, ces lacs sont généralement situés au nord et à l'ouest, l'étendue des suivis pouvant atteindre parfois plusieurs dizaines d'années (*e.g.* Rintanen 1996, Mäemets et Freiberg 2005, Hilt et al. 2013, Kraska et al. 2013). Les réinvestigations de données historiques nécessitent l'utilisation d'une méthodologie identique lors des différentes campagnes qui composent les suivis (Alfonsi et al. 2016). Ces études permettent d'observer les variations des niveaux trophiques des lacs (eutrophisation, ré-oligotrophisation) ainsi que dans la diversité et la composition des peuplements macrophytiques. En France, les lacs et étangs naturels peu profonds du littoral aquitain ont également bénéficié de suivis sur les moyen et long termes. Des relevés phytosociologiques ont été réalisés dans les années 1960 par Vanden Berghen (1969), dont les relevés effectués sur les lacs médocains de Carcans-Hourtin et de Lacanau (Vanden Berghen 1964, Vanden Berghen 1968) ont été réétudiés en 2006 par Clément et Aidoud (2009). Durant ces investigations, la végétation aquatique a été étudiée exclusivement au niveau des rives situées à l'est des lacs. Néanmoins, les macrophytes des lacs et étangs du littoral aquitain ont également fait l'objet d'autres suivis sur la totalité de leur

périphérie, notamment dans le cadre d'études menées par le Cemagref-Irstea depuis le début des années 1980 à l'aide d'un protocole stabilisé (Castagnos et Dutartre 2001, Dutartre et al. 2014). Ces suivis ont permis d'analyser les dynamiques des plantes aquatiques indigènes et exotiques, permettant ainsi d'orienter les décisions de gestion dans le temps, tout en permettant l'acquisition de données historiques stables. Cependant, ces lacs n'ont pas fait l'objet de nouvelles analyses depuis une dizaine d'années (Bertrin et al. 2007, Cellamare 2009), ce qui est susceptible de déstabiliser le rythme d'acquisition des données établi depuis le début de ces suivis (échéances de 10 ans environ) ainsi que l'interprétation des dynamiques écologiques qui peut en être faite.

1.8 Questions scientifiques et démarche adoptée pour aborder le sujet de recherche

Les éléments de contexte présentés précédemment reflètent brièvement la complexité des mécanismes et des problématiques liées au fonctionnement écologique des biotopes lacustres littoraux, aux préférences hydroécologiques des macrophytes qui les colonisent, et à la gestion des lacs peu profonds. Néanmoins, ce bref résumé confirme la nécessité de poursuivre les recherches sur le déterminisme physique des macrophytes dans les lacs. Comparé aux acquis déjà disponibles sur l'influence des paramètres chimiques dans l'écologie des macrophytes, le rôle des variables physiques des biotopes littoraux lacustres (zone de rives et zone littorale) dans les processus d'assemblages et de distribution des espèces de macrophytes, reste encore à approfondir. La part de l'hydrodynamique, de la morphologie et des altérations physiques d'origine anthropique dans les biotopes littoraux, fait partie des facteurs environnementaux susceptibles d'être pertinents dans la compréhension des processus biodémographiques locaux mettant en jeu les macrophytes aquatiques. Il semble également original de développer une approche méthodologique *in situ* faisant appel aux observations de terrain ainsi qu'à la modélisation, et de la déployer à différents grains au sein de l'échelle "locale" telle que définie par Lacoul et Freedman (2006, cf. figure 1.3). Le choix d'étudier différents grains peut aider à définir à terme les échelles d'intervention dans les différentes stratégies de gestion, que ce soit pour la conservation et la restauration des populations d'espèces patrimoniales, ou pour la régulation des espèces exotiques envahissantes.

Les quatre grands lacs aquitains sont de bons modèles d'étude pour réaliser cette recherche. En effet, ils sont relativement peu profonds, non stratifiés ou présentant une stratification oxique estivale facilement interrompue par les vents, ils sont tous exposés à des vents dominants relativement réguliers et forts en raison de leur proximité avec le littoral Atlantique (Capdevielle 1979, Dutartre 1986b, Moreira et al. 2015, Buquet 2017). De plus, ils ont la même origine et le même mode de formation (Dutartre 1978) et présentent un même pool local d'espèces (Vanden Berghen 1969). Ils concentrent divers enjeux liés à la conservation de la biodiversité végétale patrimoniale, à la compréhension des impacts et à la gestion des espèces exotiques envahissantes, ainsi qu'à l'intensification des activités anthropiques dans la périphérie et au sein des lacs (Dutartre et Oyarzabal 1993, Dutartre 2007, SIAEBVELG 2011, Géolandes 2016). Étant proches de certains lacs du nord de l'Europe du point de vue de leur morphologie, de leur géologie et de la présence de certaines communautés de macrophytes telles que les isoetides (Murphy 2002, Portielje et al. 2014), les lacs du littoral aquitain et leurs

dynamiques écologiques pourraient préfigurer la situation à venir pour l'ensemble des lacs du même type dans le contexte du changement global.

Cette étude propose donc d'acquérir des connaissances sur les relations entre les peuplements de macrophytes et les déterminants physiques des biotopes littoraux dans les lacs peu profonds dans le contexte du changement global, et de participer à la définition à différentes échelles des préférences hydroécologiques et de la structure spatiale des communautés et populations de plantes aquatiques. Les principales finalités de ce travail sont de participer à la compréhension globale du fonctionnement écologique des biotopes littoraux des lacs peu profonds et d'aider à orienter les stratégies de gestion pour le maintien de la biodiversité végétale aquatique nécessaire à la sauvegarde de ces écosystèmes.

La figure 1.6 présente brièvement les questions de recherche et le grain auquel cette étude tente d'apporter une réponse. Après avoir présenté les sites d'étude, les matériels et méthodes sont décrits dans le chapitre 2. Dans les différents chapitres, les questions de recherche et les hypothèses de travail sont les suivantes :

— chapitre 3, Influence de l'hydrodynamique sur la distribution et les traits morphologiques des macrophytes invasifs dans la zone littorale des lacs peu profonds : quels sont les impacts induits par l'action du vent et des vagues sur la distribution et les traits morphologiques des macrophytes invasifs dans la zone littorale des grands lacs aquitains ? Cette recherche est orientée sur les hydrophytes exotiques *Lagarosiphon major* et *Egeria densa* qui colonisent ces lacs. Les principales hypothèses ici sont que *Lagarosiphon major* et *Egeria densa* colonisent préférentiellement la fraction profonde de la zone littorale, moins exposée à l'action directe des vagues (faible probabilité de remise en suspension des sédiments) et caractérisée par des sédiments riches en matière organique ; et que certains traits morphologiques des plantes, tels que les longueurs de tiges et de racines, ainsi que la densité et les biomasses des plantes sont déterminés par les conditions hydrodynamiques locales.

— chapitre 4, Modèle de distribution potentielle des macrophytes fondé sur les variables physiques naturelles et anthropiques dans la zone de rives des lacs peu profonds : quelle est la contribution respective des variables physiques naturelles et des altérations anthropiques de l'hydromorphologie de la zone de rives des lacs peu profonds, dans le déterminisme et la prédiction de l'occurrence et de la distribution des communautés de macrophytes ? La première hypothèse de ce chapitre est que les activités humaines (*i.e.* altérations anthropiques de l'hydromorphologie) jouent un rôle déterminant, au même titre que les variables physiques naturelles (*e.g.* pente, action des vagues), dans la constitution des patrons de distribution des communautés de macrophytes en fonction des caractéristiques morphologiques des espèces qui les caractérisent. La seconde hypothèse est qu'il est possible de construire un modèle prédictif de la distribution potentielle des plantes aquatiques, à partir des relations identifiées entre certaines variables physiques naturelles et anthropiques, et l'occurrence de communautés végétales.

— chapitre 5, Distributions, assemblages et cooccurrences d'espèces de macrophytes à grain fin dans la zone de rives du lac de Lacanau : quelles sont les cooccurrences et l'organisa-

tion spatiale des macrophytes à grain fin au sein de la zone de rives, et quelles sont les préférences hydroécologiques des taxons présents vis-à-vis des biotopes physiques littoraux ? Les variables physiques acquises à grain fin peuvent contribuer à la détermination des principaux types de biotopes présents dans la zone de rives. La topographie (notamment les pentes des rives) joue probablement un rôle majeur dans la discrimination de ces biotopes. De plus, la composition spécifique et les traits morpho-fonctionnels des végétaux aquatiques sont le reflet de la morphologie et de l'hydrodynamique dans la zone de rives, permettant ainsi de caractériser les conditions limites du maintien de ces végétaux vis-à-vis des conditions physiques locales. Enfin, les patrons d'association ainsi que la compétition entre les espèces indigènes et exotiques peuvent être identifiés à partir des observations réalisées sur une gamme de grains fins.

— chapitre 6, Analyse diachronique de la dynamique des macrophytes dans les grands lacs du littoral aquitain : quels sont les processus écologiques potentiellement en cours depuis une quarantaine d'années dans les grands lacs du littoral aquitain ? L'analyse des dynamiques des espèces de macrophytes à partir des données floristiques anciennes disponibles contribue à identifier les impacts liés au changement global dans ces lacs, tels que la compétition avec les espèces exotiques, les altérations physiques de l'hydromorphologie dans la zone de rives et les modifications de la qualité de l'eau et des sédiments.

Le chapitre 7 se présente sous la forme d'une discussion générale et résume les principales conclusions ainsi que les différentes perspectives de recherches appliquées à la gestion des lacs naturels peu profonds.

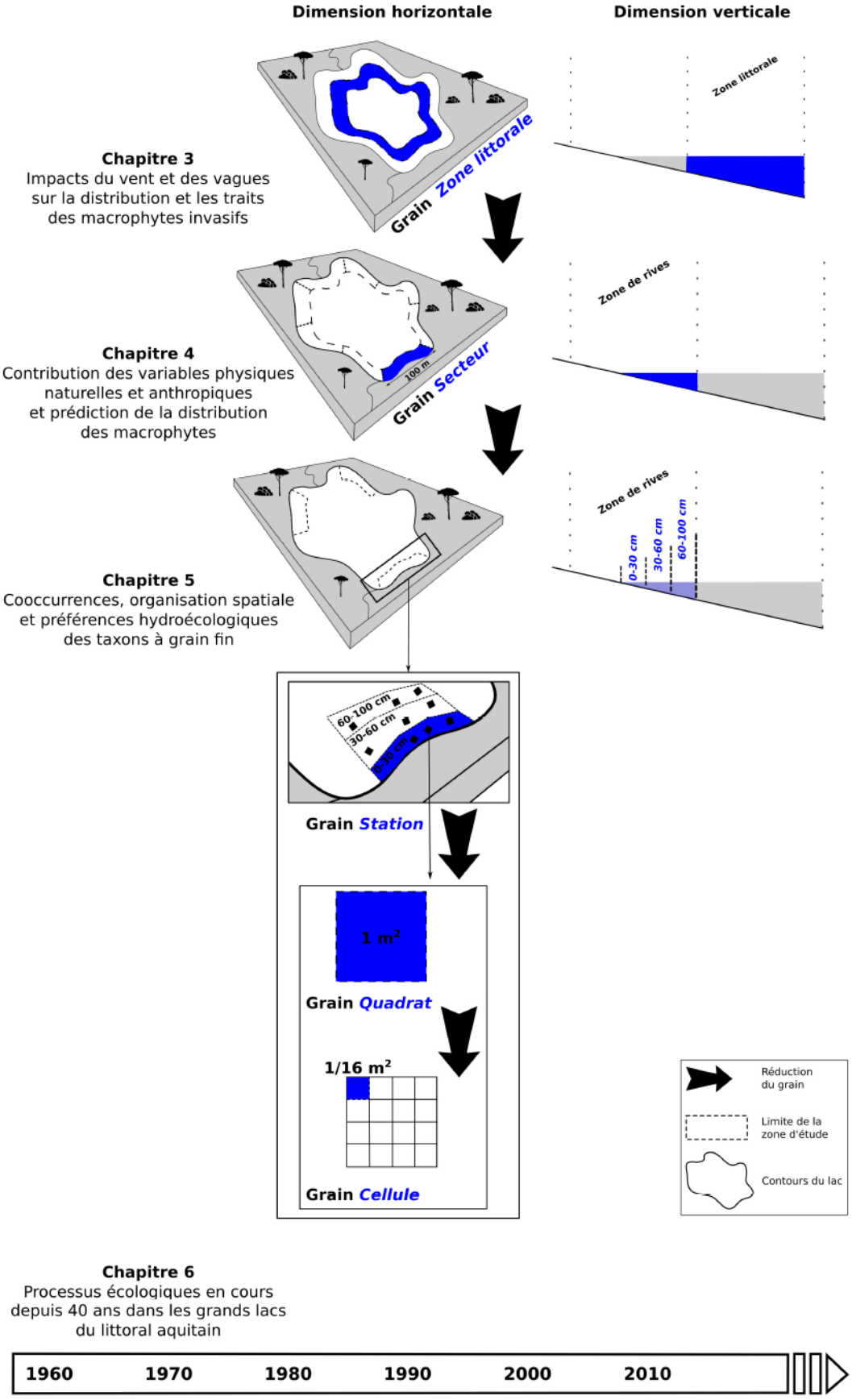


Figure 1.6 – Questions de recherche et grain d'observation. Le détail de la dimension verticale est disponible dans la figure 1.1

Chapitre 2

Sites d'étude et méthodologies

2.1 Les grands lacs du littoral aquitain

Une vingtaine de lacs et étangs d'eau douce situés en Nouvelle Aquitaine (sud-ouest de la France) forme un chapelet de plans d'eau à l'arrière du cordon dunaire océanique, qui s'étend sur près de 200 km entre l'estuaire de la Gironde et celui de l'Adour (figure 2.1 a). Ces plans d'eau font partie d'une même "famille" en raison de leur mode de formation et de leur fonctionnement (Dutartre 1986a). Parmi eux, on peut distinguer les "grands lacs" situés au nord de la chaîne (Carcans-Hourtin, Lacanau, Cazaux-Sanguinet et Parentis-Biscarrosse, figure 2.1 b) qui se distinguent des autres plans d'eau plus petits ("étangs") par des superficies et des profondeurs plus élevées.

L'origine naturelle de la formation des lacs du littoral aquitain est relativement récente, principalement liée au barrage des petits cours d'eau littoraux par le cordon dunaire apparu au début de l'Holocène il y a 10000 ans. La montée du niveau des eaux des lacs ayant débuté il y a 3500 ans, les fleuves côtiers constamment déviés vers le sud et leur embouchure progressivement comblée, le niveau actuel des eaux des lacs s'est stabilisé il y a environ 1000 ans (Tastet et al. 2008). Cette accumulation d'eau douce sur substrat sableux est à l'origine de la chaîne des étangs et lacs du littoral aquitain, ainsi que des zones humides associées. Les aménagements pour l'assainissement des Landes au XIXème siècle ont également participé à la physionomie actuelle des lacs. On peut citer la création du canal navigable entre Cazaux et La Hume dans le lac de Cazaux-Sanguinet, ainsi que le creusement du canal de jonction entre les lacs de Carcans-Hourtin et de Lacanau et celui du canal exutoire du lac de Lacanau dans le Bassin d'Arcachon. Ainsi, les lacs de Carcans-Hourtin et de Lacanau sont connectés entre eux par le canal des Étangs, il en est de même pour les lacs de Cazaux-Sanguinet et de Parentis-Biscarrosse par le canal des Landes. Les lacs médocains et landais possèdent un exutoire vers l'océan.

Le substrat des lacs est constitué de "sable des dunes" qui n'est autre que le substrat du plateau landais, également connu sous le nom de "sable des Landes", ramené par la mer et repris par les vents (Cemagref 1985). D'origine éolienne, le sable des Landes est constitué de grains arrondis de quartz blanc et translucide, associés à de l'oxyde de fer en faible proportion. Les dépôts quaternaires de sable des Landes, quand le niveau de l'océan était plus bas qu'aujourd'hui et que les conditions climatiques étaient très sèches, sont constitués d'une couche argilo-sableuse d'origine fluviatile et d'une assise sableuse constituée de sables des Landes (Tastet et al. 2008).

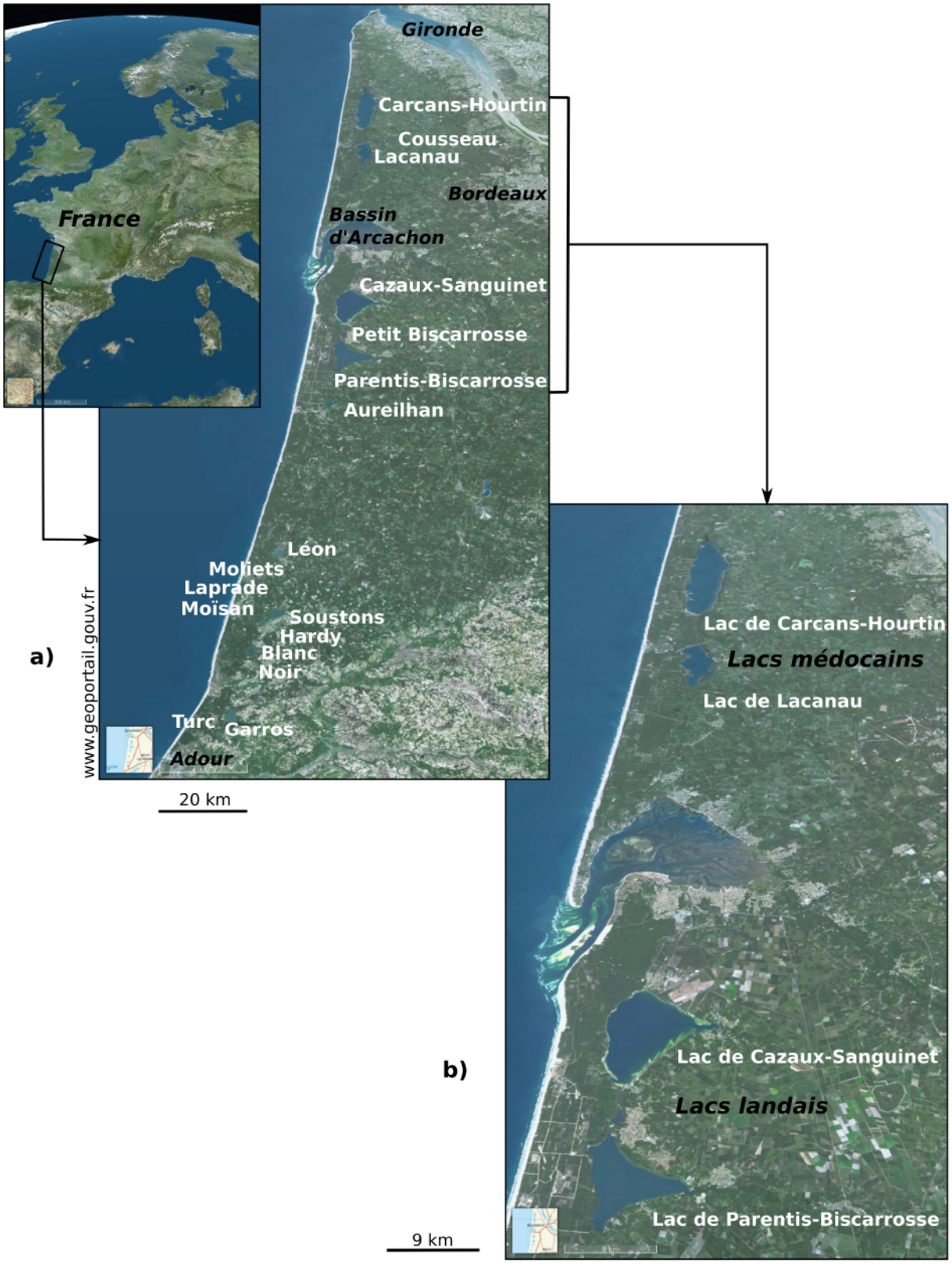


Figure 2.1 – (a) Localisation de la chaîne des lacs et étangs naturels du littoral aquitain. (b) Localisation des lacs médocains et des lacs landais

Les principales caractéristiques des grands lacs aquitains sont présentées, du nord au sud, dans les figures 2.2, 2.3, 2.4 et 2.5.

Les lacs médocains de Carcans-Hourtin et de Lacanau sont considérés comme des lacs peu profonds, en raison de leur faible profondeur moyenne et par l'absence de stratification (lacs polymictiques) (Laplace-Treyture et Prévost 2014, Moreira et al. 2015, Laplace-Treyture et Moreira 2016, Buquet 2017). Les lacs landais de Cazaux-Sanguinet et de Parentis-Biscarrosse ont des profondeurs moyennes plus importantes et présentent une stratification estivale (lacs monomictiques). Cependant, une étude récente (2016) des paramètres physico-chimiques à l'aide de sondes autonomes au point le plus profond des lacs, indique que la stratification est fréquemment détruite par le vent dans le lac de Cazaux-Sanguinet (P. Anschutz, Université de Bordeaux, communication personnelle, octobre 2018). Cette stratification est plus durable dans le lac de Parentis-Biscarrosse, mais la zone profonde concernée (fosse) représente 10 % de la superficie totale du plan d'eau. Compte tenu de l'étendue et de la part majoritaire de la zone de rives et de la zone littorale par rapport à la superficie totale des lacs, on peut considérer les grands lacs du littoral aquitain comme des lacs peu profonds à l'égard de leur typologie fonctionnelle physique.

Le niveau des eaux des lacs est géré à l'aide d'écluses et des seuils. Les variations du niveau des eaux des grands lacs du littoral aquitain sont de l'ordre de 50 cm à 1 m (de 2013 à 2016 inclus) selon les informations mises à disposition par le SIAEBVELG [1] et la CCGL [2].

Ces lacs possèdent un certain nombre d'analogies qui les rapprochent de certains lacs naturels d'Europe du Nord nommés *softwater lakes* ou *Lobelia lakes*. Leur altitude, leur profondeur moyenne, leur faible alcalinité mais surtout la présence d'espèces appartenant à la communauté des isoetides (*e.g. Lobelia dortmanna* L., *Isoetes boryana* Durieu, *Littorella uniflora* (L.) Asch.) font que les lacs aquitains sont proches de certains lacs présents en Estonie, au Danemark, en Irlande ou en Lettonie (Portielje et al. 2014).

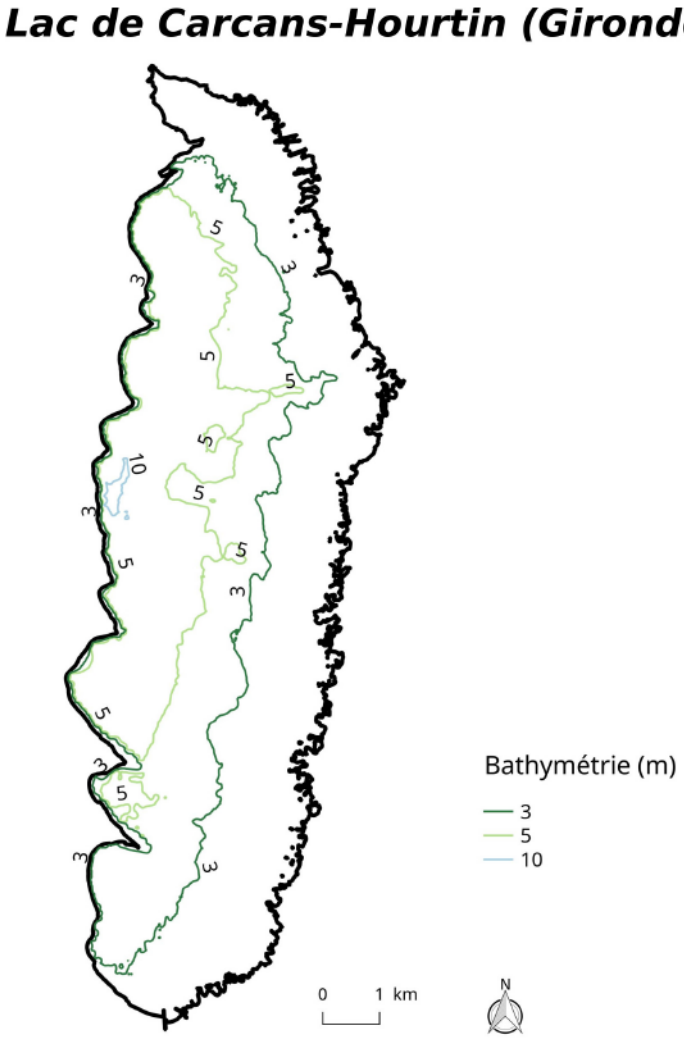
2.2 Méthodes d'observations et de prélèvements des macrophytes aquatiques

2.2.1 Étude des macrophytes dans la zone littorale des lacs (grain *Zone littorale*)

Distribution des hydrophytes

La méthode d'étude de la distribution des hydrophytes dans la zone littorale (cf. figure 1.1) des lacs prévoit des observations et des prélèvements de plantes pour identifier et cartographier leur présence et leur biomasse. Cette méthode a été développée dans le cadre d'une étude menée sur l'ensemble de la végétation aquatique des lacs médocains en 2011 (Bertrin et al. 2012) et adaptée pour une application aux herbiers denses d'hydrophytes exotiques par Ribaudo

1. Données fournies par Frank Quenault du Syndicat Intercommunal d'Aménagement des Eaux du Bassin Versant et Étangs du Littoral Girondin
2. Données fournies par Laurent Pickhahn de la Communauté de Communes des Grands Lacs



Morphologie

Altitude : 13 m
Forme de la cuvette : Peu profond (*i.e.* présence d'une zone littorale prépondérante, stratification thermique peu étendue et/ou instable (polymictique)
Superficie totale : 58,16 km^2
Profondeur moyenne : 3,1 m
Profondeur maximale : 9,4 m
Volume : 366.10^6 m^3
Distance à l'océan : 5,7 km
Longueur maximale : 16,5 km
Largeur maximale : 4 km

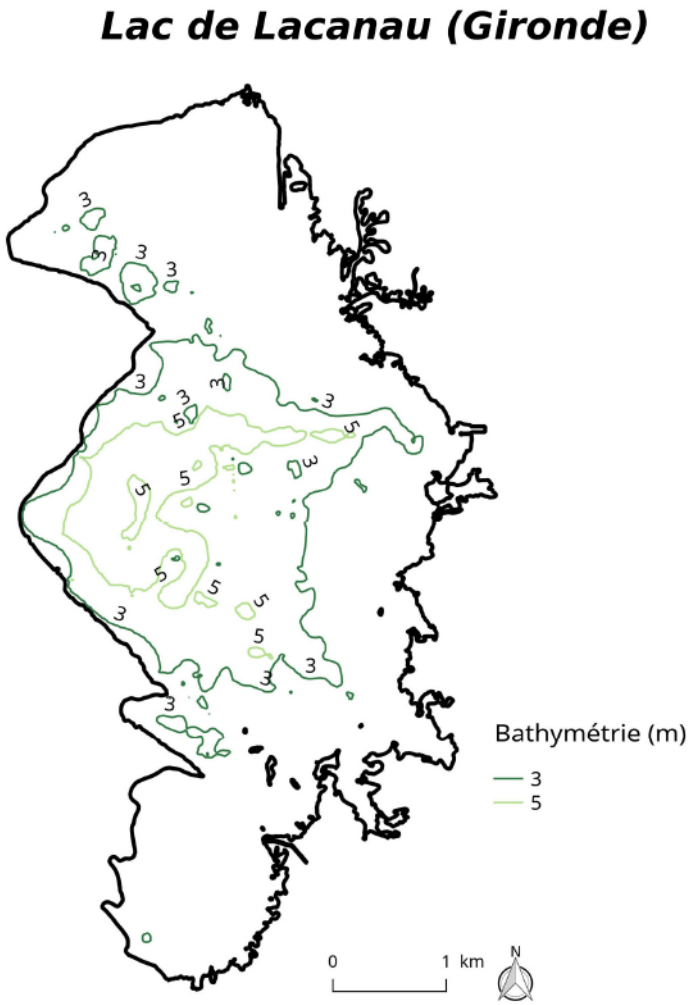
Localisation, usages

Latitude : N 45°11'14''
Longitude : O 001°03'23''
Communes riveraines : Carcans, Hourtin
Usages principaux : Baignade, nautisme, motonautisme, pêche, chasse au gibier d'eau
Remarque : Lac "de référence" Directive Cadre sur l'Eau, plus grand lac naturel de France

État du plan d'eau

Niveau trophique O.C.D.E. : Méso-eutrophe
État écologique* : Bon
État chimique* : Bon
* : Évaluation SDAGE 2016-2021 sur la base de données 2009-2013

Figure 2.2 – Principales caractéristiques du lac de Carcans-Hourtin (SIAEBVELG 2004, Cellamare 2009, Système d'Information sur l'Eau du Bassin Adour-Garonne, Moreira et al. 2015)



Morphologie

Altitude : 13 m
Forme de la cuvette : Peu profond (*i.e.* présence d'une zone littorale prépondérante, stratification thermique peu étendue et/ou instable (polymictique)
Superficie totale : 16,2 km^2
Profondeur moyenne : 2,4 m
Profondeur maximale : 7,3 m
Volume : 59.10^6 m^3
Distance à l'océan : 7,3 km
Longueur maximale : 7,7 km
Largeur maximale : 3 km

Localisation, usages

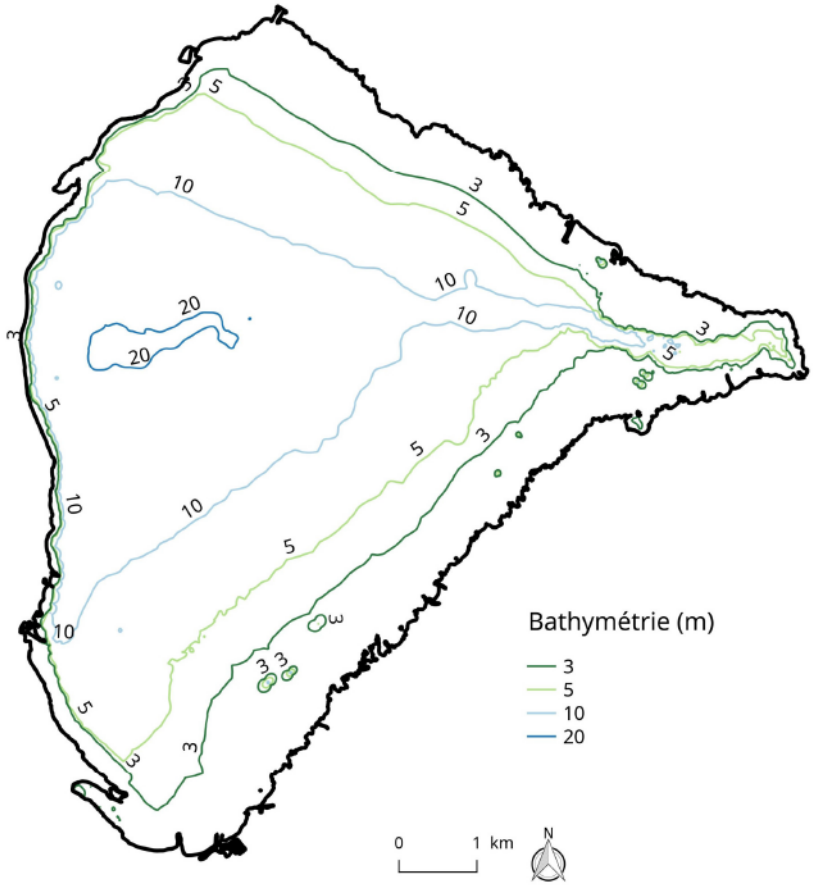
Latitude : N 44°58'33''
Longitude : O 001°07'31''
Communes riveraines : Lacanau
Usages principaux : Baignade, nautisme, motonautisme, pêche, chasse au gibier d'eau

État du plan d'eau

Niveau trophique O.C.D.E. : Méso-eutrophe
État écologique* : Moyen
État chimique* : Bon
* : Évaluation SDAGE 2016-2021 sur la base de données 2009-2013

Figure 2.3 – Principales caractéristiques du lac de Lacanau (SIAEBVELG 2004, Cellamare 2009, Système d'Information sur l'Eau du Bassin Adour-Garonne, Moreira et al. 2015)

Lac de Cazaux-Sanguinet (Gironde, Landes)



Morphologie

Altitude : 21 m
Forme de la cuvette : Mixte (*i.e.* présence d'une zone profonde stratifiée stable (monomictique) et d'une zone littorale étendue, cuvette asymétrique)
Superficie totale : 58 km^2
Profondeur moyenne : 7,1 m
Profondeur maximale : 22,8 m
Volume : 658.10^6 m^3
Distance à l'océan : 7,5 km
Longueur maximale : 11 km
Largeur maximale : 10 km

Localisation, usages

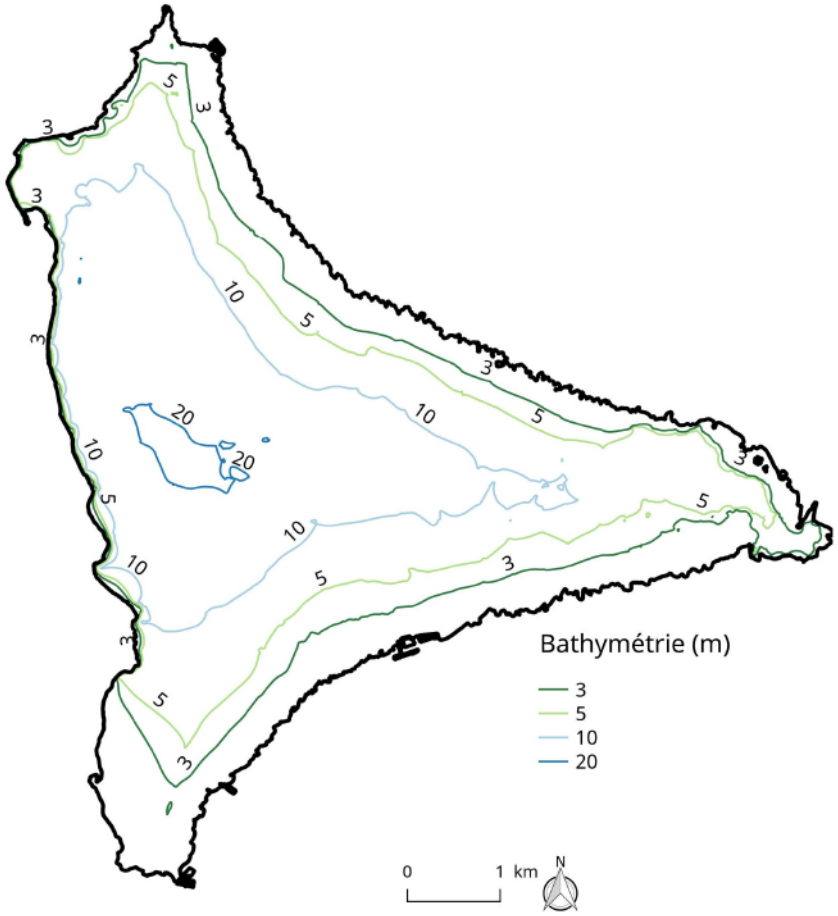
Latitude : N 44°29'30''
Longitude : O 001°09'00''
Communes riveraines : La Teste-de-Buch, Sanguinet et Biscarrosse
Usages principaux : Eau potable, baignade, nautisme, motonautisme, pêche et chasse au gibier d'eau
Remarques : Lac "de référence" Directive Cadre sur l'Eau, présence de la Base Aérienne 120 au nord du lac

État du plan d'eau

Niveau trophique O.C.D.E. : Oligo-mésotrophe
État écologique* : Bon
État chimique* : Bon
* : Évaluation SDAGE 2016-2021 sur la base de données 2009-2013

Figure 2.4 – Principales caractéristiques du lac de Cazaux-Sanguinet (Cellamare 2009, Système d'Information sur l'Eau du Bassin Adour-Garonne, Moreira et al. 2015, Géolandes 2016)

Lac de Parentis-Biscarrosse (Landes)



Morphologie

Altitude : 21 m
Forme de la cuvette : Mixte (*i.e.* présence d'une zone profonde stratifiée stable (monomictique) et d'une zone littorale étendue, cuvette asymétrique)
Superficie totale : 31,9 km^2
Profondeur moyenne : 7,4 m
Profondeur maximale : 20,7 m
Volume : 418.10^6 m^3
Distance à l'océan : 8,7 km
Longueur maximale : 9 km
Largeur maximale : 8,4 km

Localisation, usages

Latitude : N 44°20'41"
Longitude : O 001°10'49''
Communes riveraines : Biscarrosse, Parentis, Gastes, Sainte-Eulalie
Usages principaux : Exploitation de pétrole, baignade, nautisme, motonautisme, pêche, chasse au gibier d'eau
Remarques : Présence du Centre d'Essais des Landes à l'ouest du lac, présence de puits de pétrole au large du lac

État du plan d'eau

Niveau trophique O.C.D.E. : Eutrophe
État écologique* : Moyen
État chimique* : Bon
* : Évaluation SDAGE 2016-2021 sur la base de données 2009-2013

Figure 2.5 – Principales caractéristiques du lac de Parentis-Biscarrosse (Cellamare 2009, Système d'Information sur l'Eau du Bassin Adour-Garonne, Moreira et al. 2015, Géolandes 2016)

et al. (2016). Ce protocole permet l'évaluation de l'état de colonisation des hydrophytes en deux phases : des relevés *in situ* à partir d'une embarcation équipée d'un échosondeur et d'un système GPS, puis la conception de cartes de distribution des plantes à partir des données récoltées sur le terrain. L'objectif initial de ce protocole est de repérer et cartographier toutes les espèces d'hydrophytes présentes dans la partie profonde des biotopes littoraux lacustres afin d'assurer un suivi régulier dans le temps. Dans cette étude, cette méthode est appliquée de façon à cartographier les herbiers denses d'hydrophytes exotiques *Lagarosiphon major* (Ridl.) Moss et *Egeria densa* Planch., dans l'objectif d'étudier les effets d'un certain nombre de paramètres physiques de la zone littorale sur ces plantes.

Des transects sont réalisés *in situ* à l'aide d'une embarcation équipée d'un combiné GPS-échosondeur Humminbird® 1197c SI Combo, en conservant une trajectoire la plus rectiligne possible. La trajectoire de l'embarcation peut être visualisée en temps réel sur l'écran de l'appareil à l'aide d'un fond cartographique. Les coordonnées géographiques du trajet, la visualisation des fonds lacustres ainsi que les profondeurs, sont enregistrées en continu le long des profils. La précision moyenne des coordonnées géographiques donnée par le constructeur, en l'absence d'obstacle, est de l'ordre de 4,5 m. La sonde de l'échosondeur émet des ultrasons dirigés vers le fond du lac indiquant la présence d'obstacles à la verticale du bateau (*e.g.* présence d'un herbier) ou simplement le fond. Tout ou partie des ultrasons réfléchis est capté par la sonde. Il est ainsi possible de déterminer la présence ou l'absence des plantes à des profondeurs importantes. Des points-contacts réalisés régulièrement à l'aide d'un râteau permettent de déterminer l'espèce présente car non identifiable directement sur l'écran. Un opérateur observe l'écran en continu et déclenche les enregistrements lors de l'apparition d'un herbier. Des coordonnées géographiques sont également enregistrées pour signaler un point d'intérêt (*e.g.* point de prélèvement de biomasse ou de sédiment, limites début/fin d'un herbier dense). La correspondance entre les coordonnées géographiques et leur signification *in situ* est notée sur un cahier. Au laboratoire, les coordonnées géographiques des enregistrements effectués avec l'échosondeur permettent, grâce à un système d'informations géographiques (QGIS Development Team 2018), de réaliser des cartes de distribution des herbiers. Dans un premier temps, les enregistrements de l'échosondeur sont lus à l'aide des logiciels HumWiever et Humminbird PC, puis transposés sous la forme de polygones suivant la bordure des herbiers dans le système d'informations géographiques. Enfin, chaque polygone est associé à une valeur moyenne de biomasse végétale, calculée à partir d'au moins 3 prélèvements de biomasse, mesurée en laboratoire tel que décrit dans le paragraphe suivant.

Biomasses et traits morphologiques des hydrophytes

Conjointement aux échosondages, des prélèvements de plantes sont réalisés afin de constituer des échantillons pour des mesures de biomasse et de traits morphologiques. Les prélèvements sont effectués à l'aide d'un râteau télescopique (surface de prélèvement au sol = 0,28 m^2) par le même opérateur pour minimiser les sources d'erreur. Les plantes sont conservées au froid et transportées fraîches jusqu'au laboratoire dans des sacs noirs, puis elles sont transférées dans des bacs remplis d'eau jusqu'au moment des mesures. Ainsi, elles restent en bon état dans un délai de 48 heures, ce qui facilite leur manipulation. Les caractéristiques morphologiques suivantes sont notées :

— longueur de la tige la plus longue (minimum 3 pieds par prélèvement), exprimée en

centimètre ;
— longueur de la racine la plus longue (minimum 3 pieds par prélèvement), exprimée en centimètre ;
— nombre de tiges et nombre de racines par pied ;
— densité des pieds, exprimée en nombre de pieds par mètre carré ;
— biomasse totale, exprimée en gramme de poids sec par mètre carré ;
— rapport absolu entre biomasse racinaire et foliaire. La biomasse racinaire prend en compte les racines adventives (les racines qui se développent sur la tige directement dans l'eau, servant à la multiplication végétative par bouturage).

2.3 Étude des macrophytes dans la zone de rives des lacs

2.3.1 Relevés floristiques sur les secteurs de rives (grain *Secteur*)

Ces relevés ont pour objectif l'observation de la végétation aquatique dans la zone de rives (cf. figure 1.1) dans laquelle se développent les premières ceintures de végétation formées par les roselières, les plantes amphibies et certains hydrophytes (Dutartre et al. 1989). Cette méthode a déjà été mise en œuvre sur les plans d'eau du littoral aquitain depuis les années 1980 pour répondre à la fois aux questions de gestion des plantes exotiques envahissantes et au besoin de connaissances générales sur le fonctionnement des communautés de macrophytes de ces plans d'eau (Dutartre et al. 1989, Dutartre et al. 1997, Bertrin et al. 2007, Bertrin et al. 2012). Elle comporte un positionnement géoréférencé de secteurs de rives consécutifs sur un fond cartographique ou photographique, réalisé préalablement aux campagnes de terrain (figure 2.6). Ces secteurs sont de longueur identique, généralement 100 m, répartis successivement sur la périphérie totale du lac étudié. La zone d'étude des macrophytes s'étend de la bordure des eaux, intégrant la partie sur la rive mouillée par les vagues et la limite supérieure de développement des hélophytes, jusqu'à une profondeur ne dépassant généralement pas un mètre dans la zone aquatique, correspondant à la zone inférieure de développement des hélophytes. Dans le cas de fortes pentes des rives, elle peut être réduite à quelques mètres. Pour de faibles pentes, la largeur explorée ne dépasse généralement pas une dizaine de mètres. Les observations de terrain sont réalisées à pied ou en bateau (suivant l'accessibilité aux différents biotopes du secteur) afin de permettre un relevé global de la végétation aquatique, comportant, par secteur, une liste des taxons repérés (genre ou espèces dans la plupart des cas) et une note d'abondance relative pour chacun de ces taxons. L'abondance relative, notée sur une échelle de 1 à 5, est évaluée selon l'échelle similaire à celle établie par Kohler (1978) et présentée dans le tableau 2.1. Le niveau de détermination est l'espèce dans la majorité des cas, mais il se limite parfois au genre pour les espèces aux floraisons précoces ou tardives (*e.g.* *Carex* spp., *Elatine* spp. et certaines macro-algues Characées). Enfin, les données sont bancarisées et introduites dans un système d'informations géographiques.

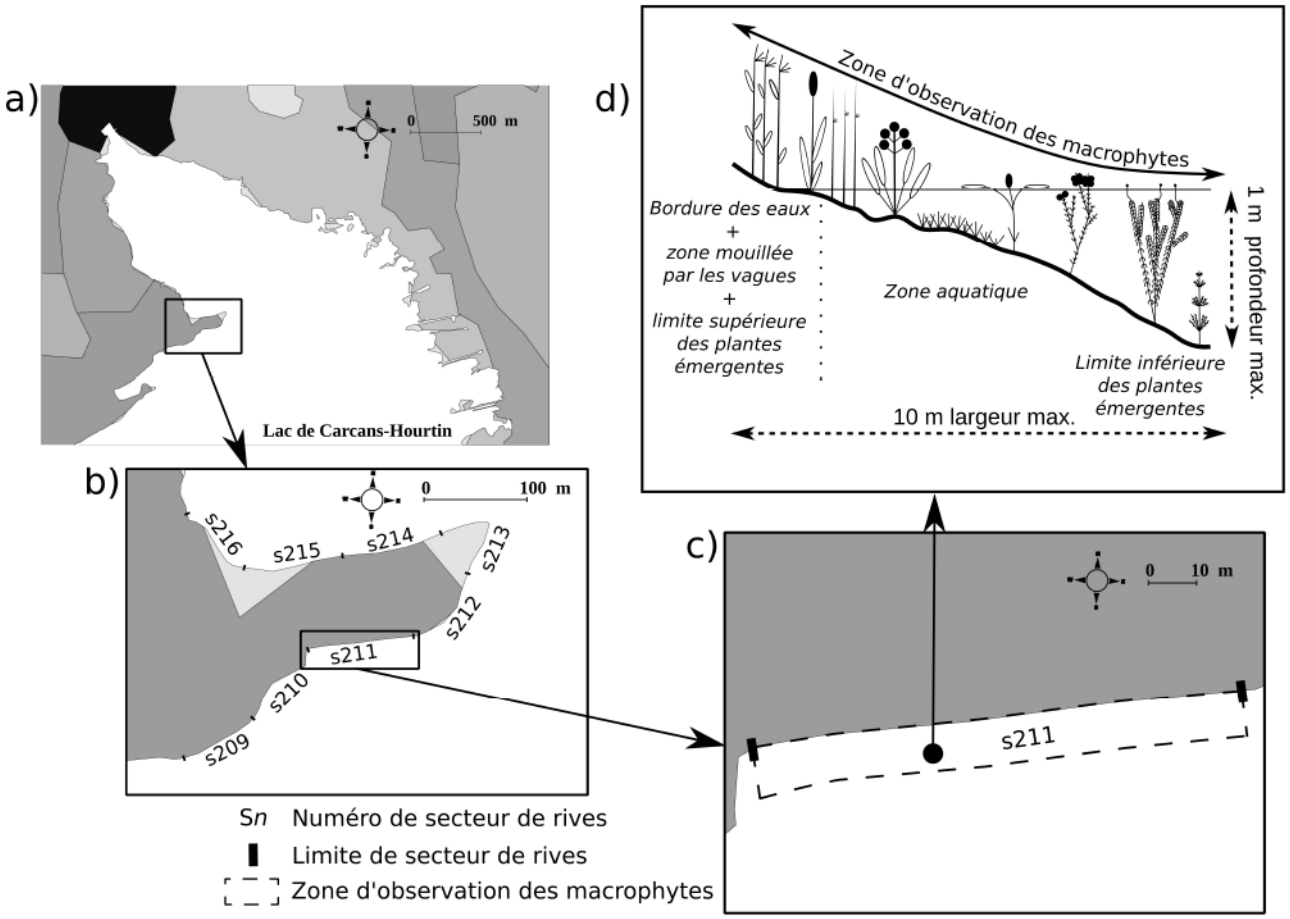


Figure 2.6 – Exemple de répartition des secteurs de rives pour le lac de Carcans-Hourtin (a et b) et structure simplifiée d'un relevé de secteur de rives (c et d). La distribution des plantes dans la zone d'observation des macrophytes (d) est présentée à titre indicatif

Indice d'abondance	Description
1	quelques pieds
2	quelques petits herbiers
3	petits herbiers assez fréquents
4	grands herbiers discontinus
5	herbiers continus

Table 2.1 – Évaluation de l'indice d'abondance sur les secteurs de rives (Kohler 1978)

2.3.2 Relevés floristiques dans les stations du lac de Lacanau (grains *Station*, *Quadrat* et *Cellule*)

Identification et choix des stations à partir des relevés phytosociologiques disponibles

Les relevés phytosociologiques sont, par définition, positionnés dans des unités de végétation homogènes. L'objectif ici est d'identifier les secteurs de rives dont la composition floristique est proche de celle observée dans les relevés phytosociologiques disponibles. Des relevés phytosociologiques anciens et d'autres relativement récents (Vanden Berghen 1964, Vanden Berghen 1968, Clément et Aidoud 2009) sont bancarisés dans une base de données (total de 138 relevés). Ces relevés, réalisés uniquement sur les rives orientales des lacs, avaient permis l'inventaire de la flore aquatique sur des superficies maximales de 200 m^2 ainsi qu'une évaluation quantitative de la végétation à partir de l'indice d'abondance-dominance de Braun-Blanquet. Les taxons identifiés dans ces relevés phytosociologiques sont joints à la base de données des relevés des secteurs de rives. L'ensemble des données est transformé sous la forme de présence-absence (1-0) pour des raisons de comparabilité des données entre-elles. Les relevés de secteurs de rives du lac de Lacanau et les relevés phytosociologiques sont ensuite projetés dans une analyse factorielle des correspondances, les distances euclidiennes des deux types de relevés sont ensuite regroupées à l'aide d'une classification ascendante hiérarchique. Parmi les groupements obtenus, 19 relevés de secteurs de rives du lac de Lacanau ont une composition spécifique proche de celle observée dans plusieurs relevés phytosociologiques caractérisés par les syntaxons[3] *Scirpeto-Lobelietum* et *Samoleto-Littorelletum* (Vanden Berghen 1964, Vanden Berghen 1968). Enfin, une validation *in situ* est réalisée de manière à vérifier l'absence d'altérations visibles de l'hydromorphologie (*e.g.* présence de ponton, bateau amarré ou échoué, tonne de chasse, traces de véhicules, passage ou accès pour la baignade ou la pêche) ou autres éléments susceptibles de nuire à l'homogénéité de ces zones d'études (*e.g.* proximité d'un tributaire, présence d'un arbre isolé sur la rive), sans jugement *a priori* de la composition floristique présente. À titre de comparaison, 7 secteurs de rives du lac de Lacanau n'ayant aucune correspondance avec les relevés phytosociologiques sont ajoutés aux précédents. Ces secteurs supplémentaires sont situés uniquement sur les rives occidentales du lac, à l'intérieur et hors de certaines anses, de manière à obtenir une distribution finale des sites relativement homogène sur la périphérie du lac. Les zones visiblement impactées par les activités anthropiques ne font pas l'objet d'un positionnement d'un site d'étude. La carte de localisation des secteurs de rives sélectionnés et des stations d'étude correspondantes dans le lac de Lacanau, est disponible dans la figure 2.7.

3. Groupement végétal identifié, quel que soit son rang dans la classification phytosociologique (Gaudillat et al. 2002)

La liste des secteurs de rives sélectionnés ainsi que les correspondances avec les syntaxons des relevés phytosociologiques est disponible en annexe A.

Structure des stations

Les stations sont positionnées à l'intérieur des secteurs de rives sélectionnés préalablement (cf. paragraphe précédent). Elles sont délimitées en suivant le gradient de profondeur suivant : 0-30 cm ; 30-60 cm et 60-100 cm. Les dimensions des stations sont mesurées à l'aide d'un décamètre ou d'un télémètre optique. Les superficies de chaque station sont disponibles en annexe A. Les points matérialisant les limites des stations sont géoréférencés.

Relevés floristiques dans les stations (grain *Station*)

L'observation de la végétation aquatique est réalisée sur la superficie totale des stations. Une liste de taxons associée à leur recouvrement (exprimé en pourcentage) est répertoriée. Les observations directes des plantes, réalisées à pieds ou immergé à l'aide d'un masque et un tuba, peuvent être complétées par l'emploi d'un bathyscope.

Relevés floristiques dans les quadrats (grains *Quadrat* et *Cellule*)

Des quadrats sont disposés dans la végétation à l'intérieur des stations. Chaque quadrat est géoréférencé. Le choix du positionnement des quadrats est fait de façon à ce qu'il soit le plus représentatif possible des colonisations végétales présentes dans la station. Deux types de quadrats sont utilisés :

- quadrat d'une superficie de 1 m^2 divisé en 16 cellules de quadrat (625 cm^2 chacune). Trois quadrats de ce type sont réalisés par station ;
- quadrat d'une superficie de 0,25 m^2 divisé en 4 cellules de quadrat (625 cm^2 chacune). Ce type de quadrat est utilisé dans le cas où la largeur de la station est inférieure à 1 m en raison des pentes fortes. Six quadrats de ce type sont réalisés par station le cas échéant.

Pour chaque cellule de quadrat, une liste de taxons et une estimation de leur recouvrement (exprimé en pourcentage) sont répertoriés. La profondeur, relevée à l'aide d'une perche graduée, ainsi que le pourcentage de sol nu sont également notés. De plus, la densité et la hauteur de certains taxons sont également mesurées. Les observations directes des plantes, réalisées hors de l'eau ou immergé à l'aide d'un masque et un tuba, peuvent être complétées par l'emploi d'un bathyscope.

2.4 Mesure et modélisation des variables physiques dans les écosystèmes littoraux lacustres

2.4.1 Prélèvements et mesures de la matière organique dans les sédiments de la zone littorale

Des échantillons de sédiments sont prélevés à l'aide d'une benne à sédiments Van Veen (2.5 L) depuis une embarcation le long des profils réalisés lors des échosondages de plantes aquatiques

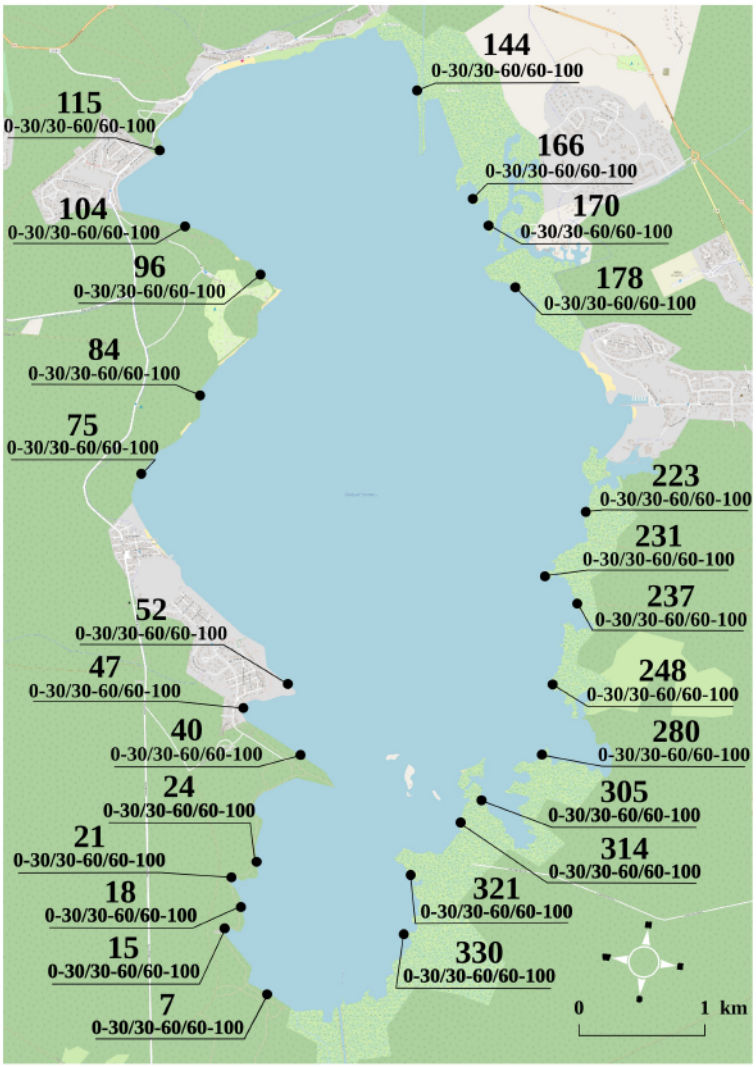


Figure 2.7 – Carte de localisation des stations d'étude dans le lac de Lacanau

(cf. sous-section 2.2.1). La benne prélève la couche superficielle du sédiment (environ 10 cm), là où les racines des plantes se développent et là où la biomasse végétale en décomposition s'accumule (Ribaudo et al. 2016). Les échantillons sont transférés en triplicats dans des flacons en plastique (40 mL) et maintenus au frais dans une glacière. Au retour au laboratoire, les flacons sont transférés dans un congélateur. Dans chaque échantillon décongelé et homogénéisé, un sous-échantillon de 5 mL est prélevé par le même opérateur. Ensuite la fraction organique du sédiment (exprimée en pourcentage) est mesurée selon la méthode de perte au feu après passage en étuve (24 h à 50 °C) et au four à moufle (3 h à 550 °C).

2.4.2 Prélèvements et mesures sédimentaires dans la zone de rives

Prélèvements et mesures de la matière organique dans les sédiments

Des échantillons de sédiments sont prélevés en triplicats dans chaque station à l'aide de flacons de 40 mL. Ce type de flacons permet de prélever la couche superficielle des sédiments (environ 10 cm de profondeur). Au retour au laboratoire, les flacons sont transférés au congélateur puis traités à l'aide de la méthode détaillée dans le paragraphe précédent.

Granulométrie des sédiments

Des échantillons de sédiments sont prélevés en triplicats dans chaque station à l'aide d'un carottier (3 cm de diamètre et 25 cm de longueur). Au retour au laboratoire, les carottes sont transférées dans un congélateur. Les triplicats sont décongelés, mélangés et homogénéisés pour être traités par tamisage et perte au feu. Les sédiments sont tamisés durant 10 minutes à l'aide d'une tamiseuse de laboratoire (Retsch AS 200) à travers un dégrilleur afin d'éliminer les débris organiques grossiers. Puis, les sédiments passent à travers cinq tamis distribués verticalement dont les mailles sont les suivantes : 1 mm, 500 µm, 200 µm, 63 µm et 50 µm. Une tare est effectuée sur chaque tamis avant tamisage. Après tamisage, chaque tamis contenant du sédiment est séché durant 24 h à 70 °C, puis pesé. Un sous-échantillon des sédiments contenus dans chaque tamis est ensuite prélevé en triplicat puis traité à l'aide de la méthode de la perte au feu pour obtenir la fraction de la matière organique (cf. sous-section 2.4.1). La masse de la matière organique est soustraite à la masse totale des sédiments dans chaque tamis afin d'obtenir uniquement le poids de la fraction minérale des sédiments. Enfin, la part des sédiments contenus dans chaque tamis est calculée à partir du poids total de l'échantillon initial sec et exprimée en pourcentage.

2.4.3 Cartes bathymétriques des lacs : cartes de référence pour les systèmes d'informations géographiques

Les cartes bathymétriques des lacs au format raster sont fournies par l'Agence de l'Eau Adour-Garonne avec une résolution de l'ordre de 17 m. Ces cartes servent de référence pour l'ensemble des traitements réalisés à l'aide des systèmes d'informations géographiques ArcGIS (ESRI 2011) et QGIS (QGIS Development Team 2018).

2.4.4 Mesures des pentes dans la zone de rives des lacs

Mesures des pentes dans les secteurs de rives

Les pentes de la totalité de la zone de rives sont calculées à partir des cartes bathymétriques à l'aide de l'outil *Surface and Slope Spatial Analyst* du logiciel ArcGIS. Les pentes sont calculées dans une zone tampon délimitée par la bordure des eaux sur la carte bathymétrique (*i.e.* cote moyenne du niveau des eaux) et une distance de 10 m vers le large (*i.e.* la limite de prospection des macrophytes sur les relevés de secteurs de rives).

Mesures des pentes dans les stations du lac de Lacanau

Dans les stations situées dans la zone de rives du lac de Lacanau, les pentes α sont estimées à partir de mesures réalisées *in situ* et exprimées en degré. Les pentes sont calculées à partir de la distance moyenne l à parcourir entre les deux isobathes (profondeurs mesurées à l'aide d'une perche graduée) délimitant les stations (0-30 cm / 30-60 cm / 60-100 cm) et le dénivelé de profondeur h entre ces deux isobathes telles que :

$$\alpha(radians) = ArcTangente(l/h)$$

$$\alpha(degrés) = 180 \times \alpha(radians)/\pi$$

2.4.5 Mesures des paramètres de l'hydrodynamique dans les lacs

Vitesse et direction du vent

Les données de vitesse et la direction du vent sont fournies par Météo France. La station Météo France de Vendays-Montalivet (Gironde, 45°2242"N, 1°0706"W, 4 m d'altitude, mesure du vent à une hauteur de 10 m) est relativement proche des lacs médocains (entre 20 et 40 km en fonction du lac). Les données issues de cette station sont donc utilisées pour les analyses concernant uniquement les lacs médocains (cf. chapitre 4 et chapitre 5). Les données de la station Météo France du Cap-Ferret (Gironde, 44°37'54"N, 1°14'54"W, 9 m d'altitude, mesure du vent à une hauteur de 10 m) sont également exploitées. Située approximativement à mi-distance entre les lacs landais et les lacs médocains, les données de cette station sont utilisées dans les analyses concernant les 4 lacs (cf. chapitre 3). Le vent moyen est calculé sur une période de 10 minutes. La vitesse du vent correspond à la vitesse du vent moyen maximal quotidien (exprimées en mètre par seconde) et la direction à la direction du vent moyen maximal quotidien (exprimée sur une rose de 1 à 360 degrés). La direction du vent désigne la direction d'où vient le vent.

Détermination du fetch

Le fetch[4] est une donnée nécessaire aux calculs de l'indice d'exposition aux vagues et de la probabilité de remise en suspension des sédiments présentés dans les paragraphes suivants. Une

4. Distance en eau libre entre un point du lac et la rive sur laquelle le vent souffle sans obstacle dans une direction donnée

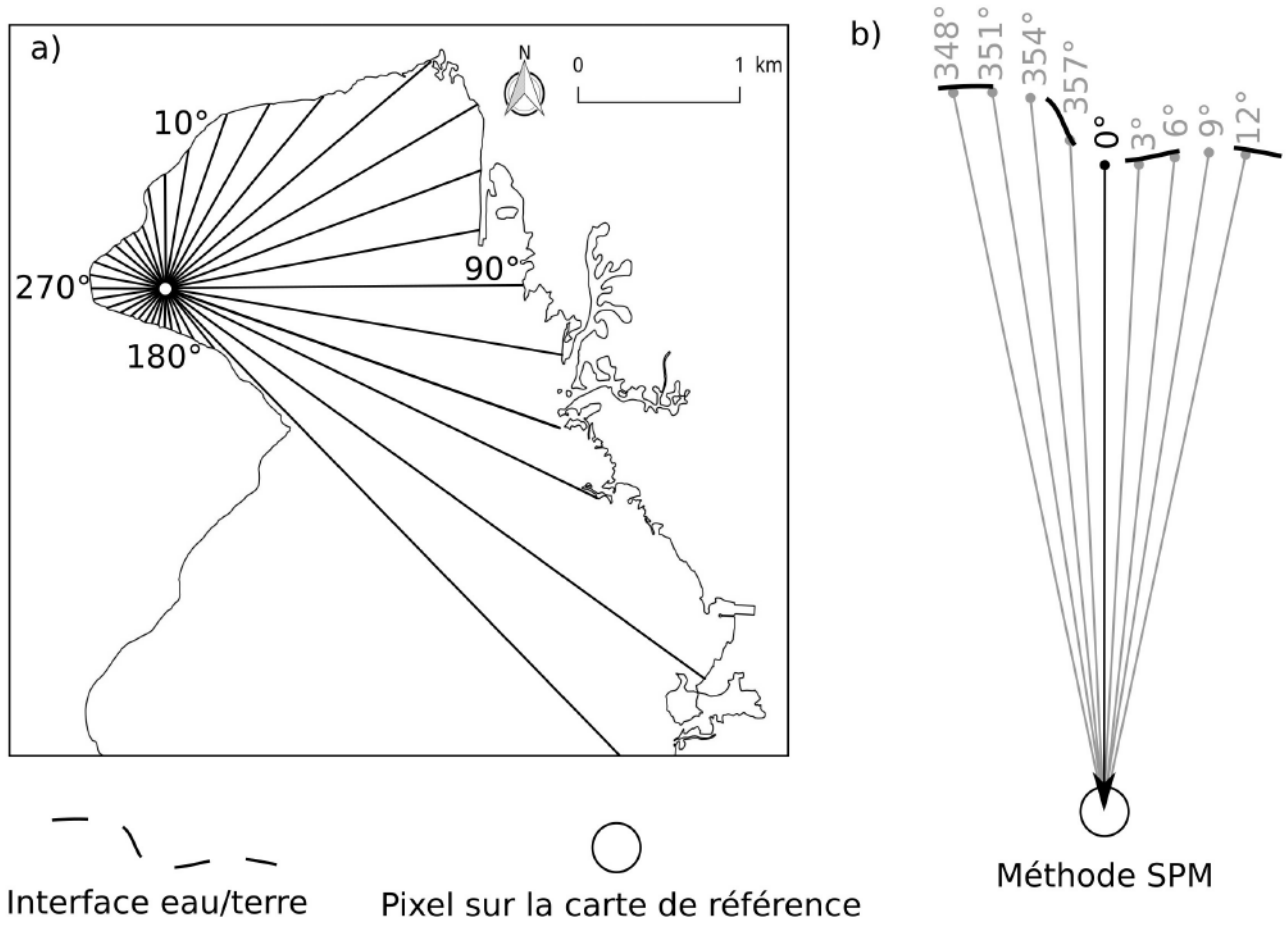


Figure 2.8 – (a) Exemple de fetchs calculés tous les 10 degrés d'orientation du vent pour un pixel donné. (b) Chaque longueur de fetch est calculée à l'aide de la méthode SPM dont le principe est de projeter 9 radiales (incrémentations de 3 degrés) autour d'une orientation de vent donnée, le fetch final correspond à la moyenne des 9 fetchs des radiales

matrice de fetchs est calculée sur la superficie totale de chaque lac à partir des cartes bathymétriques de référence à l'aide du modèle *Wind Fetch Model* (Rohweder et al. 2012) déployé depuis ArcGIS. Pour chaque pixel, une mesure de fetch (exprimée en mètre) est calculée pour chaque orientation du vent, de 10 à 360 degrés autour de la rose de vents, par incrémentations de 10 degrés (cf. figure 2.8 a). Ainsi, chaque pixel de la carte bénéficie de 36 mesures de fetch, une pour chaque orientation du vent. Chaque mesure de fetch est faite à l'aide de la méthode SPM (*Shore Protection Manual*), dont le principe est de projeter 9 radiales autour d'une orientation du vent donnée (incrémentations de 3 degrés, cf. figure 2.8 b). Le fetch final correspond à la moyenne des 9 fetchs obtenus sur les radiales. Ainsi, cette méthode permet d'améliorer la prise en compte de la sinuosité des rives.

Indice d'exposition aux vagues

La méthode de mesure de l'exposition proposée par Keddy (1982) permet d'évaluer le degré d'exposition aux vents et aux vagues de chaque pixel des cartes de référence. Le calcul de cette méthode est programmé pour une application à l'ensemble des pixels des cartes de référence dans le cadre du stage de Grigoletto (2014) à l'aide du logiciel R (R Team Development

Core 2005). Chaque direction de vent correspond à une des 36 directions utilisées dans le calcul du fetch (cf. paragraphe précédent). Pour chaque pixel, l'exposition finale (E_M) correspond à la somme des expositions mesurées pour chaque direction du vent telle que :

$$E_M = \sum_{i}^{36} F_i \times Occ_i \times Vmoy_i$$

avec i une direction de vent donnée, F_i le fetch pour i, Occ_i l'occurrence du vent pour i et $Vmoy_i$ la vitesse moyenne du vent pour i. Keddy (1982) suggère que cette mesure devrait être traitée comme une mesure "sans dimension", l'unité (kilomètre carré par heure) n'étant pas pertinente pour exprimer une mesure dynamique liée à la taille des vagues arrivant en un point donné et intégrée sur une période de temps donnée.

Probabilité de remise en suspension des sédiments

Plusieurs méthodes *in situ* existent pour réaliser des mesures de la remise en suspension des sédiments dans les lacs (Bloesch 1994). Relativement lourdes à mettre en œuvre, elles nécessitent l'emploi combiné de pièges à sédiments, de carottes de sédiments, de courantomètres benthiques et de turbidimètres. Dans cette étude, la remise en suspension des sédiments est modélisée à l'aide du modèle *Wave Model* (Rohweder et al. 2012) déployé depuis ArcGIS. Ce modèle exploite les mêmes matrices de données de fetchs et de vent que celles utilisées pour les mesures de l'indice d'exposition aux vagues décrit précédemment. La différence majeure avec l'indice d'exposition est que le modèle *Wave Model* inclut la profondeur en un point donné, afin d'estimer la vitesse orbitale maximale des vagues et exprimant ainsi les forces verticales qui agissent sur les plantes aquatiques enracinées (Schutten et al. 2004). À partir de ces données, le modèle réalise un certain nombre de calculs intermédiaires (*e.g.* la hauteur et la longueur d'onde des vagues, la période de l'onde spectrale), puis calcule la vitesse orbitale maximale des vagues (u_m) exprimée en mètre par seconde telle que :

$$u_m = \frac{\pi \times H_{m0}}{T_p \times sinh(\frac{2\times\pi\times d_f}{L})}$$

avec H_{m0} la hauteur des vagues (exprimée en mètre), T_p la période de l'onde spectrale (exprimée en seconde), d_f la profondeur (exprimée en mètre) et L la longueur d'onde des vagues (exprimée en mètre). Le paramétrage du seuil minimal de u_m requis pour remettre en suspension les sédiments fins non consolidés, est de 0,1 $m.s^{-1}$ (Håkanson et Jansson 1983). Le modèle nécessite une donnée de vent par jour (direction et vitesse), la prise en compte des données de vent sur une période de 5 ans avant la réalisation des campagnes d'observation des plantes aquatiques est recommandée dans le paramétrage du modèle et par Carper et Bachmann (1984). Ainsi, pour chaque jour sur cette période et pour chaque pixel des cartes bathymétriques de référence, la vitesse orbitale maximale des vagues est calculée. Les jours où cette vitesse est supérieure à 0,1 $m.s^{-1}$, la remise en suspension est classée dans la catégorie "1", tandis que les jours où cette vitesse est inférieure à 0,1 $m.s^{-1}$, la remise en suspension des sédiments est classée dans la catégorie "0" (figure 2.9). La probabilité de remise en suspension des sédiments est exprimée en pourcentage du nombre de jours (de 0 % à 100 %) où les sédiments sont remis en suspension durant la période étudiée.

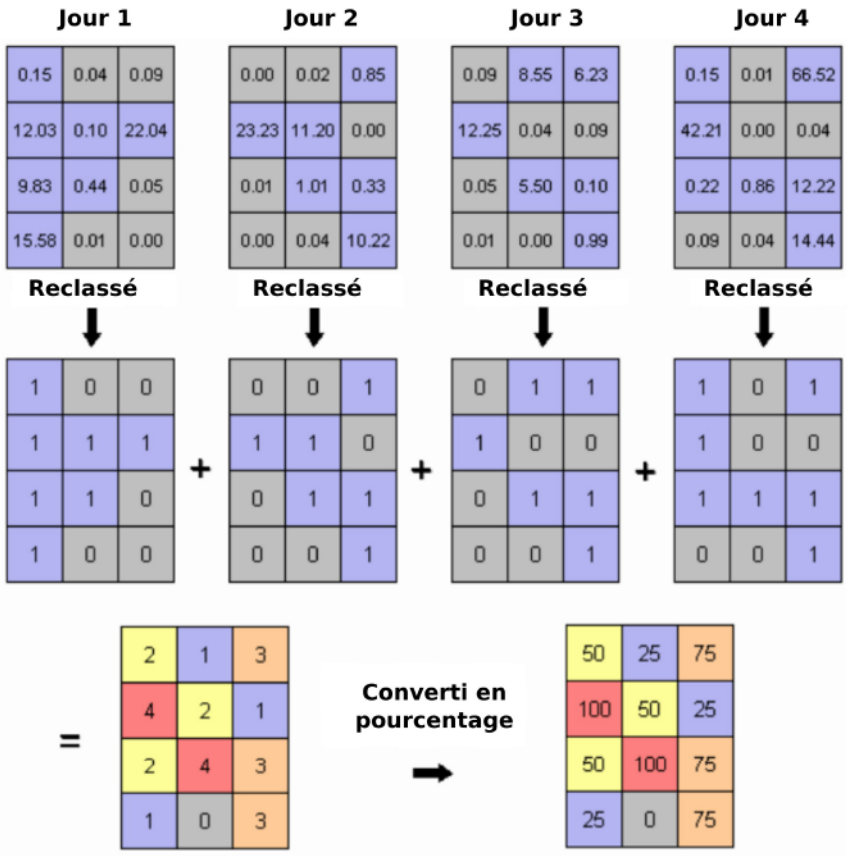


Figure 2.9 – Diagramme explicatif du processus de calcul de la probabilité de remise en suspension des sédiments pour un groupe de 12 pixels durant 4 jours (d'après Rohweder et al. 2012). Les valeurs reclassées correspondent à la vitesse orbitale maximale des vagues u_m

2.4.6 Protocole de caractérisation des ALtérations des BErges (AlBer)

L'hydromorphologie est un élément de caractérisation du très bon état écologique au sens de la Directive Cadre sur l'Eau. C'est aussi un élément de contexte structurant les communautés biologiques et susceptible d'être altéré par les activités anthropiques. Le protocole AlBer (Alleaume et al. 2012) a été développé pour décrire l'hydromorphologie des systèmes lentiques pour répondre aux objectifs de la Directive Cadre sur l'Eau, et permettre le développement des bioindicateurs et des modèles pressions/impacts. Le protocole Alber propose une méthode de caractérisation des modifications d'origine anthropique des rives des plans d'eau, fondée sur une photo-interprétation d'orthophotos et associée à des observations de terrain. Il s'agit de décrire les modifications selon leur nature, leur diversité et leur répartition spatiale. Cette caractérisation consiste en des observations *in situ* réalisées à partir d'un bateau et d'une description des modifications d'origine anthropique de la morphologie des rives des plans d'eau. La zone à décrire se situe au niveau de l'interface eau-terre lorsque le plan d'eau est à sa cote moyenne[5], comprenant une zone d'environ 1 m au dessus de la bordure des eaux dans la partie terrestre des rives et une zone d'environ 5 m en dessous de la bordure des eaux dans la partie aquatique. Les altérations anthropiques, dont la taille est supérieure à 5 m, sont géoréférencées et reportées sur un fond de carte de référence établi à partir des orthophotos. Le linéaire total des altérations (exprimé en mètre) est bancarisé dans un système d'informations géographiques. Les types de modifications se répartissent en 6 thématiques :

- les renforcements (construction contribuant à la solidification des berges, enrochements, murs avec ou sans cavité,...) ;
- les apports de matières (dépôt artificiel de matières, de matériaux ou de substrats, sables, gravats,...) ;
- les extractions de matière (retrait de substrat appartenant naturellement au plan d'eau) ;
- les compactages/érosions (tassement de la berge d'origine animal, humain ou mécanique et forte dégradation de la topographie naturelle due au piétinement, au batillage,...) ;
- les éléments hydrologiques (présence d'ouvrages hydrauliques, pompage, alimentation en eau, conduite forcée, arrivée naturelle d'eau modifiée, canalisation,...) ;
- les équipements (autres éléments artificiels présents sur le plan d'eau, pont, barrage, port, jetée-ponton, mise à l'eau,...).

Les données issues de l'application du protocole AlBer dans les lacs médocains sont fournies par l'Agence de l'Eau Adour-Garonne. Enfin, dans le cadre de cette étude, les zones de baignade sont également recensées afin de compléter les données acquises à l'aide du protocole AlBer. Ce recensement est réalisé à l'aide d'orthophotos et assorti d'une validation *in situ* lors des relevés de végétation de 2011 sur les secteurs de rives durant la période estivale.

2.4.7 Occupation du sol dans la partie terrestre de la zone de rives

La caractérisation de l'occupation du sol est réalisée à l'aide de la base de données géographiques CORINE Land Cover (EEA 2012), en complément des données de caractérisation des altérations des rives (cf. sous-section 2.4.6). L'occupation du sol est déterminée sur bande de 10 m au dessus de la bordure des eaux, dans la partie terrestre de la zone de rives. Ces données biophysiques fournissent des informations sur la présence d'altérations anthropiques

5. Moyenne habituelle de la ligne d'eau d'un plan d'eau naturel

qui affectent la zone riveraine et la zone de rives et, par conséquent, la végétation aquatique qui s'y développe. Le premier niveau de la nomenclature standard est utilisé comme ceci :

— 1 : territoires artificialisés ;
— 2 : territoires agricoles ;
— 3 : forêts et milieux semi-naturels ;
— 4 : zones humides ;
— 5 : surfaces en eau.

2.5 Traitement des données

L'ensemble des traitements statistiques est réalisé à l'aide du logiciel R (R Team Development Core 2005). Afin de rendre comparables des variables environnementales mesurées dans des unités différentes, une standardisation (centrage et réduction, *z-scores*) des données est effectuée pour que la moyenne soit égale à 0 et la variance soit égale à 1. Dans ce cas, les données perdent toute référence à l'unité de mesure d'origine. De plus, le cas échéant, pour des questions de normalité dans la distribution des données, des transformations logarithmiques, dont une normalisation Box-Cox, sont réalisées. Le coefficient de corrélation de Pearson est également utilisé pour vérifier la colinéarité entre les variables. La colinéarité apparaît quand deux ou plusieurs variables sont fortement corrélées entre elles. Le cas échéant, la colinéarité entre variables pose un problème dans la mise en œuvre de certains modèles prédictifs tels que les Random Forests et peut biaiser les analyses multivariées plus classiques en raison de l'instabilité qu'elle provoque dans la variance des paramètres. Le seuil à partir duquel les variables sont jugées comme colinéaires est fixé à r^2 >0,7, tel que proposé par Dormann et al. (2013).

2.5.1 Tests de comparaison de moyenne et de médiane, coefficients de corrélation et modèles de régression

Les tests paramétriques de Student (test t), l'analyse de variance ANOVA, et les tests non-paramétriques de Wilcoxon-Mann-Whitney et de Kruskall-Wallis, permettent de tester l'hypothèse selon laquelle la distribution des données est la même dans deux ou plusieurs groupes de valeurs, de manière à évaluer si les distributions entre ces groupes sont significativement différentes ou non. Les coefficients de corrélation linéaire de Pearson et de Spearman entre deux variables continues ou ordinales sont utilisés de manière à évaluer l'intensité et le sens de la relation lorsque ces deux variables ont une tendance à évoluer ensemble. Les relations entre les variables quantitatives dites expliquées et les variables dites explicatives sont également étudiées à l'aide de modèles de régression linéaire.

2.5.2 Analyses multivariées

Classification Ascendante Hiérarchique (CAH)

Une classification non supervisée permet d'identifier les discontinuités, puis de trier et partitionner des descripteurs dans une matrice de données. La classification hiérarchique permet de représenter les affinités entre les descripteurs par l'intermédiaire d'un dendrogramme construit

de façon ascendante, en regroupant progressivement les descripteurs de n groupes à 1 groupe (*clustering*). La méthode de Ward est utilisée dans cette étude pour les classifications, elle utilise les centroïdes des groupes afin de minimiser la variance à l'intérieur des groupes. La perte d'information (c'est à dire l'augmentation de la variance intra-groupe) sert de mesure de distance entre les groupes. Le choix du niveau de coupure des branches du dendrogramme est fondé sur les possibilités d'interprétation écologique des groupes obtenus (nombre limité de groupes à interpréter, cohérence avec les caractéristiques écologiques des lacs). La validité des classifications obtenues est mesurée à l'aide de l'indice de Rousseeuw (Silhouette) (Rousseeuw 1987). Cet indice détermine la distance moyenne entre chaque groupe pour évaluer la proximité de chaque individu d'un groupe par rapport aux groupes voisins. Cet indice permet donc d'évaluer si chaque individu est correctement attribué au groupe déterminé par la classification. L'indice varie de -1 à +1, les valeurs négatives indiquent que les individus sont classés dans le mauvais groupe, des valeurs proches de 0 indiquent que les individus appartiennent à deux groupes et des valeurs proches de +1 indiquent que les individus d'un groupe sont éloignés du groupe voisin et donc bien attribué dans son groupe par la classification.

2.5.3 Analyse en Composante Principale (ACP)

L'ACP est une analyse multivariée permettant de condenser les informations données par les variables environnementales (p variables centrées-réduites et n individus) dans un sous-espace de dimension (ou espace factoriel) dans lequel sont projetées les données sous la forme de nuages de points, afin d'identifier les relations de proximité entre variables et individus en limitant la perte d'information. Les ACP normées sont réalisées à l'aide du package *stats* du logiciel R.

2.5.4 Analyse Canonique des Correspondances (CCA)

La CCA permet de confronter une liste d'occurrences de taxons avec un tableau de variables environnementales portant sur ces occurrences. C'est une méthode utilisée classiquement en écologie des communautés pour identifier des combinaisons linéaires entre des variables quantitatives dites de contrainte (variables environnementales), maximisant la variance des moyennes conditionnelles d'un tableau de données floristiques. Elle permet d'identifier des gradients environnementaux sur lesquels se séparent des niches d'espèces (Ter Braak et Verdonschot 1995). Cette analyse est réalisée à l'aide du package *vegan* du logiciel R.

2.5.5 Modèles prédictifs et classification supervisée : arbres de décision et forêts aléatoires

Arbres de Classification et de Régression (CART)

La méthode CART (Classification And Regression Trees) permet de construire des arbres binaires de décision afin d'identifier les variables discriminantes dans la répartition d'une population d'individus et d'afficher les résultats obtenus sous la forme d'une structure arborescente (Breiman et al. 1984, Genuer et Poggi 2017). Un partitionnement récursif de l'ensemble des individus (racine de l'arbre) permet de construire un arbre plus ou moins complexe dans lequel les décisions obtenues sont représentées par les extrémités des branches de l'arbre (feuilles). Les branches se divisent au niveau d'une séquence de nœuds dont la partition dichotomique est définie à partir d'une valeur seuil pour une variable sélectionnée parmi toutes les variables

explicatives, l'objectif étant de diviser les individus en deux groupes les plus homogènes possibles. Une fois découpé, chacun des nœuds-fils créé fait l'objet du même procédé de manière à trouver la façon optimale de les diviser en deux nouveaux nœuds, et ainsi de suite. Les feuilles de l'arbre sont obtenues quand plus aucune partition n'est possible ou lorsque le nombre d'individus qu'il contient est inférieur à un seuil prédéfini (seuil fixé à 5 individus dans cette étude). Cette méthode est utilisée dans cette étude en mode classification. Les arbres de décision sont construits à l'aide du package *rpart* du logiciel R.

Forêts aléatoires

Les forêts aléatoires, ou *Random Forests* (Breiman 2001), améliorent la précision de la méthode CART en générant un grand nombre d'arbres décisionnels à partir de sous-échantillons de données (*bootstrap*) tirés au hasard dans le jeu de données initial. Pour chaque sous-échantillon, un arbre de décision est créé (cf. paragraphe précédent), classant chaque arbre généré dans une nouvelle "forêt" (nombre d'arbres fixé à 1000 dans cette étude). À chaque arbre correspond une décision, un "vote", quant à la valeur de la variable à prédire. La prédiction finale correspond au vote majoritaire de tous les arbres. Dans cette étude, les sous-échantillons sont tirés sans remise et le nombre d'individus est fixé en fonction du nombre minimal d'individus présents dans les groupes issus des classification ascendantes hiérarchiques (Strobl et al. 2007). L'importance des variables est évaluée à partir de l'indice Gini (*i.e.* diminution de l'impureté apportée par chaque variable). Cette importance est également évaluée à partir de la diminution de la précision causée par une variable lors du calcul du taux d'erreur du modèle appliqué sur les individus exclus de chaque sous-échantillonnage (*out-of-bag*). Plus la précision de la forêt aléatoire diminue en raison de l'exclusion (ou de la permutation) d'une variable unique, plus cette variable est jugée importante. Les variables dont cette précision diminue fortement sont plus importantes pour la classification des données. Les forêts aléatoires sont construites à l'aide du package *randomForest* du logiciel R (Liaw et Wiener 2002). La significativité de l'importance de chaque variable est testée à l'aide d'une méthode de permutation impliquant 100 répétitions de chaque arbre à partir du package *rfPermute* du logiciel R. La fonction générique *Predict* de ce logiciel permet d'appliquer les paramètres du modèle à un jeu de données complet (J. Chambers et Hastie 1992). L'indice Kappa (*i.e.* mesures de l'accord entre observateurs), les erreurs de commission (*i.e.* probabilité qu'un point assigné à une catégorie sur le terrain soit attribué à une autre catégorie par le modèle) et les erreurs d'omission (*i.e.* probabilité qu'un point assigné à une catégorie par le modèle corresponde à une autre catégorie sur le terrain) permettent d'évaluer la précision des cartes de prédiction de la distribution potentielle des plantes aquatiques produites dans le chapitre 4 (Landis et G. G. Koch 1977, Story et Congalton 1986).

2.5.6 Identification des assemblages et des cooccurrences d'espèces

Analyse de la valeur indicatrice des espèces (Indval)

Afin de donner un sens écologique à une typologie de sites d'étude groupés par la classification hiérarchique, il est possible d'associer certains taxons à ces groupes à l'aide d'une analyse de la valeur indicatrice des espèces avec le package R *indicspecies* (Dufrene et Legendre 1997) et la fonction *Multi-level pattern analysis* (De Cáceres et al. 2010). Cette méthode calcule la valeur prédictive d'un taxon, à partir de sa fréquence et de son abondance, comme

taxon-indicateur d'un groupement de sites d'étude. Cette valeur est obtenue par le produit de la *spécificité* et de la *fidélité* d'un taxon. La spécificité (ou quantité A) est maximale (= 1) lorsqu'un taxon n'occupe que les sites d'un groupe donné et la fidélité (ou quantité B) est maximale (= 1) quand un taxon est présent dans tous les sites du groupe. Un taxon peut être jugé comme un bon indicateur quand tous les individus de ce taxon sont observés dans un seul groupe de la classification et lorsque que ce taxon apparaît dans la plupart des sites appartenant à ce groupe. La significativité de ces associations est établie à l'aide d'un test de permutation aléatoire. La valeur indicatrice étant calculée de manière indépendante entre les différents taxons, cette méthode peut servir de référence pour identifier des assemblages d'espèces caractéristiques d'un certain type d'habitat et elle permet de réaliser des comparaisons entre des taxons appartenant à des types biologiques ou morpho-fonctionnels différents.

Analyse des cooccurrences (Cooccur)

La cooccurrence entre espèces correspond à la présence simultanée de deux espèces dans un ensemble de relevés de végétation afin d'identifier les associations entre les espèces à des grains différents. L'analyse des cooccurrences est réalisée à l'aide du package R *cooccur* (Griffith et al. 2016). Ce modèle probabiliste compare les cooccurrences observées à des cooccurrences prédites par le modèle pour identifier statistiquement des patrons d'espèces appariées. Le modèle classe les associations d'espèces comme "positives", "négatives", ou "aléatoires". Une association d'espèce est classée "positive" quand la fréquence observée de cooccurrence entre deux espèces est significativement plus importante que la fréquence prédite par le modèle. Elle peut être classée comme "négative" quand la fréquence observée est plus faible que celle prédite. Elle peut être classée comme "aléatoire" quand la fréquence observée n'est pas significativement différente ou très proche de la fréquence prédite par le modèle (Veech 2013).

2.6 Synthèse des méthodologies biologiques et environnementales aux différents grains

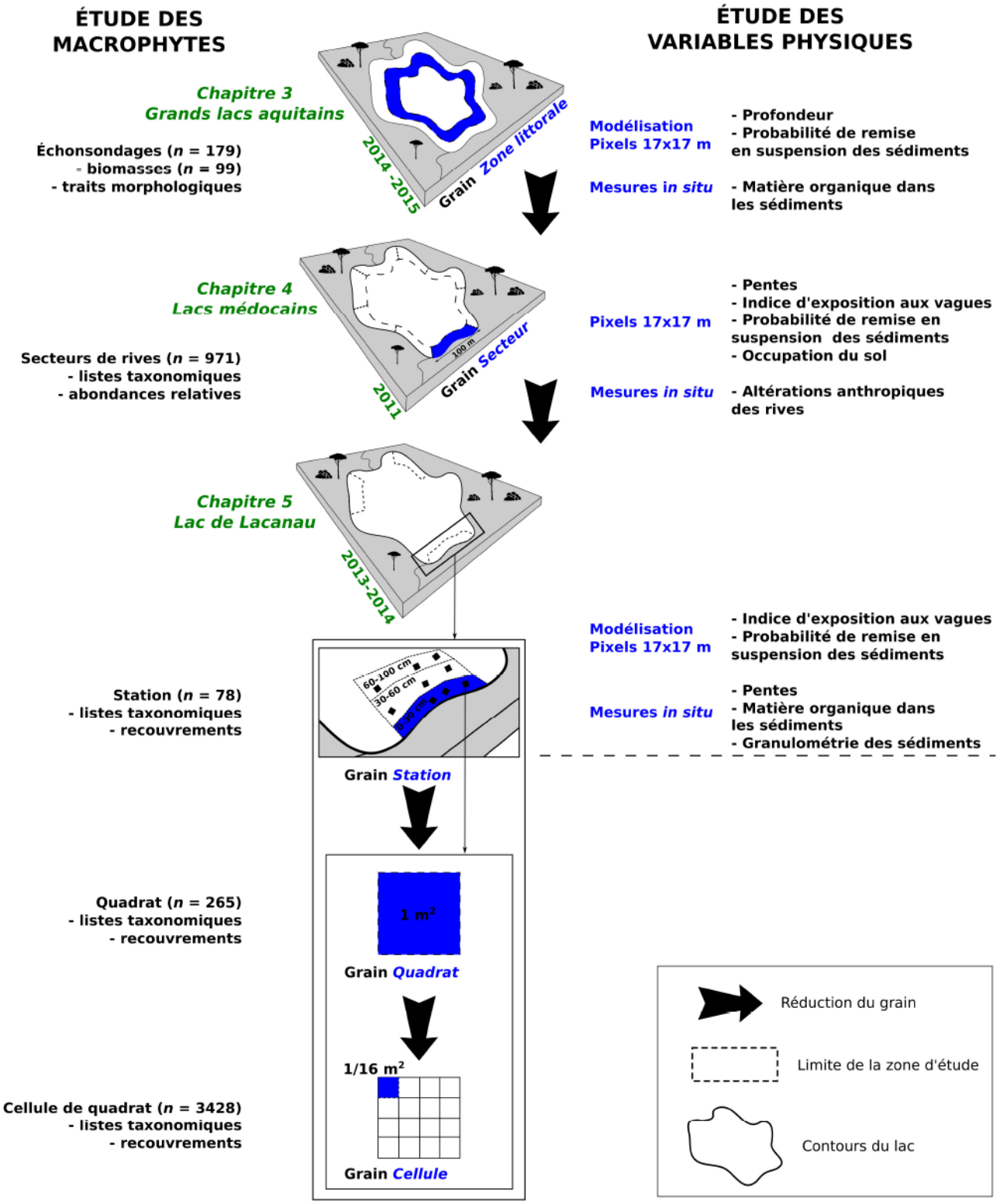


Figure 2.10 – Schéma synthétique des observations, modélisations, prélèvements et mesures biologiques et environnementaux aux différents grains

Chapitre 3

Influence de l'hydrodynamique sur la distribution et les traits morphologiques des macrophytes invasifs dans la zone littorale des lacs peu profonds

3.1 Introduction

L'action des vagues est l'un des principaux paramètres physiques des biotopes aquatiques susceptibles d'influencer les communautés de plantes aquatiques dans les écosystèmes d'eaux douces (Bornette et Puijalon 2011). Dans les lacs peu profonds, l'impact des vagues peut influencer la distribution ainsi que les caractéristiques morphologiques des hydrophytes enracinés. La plasticité de certaines espèces leur permet de s'adapter aux conditions hydrodynamiques intenses (Puijalon et al. 2008), la répartition de la biomasse pouvant également varier entre les tiges et les racines (P. A. Chambers et al. 1991, Barrat-Segretain 2001). Parfois, les vagues peuvent limiter le développement végétatif des hydrophytes (Doyle 2001), pouvant aller jusqu'à la casse, voire le déracinement des plantes (Schutten et al. 2005). L'influence de la remise en suspension des sédiments induite par les vagues peut également être indirecte, en modifiant notamment la structure des sédiments (Keddy 1982) ou en diminuant la disponibilité de la lumière suite à l'augmentation de la turbidité (J. D. Madsen et al. 2001).

La question principale de ce chapitre porte sur les impacts que génère l'action des vagues induites par le vent sur la distribution et les traits morphologiques des macrophytes dans la zone littorale des grands lacs aquitains. Elle se limite ici aux deux espèces d'hydrophytes enracinées et exotiques de la famille des Hydrocharitaceae, *Lagarosiphon major* (Ridl.) Moss et *Egeria densa* Planch., qui colonisent les lacs et étangs du littoral aquitain depuis une quarantaine d'années. Ces deux espèces occupent une partie de la colonne d'eau, produisant des tiges linéaires feuillées du fond vers la surface (espèces caulescentes), et ont déjà été observées à des profondeurs relativement élevées (*L. major* présent jusqu'à 6 m de profondeur dans le lac de Cazaux-Sanguinet en 2005 (Bertrin et al. 2007)). La distribution et les traits morphologiques de ces deux espèces peuvent donc être particulièrement influencés par les conditions locales

de l'hydrodynamique. Les principales hypothèses ici sont que *L. major* et *E. densa* colonisent préférentiellement la fraction profonde de la zone littorale, moins exposée à l'action directe des vagues (faible probabilité de remise en suspension des sédiments) et caractérisée par des sédiments riches en matière organique ; et que certains traits morphologiques des plantes, telles les longueurs de tiges et de racines, ainsi que la densité et les biomasses des plantes sont déterminés par les conditions hydrodynamiques locales. Les principaux objectifs de ce chapitre sont 1/ d'obtenir des informations sur la distribution et la quantité de biomasse des herbiers denses des deux espèces d'hydrophytes exotiques au grain *Zone littorale* des lacs ; 2/ de caractériser les effets de la remise en suspension des sédiments et de la profondeur sur la distribution de ces plantes et ; 3/ d'identifier les relations entre les traits morphologiques de ces espèces et les conditions de l'hydrodynamique. La nouveauté de cette recherche se situe essentiellement dans le fait que la majorité des observations et mesures sont effectuées *in situ* au grain de la zone littorale des lacs. L'acquisition des données de terrain et de connaissances théoriques sur les préférences écologiques des espèces exotiques, sont des éléments-clés pour détecter les sites favorables ou non à leur développement, et participe ainsi à l'appui de la surveillance et du contrôle de la dynamique de ces espèces auprès des gestionnaires.

3.2 Article central : Influence de la remise en suspension des sédiments produite par le vent sur la distribution et les traits morphologiques des hydrophytes exotiques dans les lacs peu profonds

3.2.1 Approche méthodologique

Les méthodes, matériels et analyses utilisés dans ce chapitre sont détaillés dans le chapitre 2, Sites d'étude et méthodologies. Les recherches sont appliquées dans ce chapitre aux herbiers denses d'hydrophytes exotiques à caractère envahissant qui se développent dans la zone littorale des quatre grands lacs aquitains de Carcans-Hourtin, Lacanau, Cazaux-Sanguinet et Parentis-Biscarrosse. Deux espèces sont concernées, *Lagarosiphon major* pour tous les lacs et *Egeria densa* uniquement pour les lacs de de Lacanau et Parentis-Biscarrosse à ce jour. Les relevés ont été effectués pendant la période de végétation (entre mai et septembre) en 2014 pour les lacs médocains et 2015 pour les lacs landais. Des échosondages géoréférencés et des prélèvements de plantes ont été réalisés sur des transects positionnés dans la zone littorale des lacs. Les enregistrements des fonds ont permis de cartographier les herbiers, les prélèvements ont permis de vérifier la taxonomie des plantes présentes, de mesurer en laboratoire leur densité (nombre de pieds au m^2), leur biomasse (tiges et racines séparées) et leurs traits morphologiques (longueur maximale et nombre de tiges et racines). De plus, des sédiments ont été prélevés sur les sites où ont été échantillonnées les plantes, ainsi que dans des zones non végétalisées. Ces prélèvements étaient destinés aux mesures en laboratoire de la fraction de la matière organique. Ensuite, les observations et les mesures de traits et de biomasse des plantes ont été compilées dans un système d'information géographique, puis associées aux données spatiales disponibles (*i.e.* la bathymétrie), aux données mesurées *in situ* et extrapolées à l'échelle du lac (*i.e.* la fraction de la matière organique dans les sédiments), ainsi qu'aux données modélisées (*i.e.* la probabilité de remise en suspension des sédiments). Enfin, les données ont été analysées à l'aide de méthodes

statistiques telles que des régressions linéaires ainsi que des tests de corrélation et de comparaison de moyennes après transformation en *log (x+1)*. Ces travaux ont en partie fait l'objet des stages de Greta Ducasse et de Florent Grigoletto (Ducasse 2014, Grigoletto 2014).

3.2.2 Principaux résultats

Au total, 179 transects ont été prospectés avec l'échosondeur et 99 prélèvements de plantes destinés aux mesures de biomasse ont été réalisés dans la zone littorale des quatre lacs. Les cartes détaillées des distributions et biomasses des herbiers denses de *Lagarosiphon major* et de *Egeria densa* sont disponibles pour les quatre lacs dans le rapport de Ribaudo et al. (2016). Des superficies relativement faibles d'herbiers uniquement composés par *L. major* ont été observées dans les lacs de Carcans-Hourtin et Cazaux-Sanguinet. La superficie des herbiers denses de *L. major* et *E. densa* est estimée à 1,2 km^2, soit plus de 7 % de la superficie totale du lac de Lacanau, et à 4,2 km^2, soit plus de 13 % de la superficie totale du lac de Parentis-Biscarrosse. Les estimations des biomasses totales à l'échelle de la zone littorale des lacs est de 200 et 45 tonnes de poids sec de *L. major* dans Carcans-Hourtin et Cazaux-Sanguinet respectivement, et de 400 et 2785 tonnes de poids sec de *L. major* et de *E. densa* dans les lacs de Lacanau et de Parentis-Biscarrosse respectivement.

Les vents dominants ont soufflé dans une direction ouest-nord-ouest sans discontinuer entre novembre 2012 et novembre 2016 (seulement 4 jours de vent nul durant cette période). La probabilité de remise en suspension est très variable au sein de la zone littorale de chaque lac, les valeurs maximales sont majoritairement atteintes sur les rives orientales des lacs, même si certaines zones situées sur les rives occidentales présentent également des fortes conditions d'hydrodynamique. La distribution de la matière organique (moyenne 9,8 $\pm 18,5$ %) varie selon la bathymétrie et la probabilité de remise en suspension des sédiments. Les sédiments organiques fluides ont été prélevés dans les parties les plus profondes et protégées des vents de la zone littorale, tandis que les sédiments sableux les plus pauvres en matière organique ont été prélevés dans les parties les moins profondes et les plus exposées aux vents.

La profondeur maximale de colonisation des herbiers denses des hydrophytes exotiques est de 8 m, avec près des 3/4 de la superficie des herbiers occupant la zone littorale comprise entre 2 et 4 m. La profondeur optimale de colonisation de *Egeria densa* est comprise entre 2,5 et 3,5 m tandis que celle de *Lagarosiphon major* est plus étendue entre 2 et 4 m de profondeur. Une très grande majorité (près de 90 %) de ces herbiers se développe là où la probabilité de remise en suspension ne dépasse pas 25 %. Ce paramètre semble être plus limitant pour *E. densa* que pour *L. major*. La biomasse des hydrophytes est positivement corrélée avec le pourcentage de matière organique dans les sédiments à l'exception des mesures réalisées dans le lac de Parentis-Biscarrosse. L'occurrence d'une espèce à des densités et biomasses élevées est inversement corrélée à l'occurrence de l'autre espèce. Les valeurs de traits mesurés pour les deux espèces sont majoritairement plus élevées chez *E. densa*. L'influence de l'hydrodynamique sur ces traits n'est pas systématique et variable en fonction de l'espèce concernée. Aucune relation n'a été mise en évidence entre la probabilité de remise en suspension et le ratio longueur des racines/longueur des tiges, ni avec la densité de pieds des deux hydrophytes. Enfin, la meilleure réponse des traits des plantes vis-à-vis des conditions de l'hydrodynamique est obtenue avec les longueurs maximales de tiges pour les deux hydrophytes, notamment dans

le lac de Parentis-Biscarrosse, où une augmentation de la probabilité de remise en suspension des sédiments provoque une diminution significative de la longueur des tiges.

3.2.3 Conclusions

L'approche par échosondage a permis de délimiter les herbiers denses de deux hydrophytes exotiques et de fournir une estimation de l'étendue de ces herbiers à l'échelle de la zone littorale des grands lacs du littoral aquitain. Les biomasses de plantes mesurées sont élevées comparées aux données disponibles dans la littérature (maximum de 6,2 kg de poids sec par m^2 de *Egeria densa* dans le lac de Parentis-Biscarrosse contre 1,2 kg de poids sec par m^2 dans des réservoirs d'Amérique du Sud). Pour *Lagarosiphon major*, les biomasses et longueurs de tiges sont comparables, voire inférieures, aux données disponibles dans la littérature. Les deux espèces colonisent majoritairement les zones de profondeur comprises entre 2 et 4 m, position intermédiaire entre les zones peu profondes aux conditions d'hydrodynamiques plus intenses, et les zones profondes où la disponibilité de la lumière est plus faible et où la pression hydrostatique est plus forte. Il semble que *L. major* ait une tendance à se développer dans les zones plus exposées aux vagues et plus profondes que *E. densa*, même si cette dernière espèce possède au final un potentiel plus élevé en termes de production d'herbiers denses et de biomasse végétale quand les conditions du milieu lui sont favorables. Les estimations des biomasses totales de plantes à l'échelle des lacs, exprimées en tonnes de poids sec, sont issues d'extrapolations et doivent être interprétées avec précaution. La variabilité inter-annuelle de ces biomasses, liée principalement aux conditions climatiques durant la période de végétation, n'a pas été prise en compte, l'approche utilisée ici devrait être renouvelée avec une fréquence plus élevée afin d'améliorer ces estimations dans le temps.

La réponse des traits morphologiques aux conditions de l'hydrodynamique présente différents patrons en fonction des espèces et des lacs concernés. L'influence de la remise en suspension des sédiments n'est pas systématique, de nombreux traits n'étant pas affectés par ce paramètre. Les adaptations phénotypiques des taxons vis-à-vis des variables de l'hydrodynamique, telles que démontrées pour d'autres taxons en conditions expérimentales par différents chercheurs étrangers, n'ont pas été mises en évidence dans cette étude. Les meilleures relations ont été obtenues entre les longueurs maximales de tiges (321 cm pour *Egeria densa* dans le lac de Parentis-Biscarrosse) et la probabilité de remise en suspension des sédiments. À titre d'exemple, aucune augmentation de la longueur ou du nombre de racines pour renforcer l'ancrage des plantes dans les sédiments, n'a été observée avec l'augmentation de la remise en suspension des sédiments. La prise en compte de variables supplémentaires liées à l'action des vagues, telles que leur vélocité orbitale maximale par exemple, fait partie des perspectives d'amélioration possibles de l'approche méthodologique susceptibles d'évaluer la force des vagues, surtout quand il s'agit de mettre en jeu des mesures aussi fines que les traits morphologiques de plantes.

Les surfaces et biomasses parfois élevées soulèvent la question du rôle que peuvent avoir ces plantes sur le fonctionnement écologique des lacs en tant qu'espèces-ingénieurs. De nombreux travaux à ce sujet sont en cours, dont certains sont brièvement présentés à la fin de ce mémoire (cf. chapitre 7 Bilan de l'étude, apports et perspectives de recherches). En effet, il est essentiel désormais de comprendre le rôle que jouent ces plantes dans la séquestration temporaire du

carbone dans les lacs durant la période de végétation, puis dans les déficits locaux en oxygène liés à la dégradation de ce carbone durant la période de sénescence des plantes, susceptibles d'augmenter les processus benthiques anaérobiques tels que la méthanogenèse. De plus, une corrélation a été identifiée entre les biomasses des plantes et les pourcentages de la matière organique dans les sédiments. Ceci sous-entend des interactions entre les préférences des plantes vis-à-vis des sédiments fluides organiques et la capacité de la canopée des plantes à fixer les particules en suspension. Des herbiers denses ayant été observés sur des sédiments pauvres en matière organique, il est possible que les tiges des plantes créent une barrière physique aux particules fines en suspension dans l'eau augmentant leur sédimentation, telle une phase préalable d'établissement des herbiers. Puis, l'accumulation de la matière organique au pied des herbiers favorise la mise à disposition des nutriments contribuant ainsi au maintient des plantes dans des conditions d'eaux oligotrophes pourtant moins favorables à leur développement.

Ce chapitre présente l'étendue variable des herbiers denses de deux hydrophytes exotiques dans les lacs du littoral aquitain. Les résultats obtenus ici peuvent contribuer à aider les gestionnaires à orienter leur stratégie pour la régulation de ces plantes à l'échelle des lacs. Ainsi, certaines zones semblent être plus ou moins favorables au développement des hydrophytes exotiques dans les zones littorales des lacs en fonction des conditions locales de l'hydrodynamique pouvant être mesurées à l'aide d'outils de modélisation spatiale relativement simples à mettre en œuvre. Ces travaux mettent également en évidence l'enjeu lié à l'installation de *Egeria densa* dans les lacs de Carcans-Hourtin et de Cazaux-Sanguinet. Cet enjeu est encore plus fort depuis que de nombreux pieds isolés de *E. densa* ont été récemment repérés (juin 2018) dans le port de l'Estey à Sanguinet.

3.2.4 Effects of wind-induced sediment resuspension on distribution and morphological traits of aquatic weeds in shallow lakes

J. Limnol., 2017; 76(s1): 84-96
DOI: 10.4081/jlimnol.2017.1678
This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

Effects of wind-induced sediment resuspension on distribution and morphological traits of aquatic weeds in shallow lakes

Vincent BERTRIN,* Sébastien BOUTRY, Gwilherm JAN, Greta DUCASSE, Florent GRIGOLETTO, Cristina RIBAUDO

Irstea, UR EABX - 50 avenue de Verdun, 33612 Cestas, France
*Corresponding author: vincent.bertrin@irstea.fr

ABSTRACT

The spread of invasive aquatic plants (*i.e.*, aquatic weeds) requires a broader knowledge of the factors determining their settlement at the lake scale, in order to improve management practices and biomonitoring. Among hydrodynamic pressures, wave action might influence submerged vegetation distribution in shallow lakes and potentially engender modifications of plant morphological traits. We here report a field survey conducted between 2014 and 2015 in French Atlantic Lakes to assess the spatial distribution and biomass production of two rooted aquatic weeds, *Egeria densa* Planch. and *Lagarosiphon major* (Ridl.) Moss, in relation to wind-induced sediment resuspension, water depth and sedimentary features. Moreover, we explored the relation between plant morphological traits and hydrodynamic disturbance under *in situ* conditions. At the lake scale, *E. densa* and *L. major* formed extensive monospecific stands, and occurred in the same areas only at low biomass. Both monospecific and mixed stands preferentially developed in shallow-sheltered or deep-exposed areas. Plant morphological traits showed different patterns in function of sediment resuspension according to the species and the lake. The influence of resuspension was however not systematic, with many cases where morphological traits were not affected at all. Maximum stem length appeared to be the most correlated trait towards sediment resuspension. Moreover, we found a significant correlation between the biomass and the sedimentary organic matter, indicating an interaction between the organic substrate preference of the plants and the effect of the canopy on fine particles sedimentation. On the whole, we highlighted the link between plant distribution, phenotypic plasticity and sediment resuspension, with calm-water zones favouring the settlement of dense vegetated stands. Our study could thus contribute to improve prediction models for identifying suitable areas for potential colonization by aquatic weeds. Further research is needed to better understand the role played by hydraulic forces in structuring the habitats in shallow lakes.

Key word: Exotic invasive hydrophytes; sedimentary organic matter; wind exposure; biomonitoring; colonization depth; alien plant management.

INTRODUCTION

Wave exposure is one of the abiotic factors influencing aquatic plant communities in freshwater ecosystems (Bornette and Puijalon, 2010 and references therein). Waves strongly affect the distribution of submerged macrophytes in shallow lakes, potentially driving to morphological damages on plant architectural features (Keddy, 1982; Strand *et al.*, 1996; Riis and Hawes, 2003; Schutten *et al.*, 2004). Water movement impacts on rooted aquatic plants depend on the magnitude of the hydraulic forces, the resistance capacity of the plants (*i.e.*, root anchorage and stem breaking strength) and the sediment type (Schutten *et al.*, 2005). For instance, mechanical stress directly shapes morphological features and biomass allocation. The plasticity in plant biomass (*i.e.*, the root to shoot ratio, R:S), can be considered as an adaptation to physical disturbance (Chambers *et al.*, 1991; Barrat-Segretain, 2001). Permanent exposure to water movement is able to disturb or alter plants development (Doyle, 2001), shoot elongation (Ellawala *et al.*, 2011), branch length and branch number (Strand and Weisner, 2001), seedling and germination (Foote, 1988) and shoot density (Chambers *et al.*, 1991). As a consequence, aquatic plants demonstrate capacities to morphologically adapt when they are confronted to hydrodynamic forces (Puijalon *et al.*, 2008).

Waves may also exert indirect impacts on aquatic plants through sediment resuspension. Indeed, turbidity, associated to light attenuation, and depth gradient are structuring factors for rooted macrophytes distribution at intermediate depth (Lehmann *et al.*, 1997). Submerged macrophytes distribution is then potentially limited by wave energy, with some species colonizing deeper parts of the lakes in order to avoid water mixing and sediment suspension caused by the orbital velocity of waves reaching the shoreline (Chambers, 1987). Waves are able to influence epiphytic growth, sediment grain size and water quality by water mixing, that selecting aquatic species according to their resistance against breakage (Koch, 2001; Bornette and Puijalon, 2010). On the other hand, the presence of dense vegetated mats can increase the sedimentation of fine particles and favor organic matter build-up (Madsen *et al.*, 2001).

Hydrocharitaceae family gathers aquatic rooted macro-

phytes, usually submerged, among which many species are considered as aquatic weeds. This is particularly the case for the two species *Egeria densa* Planch. and *Lagarosiphon major* (Ridl.) Moss, which occur in European freshwater ecosystems in both lentic and lotic waters (Dutartre *et al.*, 1999; Celesti-Grapow *et al.*, 2010; Hussner, 2012; Brundu, 2015). In natural ecosystems, they form large and dense stands causing important biogeochemical and management problems when climatic, hydromorphologic and trophic characteristics are advantageous for their development (Bini *et al.*, 1999; Bini and Thomaz, 2005; Yarrow *et al.*, 2009; Ribaudo *et al.*, 2014). Light attenuation and fetch are among the most important variables determining the occurrence of the genus *Egeria* (Bini and Thomaz, 2005). Moreover, the onset of dense vegetated stands and the subsequent deposition of fine particles may significantly contribute to water clarity and improve light penetration (Madsen *et al.*, 2001; Siffedine *et al.*, 2011).

Several studies on the response of submerged plants to hydrodynamic forces have been carried out in mesocosms, whereas *in situ* conditions embed interactions with light, temperature and depth (Doyle, 2001; Sand-Jensen, 2003; Ellawala *et al.*, 2011; Riis *et al.*, 2012; Redektop *et al.*, 2016). The investigation of wave exposure on aquatic weeds through field surveys is thus a key element for improving biomonitoring approaches in shallow lakes. Indeed, the integration of water depth, wind velocity and fetch in prediction models might help in detecting preferential habitats and physical thresholds for the spread of invasive macrophytes. In this study, we report the results of a survey conducted between 2014 and 2015 to assess the plant coverage and the biomass production of two rooted aquatic weeds, *E. densa* and *L. major*, in relation to sediment resuspension probability and sedimentary features. The objectives of the research were i) to obtain a quantitative assessment of aquatic weeds distribution and biomass in French Atlantic Lakes; ii) to evidence the dependence of plant distribution on sediment resuspension and water depth; and iii) to highlight the relation between morphological traits and physical disturbance within *in situ* conditions.

METHODS

Study area

French Atlantic Lakes (Carcans-Hourtin, Lacanau, Cazaux-Sanguinet and Parentis-Biscarrosse) are large shallow lakes located in the south-western coast of France, less than 5 km from the ocean (Fig. 1). These lakes were originated from the barrage of coastal rivers by littoral dunes (Tastet *et al.*, 2008). The eastern bottom is characterized by a very gentle slope while the western bottom presents a steep slope at the dunes' foot. These four lakes are classified from oligo- to mesotrophic and constitute the southern distribution limit for isoetid lawns in Europe (Cellamare *et al.*, 2012; Bertrin *et al.*, 2013; Ribaudo *et al.*, 2017). The main uses of these lakes are recreational activities such as boating, bathing, hunting and angling during a limited part of the year. Here, *L. major* appeared in Cazaux-Sanguinet in 1960, started to be signaled as a nuisance in late '70s and spread all over the four lakes in the following decades, showing a slow dynamic of invasion between 1985 and 2005 (Dutartre and Capdevielle, 1982; Bertrin *et al.*, 2013). *E. densa* was not reported in the vegetation surveys of these lakes until 2006, and only two of them were concerned (Bertrin *et al.*, 2013). Thanks to mild water temperatures (>16°C from April to October), the vegetative period of the two aquatic weeds is here extended during the year.

Dense stands mapping and traits measurement

In order to assess the dense stands boundaries of the two hydrophytes, vegetation surveys were carried out during the standing crop period (May-September) by echosounding, during 2014 in Carcans-Hourtin (HOU) and Lacanau (LAC) lakes and during 2015 in Cazaux-Sanguinet (CAZ) and Parentis-Biscarrosse (PAR) lakes. The scan sonar surveys were carried out on a boat equipped with a GPS coupled to a Humminbird 1197C. Transects were irregularly spaced along the lake's surface, according to the local bathymetry, and were concentrated along the shallowest areas of the lakes (<5 m), typically perpendicularly to the shoreline. Profiles were intensified when plant density was high; additionally, GPS points were marked in correspondence with the boundaries of each dense stand. Due to the presence of restricted areas for military purpose, in CAZ and PAR lakes some areas were not prospected by boat, but by feet. Concomitantly, plant collection was systematically carried out with a rake (harvested surface = 0.28 m^2), every 200 to 500 m, according to the local extension and homogeneity of the stands; in correspondence, a GPS point and the colonization depth was recorded. The operation was carried out by the same operator to minimize the error source (Johnson and Newman, 2011); plants were kept wet and refrigerated during the transport.

In laboratory, morphological traits and biomass were measured. For each shoot, maximal stem and root length (cm), number of stems (stems $shoot^{-1}$) and number of roots (roots $shoot^{-1}$) were measured. For each sample, shoots were counted for estimating shoot density (shoots m^{-2}). Finally, plants were sorted for above- (stems) and belowground (roots) parts and dried at 70°C for at least 72 h until stabilized dry weight. Total biomass was obtained by the sum of above- and belowground dry weight (g_{DW} m^{-2}); root to shoot ratio (R:S) was calculated as the ratio of the below- and aboveground dry weight. Also,

additional data obtained along unpublished studies were included in the dataset for the comparison against sedimentary resuspension. Those data were collected at different seasons between late summer 2013 and late summer 2016 following the same protocol described above.

At the office, sonar recordings were read by Humminbird PC and transferred to a GIS system (ArcGIS 10.2 platform, 2017). Verification of the stand boundaries were made on each profile through the program HumViewer. Transects and GPS points were then geolocated and polygons were manually reconstructed to produce distribution maps. From biomass measurements, the mean biomass value ($3<n<5$) was associated to each shape in the distribution map.

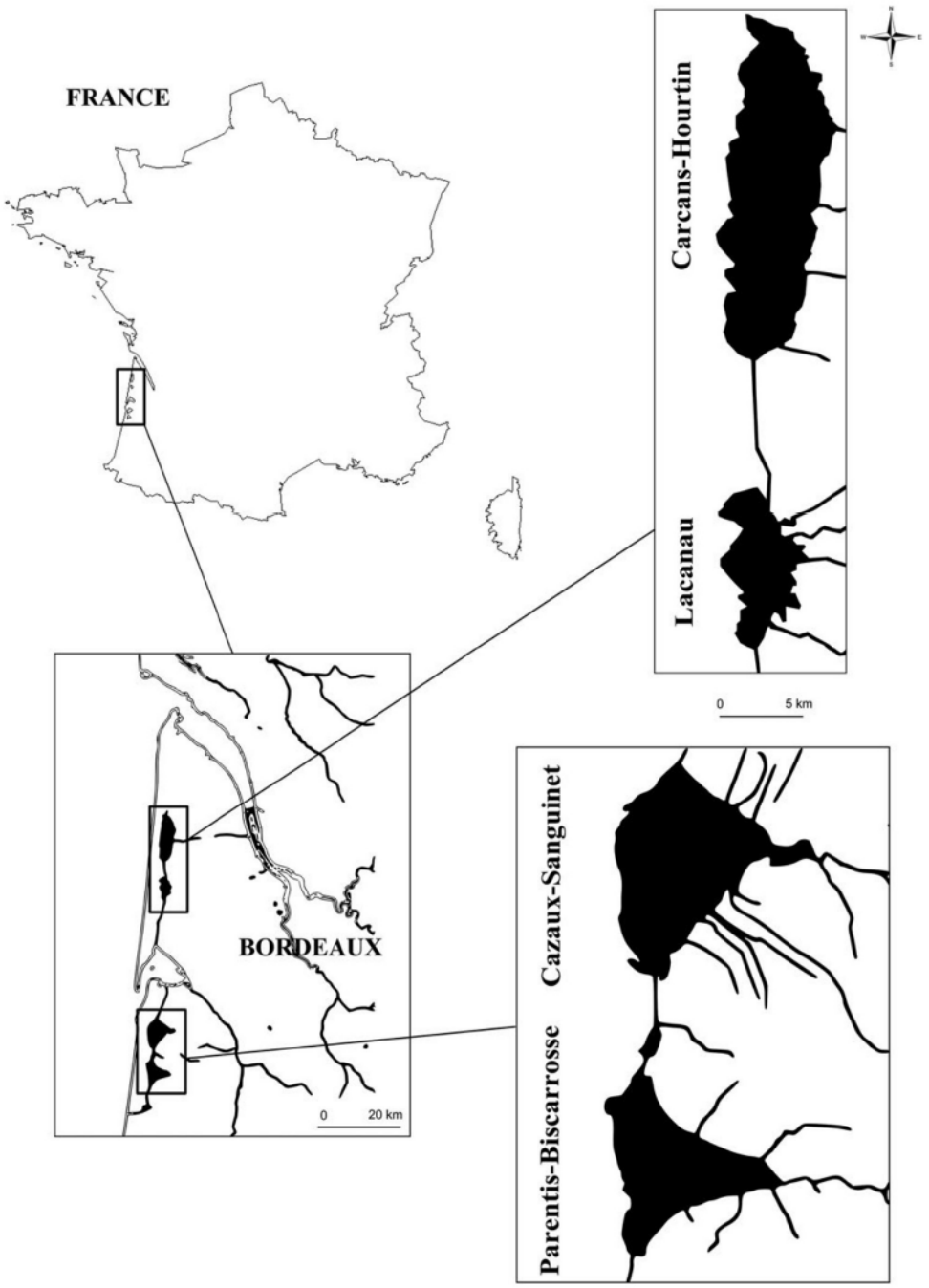


Fig. 1. Geographic location of French Atlantic Lakes.

Sediment characterization

Concomitantly to biomass harvesting, sediment samples were collected by means of a Van Veen grabber (volume = 2.5 L) and, after homogenization of the whole sample, transferred in triplicates into 40 mL plastic vials; samples were kept in a cooled box and immediately frozen at the laboratory. Several sediment samples were also collected in bare areas of the prospected shores. Analyses of sedimentary bulk density, porosity, water content and organic matter (OM) content were performed according to standard procedures, as described in Ribaudo *et al.* (2017).

Bathymetry and sediment resuspension probability

A rasterized georeferenced bathymetric map was provided by the Adour-Garonne Water Agency. Each open-water raster cell had a resolution of 10 m. The probability of sediment resuspension was based on wind data collected at a weather station located in Cap-Ferret (44°37'54"N, 1°14'54"W, 9 m above chart datum; wind measurement height above the ground: 10 m). The velocity (m s^{-1}) and direction (°) of the wind, averaged each 10 min, were available for this station. We used the maximum daily values of both parameters provided by the French climate normals (Météo France) obtained between November 2012 (one year before the first sampling campaign) and November 2016 (date of the last sampling campaign), for a total of 1451 days.

The wind is able to generate waves and currents depending on the water depth and the fetch (*i.e.*, the length of open water without any obstacle in a distinct direction). Wave formation is therefore influenced by the size and the shape of the lake, as well as by its exposure to the prevailing winds (Keddy, 1982; Schutten *et al.*, 2005). In this study, we calculated the fetch on the all grid cells for each wind compass direction (0-360 in 10-degree increments) as described in the U.S. Geological Survey Wind Fetch Model (Rohweder *et al.*, 2012) with ArcGIS 10.2 platform. We also calculated the probability of sediment resuspension thanks to the Wave Model (Rohweder *et al.*, 2012) with ArcGIS. This model calculates the maximum orbital wave velocity (um, expressed as m s^{-1}) using water depth from the bathymetric map and the calculated wave length, height and period as described below:

$$um = \pi \times \text{wave height} / (\text{wave period} \times \sinh \times (2\pi \times \text{water depth} / \text{wave length})) \quad \text{(eq. 1)}$$

The maximum orbital wave velocity, as it depends on depth, expresses the vertical upward forces acting on the plants, through uprooting (Schutten *et al.*, 2004). For each day and each grid cell, in which the orbital velocity creates sediment resuspension, is attributed the "1" value, whereas days with no sediment resuspension are classified as "0". The model calculates the probability of having a sediment resuspension event during a temporal range for each individual raster cell. Therefore, the final unit of the model is a sediment resuspension probability (0-100%) and is applied to 17 × 17 m map grid cells.

Statistics

Linear regression was employed to test the dependence of the sedimentary OM on sediment resuspension, and the dependence of morphological traits on sediment resuspension probability and OM content. Pairwise t Student test was used to test differences in morphological traits between the two hydrophytes. Pearson correlation test was used to test the relationship between the biomass and the sedimentary OM content. Prior to analysis, all data were transformed as *log (x+1)*. Analyses were performed using R Program (R Development Core Team, 2017).

RESULTS

Prevailing stronger winds between November 2012 and November 2016 blew from the west-northwest; they also came from the north-east but with a minor velocity (Fig. 2). The daily mean wind speed was mainly bounded from 5 to 20 m s^{-1} (maximum 26.8 m s^{-1}, mean 9.1 m s^{-1}) with only 0.3% of wind-exempted days during the whole investigation period. The resuspension probability reflected a huge range of wave exposure (Fig. 2), with the eastern part of lakes presenting a higher probability of sediment resuspension than the western part.

The distribution of sedimentary OM content varied according to the bathymetry of lakes (Fig. 2). Within each lake, an elevated spatial variability was observed, with fluffy sediments collected at the deep-sheltered bays and clear quartz sands at the shallow wind-exposed shores. On the whole, sedimentary features slightly varied across lakes' shores, with a sandy bottom characterized by a mean bulk density of 1.6±0.3 g cm^{-3} (range 0.9-2.3), a porosity of 50±20% (20-98), a water content of 36.1±24.4% (13-93), and OM content of 9.8±18.5% as loss of ignition (LOI, 0.1-85.7) (overall n=723). Sedimentary OM was significantly dependent on the resuspension probability ($F_{1,518}$, R^2=0.13, P<0.001).

In 2014, a total of 21 and 82 sonar recordings were performed, for HOU and LAC lakes respectively. In 2015, a total of 41 and 35 sonar recordings were performed, for CAZ and PAR lakes respectively. Some lake areas were not prospected by echo-sounding because no dense stands were observed nearby during the field campaigns. As a consequence, low biomass values (<50 g_{DW} m^{-2}), corresponding to sparse shoots, were not included in the distribution maps neither in the whole-lake biomass

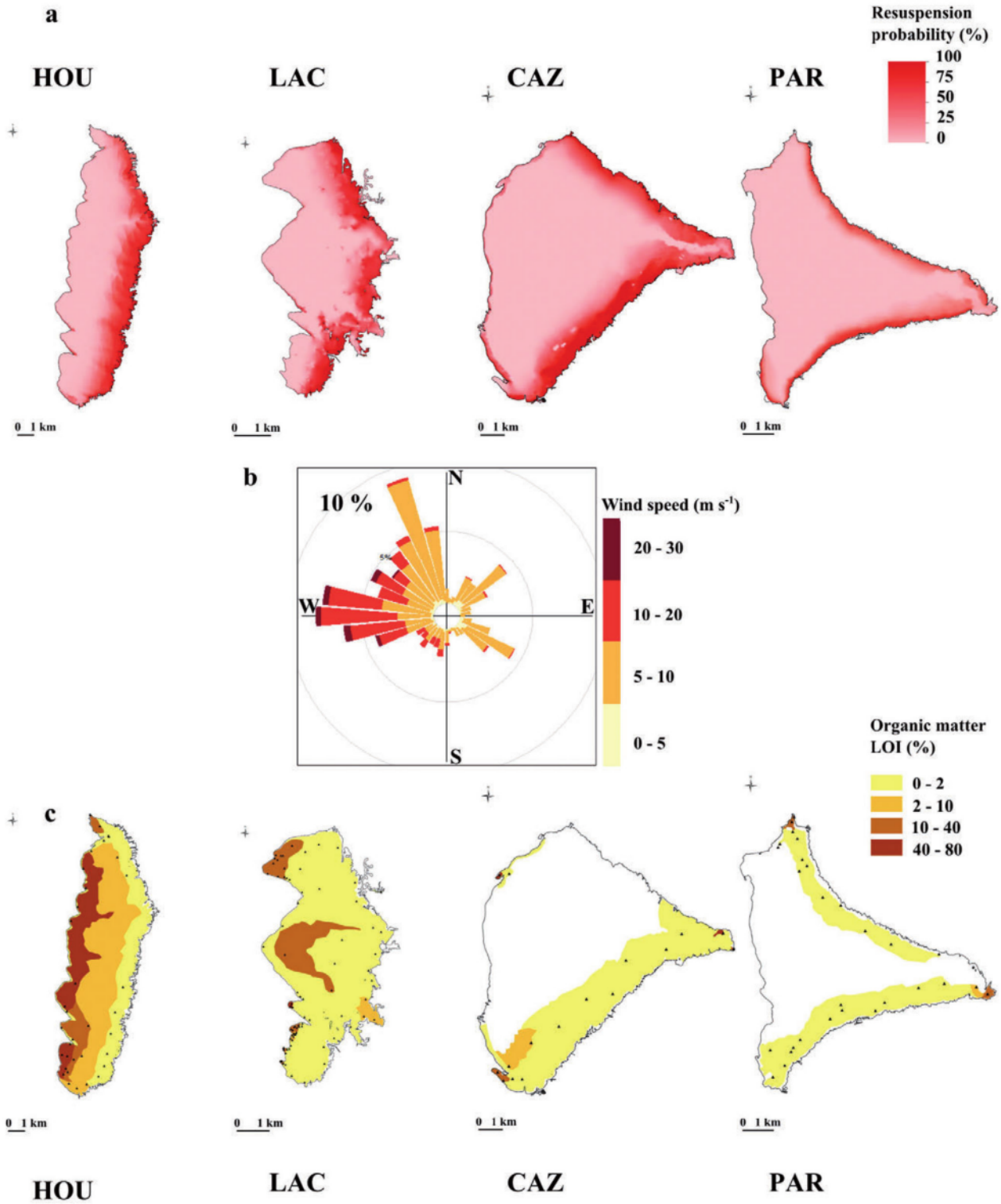


Fig. 2. a) Sediment resuspension probability (0-100%) calculated for the period November 2012-November 2016 in French Atlantic Lakes. b) Windrose elaborated from wind speed daily values for the period November 2012-November 2016. c) Organic matter maps of French Atlantic Lakes obtained in 2014 (HOU and LAC) and 2015 (CAZ and PAR). Triangles indicate sediment collection sites.

assessment for precaution. Whole-lake biomass estimations (2014-2015) were based upon a total of 7, 70, 7 and 15 biomass samplings, for HOU, LAC, CAZ and PAR respectively. Dense stands of both *E. densa* and *L. major* were found in LAC and PAR lakes on extended surfaces (about 7 and 13% of the lake surface, respectively), whereas restricted vegetated areas were observed in HOU and CAZ lakes, and only by *L. major* (Tab. 1 and Fig. 3). Both LAC and PAR presented the highest biomass values and coverage for both hydrophytes. Given the presence of only *L. major* in HOU and CAZ, and given the low occurrence of dense stands in those lakes, we decided to analyse vegetation data and to show results only for LAC and PAR in the next part of this study.

On the whole, the minimum plant colonization depth was 0.4 m, with sparse shoots found at a maximum of 8 m in LAC. At the lake scale, dense vegetated stands (monospecific + mixed stands) were mainly located at intermediate depths, from 1 to 5 m, with 72% of vegetated grid cells located between 2 and 4 m deep (Fig. 4). The main proportion of dense stands (87% of vegetated grid cells) was located in areas with sediment resuspension probability minor than 25%. When considering monospecific stands only, it appeared that 2.5-3.5 m was the optimal depth for the development of *E. densa* stands, while *L. major* seemed to cover indistinctively a large zone situated between 2 and 4 m. In addition, the maximum depth for *L. major* dense stands was 1 m greater than for mono-

Tab. 1. Lakes features (http://adour-garonne.eaufrance.fr) and colonized surfaces (expressed in km²) and biomass (expressed in tons) by aquatic weeds in French Atlantic Lakes. Total biomass for each lake is calculated on dense stand surfaces only.

	Unit	HOU	LAC	CAZ	AR
Lake surface	km²	57.6	16.2	48.9	31.9
Mean and max depth	m	4, 15	2, 7	9, 24	7, 22
Secchi depth	m	2.1±0.2	1.9±0.2	4.6±0.7	2.3±0.8
Sparse shoots ($1<x<50$ g_{DW} m^{-2})	km²	0.55	1.36	0.15	2.31
Dense stands ($x>50$ g_{DW} m^{-2})	km²	0.94	1.19	0.17	4.17
L. major monospecific stands	km²	0.94	0.37	0.17	0.81
	tons	200	47	45	41
E. densa monospecific stands	km²	0.00	0.57	0.00	0.95
	tons	0	270	0	932
Mixed stands	km²	0.00	0.25	0.00	2.41
	tons	0	83	0	1812

HOU, Lake Carcans-Hourtin; LAC, Lake Lacanau; CAZ, Lake Cazaux-Sanguinet; PAR, Lake Parentis-Biscarrosse.

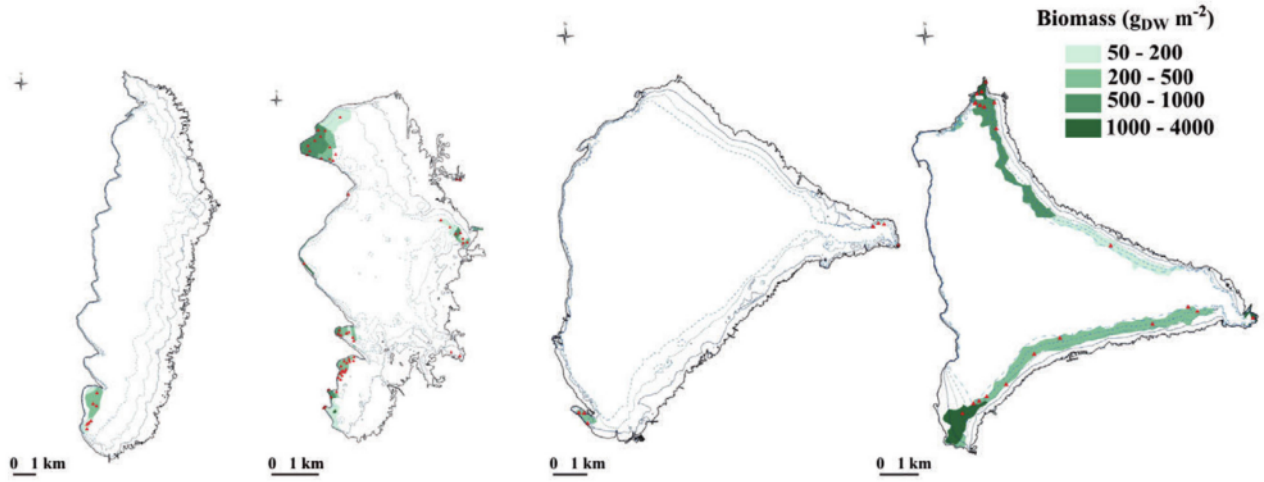


Fig. 3. Distribution and biomass maps of aquatic weeds (*E. densa* and *L. major*) obtained by echo-sounding and biomass harvesting in 2014 (HOU and LAC) and 2015 (CAZ and PAR). Triangles indicate biomass harvesting sites; isobaths are reported until 3 m deep.

specific *E. densa* stands. With regards to sediment resuspension, the distribution of monospecific *E. densa* stands linearly decreased with the increase of the exposition to water movement, whereas *L. major* seemed to be less affected by resuspension. Hydrophyte biomass and sedimentary OM content appeared positively correlated at all lakes but one (r Pearson=0.62, 0.53 and 0.54 for HOU, LAC and CAZ, respectively; PAR = not significant).

Biomass, shoot density and morphological traits varied across lakes and species (Tab. 2); *E. densa* showed significantly higher values than *L. major* for all parameters at both LAC and PAR lakes (*t*-test, P<0.001), except

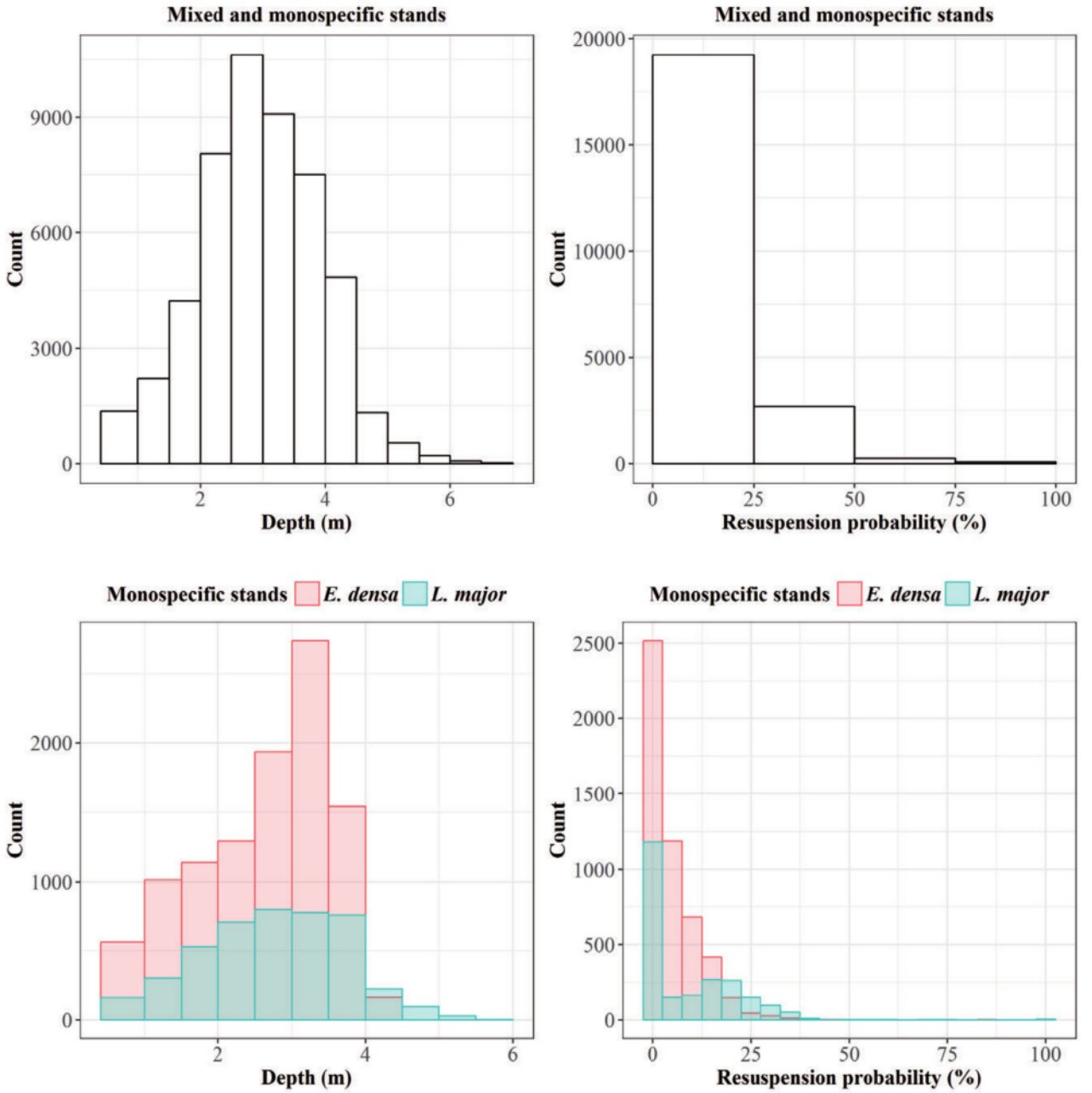


Fig. 4. Occurrence of dense mixed and monospecific stands of two aquatic weeds (*L. major* and *E. densa*) according to the depth (*n*=50,029, on the top left) and resuspension probability (*n*=22,246, on the top right); occurrence of dense monospecific stands according to the species, the depth (*n*=14,769, on the bottom left) and resuspension probability (*n*=7381, on the bottom right). Count is based on the occurrence of grid cells corresponding to dense vegetated stands.

for shoot density at PAR lake. The occurrence of one hydrophyte at elevated density or biomass was inversely correlated to the occurrence of the other one (Fig. 5). Morphological traits in function of sediment resuspension showed different patterns according to the species and the lake (Fig. 6). The influence of resuspension was however not systematic, with many cases where morphological traits were not affected at all. No significant relationship between R:S and resuspension probability was pointed out except in LAC for *L. major*. In the same way, roots

Tab. 2. Biomass, shoot density and morphological traits measured on *Lagaroshiphon major* (*L. major*) and *Egeria densa* (*E. densa*) colonizing French Atlantic Lakes. Mean values ±SD, range values and number of replicates (in square brackets) are reported.

Lake		Biomass (g_{DW} m^{-2})	Shoot density (shoots m^{-2})	RAM (stems $shoot^{-1}$)	RAM (roots $shoot^{-1}$)	MSL (cm)	MRL (cm)	R:S
HOU	*L. major*	149±102 [7]	-	-	-	72±27 [70]	-	0.01±0.01 [7]
		(88–375)	-	-	-	(32–148)	-	(0.01–0.02)
	E. densa	0	0	0	0	0	0	0
		0	0	0	0	0	0	0
LAC	*L. major*	154±135 [45]	98±46 [32]	2±1 [8]	11±4 [8]	64±28 [202]	33±7 [8]	0.10±0.09 [40]
		(1–1060)	(14–141)	(1–3)	(5–17)	(10–180)	(24–46)	(0.02–0.27)
	E. densa	470±376 [76]	189±136 [39]	5±3 [132]	16±11 [116]	102±38 [367]	65±16 [116]	0.13±0.22 [69]
		(3–1989)	(42–594)	(1–15)	(2–56)	(8–236)	(27–98)	(0.01–0.50)
CAZ	*L. major*	154±106 [7]	38±21 [7]	3±1 [13]	14±10 [13]	73±22 [13]	35±8 [13]	0.08±0.05 [7]
		(6–337)	(14–71)	(1–4)	(5–38)	(43–112)	(25–57)	(0.01–0.14)
	E. densa	0	0	0	0	0	0	0
		0	0	0	0	0	0	0
PAR	*L. major*	562±559 [22]	84±50 [17]	3±1 [36]	10±7 [21]	137±54 [51]	29±11 [22]	0.03±0.02 [16]
		(1–1505)	(14–184)	(1–5)	(3–39)	(43–255)	(8–57)	(0.01–0.08)
	E. densa	1942±1820 [35]	127±102 [32]	4±3 [133]	16±14 [64]	205±65 [119]	52±22 [76]	0.06±0.04 [32]
		(6–6177)	(14–340)	(1–17)	(1–77)	(41–321)	(9–102)	(0.01–0.09)

RAM, ramifications; MSL, max stem length; MRL, max root length; R:S, root to shoot ration; HOU, Lake Carcans-Hourtin; LAC, Lake Lacanau; CAZ, Lake Cazaux-Sanguinet; PAR, Lake Parentis-Biscarrosse.

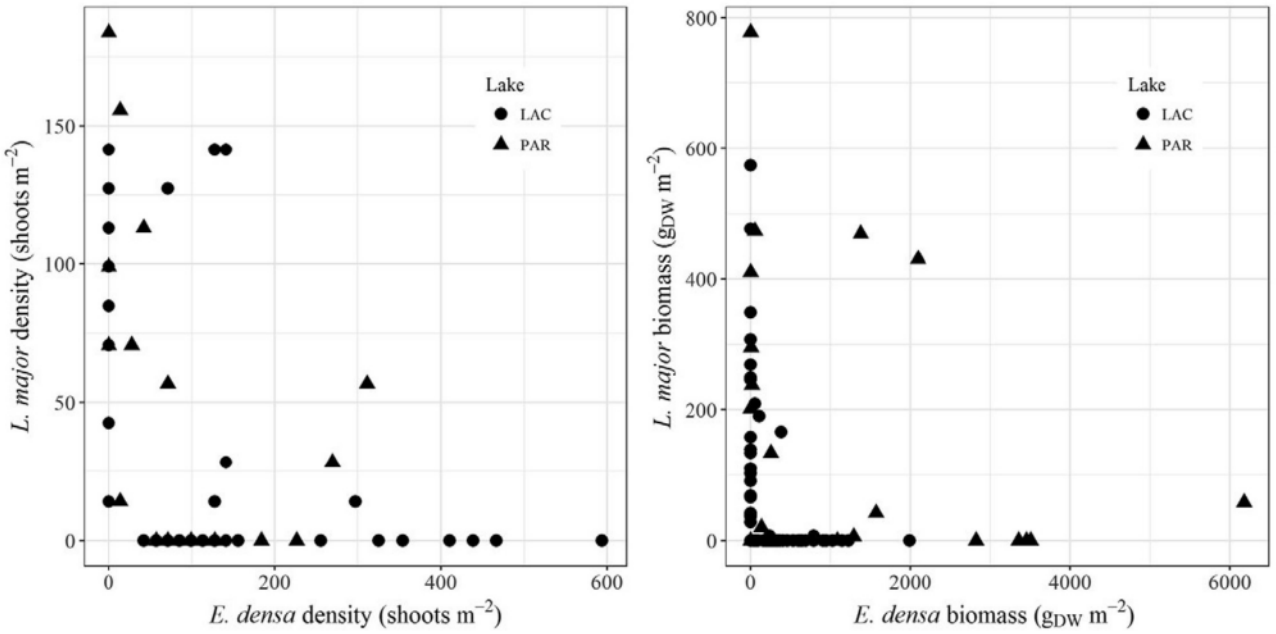


Fig. 5. Relation between the density (on the left) and the biomass (on the right) of the two hydrophytes *L. major* and *E. densa*.

length significantly decreased in PAR for *E. densa* when resuspension probability increased ($F_{1,74}$, R^2=0.12, P<0.01). No significant relationship was evidenced between density and resuspension probability at all lakes. The parameter appearing to best respond to the impact of sediment resuspension was the maximum stem length, which was significantly higher for both species in PAR, while it was not correlated for *L. major* in LAC.

DISCUSSION

Plant distribution

This study documents the massive presence of two rooted aquatic weeds in French Atlantic Lakes. *E. densa* and *L. major* formed extensive dense stands (up to 4.17 km^2), with standing crops varying from 45 to 2785 tons of dry biomass per lake (from 0.05 to 6.18 kg_{DW} m^{-2}), which covered from 1.6 to 13.0% of the total surface of the lakes. In many areas, plant biomass and vegetated patches largely overpassed values reported for invasive free-floating plants (up to 2.5 kg_{DW} m^{-2} and 2 km^2) (Center and Spencer, 1981; Nieder *et al.*, 2004). Though echosounding surveys did not allow prospecting the full lake surface, it resulted to be a reliable method for delimiting the stand boundaries (Wells *et al.*, 1997; Zajac, 2008). We acknowledge that some portions of the lakes where sparse shoots exist could not be included in this survey; for this reason, the lake-scaled biomass estimation only refers to dense stands. Also, interannual variability in biomass might have affected our evaluation; anyway, our results highlight the magnitude of the plant colonization and constitute a first biomass assessment.

When looking at the comparison between the two hydrophytes, *E. densa* appeared to be a major potential threat when compared to *L. major*, both in terms of biomass and density. Indeed, while *L. major* maximum stem length and biomass resulted similar or even lower than those reported in other studies and other sites (Clayton, 1982; Dutartre and Oyarzabal, 1993; Wells *et al.*, 1997; Bickel and Closs, 2008), the opposite happened for *E. densa* biomass, which reached much higher values (maximum 6.2 kg_{DW} m^{-2} in PAR) than those reported in tropical waters (maximum 0.5 kg_{DW} m^{-2} and 1.2 kg_{DW} m^{-2} in South-American reservoirs) (Pelicice *et al.*, 2005; Carrillo *et al.*, 2006).

Both *L. major* and *E. densa* appeared to be able to colonize the whole range of depth in French Atlantic Lakes, until 8 m deep for sparse shoots, corresponding to the maximum depths observed in tropical and not light-limited environments (Coffey and Wah, 1988; Carrillo *et al.*, 2006). Dense stands however preferentially developed between 2 and 4 m deep, showing a possible interplay between light availability and hydrodynamics preferences. Indeed, the majority of the dense stands were located at low sediment resuspension areas, which indicates that calm waters constitute a preferential habitat for dense mats development. However, even areas characterized by low to medium sediment resuspension (10-45%) were colonized by an elevated plant density.

The depth zonation of the two hydrophytes did not result as distinct as in other studies on native species, which showed that different species of *Potamogeton* can occupy distinct colonization depth within one lake (Lehmann *et al.*, 1997). Nevertheless, our survey showed that the two hydrophytes rarely occur together at elevated biomass or density. On the whole, our results show that *E. densa* and *L. major* prefer deep-sheltered areas in Atlantic shallow lakes, with a tendency for *L. major* to colonize deeper and more exposed areas than *E. densa*. This result is in line to

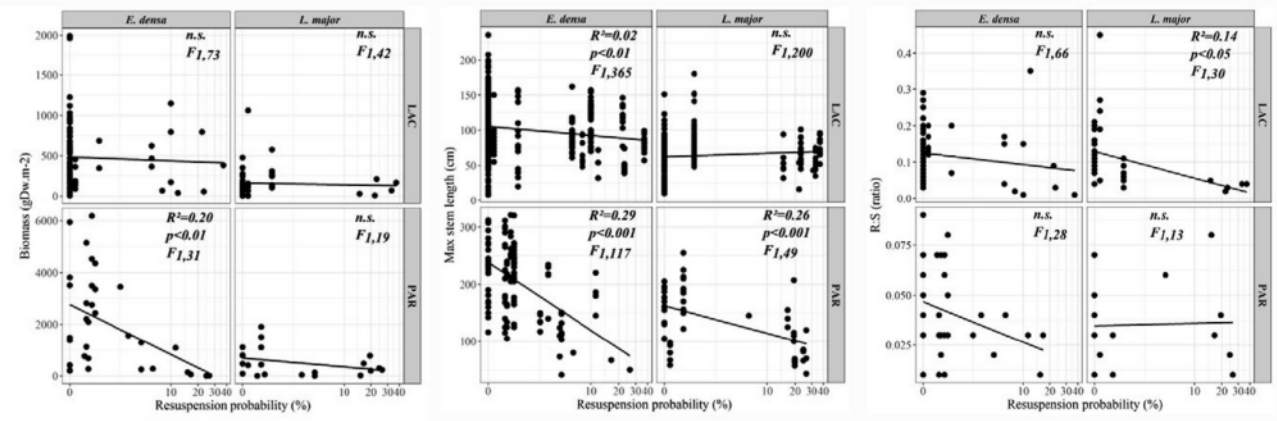


Fig. 6. Relation between the biomass (on the left), maximum stem length (on the middle) and root to shoot ratio (on the right) of the two hydrophytes *L. major* and *E. densa*.

what Ellawala *et al.* (2011) and Riis *et al.* (2012) found in experimental conditions and highlights a species-specific response to hydrodynamic forces.

Plants morphological traits and hydrodynamics

Both *E. densa* and *L. major* produce dense canopies with long stems (maximum 321 cm for *E. densa* in PAR), which drag at the water surface during summer period. This type of vegetative development could reduce wave tolerance, increasing plant breakage and morphology modifications, unlike meadow-forming species which lie closer to the sediment surface when the current velocity is elevated (Koch, 2001). The response of morphological traits to sediment resuspension here reported matches indeed with investigations previously carried out on *E. densa* (Ellawala *et al.*, 2011) and other hydrophytes such as *Myriophyllum spicatum* L. (Strand and Weisner, 2001) and *Vallisneria spiralis* L. (Doyle, 2001) in experimental conditions. Anyway, the relationships we found were not systematic and often lake-dependent and species-specific. These results in general did not confirm our initial hypotheses. An increase of the root length would have been expected with the increase of sediment resuspension, as a phenotypic adaptation for assuring a better anchorage to the plant. Other studies report that belowground biomass plasticity according to wave exposure and sediment granulometry has been found to be often inconsistent (Koch, 2001). Moreover, no relationship was observed in some morphological traits such as the number of stems and roots per shoot. Different responses of the relationship traits-hydrodynamics can be attributable to the different lake sizes. PAR lake surface is two times larger than LAC; as a consequence, the fetch lengths are potentially higher in PAR than in LAC. The orbital velocity of waves is function of the wind direction and velocity, and also depends on the fetch length required to calculate the wave height, length and period (Rohweder *et al.*, 2012). Even if the resuspension probability is always binary (1 = resuspension, or 0 = no resuspension) and identifies the occurrence of a disturbance, it does not give the intensity of the force induced by waves. Wave disturbance in PAR has probably a more important impact on plant morphological features, as reported by some authors for large lakes (Schneider *et al.*, 2015; Schutten *et al.*, 2004). In further research, it would be thus interesting to include the maximum orbital velocity in the model.

Aquatic weeds as species engineers

Our research highlights the importance that dense vegetated stands take on in shallow lakes productivity. French Atlantic Lakes are characterized by slow-growing vegetation typical of acidic conditions and by low pelagic production (Cellamare *et al.*, 2012; Ribaudo *et al.*, 2017). If we assume a carbon content of 39.5% in plant tissues (Carvalho *et al.*, 2005) and consider the total measured biomass and the colonized surface on the four lakes, we can estimate that those two hydrophytes may fix from 84 to 264 g C m^{-2} (for HOU and PAR lakes, respectively). This value is comparable to the C sequestration capacity of other hydrophytes of the same lakes (Ribaudo *et al.*, 2017), yet the proportion of vegetated areas is much different. Indeed, when considering the colonized areas by *E. densa* and *L. major*, we can estimate a productivity ranging between 18 and 1100 tons of C $lake^{-1}$ at their standing crop (for CAZ and PAR lakes, respectively). This budget lacks, however, of the assessment of the carbon release due to respiration processes in dense vegetated stands at the lake scale. A definitive assessment of the net ecosystem metabolism would take into account the quota of carbon decomposed and released *in situ* at the senescence of the plants, that having potential cascading effects on local oxygenation and on the enhancement of anaerobic processes such as methanogenesis (Cunha-Santino and Bianchini, 2004; Carvalho *et al.*, 2005; Urban *et al.*, 2009; Ribaudo *et al.*, 2014).

E. densa and *L. major* are two rooted hydrophytes able to grow on a wide spectrum of substrata and depths (Riis *et al.*, 2010), commonly found on silty, mesotrophic sediments (Bini *et al.*, 1999; Martin and Coetzee, 2014; Matsui, 2014). As a consequence, we would not expect to find dense stands on very organic-poor sediments (<0.3% as LOI, at PAR lake). We can hypothesize that we are dealing with an initial phase of the settlement, where the barrier formed by elevated shoot densities possibly triggers a positive feedback on water flow decrease and favors fine particles sedimentation (Barko *et al.*, 1991; Madsen *et al.*, 2001). We found indeed a significant correlation between the quantity of biomass and the degree of OM content, that indicating an interaction between a substrate preference by the plant and the effect of the canopy on fine particles sedimentation. Here, the release of nutrients from fluffy sediments likely contributes to sustain plant growth under oligotrophic conditions (Anderson and Kalff, 1986; Bolpagni *et al.*, 2015). An aliquot of the organic matter produced in dense stands may be transferred to deeper layers of the lakes and support oxidative degradation (Siffedine *et al.*, 2011).

Implication for management purposes and biomonitoring

The recreational use of French Atlantic Lakes for touristic purposes has historically matched with a management aiming at a low environmental impact (Ghelardoni, 1990). Recently, negative human perception increased against aquatic weeds, due to a spread of lake's recreational uses (sealing, motor boating, hunting and fishing). Concurrently, those activities have a probable positive feedback on the

settlement of the two non-native hydrophytes through fragments dispersal (Bruckerhoff *et al.*, 2015). Management actions for removing biomass from harbours accounted for several tens of thousands euros between 2010 and 2015 (SIAEBVELG and Géolandes local authorities); those actions were, however, spatially restrained in order to limit negative impacts caused by nutrients regeneration from sediments (van Nes *et al.*, 2002).

CONCLUSIONS

Our study assesses the current distribution of two aquatic weeds in French Atlantic Lakes, that making easier for managers to plan harvesting interventions. In addition, as we highlighted the link between plant distribution and sediment resuspension, we alert to the risks induced by the creation of artificial calm-water zones (*e.g.*, marinas, harbours, canalizations) that could favour the onset of dense stands. Taking into account artificial hydromorphologic modifications would be convenient for improving biomonitoring approaches, which are at present focused on the detection of nutrient and organic pollution only (Kolada *et al.*, 2014). Our results could be also used to identify suitable areas for potential colonization by *E. densa*, which is still currently not present in two of the four lakes. Both lakes HOU and CAZ are highly vulnerable to be colonized by *E. densa* in the near future, due to their accessibility to human activities through the presence of public boat launches and some navigation ways linking the lakes. Beyond the capacity of predicting the occurrence of invasive organisms at a multiple-systems scale, we believe that it is now necessary to inform managers on the potential distribution of a likely new invasive plant at the local scale (*e.g.*, lake or a specific part of a lake) in order to help them in management decision.

ACKNOWLEDGMENTS

Authors sincerely thank A. Dutartre (Agence Régionale pour la Biodiversité Aquitaine), S. Morin and J. Rosebery for supporting the study. S. Moreira, A. Caro, T. Huguet, H. Guerreiro, A. Poli, J. Chabanne and J. Keller contributed to field and data treatment. We are thankful to Frank Quenault (SIAEBVELG) and Andoni Zuazo (Géolandes) for supplementary information on local plants management. This work was mainly funded by AEAG (Agence de l'Eau Adour-Garonne), by Irstea (Institut de Recherche Sciences et Technologies pour l'Environnement et l'Agriculture) and partly by the Conseil Régional Nouvelle Aquitaine within the AquaVIT and CLAQH projects. Wind data were provided by Météo France. All authors declare that they have no conflict of interest.

REFERENCES

Anderson MR, Kalff J, 1986. Regulation of submerged aquatic plant distribution in a uniform area of a weedbed. J. Ecol. 4:953-961.

Barko JW, Gunnison D, Carpenter SR, 1991. Sediment interactions with submersed macrophyte growth and community dynamics. Aquat. Bot. 41:41-65.

Barrat-Segretain MH, 2001. Biomass allocation in three macrophyte species in relation to the disturbance level of their habitat. Freshwater Biol. 46:935-945.

Bertrin V, Boutry S, Dutartre A, Lambert E, 2013. [Communautés de Characées des lacs médocains (Sud-Ouest de la France). Eléments d'écologie et de distribution].[Article in French]. Acta Bot. Gallica. 160:131-140.

Bickel TO, Closs GP, 2008. Fish distribution and diet in relation to the invasive macrophyte *Lagarosiphon major* in the littoral zone of Lake Dunstan, New Zealand. Ecol. Freshw. Fish. 17:10-19.

Bini LM, Thomaz SM, 2005. Prediction of *Egeria najas* and *Egeria densa* occurrence in a large subtropical reservoir (Itaipu Reservoir, Brazil-Paraguay). Aquat. Bot. 83: 227-238.

Bini LM, Thomaz SM, Murphy KJ, Camargo AF, 1999. Aquatic macrophyte distribution in relation to water and sediment conditions in the Itaipu Reservoir, Brazil. Hydrobiologia 415:147-154.

Bolpagni R, Laini A, Soana E, Tomaselli M, Nascimbene J, 2015. Growth performance of *Vallisneria spiralis* under oligotrophic conditions supports its potential invasiveness in mid-elevation freshwaters. Weed Res. 55:185-194.

Bornette G, Puijalon S, 2011. Response of aquatic plants to abiotic factors: a review. Aquat. Sci. 73:1-14.

Bruckerhoff L, Havel J, Knight S, 2015. Survival of invasive aquatic plants after air exposure and implications for dispersal by recreational boats. Hydrobiologia. 746:113-121.

Brundu G, 2015. Plant invaders in European and Mediterranean inland waters: profiles, distribution, and threats. Hydrobiologia 746:61-79.

Carrillo Y, Guarín A, Guillot G, 2006. Biomass distribution, growth and decay of *Egeria densa* in a tropical high-mountain reservoir (NEUSA, Colombia). Aquat. Bot. 85:7-15.

Carvalho P, Thomaz SM, Bini LM, 2005. Effects of temperature on decomposition of a potential nuisance species: the submerged aquatic macrophyte *Egeria najas* Planchon (Hydrocharitaceae). Braz. J. Biol. 65:51-60.

Celesti-Grapow L, Alessandrini A, Arrigoni PV *et al.*, 2010. Non-native flora of Italy: Species distribution and threats. Plant Biosyst. 144:12-28.

Cellamare M, Morin S, Coste M, Haury J, 2012. Ecological assessment of French Atlantic lakes based on phytoplankton, phytobenthos and macrophytes. Environ. Monit. Assess. 184:685-708.

Center TD, Spencer NR, 1981. The phenology and growth of water hyacinth (*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms) in a eutrophic north-central Florida lake. Aquat. Bot. 10:1-32.

Chambers PA, 1987. Nearshore occurrence of submersed aquatic macrophytes in relation to wave action. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 44:1666-1669.

Chambers PA, Prepas EE, Hamilton HR, Bothwell ML, 1991.

Current velocity and its effect on aquatic macrophytes in flowing waters. Ecol. Appl. 1:249-257.

Clayton JS, 1982. Effects of fluctuations in water level and growth of *Lagarosiphon major* on the aquatic vascular plants in Lake Rotoma, 1973-80. New Zeal. J. Mar. Fresh. 16:89-94.

Coffey B, Wah CK, 1988. Pressure inhibition of anchorage-root production in *Lagarosiphon major* (Ridl.) Moss: a possible determinant of its depth range. Aquat. Bot. 29:289-301.

Cunha-Santino MB, Bianchini Jr I, 2004. Oxygen uptake during mineralization of humic substances from Infernão Lagoon (São Paulo, Brazil). Braz. J. Biol. 64:583-590.

Doyle RD, 2001. Effects of waves on the early growth of *Vallisneria americana*. Freshwater Biol. 46:389-397.

Dutartre A, Capdevielle P, 1982. [Répartition actuelle de quelques végétaux vasculaires aquatiques introduits dans le Sud-Ouest de la France].[Article in French], p. 390-393. In: J.J. Symoens, S.S. Hooper and P. Compère (eds.), Studies on Aquatic vascular plants. Royal Botanical Society of Belgium.

Dutartre A, Oyarzabal J, 1993. [Gestion des plantes aquatiques dans les lacs et les étangs landais].[Article in French]. Hydroécol. Appl. 5:43-60.

Dutartre A, Haury J, Jigorel A, 1999. Succession of *Egeria densa* in a drinking water reservoir in Morbihan (France), p. 243-247. In: J. Caffrey, P.R.F. Barrett, M.T. Ferreira, I.S. Moreira, K.J. Murphy and P.M. Wade (eds.), Biology, ecology and management of aquatic plants: Proceedings 10th Int. Symp. on Aquatic Weeds, European Weed Research Society.

Ellawala KC, Asaeda T, Kawamura K, 2011. The effect of flow turbulence on plant growth and several growth regulators in *Egeria densa* Planchon. Flora 206:1085-1091.

Foote AL, Kadlec JA, 1988. Effects of Wave Energy on Plant Establishment in Shallow Lacustrine Wetlands. J. Freshwater Ecol. 4:523-532.

Ghelardoni P, 1990. Tourist planning along the coast of Aquitaine, France, p. 191-197. In: P. Fabbri (ed.) Recreational uses of coastal areas. The Geojournal Library.

Hussner A, 2012. Alien aquatic plant species in European countries. Weed Res. 52:297-306.

Johnson JA, Newman RM, 2011. A comparison of two methods for sampling biomass of aquatic plants. J. Aquat. Plant Manage. 49:1-8.

Keddy PA, 1982. Quantifying within-lake gradients of wave energy: interrelationships of wave energy, substrate particle size and shoreline plants in axe lake, Ontario. Aquat. Bot. 14:41-58.

Koch EW, 2001. Beyond light: physical, geological, and geochemical parameters as possible submersed aquatic vegetation habitat requirements. Estuaries 24:1-17.

Kolada A, Willby N, Dudley B, Nõges P, Søndergaard M, Hellsten S, Mjelde M, Penning E, van Geest G, Bertrin V, Ecke F, Mäemets H, Karus K, 2014. The applicability of macrophyte compositional metrics for assessing eutrophication in European lakes. Ecol. Indic. 45:407-415.

Lehmann A, Castella E, Lachavanne JB, 1997. Morphological traits and spatial heterogeneity of aquatic plants along sediment and depth gradients, Lake Geneva, Switzerland. Aquat. Bot. 55:281-299.

Madsen JD, Chambers PA, James WF, Koch EW, Westlake DF, 2001. The interaction between water movement, sediment dynamics and submersed macrophytes. Hydrobiologia 444:71-84.

Martin GD, Coetzee JA, 2014. Competition between two aquatic macrophytes, *Lagarosiphon major* (Ridley) Moss (Hydrocharitaceae) and *Myriophyllum spicatum* Linnaeus (Haloragaceae) as influenced by substrate sediment and nutrients. Aquat. Bot. 114:1-11.

Matsui A, 2014. Relationship between distribution and bottom sediment of submerged macrophytes in the Seta River, Shiga Prefecture, Japan. Landsc. Ecol. Eng. 10:109-113.

Nieder WC, Barnaba E, Findlay SE, Hoskins S, Holochuck N, Blair EA, 2004. Distribution and abundance of submerged aquatic vegetation and *Trapa natans* in the Hudson River Estuary. J. Coastal Res. 45:150-161.

Pelicice FM, Agostinho AA, Thomaz SM, 2005. Fish assemblages associated with *Egeria* in a tropical reservoir: investigating the effects of plant biomass and diel period. Acta Oecol. 27:9-16.

Puijalon S, Léna JP, Rivière N, Champagne JY, Rostan JC, Bornette G, 2008. Phenotypic plasticity in response to mechanical stress: hydrodynamic performance and fitness of four aquatic plant species. New Phytol. 177:907-917.

Redekop P, Hofstra D, Hussner A, 2016. *Elodea canadensis* shows a higher dispersal capacity via fragmentation than *Egeria densa* and *Lagarosiphon major*. Aquat. Bot. 130:45-49.

Ribaudo C, Bertrin V, Dutartre A, 2014. Dissolved gas and nutrient dynamics within an *Egeria densa* Planch. bed. Acta Bot. Gallica. 161:233-241.

Ribaudo C, Bertrin V, Jan G, Anschutz P, Abril G, 2017. Benthic production, respiration and methane oxidation in Lobelia dortmanna lawns. Hydrobiologia. 784:21-34.

Riis T, Hawes I, 2003. Effect of wave exposure on vegetation abundance, richness and depth distribution of shallow water plants in a New Zealand lake. Freshwater Biol. 48:75-87.

Riis T, Olesen B, Clayton JS, Lambertini C, Brix H, Sorrell BK, 2012. Growth and morphology in relation to temperature and light availability during the establishment of three invasive aquatic plant species. Aquat. Bot. 102:56-64.

Rohweder J, Rogala JT, Johnson BL, Anderson D, Clark S, Chamberlin F, Runyon K, 2012. Application of wind fetch and wave models for habitat rehabilitation and enhancement projects - 2012 Update. U.S. Geological Survey Open-File Report 2008-1200, 43pp.

Sand-Jensen K, 2003. Drag and reconfiguration of freshwater macrophytes. Freshwater Biol. 48:271-283.

Schneider B, Cunha ER, Marchese M, Thomaz SM, 2015. Explanatory variables associated with diversity and composition of aquatic macrophytes in a large subtropical river floodplain. Aquat. Bot. 121:67-75.

Schutten J, Dainty J, Davy A, 2004. Wave-induced hydraulic forces on submerged aquatic plants in shallow lakes. Ann. Bot. London. 93:333-341.

Schutten J, Dainty J, Davy A, 2005. Root anchorage and its significance for submerged plants in shallow lakes. J. Ecol. 93:556-571.

Sifeddine A, Meyers PA, Cordeiro RC *et al.*, 2011. Delivery and deposition of organic matter in surface sediments of Lagoa do Caçó (Brazil). J. Paleolimnol. 45:385-396.

Strand J, Weisner SB, 1996. Wave exposure related growth of epi-

phyton: implications for the distribution of submerged macrophytes in eutrophic lakes. Hydrobiologia 325:113-119.

Strand J, Weisner SB, 2001. Morphological plastic responses to water depth and wave exposure in an aquatic plant (*Myriophyllum spicatum*). J. Ecol. 89:166-175.

Tastet JP, Lalanne R, Maurin B, Dubos B, 2008. Geological and archaeological chronology of a late Holocene coastal enclosure: The Sanguinet lake (SW France). Geoarchaeology 23:131-149.

Urban RA, Titus JE, Zhu WX, 2009. Shading by an invasive macrophyte has cascading effects on sediment chemistry. Biol. Invasions 11:265-273.

Van Nes EH, Scheffer M, Van Den Berg MS, Coops H, 2002. Aquatic macrophytes: restore, eradicate or is there a compromise? Aquat. Bot. 72:387-403.

Wells RD, De Winton MD, Clayton JS, 1997. Successive macrophyte invasions within the submerged flora of Lake Tarawera, central North Island, New Zealand. New Zeal. J. Mar. Fresh. 31:449-459.

Yarrow M, Marin VIH, Finlayson M, Tironi A, Delgado LE, Fischer F, *et al.*, 2009. The ecology of *Egeria densa* Planchon (Liliopsida: Alismatales): A wetland ecosystem engineer. Rev. Chil. Hist. Nat. 82:299-313.

Zajac RN, 2008. Challenges in marine, soft-sediment benthoscape ecology. Landscape Ecol. 23:7-18.

Chapitre 4

Modèle de distribution potentielle des macrophytes fondé sur les variables physiques naturelles et anthropiques dans la zone de rives des lacs peu profonds

4.1 Introduction

Après s'être intéressés dans le chapitre précédent à deux hydrophytes qui se développent dans la zone littorale des lacs, les travaux de thèse se consacrent ici à l'ensemble du peuplement macrophytique à proximité des rives (*i.e.* grain *Secteur*). Avec la diminution de la profondeur, l'influence des vagues et de la pente des rives s'intensifie pour jouer un rôle clé dans la composition spécifique et la distribution des macrophytes aquatiques (Jupp et Spence 1977, Keddy 1983, Duarte et Kalff 1986, Riis et Hawes 2003). Ce rapprochement avec les rives induit également une proximité accrue avec les activités et usages anthropiques des lacs et de leur zone riveraine. Les altérations physiques liées à cette présence humaine en bordure des lacs sont majoritairement dues à l'urbanisation et aux activités récréatives, provoquant des modifications plus ou moins sévères de la morphologie des rives des lacs ainsi qu'à leur artificialisation (Liddle et Scorgie 1980, Bragg et al. 2003). Ces altérations peuvent avoir lieu dans l'eau (*e.g.* piétinement dans les zones de baignade), en bordure des eaux (*e.g.* renforcement des rives par enrochement) ou dans la zone riveraine (*e.g.* création, entretien et utilisation des haltes nautiques). Ces altérations anthropiques de l'hydromorphologie sont à l'origine d'une perte importante de biodiversité floristique et faunistique des rives des lacs (Schmieder 2004, Strayer et Findlay 2010).

Dans ce chapitre, la principale question de recherche porte sur la contribution respective des variables physiques naturelles et des altérations anthropiques de l'hydromorphologie de la zone de rives des lacs peu profonds, dans le déterminisme et la prédiction de l'occurrence et de la distribution des communautés de macrophytes. Les effets des vagues et de la profondeur (*i.e.* variables physiques naturelles) ayant été démontrés sur la végétation immergée dans la zone littorale (cf. chapitre 3), la première hypothèse de ce chapitre est que les activités humaines

(*i.e.* altérations anthropiques de l'hydromorphologie) jouent un rôle déterminant, au même titre que les variables physiques naturelles (*e.g.* pente, action des vagues), dans la constitution des patrons de distribution des communautés des macrophytes en fonction des caractéristiques morphologiques des espèces qui les caractérisent. La seconde hypothèse est qu'il est possible de construire un modèle prédictif de la distribution potentielle des plantes aquatiques, à partir des relations identifiées entre certaines variables physiques naturelles et anthropiques, et l'occurrence de communautés végétales. L'intégration dans le modèle de l'ensemble du peuplement macrophytique, faite de surcroît au grain relativement fin du *Secteur* de rives, constitue l'originalité de cette recherche. En effet, la prédiction de la distribution des plantes aquatiques est habituellement dédiée à un groupe particulier de plantes (*e.g.* les espèces exotiques) avec une approche à large échelle (*e.g.* l'échelle régionale) (Bini et Thomaz 2005, Boylen et al. 2006, Coetzee et al. 2009, Compton et al. 2012, Angradi et al. 2013, Tamayo et Olden 2014). Le principal objectif de ce chapitre est la production de cartes de distribution potentielle des plantes aquatiques, définies sur plusieurs centaines de tronçons longs de quelques dizaines de mètres de zone de rives, de manière à identifier les biotopes physiques favorables aux communautés de macrophytes de façon à soutenir les stratégies de gestion pour leur conservation, leur restauration ou leur régulation.

4.2 Article central : Prédiction de la distribution des macrophytes fondée sur les variables physiques et de leurs altérations d'origine anthropique

4.2.1 Approche méthodologique

Les méthodes, matériels et analyses utilisés dans ce chapitre sont détaillés dans le chapitre 2 Sites d'étude et méthodologies. Les recherches sont appliquées dans ce chapitre aux lacs de Carcans-Hourtin et de Lacanau pour lesquels des relevés de végétation aquatique ont été réalisés au grain du *Secteur* de rives en juillet 2011 (Bertrin et al. 2012). Ces relevés floristiques ont été compilés dans un système d'information géographique, puis associés aux relevés de terrain disponibles sur l'hydromorphologie (recensements des zones de baignade et des altérations anthropiques visibles des berges), à des données spatiales modélisées (pente des rives, exposition aux vagues et probabilité de remise en suspension des sédiments) ainsi qu'aux cartographies disponibles sur l'occupation du sol (CORINE Land Cover 2012). Dans un premier temps, une classification ascendante hiérarchique appliquée sur les données floristiques permet de regrouper les secteurs dont la composition spécifique et l'abondance relative en macrophytes sont proches (figure 4.1). Puis, une analyse des espèces indicatrices (Indval) est réalisée permettant d'identifier un ou plusieurs taxons-indicateurs pour chaque groupement hiérarchique. Les groupes ainsi déterminés sont ensuite confrontés aux variables physiques disponibles à l'aide d'une classification supervisée fondée sur des forêts d'arbres décisionnels (Random Forests). Ainsi l'importance de chaque paramètre physique dans l'occurrence et la distribution des différents groupes a pu être déterminée. Enfin, le modèle obtenu a permis de produire des cartes de distribution potentielle des différents groupes de secteurs de rives.

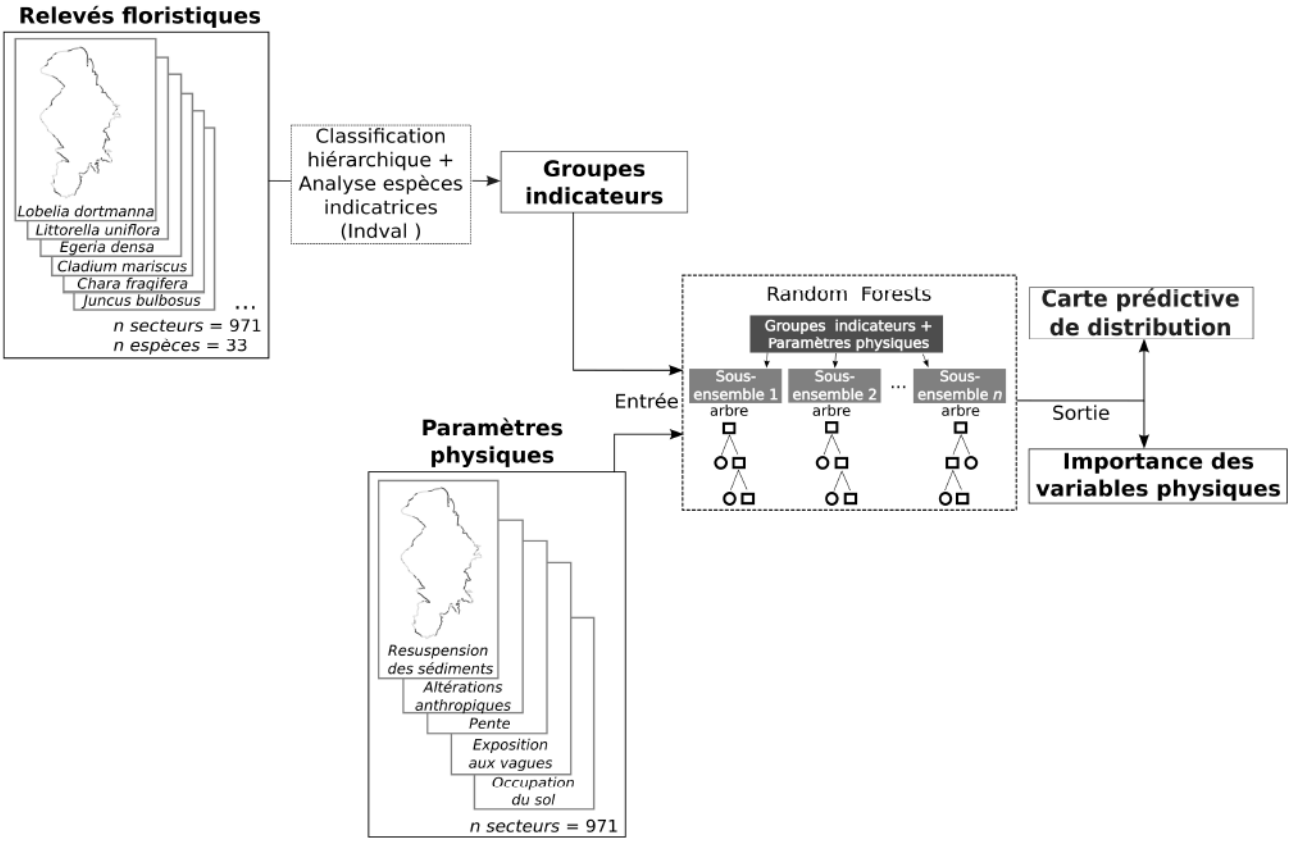


Figure 4.1 – Schéma simplifié de la méthode analytique pour la prédiction de la distribution des communautés de macrophytes

4.2.2 Principaux résultats

La flore aquatique a été étudiée le long de 971 secteurs, représentant environ 100 km de linéaire de rives parcourus principalement à pieds. Au total, 58 taxons ont été observés, les occurrences sont dominées par deux hélophytes *Phragmites australis* et *Schoenoplectus pungens* ainsi que par la macro-algue characée *Chara fragifera* (cf. annexes M et N). La classification hiérarchique et l'analyse des espèces indicatrices Indval ont permis d'identifier 8 groupes distincts. Parmi eux, 6 groupes sont associés à un ou plusieurs taxons-indicateurs (groupes *Potamogeton*, *Lobelia*, *Lagarosiphon*, *Cladium*, *Juncus* et *Egeria*), un groupe est associé à une combinaison de quatre groupes (*i.e.* végétation hétérogène, groupe *Mixed*) et un dernier groupe est caractérisé par l'absence totale de plantes (*i.e.* sol nu, groupe *Bare*). La distribution de ces groupes dans les lacs médocains est présentée dans les figures 4.2 et 4.3.

Les observations et modélisations des variables physiques indiquent qu'elles sont très hétérogènes d'un secteur à l'autre. Les pentes sont généralement faibles, excepté pour une quinzaine de secteurs situés à proximité des ports et de certaines anses isolées caractérisés par des pentes fortes. Les vents ont soufflé sans discontinuer durant la période où ils ont été considérés (2006-2011, *i.e.* 5 ans avant les relevés floristiques), majoritairement dans une direction nord-ouest, mais également nord-est dans un 1/5ème du temps. Plus d'une centaine de secteurs sont exposés aux vents dominants de manière suffisamment intense pour que le sédiment soit remis en suspension par les vagues tous les jours pendant 5 ans. Inversement, une cinquantaine de secteurs

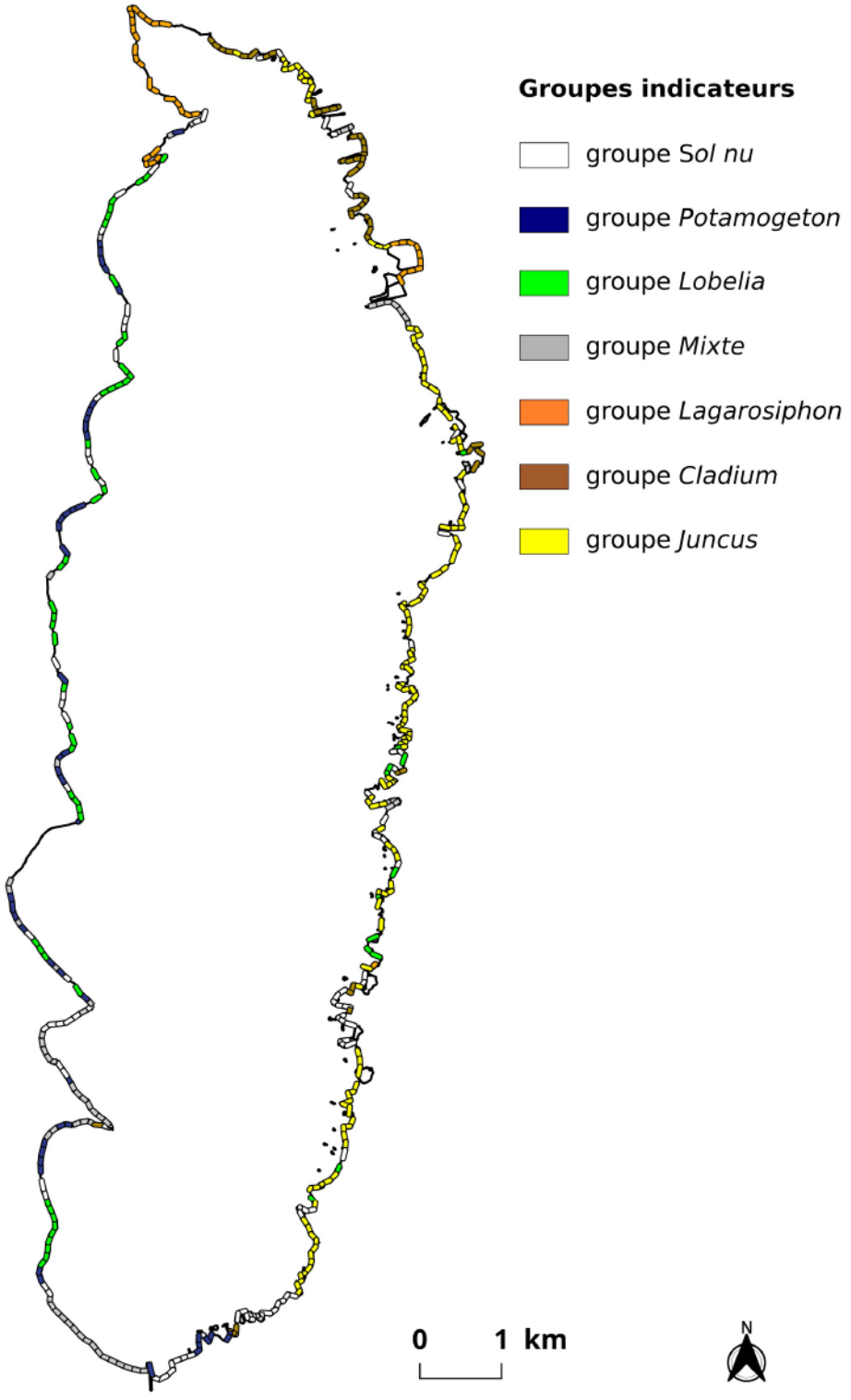


Figure 4.2 – Distribution des groupes de secteurs de rives et les taxons-indicateurs de ces groupes. Lac de Carcans-Hourtin (juillet 2011)

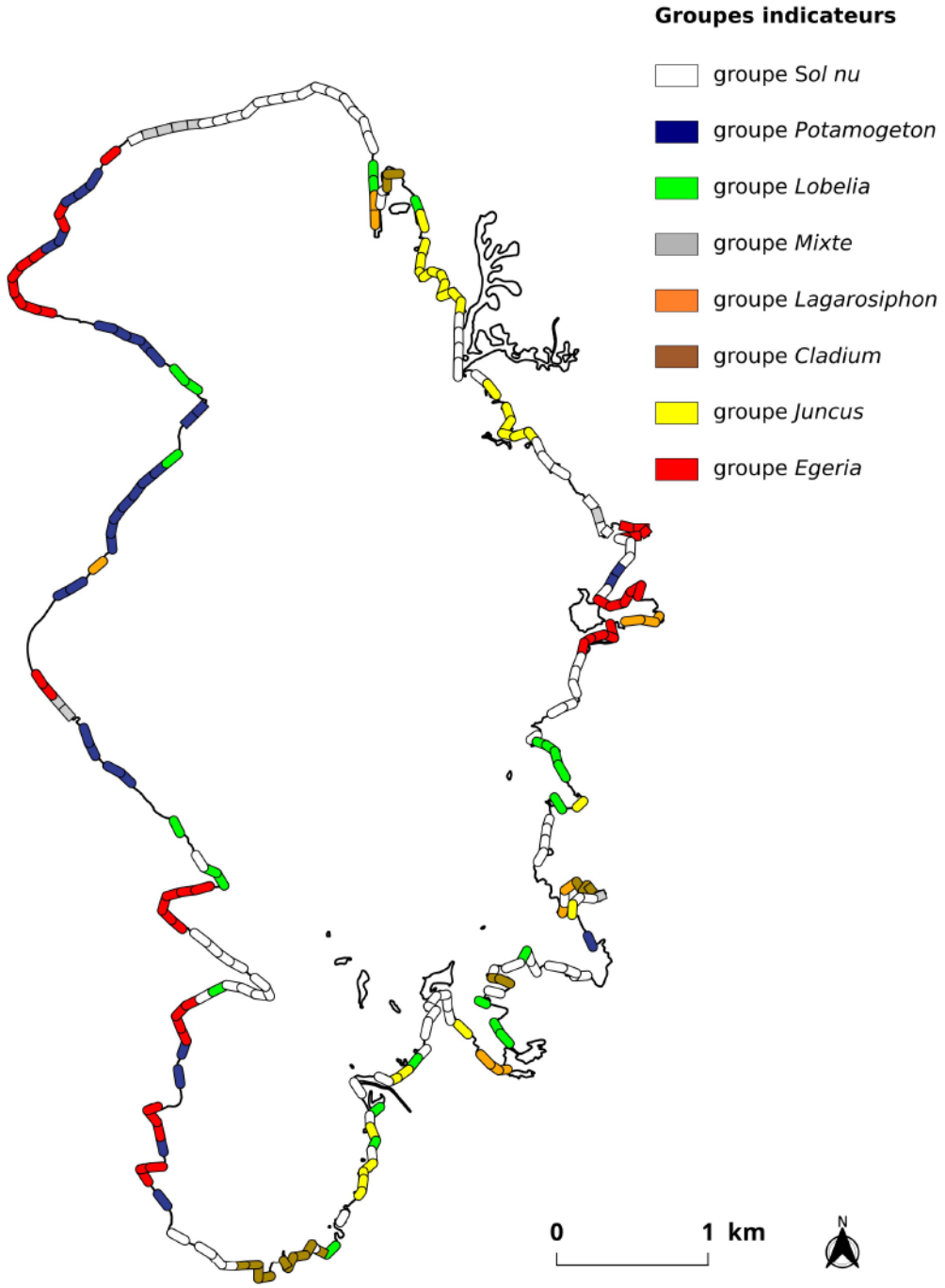


Figure 4.3 – Distribution des groupes de secteurs de rives et les taxons-indicateurs de ces groupes. Lac de Lacanau (juillet 2011)

est protégée de telle manière que le sédiment n'est jamais remis en suspension sur la période de vent prise en compte. Les principales altérations anthropiques des rives sont représentées par des zones d'érosion et de compactage du sol, et par l'installation de divers équipements (*e.g.* pontons, tonnes de chasse, haltes nautiques) qui interviennent ponctuellement sur les rives des lacs. Enfin, l'occupation du sol de la zone riveraine est majoritairement représentée par la forêt

et les zones humides.

Les analyses indiquent que la valeur prédictive des variables physiques naturelles est plus élevée que celle des altérations anthropiques de l'hydromorphologie dans la détermination de l'occurrence et de la distribution des différents groupes de secteurs de rives. L'action des vagues, traduite par la remise en suspension des sédiments, ainsi que la pente des rives semblent jouer un rôle prédominant dans la structuration de la distribution des macrophytes par rapport aux altérations anthropiques. Cependant, la présence des zones de baignade semble également avoir un impact important sur les habitats aquatiques des rives lacustres, en déterminant notamment l'absence totale de végétation macrophytique. Enfin, le modèle obtenu permet de produire des cartes de distribution potentielle des différentes communautés de macrophytes présents dans les lacs médocains. Ce modèle a identifié plusieurs dizaines de nouveaux secteurs potentiels pour les groupes *Lobelia* (65 secteurs supplémentaires), *Lagarosiphon* (50 secteurs supplémentaires) et *Egeria* (38 secteurs supplémentaires dont 3 secteurs prédits dans Carcans-Hourtin encore exempt de cette espèce). Dans ces nouveaux sites potentiels, au moins un individu (abondance relative égale à 1) de *Lobelia dortmanna*, *Lagarosiphon major* et *Egeria densa* est à ce jour déjà présent dans minimum un tiers des cas (sauf pour *E. densa* absente dans Carcans-Hourtin).

4.2.3 Conclusions

Dans cette étude, les paramètres physiques naturels des rives des lacs jouent un rôle plus important que les altérations anthropiques de l'hydromorphologie dans l'occurrence et la distribution des communautés de macrophytes aquatiques. La probabilité de remise en suspension des sédiments et la pente des rives s'avèrent être les paramètres les plus déterminants dans la composition et la distribution des assemblages d'espèces. L'analyse de la composition spécifique des taxons-indicateurs, à partir des formes de croissance des plantes notamment, a permis de déterminer des assemblages fonctionnels de plantes et de donner un sens écologique à la typologie de sites élaborée dans la classification hiérarchique. Ces assemblages ont été interprétés et validés au regard des gradients de variables physiques sur les secteurs. La communauté des isoetides est présente aussi bien dans les secteurs exposés aux vagues que dans ceux protégés des vagues. Cette communauté, représentée ici par *Lobelia dortmanna* et *Littorella uniflora*, comprend des plantes aux rosettes de feuilles courtes et rigides, ainsi que des racines profondes leur permettant de se maintenir dans les secteurs des lacs où l'hydrodynamique est forte. Le mouvement des vagues et la remise en suspension des sédiments permettent également de maintenir un taux d'oxygène important au niveau des racines et de réduire l'accumulation de matière organique dans les sédiments, éléments essentiels pour le développement et le maintien de ces espèces. Les sédiments des lacs étant généralement pauvres en matière organique (cf. chapitre 3), la zone de rives des lacs est potentiellement favorable dans son ensemble au développement des isoetides. L'action des vagues représente un atout supplémentaire pour le maintien des conditions favorables aux isoetides. Puis, dès que l'intensité des vagues s'atténue pour devenir nulle, et à partir du moment où les pentes des rives deviennent fortes, les biotopes des rives deviennent alors favorables aux plantes caulescentes, aux tiges linéaires feuillées longues et flexibles telles que les elodeides *Lagarosiphon major* et *Egeria densa*. Ces zones calmes, devenant profondes rapidement, préservent ces plantes immergées et enracinées contre la casse des tiges, et favorisent également le dépôt de matière organique favorisant ainsi la disponibilité en nutriments dans les sédiments.

Cette étude indique également le lien fort entre l'absence totale de végétation et la présence des zones de baignade. Celles-ci sont dispersées de façon sporadique le long du linéaire des lacs et ne se limitent pas *stricto sensu* aux zones où la baignade est surveillée. Le piétinement est très probablement la cause de l'absence de plantes comme l'ont démontrées de nombreuses études par le passé. Or, les variables physiques qui caractérisent ces zones de baignade (hydrodynamique, pente des rives) sont également favorables au développement des espèces patrimoniales qui constituent la communauté des isoetides. De même, les résultats indiquent que l'artificialisation des berges est défavorable aux isoetides, tandis que les espèces exotiques semblent être moins sensibles à ces altérations physiques des biotopes lacustres.



Figure 4.4 – Exemples d'altérations anthropiques de l'hydromorphologie des rives des lacs susceptibles d'avoir un impact fort sur la régression des espèces végétales patrimoniales, sur la progression des espèces exotiques, voire sur l'absence totale de végétation aquatique (photos : V. Bertrin)

Les cartes prédictives de la distribution potentielle des communautés de macrophytes font le lien entre des observations acquises sur le terrain et des données environnementales calculées à l'aide d'outils informatiques, dans le but d'aider à orienter certaines stratégies de gestion. Cette méthodologie pourrait être appliquée aux autres lacs peu profonds. En effet, la détection précoce du développement de certaines espèces dans des secteurs précis des lacs, peut s'avérer être un outil efficace dans le contrôle de la dispersion des espèces exotiques par exemple. Ceci est particulièrement le cas pour *Egeria densa* encore non observée à ce jour dans le lac de Carcans-Hourtin. Une surveillance régulière ciblée dans les zones favorables à cette communauté de plantes, accompagnée par des actions rapides et localisées quand les plantes sont repérées, peuvent limiter la mise en œuvre de modes de régulation mécanique des plantes beaucoup plus coûteux économiquement et écologiquement une fois les herbiers denses présents. De même, les cartes produites ici peuvent permettre d'identifier à grain relativement fin les sites

favorables à la conservation et à la restauration de la communautés d'isoetides, espèces rares et protégées, endémiques pour certaines, et participer ainsi au maintient, voire à l'amélioration, de la biodiversité végétale dans la zone de rives des lacs peu profonds.

4.2.4 Prediction of macrophyte distribution : The role of natural versus anthropogenic physical disturbances

DOI: 10.1111/avsc.12378

Applied Vegetation Science IAVS

Prediction of macrophyte distribution: The role of natural versus anthropogenic physical disturbances

Vincent Bertrin[1] | Sébastien Boutry[1] | Didier Alard[2] | Jacques Haury[3] | Gwilherm Jan[1] | Sylvia Moreira[1] | Cristina Ribaudo[1,4]

[1]UR EABX, Irstea, Cestas, France

[2]UMR1202 BIOGECO, INRA, University of Bordeaux, Pessac, France

[3]Department of Ecology, UMR ESE, AGROCAMPUS OUEST, Rennes Cedex, France

[4]ENSEGID, EA 4592 Géoressources & Environnement, Pessac, France

Correspondence
Vincent Bertrin, UR EABX, Irstea, Cestas, France.
Email: vincent.bertrin@irstea.fr

Abstract

Questions: Do natural and anthropogenic physical disturbances equally affect the distribution of aquatic plant communities? Can hydrodynamic and geomorphological features be used to predict the establishment of macrophyte communities at the shoreline scale?

Locations: Two large, shallow lakes, southwest France.

Methods: Based on field observations (vegetation occurrence and anthropogenic modifications of the shore) and data generated by a geographic information system (wave exposure, wave-induced sediment re-suspension, slope and land cover), we defined sites and community groups using cluster and indicator species analyses. The groups were then analysed by means of a statistical classifier (Random Forest). These different steps in data treatment enabled us to characterize the importance of each physical factor in determining macrophyte occurrence and distribution. As a result, a predictive map to forecast aquatic plant distribution at the shoreline scale was obtained.

Results: Anthropogenic disturbances were less important parameters than natural physical variables in structuring the distribution of lakeshore macrophytes. Within natural factors, wave-induced sediment re-suspension and slope had the most impact; nevertheless, the presence of swimming areas seemed to have a strong impact on aquatic habitats, being correlated with the total absence of aquatic vegetation. The predictive map obtained through the model spatially defined the position and occurrence of suitable sites for the settlement of both invasive and rare and endangered species.

Conclusions: In this study, natural disturbances play a major role in structuring aquatic plant distribution over physical anthropogenic factors. The model contributes to improving knowledge on plant communities with respect to local hydrodynamic and morphological features of lakeshores. Furthermore, the model provides a predictive map as a useful tool for the management of aquatic vegetation in temperate shallow lakes.

KEYWORDS

aquatic weeds, distribution model, hydromorphological alteration, isoetids, lakeshore zone, softwater lakes, variable importance, vegetation management, wave action

A | INTRODUCTION

When compared to a lake's pelagic zone, the lakeshore area constitutes a significant hotspot of macrophyte biodiversity (Azzella, Bolpagni, & Oggioni, 2014; Schmieder, 2004; Strayer & Findlay, 2010). The vast assortment of aquatic macrophytes inhabiting lakeshores is a result of key interactions between ecological and hydrogeomorphological components (Lacoul & Freedman, 2006). Wave exposure affects species composition and richness of plant communities, as well as biomass, morphology and depth distribution of single species (Jupp & Spence, 1977; Riis & Hawes, 2003). Wave action can constitute a major disturbance for some aquatic plants when their resistance to breakage or uprooting is low. In addition, it can favour their substitution by other species (Schutten, Dainty, & Davy, 2004). Concomitantly, shore slope and light attenuation due to sediment re-suspension are structuring factors for rooted macrophyte communities at intermediate depths (Chambers, 1987; Duarte & Kalff, 1986; Van Zuidam & Peeters, 2015). Until now, studies exploring the effects of physical forces on macrophytes have generally been based on mesocosm approaches (Doyle, 2001) or on field data, focusing exclusively on a specific group of plants (Bertrin et al., 2017; Lehmann, Castella, & Lachavanne, 1997; Strand & Weisner, 2001).

Anthropogenic disturbances also affect lakeshore morphology through urbanization and recreational activities that lead to physical modification and artificialization of the shoreline (Bragg, Duck, Rowan, & Black, 2003). Water pollution and introduction of exotic species may arise from recreational activities and housing development (Ostendorp, Schmieder, & Jöhnk, 2004). Trampling related to swimming areas induces strong impacts on plant density, especially when concentrated in space and time (Liddle & Scorgie, 1980). These anthropogenic disturbances result in biodiversity loss, especially in the first meters of depth (Azzella et al., 2014; Schmieder, 2004).

Defining the distribution of lakeshore macrophytes and predicting their potential occurrence is a key step for planning habitat management strategies and biomonitoring (Bolpagni, Laini, & Azzella, 2016; Lodge et al., 2006). So far, forecasting has generally focused on one specific group (e.g., invasive plants) with a large-scale approach (e.g., at a regional scale) (Angradi et al., 2013; Bini & Thomaz, 2005; Boylen, Eichler, Bartkowski, & Shaver, 2006; Coetzee, Hill, & Schlange, 2009; Compton, De Winton, Leathwick, & Wadhwa, 2012; Tamayo & Olden, 2014). Still, when operating at field scale, it arises that management actions, such as invasive plant survey and control, need a finer degree of geographic precision than the regional or whole lake scale (Dutartre, Delarche, & Dulong, 1989). Management actions are also commonly oriented on protection and conservation issues in order, for instance, to preserve habitats for rare and endangered species such as isoetids (Szmeja 1994). However, species conservation should not only consider biotope protection (e.g., via mooring interdiction or nutrient loading control), but should also include a better understanding of the potential spread of other communities under favourable conditions. For instance, the increase of sedimentary organic matter is known to favour the substitution of isoetid communities by *Juncus bulbosus* in acidic freshwaters (Smolders, Lucassen, & Roelofs, 2002). Also, the creation of calm water areas with low wave-induced sediment re-suspension might favour the establishment of aquatic weeds (Bertrin et al., 2017). This is why it remains essential to define the habitat preferences of different plant communities at a given scale and ecological context.

In this study, we focused on the whole macrophyte community (including common species, aquatic weeds and rare and endangered species) of two large, shallow lakes to define which physical factors influenced their distribution at the lakeshore scale. In a previous study (Bertrin et al., 2017) we demonstrated that wave-induced sediment re-suspension, together with depth, are crucial for structuring the distribution of submerged vegetation in the offshore zones of lakes. In focusing on lakeshores, we recognize here that wind effects (i.e., natural disturbances) and lake morphometry should play a major role in driving shoreline macrophyte distribution as well. Nevertheless, we hypothesize that disturbances caused by human activities near the shoreline must also substantially impact the occurrence and distribution of aquatic plants. Second, we hypothesize that the link between plant distribution and natural/anthropic factors could be quantitatively used to predict the potential establishment of plant communities at the shoreline scale. Our approach is based on the combination of field observations (vegetation and disturbance factors) with data obtained from GIS-based calculations at a fine scale. Starting with a field data set, (1) we defined plant community groups using cluster and indicator species analyses, (2) we applied a machine learning technique to determine the importance of physical disturbances on aquatic plant occurrence, and (3), as a result of model-fitting function rollout, we produced management maps to predict potential sites for aquatic weeds establishment and reliable habitat conservation sites for endangered species.

B | METHODS

B.1 | Study area

About 15 natural lakes are located along the western French Atlantic coast between the Gironde estuary and the Pyrenees Mountains (Appendix S1). These shallow lakes originated ca 1,000 years ago through the obstruction of coastal rivers by littoral dunes (Tastet, Lalanne, Maurin, & Dubos, 2008). Among these lakes, Carcans-Hourtin (45°08′13.8"N, 1°06′55.1"W, 18 m above chart datum) and Lacanau (44°85′16.6"N, 1°07′09.3"W, 20 m above chart datum) are two of the largest (57.6 and 16.2 km², respectively); they are characterized by a shallow depth (mean depth < 4 m) and a sandy substrate. These lakes are connected via a channel, with Lacanau Lake receiving the water from Carcans-Hourtin Lake. Their trophic status is meso-eutrophic, with low alkalinity (<1 meq/L) and Ca^{2+} <15 mg/L (Cellamare, Morin, Coste, & Haury, 2012). Annual water level fluctuation is <1 m. The main anthropogenic uses of these lakes are recreational activities such as boating, bathing, hunting and angling.

B.2 | Macrophyte survey

Macrophyte distribution, occurrence and abundance were investigated in the Carcans-Hourtin and Lacanau Lakes from Jun to Jul 2011, during the mean water level period. Aquatic, amphibious and helophytic plants visible to the naked eye were considered as macrophytes. Phanerogams, pteridophytes, bryophytes and algae were included in the survey, while fragmented and uprooted plants, as well as trees were excluded. Macrophyte taxa were determined at the species level (TAXREF v11.0, The French Taxonomic Repository, available at https://inpn.mnhn.fr) but sometimes limited to the genus level for early or late flowering plants (e.g., *Carex* spp., *Elatine* spp.). Surveys were conducted along the total perimeter of each lake, which had previously been divided into 100-m long sectors (Bertrin, Boutry, Dutartre, & Lambert, 2013; Dutartre et al., 1989). Boundaries for each sector were localized using a GPS unit. Aquatic vegetation was surveyed in 626 sectors in Carcans-Hourtin Lake and 345 sectors in Lacanau Lake. The study area was embedded between the shoreline at the water's edge, including the visible area wetted by waves at the upper limit of emergent plants on one side, and a maximum depth of 1 m corresponding to the shelf-break, where deep-water waves become shallow-water waves (hereafter called *lakeshore zone*; Figure 1). In the case of a very low slope, drastically increasing the width of the sector, the survey was restricted to a distance of 10 m from the shoreline. Field observations were mainly made on foot and sometimes by boat, when the shore was unattainable. Within each sector, a global survey of aquatic plants enabled us to set up a list of taxa, with the abundance of each taxon also recorded according to the 1 to-5 scale (Kohler, 1978). These data were collected into ArcGIS platform (v 10.2; Environmental Systems Research Institute (ESRI) Redlands, CA, US).

B.3 | Surveys and modelled inferences of physical disturbances

Lakeshore depth, slope, wave exposure, wave-induced sediment re-suspension, land cover and anthropogenic disturbances were

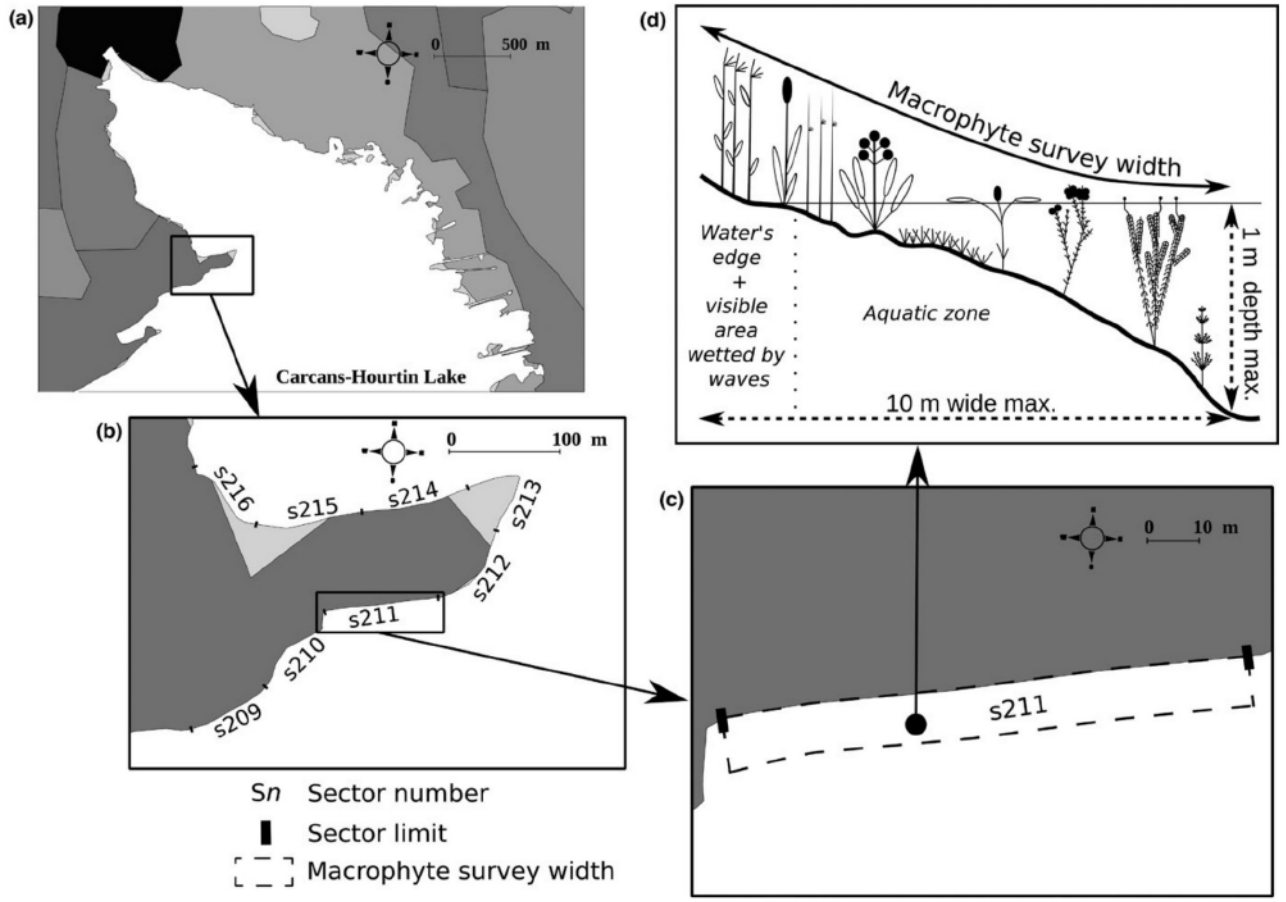


FIGURE 1 Surveys were conducted along the total perimeter of each lake, which had previously been divided into 100-m long sectors (a and b). Boundaries for each sector were localized using a GPS unit (c). The study area was embedded between the shoreline at the water's edge, including the visible area wetted by waves at the upper limit of emergent plants on one side, and a maximum depth of 1 m corresponding to the shelf-break, where deep-water waves become shallow-water waves (d). In the case of a very low slope, drastically increasing the width of the sector, the survey was restricted to a distance of 10 m from the shoreline. Within each sector, a global survey of aquatic plants enabled us to set up a list of taxa, with the abundance of each taxon also recorded according to the 1–5 scale (Kohler, 1978)

spatially characterized and measured in each sector. Data corresponded to the median of all raster cell values included in a 10-m wide buffer from the shoreline towards the open water (or inland for land cover). Collinearity between parameters was checked with the Pearson correlation coefficient as a similarity measure.

B.3.1 | Depth and slope

A rasterized georeferenced bathymetric map was provided by the Adour-Garonne Water Agency. Each open-water raster cell had a resolution of 17 m. It was used to calculate depth and slope for each cell. The slope (°) was calculated from the map using Surface and Slope Spatial Analyst toolbox in ArcGIS. In addition, it constituted the reference map for other computations given in this paper.

B.3.2 | Wave exposure and wave-induced sediment re-suspension

Wave exposure was calculated according to Keddy (1982) in order to identify which sectors were exposed to or sheltered from the wind, and therefore potentially to the waves. Measures of exposure used a fetch matrix (i.e., the distance over which waves can build up) and a wind data matrix (percentage frequency and mean velocity). We calculated the fetch on the grid cells for each wind compass direction (10–360°, in 10° increments), as described in the Wind Fetch Model (Rohweder et al., 2012), by means of ArcGIS. One measure of exposure was calculated for each grid cell over 36 compass wind directions according to a fetch matrix. A cell's final exposure is given by the sum of values calculated for all of the compass directions. Keddy (1982) suggested that exposure should be treated as a dimensionless measure, because unit (km^2/hr) is not relevant to describe the size of waves arriving on a shore, integrated over a particular time period.

Wave-induced sediment re-suspension was calculated as described in Bertrin et al. (2017) via the Wave Model (Rohweder et al., 2012). This model used the same fetch and wind data matrices as wave exposure measures, but it also included water depth in order to estimate the maximum orbital wave velocity. As it depended on depth, the maximum orbital wave velocity expressed the vertical upward forces acting on the aquatic rooted plants, through uprooting (Schutten et al., 2004). Sediment re-suspension also had indirect impacts on aquatic plants through light attenuation due to the increase of water turbidity (Lehmann et al., 1997). We selected a threshold in the model, corresponding to a maximum orbital wave velocity of 0.1 m/s, assumed to be the minimum velocity required to suspend fine, unconsolidated sediments (Håkanson & Jansson, 1983). The Wave Model requires one wind observation for each day (direction and speed data). Each day and each grid cell in which the orbital velocity creates sediment re-suspension was classified as "1", whereas days with no sediment re-suspension were classified as "0". The sediment re-suspension probability is expressed as the percentage of days (0%–100%) where sediment was suspended during a given period.

The computation of exposure and probability of sediment re-suspension was based on wind data from the nearest weather station, Vendays-Montalivet, located 25 km from Carcans-Hourtin Lake and 40 km from Lacanau Lake (45°22′42"N, 1°07′06"W; 4 m above chart datum; wind measurement height above the ground: 10 m). This reference weather station is located at the same distance from the ocean as the study area, behind the sand dunes. The velocity (m/s) and direction (°) of the wind were averaged every 10 min. We used the maximum daily values provided by the French climate norms (Météo France) on data obtained during the 5-year period (2006–2011) preceding the survey, as suggested by Rohweder et al. (2012), for a total of 1,740 days.

B.3.3 | Anthropogenic disturbances of lakeshore zones

In Jul 2008, the anthropogenic disturbances of the lakeshore zones were characterized according to the Water Framework Directive national protocol "AlBer" (Alleaume, Lanoiselée, & Argillier, 2012). Characterization consisted in the field observation from a boat and the description of the anthropogenic modifications of the lakeshore zone's morphology on the entire perimeter of the lake. The observation area included the land (1 m above the waterline) and the aquatic area (to 5 m below the waterline) during high water levels. The observed disturbances were georeferenced and the spatial extent of each disturbance (m) was recorded. Different types of modifications were taken into account, such as lakeshore reinforcement (rip-rap with or without holes), constructions (e.g., ports, marinas, mooring areas, bridges) and soil erosion and compaction due to the trampling of animals, humans or boat beaching, as well as hydrologic modifications (e.g., inlets for water supply, pipes, outfalls, channelization, modification of tributaries). Swimming areas were identified as present/absent. All anthropogenic disturbances for each sector were collected in a matrix and then mapped using ArcGIS.

B.3.4 | Land cover

We used CORINE Land Cover classification referring to the year 2012 (EEA 2012) in order to collect supplementary land cover data near the terrestrial area of the lakeshore zone in an automated way. The first level of the nomenclature was taken into account, allowing the distinction between anthropogenic and natural land cover types. Land cover data provided additional information on anthropogenic disturbances susceptible to affect the riparian zones and consequently, the lakeshore plant community.

B.4 | Clustering of sector groups and relationships with indicator species

Prior to analysis, species data were screened to identify and delete singletons from the data set. The exploratory analyses were performed on environmental data and then were normalized according to the Box-Cox transformation to improve normality and

homoscedasticity. Pair-wise similarity of sectors was tested in an agglomerative hierarchical cluster analysis. By using Ward's method and Chord distance, sector groups were identified and arranged in a hierarchical system. Next, the Silhouette index (Rousseeuw, 1987) was calculated to validate the consistency of the classification in estimating how well each sector laid within its group. This index measured the average distance between groups in order to determine how close each sector in one group was to sectors in the neighbouring groups. This index had a range from −1 to +1. Negative values indicated that sectors had been assigned to the wrong group, values near 0 indicated that sectors laid between two groups and values near +1 indicated that sectors were far away from the neighbouring groups (and therefore, well clustered). This index was also used to determine the optimal number of groups, with sectors having a negative Silhouette index being excluded from the data set in the following analyses.

In order to determine a list of species associated with each sector group, we used indicator species analysis in R (hereafter IndVal; Dufrêne & Legendre, 1997), extended with a multilevel pattern analysis (De Cáceres, Legendre, & Moretti, 2010). We developed this analysis using the *indicspecies* R package. This method assesses the predictive value of a species as an indicator for a combination of sector groups. It is calculated as the product of two quantities, A and B. Quantity A is the probability that a surveyed sector belongs to a given group of sectors when the species has been found at that surveyed sector; quantity B informs on how frequently the species is found in sectors which belong to a certain sector group. The statistical significance of the relationship between species and a sector group was tested using a random permutation test. We used a nonparametric Kruskal-Wallis test and a pair-wise Wilcoxon rank sum test to assess the significant differences between sector groups among sediment re-suspension probability and slope data.

B.5 | Measures of physical disturbance importance and predictive map implementation

We used the non-parametric Random Forests (RF) method (Breiman, 2001) to model presence–absence of groups according to physical disturbances and assess the relationship among these groups and environmental variables (Appendix S2). We implemented the RF model with the *randomForest* package (Liaw & Wiener, 2002). This technique is an extension of tree methods that combined a large number of individual decision trees to identify relevant variables from the data set. Because we expected an unbalanced number of sectors per group, each RF-tree was built from a bootstrap sample containing the same number of sectors selected within each group, without replacement, as suggested in Strobl, Boulesteix, Zeileis, and Hothorn (2007). The size of the samples was set according to the size of the minority group. The number of trees employed for building the forest was 1,000, and the optimal number of variables to try splitting at each node (*mtry*) was 4. The classification output was determined by a majority vote of the trees (cut-off threshold = 0.5). An internal estimate of error from out-of-bag (OOB i.e., the remaining training set samples that were not in the bootstrap for a given tree) samples of each tree could be run down through the tree and constituted cross-validated accuracy estimates. The importance of environmental parameters for the prediction of a given sector group was calculated using mean decreases in model accuracy in OOB. It provided information about the intensity of the relationship between these parameters and the given vegetation group. In addition, we used the Gini importance, which uses the mean decrease of the Gini index as a measure of variable relevance. A large mean decrease in the Gini coefficient corresponds to a high homogeneity of the nodes and leaves in the RF, resulting in a high informative value for the variable of interest. The Monte-Carlo permutation test was used to identify significant parameters. The significance of the importance of each variable on the response variable was tested with a permutation method involving 100 replicates of each tree, using the R *rfPermute* package. The criterion for statistical significance was set at the 0.05 level. The generic Predict function available in the R software for model prediction (Chambers & Hastie, 1992) was applied to the entire data set, using the previously developed fitting functions of the RF model, in order to predict and map the potential distribution of each sector group's presence–absence.

Model accuracy was evaluated according to (1) the Kappa index, (2) the percentage of overall correct classification and (3) the percentage of omission errors (OOB). The Kappa index is a quantitative measure of the magnitude of agreement between reference sectors and the model's classification. It ranges from −1 to +1: a value close to +1 indicates strong agreement; a value from +0.40 to 0.80 indicates moderate agreement and a value <0.40 indicates poor agreement (Landis & Koch, 1977). Omission errors are the probability that a reference sector in the field cannot be correctly classified using the model (i.e., classification error rates from the point of view of the model producer; Story & Congalton, 1986). The potential distribution map of group occurrence was evaluated according to the user's accuracy, which was the probability that a sector from the classified map accurately represented that group in the field (i.e., reliability of the map from the point of view of the map user). All statistical analyses were carried out with the R software (v 3.2.2; R Foundation for Statistical Computing, Vienna, AT).

C | RESULTS

C.1 | Characterization of aquatic plant communities

Along nearly 100 km of lakeshore from the study lakes, 58 taxa were recorded. After the exclusion of singletons, the list comprised 33 taxa (Table 1). Maximum occurrence values peaked for the helophytes *Phragmites australis* and *Schoenoplectus pungens* and the submerged macroalga *Chara fragifera*, observed in over 60% of the sectors. The isoetid species *Lobelia dortmanna* and *Littorella uniflora* were observed in both lakes at a lower occurrence (frequency < 30%). The invasive hydrophyte *Egeria densa* was observed only in Lacanau Lake, while *Lagarosiphon major* appeared in both lakes. Macrophytes were absent in 75 sectors.

TABLE 1 Taxa list after removing singletons (n = 33) with species occurrence, frequency and observed growth forms

	Carcans-Hourtin Lake		Lacanau Lake		Total		Observed growth form
	Occ.	Freq. (%)	Occ.	Freq. (%)	Occ.	Freq. (%)	
Baldellia ranunculoides (L.) Parl.	45	7.2	7	2.0	52	5.4	Isoetid
Carex sp.	31	5.0	1	0.3	32	3.3	Graminoid
Chara fragifera M.C.Durieu de Maisonneuve	377	60.2	216	62.6	593	61.1	Charid
Cladium mariscus (L.) Pohl	106	16.9	52	15.1	158	16.3	Graminoid
Caropsis verticillato-inundata (Thore) Rausch.	55	8.8	19	5.5	74	7.6	Isoetid
Egeria densa[a] Planch.	0	0.0	76	22.0	76	7.8	Elodeid
Eleocharis multicaulis (Sm.) Desv.	252	40.3	70	20.3	322	33.2	Parvopotamid
Eleocharis palustris (L.) Roem. & Schult.	1	0.2	2	0.6	3	0.3	Graminoid
Hypericum elodes L.	27	4.3	10	2.9	37	3.8	Peplid
Iris pseudacorus L.	11	1.8	23	6.7	34	3.5	Graminoid
Isolepis fluitans (L.) R.Br.	2	0.3	3	0.9	5	0.5	Parvopotamid
Juncus bulbosus L.	335	53.5	163	47.2	498	51.3	Parvopotamid
Juncus heterophyllus Dufour	11	1.8	0	0.0	11	1.1	Parvopotamid
Lagarosiphon major[a] (Ridl.) Moss	65	10.4	104	30.1	169	17.4	Elodeid
Littorella uniflora (L.) Asch.	212	33.9	63	18.3	275	28.3	Isoetid
Lobelia dortmanna L.	151	24.1	90	26.1	241	24.8	Isoetid
Ludwigia peploides[a] (Kunth) P.H.Raven	7	1.1	0	0.0	7	0.7	Peplid
Lysimachia vulgaris L.	2	0.3	6	1.7	8	0.8	Herbid
Myrica gale L.	22	3.5	2	0.6	24	2.5	Woody shrub
Myriophyllum alterniflorum DC.	19	3.0	109	31.6	128	13.2	Myriophyllid
Nitella confervacea (Bréb.) A.Braun ex Leonh.	74	11.8	25	7.2	99	10.2	Charid
Nuphar lutea (L.) Sm.	5	0.8	60	17.4	65	6.7	Magnonymphaeid
Nymphaea alba L.	2	0.3	3	0.9	5	0.5	Magnonymphaeid
Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud.	408	65.2	287	83.2	695	71.6	Graminoid
Potamogeton natans L.	0	0.0	19	5.5	19	2.0	Magnopotamid
Potamogeton perfoliatus L.	6	1.0	24	7.0	30	3.1	Magnopotamid
Potamogeton polygonifolius Pourr.	8	1.3	21	6.1	29	3.0	Magnopotamid
Ranunculus flammula L.	42	6.7	15	4.3	57	5.9	Parvonymphaeid
Schoenoplectus lacustris (L.) Palla	48	7.7	84	24.3	132	13.6	Graminoid
Schoenoplectus pungens (Vahl) Palla	422	67.4	253	73.3	675	69.5	Graminoid
Schoenus nigricans L.	6	1.0	28	8.1	34	3.5	Graminoid
Sparganium erectum L.	0	0.0	8	2.3	8	0.8	Graminoid
Typha latifolia L.	16	2.6	5	1.4	21	2.2	Graminoid

[a]Indicates invasive species.

TABLE 2 Classification of groups resulting from the indicator species analysis (IndVal) with group name, number of sectors per group, list of indicator taxa and statistics such as Silhouette index, indicator value and *p*-value

Group number	Group name	Silhouette index	Number of sectors	Species associated with the group	Indicator value	*p*-value
1	*Bare*	0.95	77	No species	–	–
2	*Potamogeton*	0.28	79	*Potamogeton perfoliatus*	0.20	.027
3	*Lobelia*	0.26	82	*Lobelia dortmanna*	0.88	.001
				Littorella uniflora	0.78	.001
				Caropsis verticillato-inundata	0.62	.001
4	*Mixed*	0.16	178	No species	–	–
5	*Lagarosiphon*	0.19	47	*Lagarosiphon major*	0.88	.001
				Typha latifolia	0.53	.001
				Carex sp.	0.53	.001
6	*Cladium*	0.33	69	*Cladium mariscus*	0.92	.001
				Myrica gale	0.34	.001
7	*Juncus*	0.20	167	*Juncus heterophyllus*	0.20	.015
8	*Egeria*	0.24	43	*Egeria densa*	0.95	.001
				Ludwigia peploides	0.53	.001
				Sparganium erectum	0.37	.001
				Potamogeton natans	0.27	.001
				Eleocharis palustris	0.20	.012
				Isolepis fluitans	0.19	.016

The cluster analysis allowed the identification of eight groups within 742 sectors (229 sectors being invalidated by the Silhouette index). The average Silhouette width was 0.3, indicating that sectors were not fully assigned to groups, but to the most appropriate neighbouring groups. The IndVal analysis resulted in six groups represented by indicator species (Table 2). *Lobelia dortmanna* and *Littorella uniflora* were good indicators for group 3, with *L. dortmanna* appearing at all sites belonging to this group (*B* = 1.00). Indicator species of group 3 belonged to the isoetid growth form, mainly characterized by inflexible basal leaves growing on the sediment (Wiegleb, 1991). This group should be considered as the smallest and the most rigid plant community within all groups. *Juncus heterophyllus*, the only indicator taxon of group 7, and *Potamogeton perfoliatus*, the only indicator taxon of group 2, were observed to have the same elodeid main growth form (i.e., submerged caulescent plant); but should be distinguished by an important difference considering hydrodynamic disturbances: *J. heterophyllus* presented linear leaves (parvopotamid sub-growth form), while *P. perfoliatus* had broad and oblong leaves (magnopotamid sub-growth form). *Lagarosiphon major* and *E. densa* were good indicator taxa for groups 5 and 8, respectively. *E. densa* was restricted to group 8 (*A* = 0.91), appearing at all sites belonging to this group (*B* = 1.00). Both species had an elodeid *sensu stricto* growth form (i.e., submerged rooted plants with caulescent upright shoots). This group should be considered as the longest and most flexible plant community within all groups. Groups 5 and 8 also included several indicator taxa, such as monocotyledon helophytes (graminoid growth form like *Typha latifolia*, *Sparganium erectum* and *Eleocharis palustris*). Finally, *Cladium mariscus* (graminoid, large monocotyledon helophyte) was a strong indicator taxon for group 6 and appeared at all sites belonging to this group (*B* = 1.00).

The aquatic vegetation observed in sectors belonging to group 4 was too heterogeneous or patchy along the sectors to allow the identification of an indicator taxon. Nevertheless, at a higher level on the classification tree, *Schoenus nigricans* (IndVal = 0.23, *p* = .031) indicated the intersection of four groups: group 4 (*Mixed*), group 3 (*Lobelia*), group 6 (*Cladium*) and group 7 (*Juncus*). Finally, the absence of vegetation characterized the sectors belonging to group 1 (*Bare*), with only three observations of plants (relative abundance = 1) along 77 sectors. All groups were distributed in both lakes, except for group 8, indicated by *E. densa*, which was absent in Carcans-Hourtin Lake.

C.2 | Physical features of the shorelines

The physical variables were not collinear and varied considerably across sectors (Table 3). The slope was predominantly low, and therefore, sector widths were constant (10-m wide) except for few sectors characterized by a steep slope (>40° in 16 sectors) near ports and small bays. Prevailing winds between 2006 and 2011 were mainly oriented from the northwest (44% of days) and regularly from the northeast (21% of days). Daily mean wind speed was 5.9 m/s (from 4 to 15 m/s) without any calm period. Wave exposure and re-suspension probability reflected a huge range of potential wave actions. Sediment in 115 sectors was suspended every day (probability 100%), while 52 sectors were exempt from re-suspension (probability 0%).

	Present	Absent	Mean	*SD*	Median	Range
Natural						
Slope (°)	–	–	8.3	9.6	5.0	0.1–51.9
Wave exposure ($\times 10^3$)	–	–	640.9	481.1	425.4	12.1–2,024.3
Re-suspension probability (%)	–	–	50.5	38.5	36.4	0.0–100.0
LandCo3	393	578	–	–	–	0–1
LandCo4	431	540	–	–	–	0–1
Anthropogenic						
Equipment	218	753	–	–	–	0–1
Erosion/ Compaction	221	750	–	–	–	0–1
Reinforcement	125	846	–	–	–	0–1
LandCo1	145	826	–	–	–	0–1
Swimming area	121	850	–	–	–	0–1

Range reported as 0–1 indicates presence/absence data.

TABLE 3 Natural and anthropogenic disturbance variables measured in lake sectors (n = 971). LandCo1 indicates artificial surfaces (CORINE land cover nomenclature 1), LandCo3 indicates forests and semi-natural areas (CORINE land cover nomenclature 3), LandCo4 indicates wetlands (CORINE land cover nomenclature 4)

Erosion/compaction and presence of equipment represented the main anthropogenic disturbances on the lakeshore. When they occurred, anthropogenic disturbances were mainly scattered along the sector (e.g., 17.5% of sectors >25 m of erosion/compaction; 78% of sectors <5 m of erosion/compaction). For this reason, these variables are hereafter presented as presence–absence values. Natural land cover types (forests and wetlands) occurred in the major part of lakeshore zones (84.6% of the perimeter of the lakes), interspersed with swimming and urban areas.

After using the exposure index for a descriptive analysis, this variable was removed from the list of physical parameters used in the model in order to avoid underestimation for Lacanau Lake. This is because the exposure index depends on the fetch length, and therefore on lake size; it thus strongly differs between Carcans-Hourtin Lake (maximum exposure = $2{,}024.3 \times 10^3$) and Lacanau Lake (maximum exposure = $1{,}313.7 \times 10^3$).

C.3 | Importance of physical disturbances on group occurrence

Re-suspension probability and slope appeared to be the variables that contributed the most to the overall classification of macrophyte groups, according to the OOB subset and Gini index (Figure 2a,b). RF classification for individual groups confirmed this result, except for group 1, which was mostly impacted by swimming areas (Figure 2c–j).

Individual groups were differently distributed according to re-suspension probability and slope (Kruskal-Wallis: $p < 2.2 \times 10^{16}$; Figure 3). Groups 5 (*Lagarosiphon*) and 8 (*Egeria*) were mostly located in low-exposure lakeshore zones and steep areas (no significant difference between the two groups with pair-wise comparison). Pair-wise comparisons showed no significant difference between groups 3 (*Lobelia*) and 1 (*Bare*) with respect to the two variables.

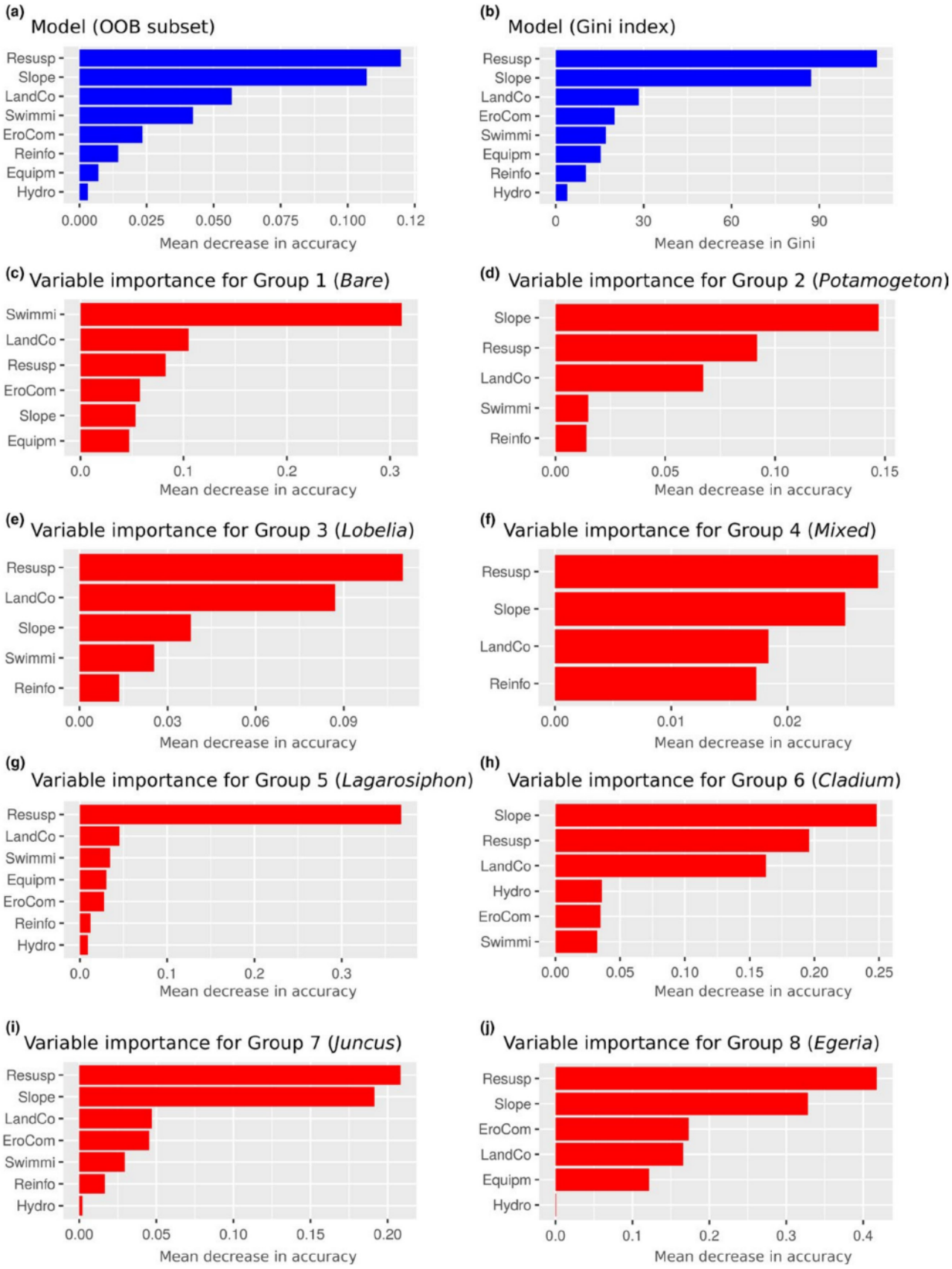
Equipment occurred indistinctly within every sector group, except for group 8 where more erosion/compaction also occurred (Figure 4). Erosion/compaction and swimming areas were more frequently accounted for group 1. Coherently, land cover related to artificial surfaces occurred mostly in groups 1 and 8.

C.4 | Model accuracy and predictive distribution map

Overall model accuracy was 49.7%, with a Kappa index of 0.42 (95% CI [0.38, 0.46]), showing *moderate* agreement of the classification compared to randomly assigned values (Table 4). The best agreements were obtained for groups 6 (*Cladium*) and 8 (*Egeria*), and the worst for group 4 (*Mixed*). Omission errors in the classifications of groups 3 (*Lobelia*) and 5 (*Lagarosiphon*) were relatively high (about 50%), without distinction in misclassification between these groups (Appendix S3).

The user accuracy, obtained from the predictive distribution map, considerably over-passed the *moderate* accuracy of the model (Appendix S4). Indeed, we obtained a reliability of 68.8% for group 3 (*Lobelia*), 72.1% for group 5 (*Lagarosiphon*) and 75.4% for group 8 (*Egeria*). The predictive distribution map enabled the identification

FIGURE 2 Un-scaled variable importance measures based on (a) OOB and (b) Gini index for the overall model. Un-scaled variable importance measures based on OOB (c–j) for each group. Only significant variables ($p < .05$) are shown. A high variable importance value indicates a high contribution of this variable in determining classification accuracy in the model. Sediment re-suspension probability: Resusp; slope: Slope; land cover type: LandCo; swimming areas: Swimmi; erosion/compaction: EroCom; reinforcement: Reinfo; equipment: Equip; and hydrologic modification: Hydro


(a)
Model (OOB subset)
Resusp
Slope
LandCo
Swimmi
EroCom
Reinfo
Equipm
Hydro
0.000
0.025
0.050
0.075
0.100
0.12
Mean decrease in accuracy
(b)
Model (Gini index)
Resusp
Slope
LandCo
EroCom
Swimmi
Equipm
Reinfo
Hydro
0
30
60
90
Mean decrease in Gini
(c)
Variable importance for Group 1 (Bare)
Swimmi
LandCo
Resusp
EroCom
Slope
Equipm
0.0
0.1
0.2
0.3
Mean decrease in accuracy
(d)
Variable importance for Group 2 (Potamogeton)
Slope
Resusp
LandCo
Swimmi
Reinfo
0.00
0.05
0.10
0.15
Mean decrease in accuracy
(e)
Variable importance for Group 3 (Lobelia)
Resusp
LandCo
Slope
Swimmi
Reinfo
0.00
0.03
0.06
0.09
Mean decrease in accuracy
(f)
Variable importance for Group 4 (Mixed)
Resusp
Slope
LandCo
Reinfo
0.00
0.01
0.02
Mean decrease in accuracy
(g)
Variable importance for Group 5 (Lagarosiphon)
Resusp
LandCo
Swimmi
Equipm
EroCom
Reinfo
Hydro
0.0
0.1
0.2
0.3
Mean decrease in accuracy
(h)
Variable importance for Group 6 (Cladium)
Slope
Resusp
LandCo
Hydro
EroCom
Swimmi
0.00
0.05
0.10
0.15
0.20
0.25
Mean decrease in accuracy
(i)
Variable importance for Group 7 (Juncus)
Resusp
Slope
LandCo
EroCom
Swimmi
Reinfo
Hydro
0.00
0.05
0.10
0.15
0.20
Mean decrease in accuracy
(j)
Variable importance for Group 8 (Egeria)
Resusp
Slope
EroCom
LandCo
Equipm
Hydro
0.0
0.1
0.2
0.3
0.4
Mean decrease in accuracy

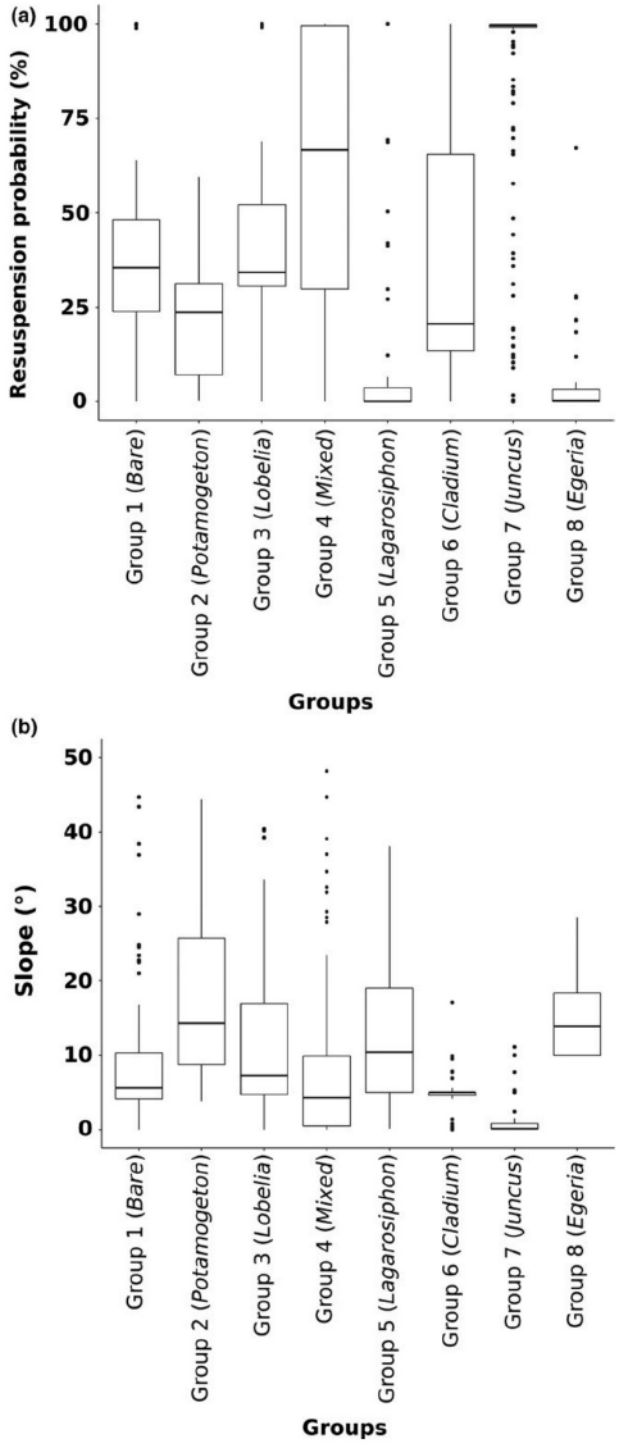


FIGURE 3 Re-suspension probability (a) and slope (b) for each group. Box plots indicate the median and the 25th and 75th percentiles of the parameter values

of additional predicted sectors in a given group, after excluding sectors that were previously classified in this group (Figure 5). It was interesting to deepen this analysis on groups of interest indicated by invasive (*Lagarosiphon major* and *Egeria densa*) and rare and endangered (*Lobelia dortmanna*, *Littorella uniflora* and *Caropsis verticillato-inundata*) species. We thus obtained 65 additional sectors for group 3 (*Lobelia*), 50 sectors for group 5 (*Lagarosiphon*) and 38 sectors for group 8 (*Egeria*), including three sectors in Carcans-Hourtin, which had not yet been colonized by *Egeria densa*. Within these sectors, at least one shoot (abundance ≥ 1) of an indicator taxon with Indval > 0.75 had already been observed in the field in 41.5% of sectors for group 3 (*Lobelia dortmanna*, *Littorella uniflora*), 46.0% for group 5 (*Lagarosiphon major*) and 34.2% for group 8 (*Egeria densa*).

D | DISCUSSION

D.1 | Role of natural and anthropogenic disturbances in the distribution of macrophyte communities

Combining cluster and Indval analyses enabled us to identify similar groups of lakeshore sectors and to arrange them in a community-like structure according to the ecological features of main indicator taxa. We obtained coherent groups ranging from submerged (groups 2, 5 and 8) to emergent (group 6) communities, also including small plant communities colonizing shallow lakeshore zones (groups 3 and 7). Wave-induced sediment re-suspension and slope were found to be the main structuring factors in the distribution of these groups. Lakeshore aquatic plants, such as isoetids and the polymorphic parvopotamid *Juncus heterophyllus*, present morphological features which enable them to cope with high-energy systems, such as elevated root to shoot ratio, leaf toughness, reduced stem length or species-specific tensile strength and extensibility properties (Bagger & Madsen, 2004; Brewer & Parker, 1990). In contrast, long-stemmed and long-leaved elodeid plants, such as *Lagarosiphon major* and *Egeria densa*, prefer sheltered areas that prevent leaf breakage, as well as steep slopes, connected to the deepest zones of the lakes, where low sediment re-suspension favours fine particle build-up and nutrient regeneration (Bertrin et al., 2017; Doyle, 2001; Ribaudo, Bertrin, & Dutartre, 2014; Strand & Weisner, 2001). Moreover, elevated rates of sediment re-suspension prevent the accumulation of organic matter in the sediment, maintaining organic-poor sediment and encouraging the settlement of oxygen-sensitive species such as *Lobelia dortmanna* (Ribaudo, Bertrin, Jan, Anschutz, & Abril, 2017; Sand-Jensen, Borum, & Binzer, 2005). In this study, isoetids were distributed in both sheltered and exposed sites, in line with results from previous studies (Smolders et al., 2002; Wilson, 1991). This could be explained by the generally low organic content characterizing the colonized areas (Bertrin et al., 2017). Polymorphic plants regrouping submerged, amphibious and terrestrial adaptive growth forms such as *J. heterophyllus*, and large helophytes such as *Cladium mariscus*, were preferentially found on very gentle slopes where water level fluctuations generate air-exposed periods typically needed for germination of seed banks and to avoid hypoxia stress (Saltmarsh, Mauchamp, & Rambal, 2006).

Our results indicate that anthropogenic disturbances of the lakeshore, such as equipment, erosion, compaction, reinforcement

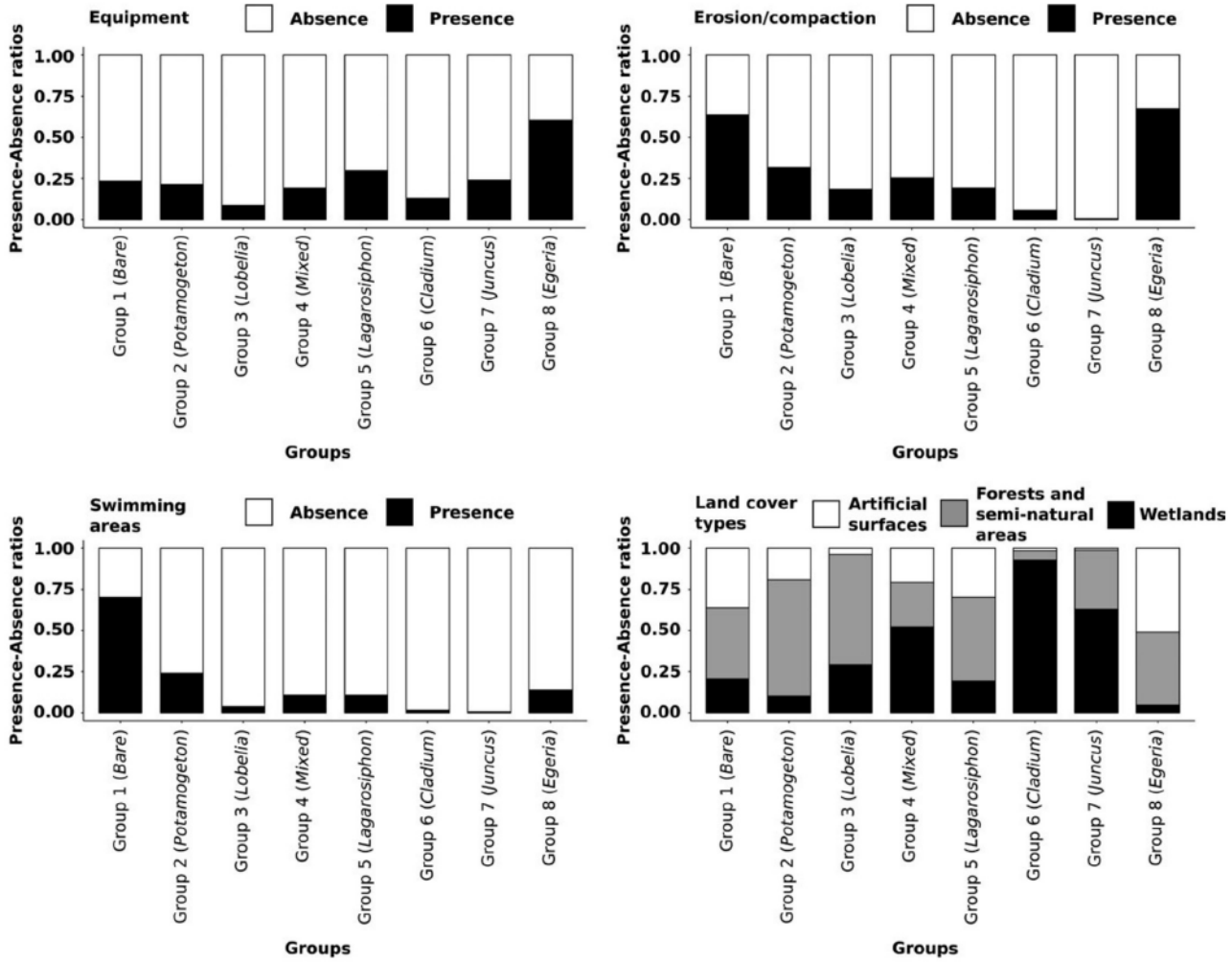


FIGURE 4 Presence–absence ratios of shoreline disturbances and presence of land cover types for each group

TABLE 4 Model classification accuracy assessment based on the Kappa index, the percentage of overall correct classification and the OOB estimates of errors (percentage of omission errors)

Group number	Group name	Omission error (%)	Overall correct classification	Kappa index
1	*Bare*	42.8	49.7%	0.42
2	*Potamogeton*	63.3		
3	*Lobelia*	54.9		
4	*Mixed*	74.1		
5	*Lagarosiphon*	46.8		
6	*Cladium*	24.6		
7	*Juncus*	37.1		
8	*Egeria*	27.9		

and hydrologic modifications, played a minor role in structuring the plant community, compared to natural variables. These disturbances were scattered along the lake shorelines and occurred only at certain points inside a few sectors, except for disturbances by erosion and compaction in areas frequently related to swimming. Swimming areas were significantly correlated to the total absence of aquatic vegetation. This result is in line with several observations made on other systems, where trampling action has huge impacts on macrophyte diversity and biomass (Ballantyne & Pickering, 2013; Liddle & Scorgie, 1980). Some authors relate good recovery properties in pioneer species such as *Chara aspera*, which can withstand mechanical disturbances like trampling (Torn, Martin, Kotta, & Kupp,

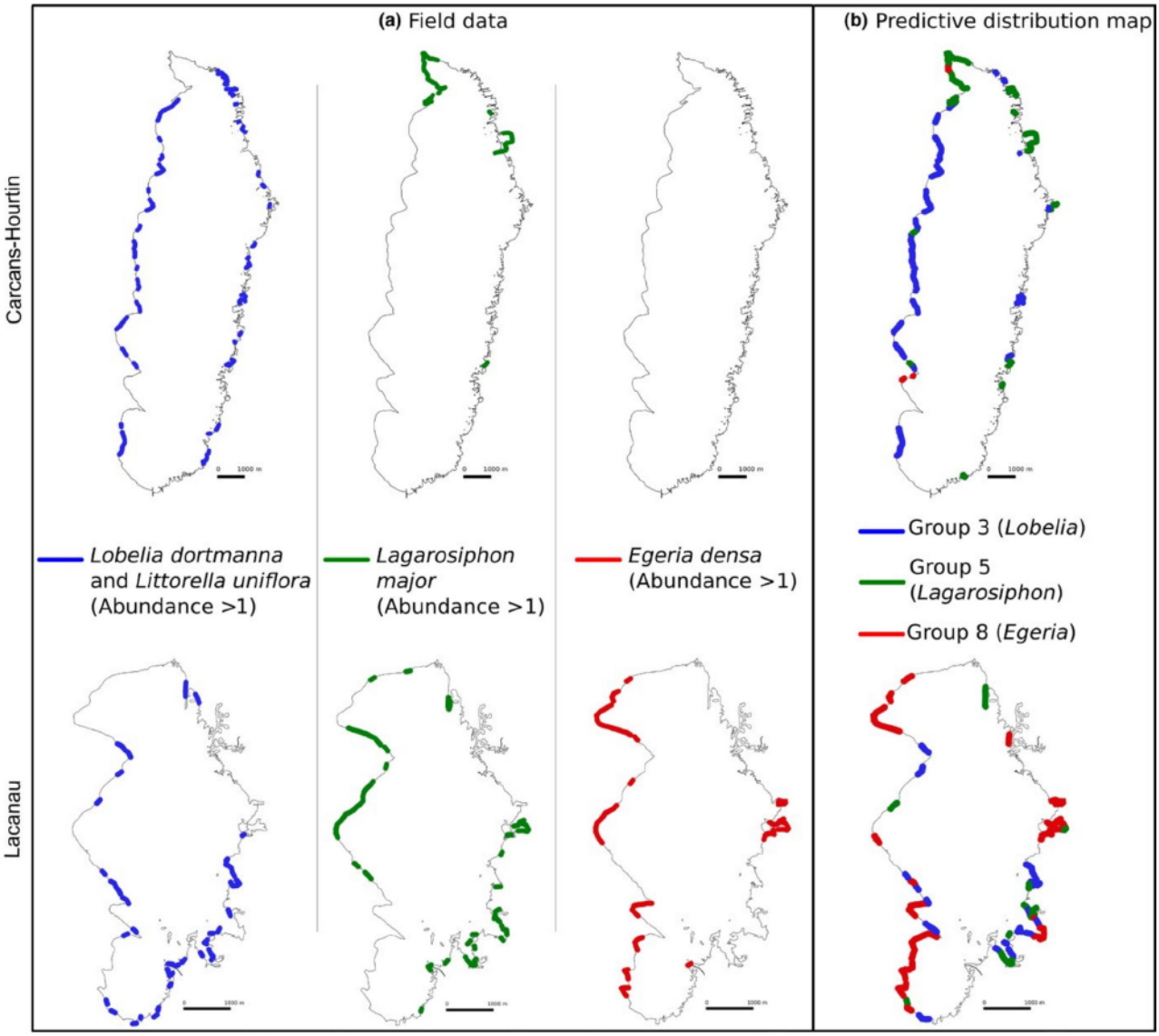


FIGURE 5 Distribution of species and groups of interest in Carcans-Hourtin Lake (above) and Lacanau Lake (below): (a) observed field distribution of *Lobelia dortmanna/Littorella uniflora*, *Lagarosiphon major* and *Egeria densa*

2010). In the present case, habitat features (re-suspension probability, slope and organic matter; Bertrin et al., 2017) of non-vegetated shores (group 1) and the isoetid community (group 3) were mostly coincident, indicating that swimming areas could constitute suitable habitats for isoetids whenever trampling disturbances were less concentrated in space and time. Nevertheless, the particularly low growth rate of isoetids (Ribaudo et al., 2017) makes their recovery more problematic once individuals are trampled or uprooted.

Artificial surfaces (CORINE type) were negatively linked to sectors characterized by isoetids, as well as for *Juncus* and *Cladium* communities, while they were positively linked to sectors colonized by invasive species, suggesting a possible role for their settlement. We can hypothesize that the presence of natural land cover types, such as wetlands and forests, contributes to maintaining the biogeochemical buffer properties of the system, as reported by Klamt, Jensen, Mortensen, Schreiber, and Reitzel (2017).

D.2 | Predictive model implementation and biophysical data collection

Our approach integrated the digitalization and the calculation of biophysical variables in a GIS database, which is a key element in the development of modelling techniques dedicated to the prediction of occurrence and distribution of aquatic macrophytes (Boylen et al., 2006). In this study, physical and biological data were collected at a local scale, with the aim of providing managers with both fine- and large-scale information on the actual and the predicted distribution of aquatic plant communities. However, we

are conscious that some physical variables may vary in each sector in relation to the reference location (wind data) or could have been collected at a less precise scale (CORINE Land Cover). Moreover, the gap between the resolution of vegetation surveys (maximum width = 10 m) and environmental data (17 m) was determined by the features of the available external data, the sampling effort in the field and the time needed for data processing. Finally, several additional physical data influencing aquatic plant distribution, such as lakeshore sinuosity, light incidence and shading, could have been included in the model. In this study, sectors had a constant length and were regularly distributed in a systematic way along the entire shoreline of the lakes; therefore, they may have included heterogeneous or patchy vegetation. As a consequence, several sectors had to be excluded to validate the cluster classification, and one group, group 4 (*Mixed*), remained without an indication for an Indval taxon, showing fuzzy habitat features. This group can be considered as a "transitional", undefined group. Despite this, indicator species analysis enabled us to characterize sector groups according to the relative abundance and occurrence of species present in each sector. Moreover, this technique assisted in the interpretation of raw vegetation data and gave consistent results of community structure according to the ecological point of view.

Re-suspension probability analysis can be considered as a good proxy for the assessment of wave action and strength. Unlike the exposure index proposed by Keddy, the probability of sediment resuspension expresses the vertical upward forces from waves acting on the plants because it takes the local bathymetry into account. The wind-fetch model does not consider several near-shore processes due to wave–wave and wave–current interactions and barriers, creating refraction, diffraction and reflection. However, this model provides an accurate approximation of wave action on sediment resuspension in 100-m long sectors, each including tens of grid cells; nevertheless, it should not be used at a cell-by-cell scale (Rohweder et al., 2012).

The use of RF has become popular in many ecological applications (Cutler et al., 2007). The RF model was recently applied for the prediction of aquatic plant distribution at a large scale (Long, Kettenring, Hawkins, & Neale, 2017; Mutanga, Adam, & Cho, 2012). In this study, we decided to use this model at lakeshore zone scale, which can be considered as a "fine" scale, to identify habitat preferences of different macrophyte communities and predict their distribution for management purposes. This model produces several hundreds of classification trees due to the high number of variables used. The stability in the output of the model has often been criticized when the scale and the number of categories of predictors vary, as is often the case in genomics or computational biology (Strobl et al., 2007). However, the possibility of simultaneously using continuous and categorical data allows a wide and powerful application of the RF model in assessment of the analysis of ecological data (Cutler et al., 2007).

The model and the resulting output map enabled us to show the potential distribution of the vegetation groups on each sector of both lakes. Even if the application of the model-fitting function to the entire data set resulted in good map reliability, the output map should be used with caution. This accuracy could probably be improved in generating group-specific probability thresholds in the model (cut-off of tree vote fixed here as 0.5 for all groups). Further investigations in the optimization of these thresholds are needed in the future.

D.3 | Indications for managing endangered and invasive species

Our study shows that hydrodynamic and geomorphological features can be used to predict the establishment of different types of macrophyte community at the shoreline scale; the predictive map provides a promising tool for the management of key shallow lake species. The prediction of aquatic plant distribution at a fine scale is an example of how the link between field data and modelling can be used for spatially organizing management actions. This is particularly the case with *Egeria densa* and other elodeids spreading in temperate lentic waters. High frequency monitoring can thus be carried out on sites identified as being susceptible to invasive species settlement; early detection of single shoots can be carried out before dense beds develop. A constant, moderate control can substantially reduce environmental and economic externalities, when compared to hard management actions such as mechanical harvesting and resulting biogeochemical and ecological impacts on the ecosystem. Moreover, the approach described here will encourage managers to apply specific protection actions to reduce the spread of invasive species according to the local context. This could include the implementation of specific rules or communication to the public in order to reduce accidental transport and fragment dispersion through recreational activities.

The lakes considered in this study are southern relict hotspots for isoetid distribution in Europe. This study contributes to our knowledge of these environmental heritage sites and their aquatic vegetation, as well as similar shallow lakes and ponds along the southwest coast of France. In this context, sectors that are characterized by the isoetid community and confirmed by the prediction model can be considered as reliable sites for conservation purposes, because they are expected to merge good ecological conditions with development. New or lost sites should be targeted for monitoring until conservation decisions are made, such as restriction of access to the shoreline or strict rules dedicated to preventing land cover modifications.

In this study, we confirmed the role of natural disturbances as a structuring factor of aquatic plant communities in shallow lakes. Nevertheless, the increase of human uses of the shores, such as artificialization and recreational activities, may create favourable conditions for the settlement of invasive hydrophytes and boost pressures on endangered species. Moreover, within the context of climate change, the potential shift in wind and waves characteristics may affect the species distribution due to the decrease in the westerly winds during summer, for instance (Charles, Idier, Delecluse, Déqué, & Le Cozannet, 2012). As suggested by Strayer and Findlay (2010),

lakeshore zones need better rules as well as efficient conservation programmes. Our results provide some insights for the definition of habitat preferences of macrophytes in shallow lakes and contribute to encouraging managers to implement management actions at a fine scale.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors sincerely thank A. Dutartre, S. Morin and J. Rosebery for supporting this study. We thank two anonymous reviewers for their comments on the manuscript. A. Caro, T. Feret, F. Grigoletto, J.L. Keller and N. Teichert contributed to fieldwork and data treatment. We thank F. Quenault and F. Sin for supplementary information on local plant management. S. Alleaume and C. Argillier helped in the interpretation of data developed using the AlBer protocol. This work was mainly funded by Office National des Forêts (ONF), Agence de l'Eau Adour-Garonne (AEAG) and partly by the Conseil Régional Nouvelle Aquitaine (CCRRDT) and the Regional Research and Development Program (PSDR) within the AquaVIT and CLAQH projects. Wind data were provided by Météo France.

REFERENCES

Alleaume, S., Lanoiselée, C., & Argillier, C. (2012). *AlBer: Protocole de caractérisation des Altérations des Berges*. Irstea [final report], Aix-en-Provence, France.

Angradi, T. R., Pearson, M. S., Bolgrien, D. W., Bellinger, B. J., Starry, M. A., & Reschke, C. (2013). Predicting submerged aquatic vegetation cover and occurrence in a Lake Superior estuary. *Journal of Great Lakes Research*, *39*, 536–546. https://doi.org/10.1016/j.jglr.2013.09.013

Azzella, M. M., Bolpagni, R., & Oggioni, A. (2014). A preliminary evaluation of lake morphometric traits influence on the maximum colonization depth of aquatic plants. *Journal of Limnology*, *73*, 1–7.

Bagger, J., & Madsen, T. V. (2004). Morphological acclimation of aquatic *Littorella uniflora* to sediment CO_2 concentration and wave exposure. *Functional Ecology*, *18*, 946–951. https://doi.org/10.1111/j.0269-8463.2004.00919.x

Ballantyne, M., & Pickering, C. M. (2013). Tourism and recreation: A common threat to IUCN red-listed vascular plants in Europe. *Biodiversity and Conservation*, *22*, 3027–3044. https://doi.org/10.1007/s10531-013-0569-2

Bertrin, V., Boutry, S., Dutartre, A., & Lambert, E. (2013). Communautés de Characées des lacs médocains (Sud-Ouest de la France). Eléments d'écologie et de distribution. [Characeae communities in the Medoc area lakes (south-west France). Elements of ecology and distribution]. *Botany Letters*, *160*, 131–140.

Bertrin, V., Boutry, S., Jan, G., Ducasse, G., Grigoletto, F., & Ribaudo, C. (2017). Effects of wind-induced sediment resuspension on distribution and morphological traits of aquatic weeds in shallow lakes. *Journal of Limnology*, *76*, 84–96.

Bini, L. M., & Thomaz, S. M. (2005). Prediction of *Egeria najas* and *Egeria densa* occurrence in a large subtropical reservoir (Itaipu Reservoir, Brazil-Paraguay). *Aquatic Botany*, *83*, 227–238. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2005.06.010

Bolpagni, R., Laini, A., & Azzella, M. M. (2016). Short-term dynamics of submerged aquatic vegetation diversity and abundance in deep lakes. *Applied Vegetation Science*, *19*, 711–723. https://doi.org/10.1111/avsc.12245

Boylen, C. W., Eichler, L. W., Bartkowski, J. S., & Shaver, S. M. (2006). Use of geographic information systems to monitor and predict non-native aquatic plant dispersal through north-eastern North America. *Hydrobiologia*, *570*, 243.

Bragg, O., Duck, R. W., Rowan, J. S., & Black, A. R. (2003). *Review of methods for assessing the hydromorphology of lakes*. University of Dundee, Department of Geography [final report], Edinburgh, UK.

Breiman, L. (2001). Random forests. *Machine Learning*, *45*, 5–32. https://doi.org/10.1023/A:1010933404324

Brewer, C., & Parker, M. (1990). Adaptations of macrophytes to life in moving water: Upslope limits and mechanical properties of stems. *Hydrobiologia*, *194*, 133–142. https://doi.org/10.1007/BF00028414

Cellamare, M., Morin, S., Coste, M., & Haury, J. (2012). Ecological assessment of French Atlantic lakes based on phytoplankton, phytobenthos and macrophytes. *Environmental Monitoring and Assessment*, *184*, 4685–4708. https://doi.org/10.1007/s10661-011-2295-0

Chambers, P. A. (1987). Nearshore occurrence of submersed aquatic macrophytes in relation to wave action. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *44*, 1666–1669. https://doi.org/10.1139/f87-204

Chambers, J., & Hastie, T. (1992). *Statistical models in S*. Pacific Grove, CA: Wadsworth & Brooks/Cole Advanced Books & Software.

Charles, E., Idier, D., Delecluse, P., Déqué, M., & Le Cozannet, G. (2012). Climate change impact on waves in the Bay of Biscay, France. *Ocean Dynamics*, *62*, 831–848. http://doi.org/10.1007/s10236-012-0534-8

Coetzee, J. A., Hill, M. P., & Schlange, D. (2009). Potential spread of the invasive plant *Hydrilla verticillata* in South Africa based on anthropogenic spread and climate suitability. *Biological Invasions*, *11*, 801–812. https://doi.org/10.1007/s10530-008-9294-2

Compton, T., De Winton, M., Leathwick, J., & Wadhwa, S. (2012). Predicting spread of invasive macrophytes in New Zealand lakes using indirect measures of human accessibility. *Freshwater Biology*, *57*, 938–948. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2012.02754.x

Cutler, D. R., Edwards, T. C., Beard, K. H., Cutler, A., Hess, K. T., Gibson, J., & Lawler, J. J. (2007). Random forests for classification in ecology. *Ecology*, *88*, 2783–2792. https://doi.org/10.1890/07-0539.1

De Cáceres, M., Legendre, P., & Moretti, M. (2010). Improving indicator species analysis by combining groups of sites. *Oikos*, *119*, 1674–1684. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18334.x

Doyle, R. D. (2001). Effects of waves on the early growth of *Vallisneria americana*. *Freshwater Biology*, *46*, 389–397. https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00668.x

Duarte, C. M., & Kalff, J. (1986). Littoral slope as a predictor of the maximum biomass of submerged macrophyte communities. *Limnology & Oceanography*, *31*, 1072–1080. https://doi.org/10.4319/lo.1986.31.5.1072

Dufrêne, M., & Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, *67*, 345–366.

Dutartre, A., Delarche, A., & Dulong, J. (1989). *Plan de gestion de la végétation aquatique des lacs et des étangs landais*. [Management of aquatic plants in Landes' lakes and ponds (south west France)]. Cemagref, [report no. 38], Bordeaux, France.

EEA (2012). *CORINE land cover project*. Luxembourg, Luxemburg: Commission of the European Communities.

Håkanson, L., & Jansson, M. (1983). *Principles of lake sedimentology*. Caldwell, NJ: The Blackburn Press. https://doi.org/10.1007/978-3-642-69274-1

Jupp, B. J., & Spence, D. H. N. (1977). Limitations of macrophytes in a eutrophic lake, Loch Leven: II. Wave action, sediments and waterfowl grazing. *Journal of Ecology*, *65*, 431–446. https://doi.org/10.2307/2259493

Keddy, P. A. (1982). Quantifying within-lake gradients of wave energy: Interrelationships of wave energy, substrate particle size and shoreline plants in Axe Lake, Ontario. *Aquatic Botany*, *14*, 41–58. https://doi.org/10.1016/0304-3770(82)90085-7

Klamt, A.-M., Jensen, H. S., Mortensen, M. F., Schreiber, N., & Reitzel, K. (2017). The importance of catchment vegetation for alkalinity, phosphorus burial and macrophytes as revealed by a recent paleolimnological study in a soft water lake. *Science of The Total Environment*, *580*, 1097–1107. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.12.065

Kohler, A. (1978). Methoden der Kartierung von Flora und Vegetation von Süsswasserbiotopen. *Landschaft and Stadt*, *10*, 73–85.

Lacoul, P., & Freedman, B. (2006). Environmental influences on aquatic plants in freshwater ecosystems. *Environmental Reviews*, *14*, 89–136. https://doi.org/10.1139/a06-001

Landis, J. R., & Koch, G. G. (1977). The measurement of observer agreement for categorical data. *Biometrics*, *33*, 159–174. https://doi.org/10.2307/2529310

Lehmann, A., Castella, E., & Lachavanne, J. B. (1997). Morphological traits and spatial heterogeneity of aquatic plants along sediment and depth gradients, Lake Geneva, Switzerland. *Aquatic Botany*, *55*, 281–299. https://doi.org/10.1016/S0304-3770(96)01078-9

Liaw, A., & Wiener, M. (2002). Classification and regression by randomForest. *R News*, *2*, 18–22.

Liddle, M., & Scorgie, H. (1980). The effects of recreation on freshwater plants and animals: A review. *Biological Conservation*, *17*, 183–206. https://doi.org/10.1016/0006-3207(80)90055-5

Lodge, D. M., Williams, S., MacIsaac, H. J., Hayes, K. R., Leung, B., Reichard, S., … McMichael, A. (2006). Biological invasion: Recommendations for US policy and management. *Ecological Applications*, *16*, 2035–2054. https://doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016[2035:BIRFUP]2.0.CO;2

Long, A. L., Kettenring, K. M., Hawkins, C. P., & Neale, C. M. U. (2017). Distribution and drivers of a widespread, invasive wetland grass, *Phragmites australis*, in wetlands of the Great Salt Lake, Utah, USA. *Wetlands*, *37*, 45–57. https://doi.org/10.1007/s13157-016-0838-4

Mutanga, O., Adam, E., & Cho, M. A. (2012). High density biomass estimation for wetland vegetation using WorldView-2 imagery and random forest regression algorithm. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, *18*, 399–406. https://doi.org/10.1016/j.jag.2012.03.012

Ostendorp, W., Schmieder, K., & Jöhnk, K. D. (2004). Assessment of human pressures and their hydromorphological impacts on lakeshores in Europe. *International Journal of Ecohydrology & Hydrobiology*, *4*, 379–395.

Ribaudo, C., Bertrin, V., & Dutartre, A. (2014). Dissolved gas and nutrient dynamics within an *Egeria densa* Planch. bed. *Acta Botanica Gallica*, *161*, 233–241. https://doi.org/10.1080/12538078.2014.932703

Ribaudo, C., Bertrin, V., Jan, G., Anschutz, P., & Abril, G. (2017). Benthic production, respiration and methane oxidation in *Lobelia dortmanna* lawns. *Hydrobiologia*, *784*, 21–34. https://doi.org/10.1007/s10750-016-2848-x

Riis, T., & Hawes, I. (2003). Effect of wave exposure on vegetation abundance, richness and depth distribution of shallow water plants in a New Zealand lake. *Freshwater Biology*, *48*, 75–87. https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.00974.x

Rohweder, J., Rogala, J. T., Johnson, B. L., Anderson, D., Clark, S., Chamberlin, F., & Runyon, K. (2012). *Application of wind fetch and wave models for habitat rehabilitation and enhancement projects - 2012 update*. US Geological Survey [Contract report prepared for US Army Corps of Engineers' Upper Mississippi River Restoration – Environmental Management Program], La Crosse, WI.

Rousseeuw, P. J. (1987). Silhouettes: A graphical aid to the interpretation and validation of cluster analysis. *Journal of Computational and Applied Mathematics*, *20*, 53–65. https://doi.org/10.1016/0377-0427(87)90125-7

Saltmarsh, A., Mauchamp, A., & Rambal, S. (2006). Contrasted effects of water limitation on leaf functions and growth of two emergent co-occurring plant species, *Cladium mariscus* and *Phragmites australis*. *Aquatic Botany*, *84*, 191–198. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2005.09.010

Sand-Jensen, K., Borum, J., & Binzer, T. (2005). Oxygen stress and reduced growth of *Lobelia dortmanna* in sandy lake sediments subject to organic enrichment. *Freshwater Biology*, *50*, 1034–1048. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01382.x

Schmieder, K. (2004). European lake shores in danger – Concepts for a sustainable development. *Limnologica*, *34*, 3–14. https://doi.org/10.1016/S0075-9511(04)80016-1

Schutten, J., Dainty, J., & Davy, A. (2004). Wave-induced hydraulic forces on submerged aquatic plants in shallow lakes. *Annals of Botany*, *93*, 333–341. https://doi.org/10.1093/aob/mch043

Smolders, A., Lucassen, E., & Roelofs, J. (2002). The isoetid environment: Biogeochemistry and threats. *Aquatic Botany*, *73*, 325–350. https://doi.org/10.1016/S0304-3770(02)00029-3

Story, M., & Congalton, R. G. (1986). Accuracy assessment: A user's perspective. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, *52*, 397–399.

Strand, J. A., & Weisner, S. E. B. (2001). Morphological plastic responses to water depth and wave exposure in an aquatic plant (*Myriophyllum spicatum*). *Journal of Ecology*, *89*, 166–175. https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2001.00530.x

Strayer, D. L., & Findlay, S. E. G. (2010). Ecology of freshwater shore zones. *Aquatic Sciences*, *72*, 127–163. https://doi.org/10.1007/s00027-010-0128-9

Strobl, C., Boulesteix, A.-L., Zeileis, A., & Hothorn, T. (2007). Bias in random forest variable importance measures: Illustrations, sources and a solution. *BMC Bioinformatics*, *8*, 25. https://doi.org/10.1186/1471-2105-8-25

Szmeja, J., (1994). Dynamics of the abundance and spatial organisation of isoetid populations in an oligotrophic lake. *Aquatic Botany*, *49*, 19–32. https://doi.org/10.1016/0304-3770(94)90003-5

Tamayo, M., & Olden, J. (2014). Forecasting the vulnerability of lakes to aquatic plant invasions. *Invasive Plant Science and Management*, *7*, 32–45. https://doi.org/10.1614/IPSM-D-13-00036.1

Tastet, J.-P., Lalanne, R., Maurin, B., & Dubos, B. (2008). Geological and archaeological chronology of a late Holocene coastal enclosure: The Sanguinet lake (SW France). *Geoarchaeology*, *23*, 131–149. https://doi.org/10.1002/(ISSN)1520-6548

Torn, K., Martin, G., Kotta, J., & Kupp, M. (2010). Effects of different types of mechanical disturbances on a charophyte dominated macrophyte community. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *87*, 27–32. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.12.006

Van Zuidam, B. G., & Peeters, E. T. (2015). Wave forces limit the establishment of submerged macrophytes in large shallow lakes. *Limnology and Oceanography*, *60*, 1536–1549. https://doi.org/10.1002/lno.10115

Wiegleb, G. (1991). Die Lebens- und Wuchsformen der makrophytischen Wasserpflanzen und deren Beziehungen zur Ökologie, Verbreitung und Vergesellschaftung der Arten. *Tuexenia*, *11*, 135–147.

Wilson, S. D. (1991). Plasticity, morphology and distribution in twelve lakeshore plants. *Oikos*, *62*, 292–298. https://doi.org/10.2307/3545493

Appendix S1. Site map of Carcans-Hourtin and Lacanau Lakes.

Appendix S2. Schematic illustration of the data analysis method for predicting community distribution.

Appendix S3. Error matrix of the model classification using validation samples (n = 742). Lines (reference data) indicate the number of sectors belonging to groups according to the cluster and indicator species analyses. Columns (classified data) indicate the number of sectors belonging to groups according to the model classification.

Classified data										
		Group 1	Group 2	Group 3	Group 4	Group 5	Group 6	Group 7	Group 8	Total
Reference data	Group 1 *Bare*	44	6	5	2	5	8	2	5	77
	Group 2 *Potamogeton*	12	29	15	1	5	7	0	10	79
	Group 3 *Lobelia*	2	17	37	3	3	8	8	4	82
	Group 4 *Mixed*	9	14	26	46	5	19	39	20	178
	Group 5 *Lagarosiphon*	1	5	4	0	25	3	1	8	47
	Group 6 *Cladium*	1	1	2	3	5	52	3	2	69
	Group 7 *Juncus*	5	0	4	10	3	40	105	0	167
	Group 8 *Egeria*	2	4	1	3	2	0	0	31	43
	Total	76	76	94	68	53	137	158	80	

Appendix S4. Error matrix of the predictive map built on the model-fitting function applied to the entire dataset. Lines (reference data) indicate the number of sectors belonging to groups according to the cluster and indicator species analyses. Columns (classified data) indicate the number of sectors belonging to groups according to the predictive output map. The user's accuracy is the probability that a sector from the classified map accurately represent that group in the field (i.e. reliability of the map from the point of view of the map user).

Classified data									
		Group 1	Group 2	Group 3	Group 4	Group 5	Group 6	Group 7	Group 8
Reference data	Group 1 *Bare*	64	0	2	0	2	7	2	0
	Group 2 *Potamogeton*	0	69	2	0	0	7	0	1
	Group 3 *Lobelia*	1	2	64	1	3	5	5	1
	Group 4 *Mixed*	5	10	21	80	5	18	30	9
	Group 5 *Lagarosiphon*	0	0	0	0	44	0	0	3
	Group 6 *Cladium*	0	0	1	0	4	64	0	0
	Group 7 *Juncus*	4	0	3	4	3	38	115	0
	Group 8 *Egeria*	0	0	0	0	0	0	0	43
	User's accuracy (%)	86.5	85.2	68.8	94.1	72 .1	46.0	75.7	75.4

Chapitre 5

Distributions, assemblages et cooccurrences d'espèces de macrophytes à grain fin dans la zone de rives du lac de Lacanau

5.1 Introduction

Les résultats acquis dans le chapitre précédent ont mis en évidence l'importance de l'action des vagues et de la pente sur les assemblages d'espèces et la distribution des communautés de macrophytes dans la zone de rives des lacs peu profonds (Bertrin et al. 2018). Ces résultats sont cohérents avec la représentation dichotomique des rives "est-ouest" habituellement évoquée dans le fonctionnement écologique des lacs aquitains (Vanden Berghen 1968, Dutartre 1994a, Bertrin et al. 2013). En effet, ce partage des lacs le long d'un axe nord-sud, séparant les rives orientales des rives occidentales, trouve son origine dans le mode de formation des lacs conduisant à la dissymétrie des pentes lacustres entre le plateau landais et la dune côtière, et dans l'exposition aux vents dominants. Cependant, la distribution dans les lacs des différentes communautés identifiées au grain *Secteur* (cf. figures 4.2 et 4.3 du chapitre 4), notamment pour les isoetides et les elodeides, contraste avec cette représentation binaire "est-ouest" du fonctionnement de ces lacs. Cette distribution suggère au contraire une diversité et une complexité des biotopes qui pourraient s'exprimer dans la zone de rives à un grain plus fin que celui du *Secteur*. Il serait donc intéressant de réduire le grain d'étude des variables environnementales et de la flore aquatique à l'intérieur même de la zone de rives. Cette réduction du grain pourrait être opérée en suivant un gradient de profondeur plus faible que celui pris en compte dans le grain *Secteur*. En effet, la profondeur et la pente des rives conditionnent l'hydrodynamique locale et donc potentiellement la nature des sédiments (Duarte et Kalff 1986, J. D. Madsen et al. 2001, Riis et Hawes 2003). À ce titre, la granulométrie et la fraction de matière organique des sédiments peuvent également compléter la liste des variables physiques susceptibles d'être pertinentes dans l'analyse des relations entre les plantes et leur environnement physique dans la zone de rives (Keddy 1982, Sand-Jensen et Moller 2013, Baastrup-Spohr et al. 2016, Bertrin et al. 2017).

L'observation de la végétation aquatique à grain fin permet de caractériser les interactions

plantes-plantes, et d'observer comment s'organisent les espèces entre elles pour occuper les différents biotopes disponibles, soit en formant des zones de colonisation monospécifiques, soit en formant des paysages complexes plurispécifiques (M. O. Hill 1973, Boschilia et al. 2008, Roznere et Titus 2017). Cette réduction du grain permet de capter certains processus biotiques tels que le proposent les modèles conceptuels sur les gradients environnementaux et les filtres emboîtés (Lortie et al. 2004, Lacoul et Freedman 2006). L'analyse des patrons d'assemblages et des cooccurrences d'espèces peut permettre d'identifier des processus biotiques comme la compétition par exemple (Michelan et al. 2010, Santos et al. 2011). Dans le contexte des lacs du littoral aquitain, la présence simultanée d'espèces patrimoniales et d'espèces exotiques dans la zone de rives d'un même lac, suscite des interrogations en termes de compétition et de partage de l'espace entre ces espèces. La compétition et les relations inter-spécifiques mettant en jeu les populations d'isoetides ont été étudiées à plusieurs reprises. Cependant, ces études s'intéressent majoritairement à la compétition entre les isoetides et d'autres espèces indigènes, envahissantes ou non, dans des lacs situés dans le nord de l'Europe (Szmeja 1994b, Spierenburg et al. 2010) et en Amérique du Nord (Borman et al. 2009). Il serait donc intéressant d'orienter l'analyse de ces processus biotiques sur la question de la compétition potentielle entre les espèces indigènes et les espèces exotiques. Enfin, ces relations entre les espèces peuvent également être positives ou nulles (Capers et al. 2010), mais elles sont pour la plupart fortement dépendantes du grain d'observation, notamment en ce qui concerne les relations entre espèces indigènes et espèces exotiques (Fridley et al. 2007, Thomaz et Michelan 2011). C'est pourquoi il est nécessaire d'observer la végétation aquatique dans la zone de rives sur une gamme de grains fins (*i.e.* grains *Station*, *Quadrat* et *Cellule*).

Dans ce chapitre, la principale question de recherche porte sur l'organisation spatiale et les cooccurrences des macrophytes à différents grains au sein de la zone de rives, et sur la détermination des préférences hydroécologiques des taxons présents vis-à-vis des biotopes physiques littoraux. Les variables physiques acquises à grain fin peuvent contribuer à la détermination des principaux types de biotopes présents dans la zone de rives. La topographie (notamment les pentes des rives) joue probablement un rôle majeur dans la discrimination de ces biotopes. De plus, la composition spécifique et les traits morpho-fonctionnels des végétaux aquatiques sont le reflet de la morphologie et de l'hydrodynamique dans la zone de rives, permettant ainsi de caractériser les conditions limites du maintien de ces végétaux vis-à-vis des conditions physiques locales. Enfin, les patrons d'association ainsi que la compétition entre les espèces indigènes et exotiques peuvent être identifiés à partir des observations réalisées sur une gamme de grains fins. Il s'agira donc 1/ d'identifier et de caractériser les biotopes physiques des stations sélectionnées dans la zone de rives du lac de Lacanau ; 2/ de déterminer les principales communautés végétales aquatiques qui se développent dans ces biotopes ; 3/ de caractériser la structure spatiale et les cooccurrences de la flore aquatique en place dans les biotopes et ; 4/ d'analyser les relations entre la distribution, les assemblages d'espèces de macrophytes et les variables physiques mesurées *in situ* à différents grains. L'acquisition de données sur les variables physiques à grain fin (*Station*) dans la zone de rives du lac, la proposition d'une typologie des biotopes présents et la description de la composition du paysage floristique aquatique et des relations inter-spécifiques à l'échelle de quelques dizaines de cm^2 (grains *Quadrat* et *Cellule*), font partie des résultats attendus dans ce chapitre. Les résultats obtenus participeront à l'apport de connaissances supplémentaires sur les préférences hydroécologiques des plantes aquatiques indigènes et exotiques. Ils contribueront à l'amélioration des outils de gestion tels que le modèle

de prédiction de la distribution potentielle des communautés de macrophytes développé dans le chapitre précédent.

5.2 Approche méthodologique

Les méthodes, matériels et analyses mis en œuvre dans ce chapitre sont détaillés dans le chapitre 2, Sites d'étude et méthodologies. La disponibilité de relevés phytosociologiques anciens et relativement récents pour les lacs aquitains (Vanden Berghen 1964, Vanden Berghen 1968, Clément et Aidoud 2009) permet d'orienter le choix du positionnement des *Stations* étudiées dans ce chapitre vers une "homogénéité" de la végétation. En effet, ces relevés phytosociologiques sont théoriquement positionnés dans des unités de végétation homogènes. Ainsi, une sélection a été opérée parmi les secteurs de rives issus du chapitre précédent, dont la composition spécifique est proche des données phytosociologiques disponibles. Les stations étudiées dans ce chapitre ont été positionnées parmi cette sélection de secteurs de rives. Outre la possibilité de sélectionner des secteurs de rives abritant une végétation aquatique *a priori* homogène et stable depuis les années 1960, ces relevés sont également susceptibles d'être caractérisés par des conditions environnementales locales qui ont peu, voire pas, changé entre les premiers relevés de 1966 et les plus récents de 2011. Les relevés phytosociologiques ayant été essentiellement réalisés sur les rives orientales des lacs, des stations positionnées dans la partie occidentale du lac viendront ici compléter la sélection de sites d'étude, de manière à caractériser des conditions de biotopes physiques plus contrastées. Les relevés de végétation ont été réalisés en juillet 2013 et juillet 2014 aux grains de la *Station*, du *Quadrat* et de la *Cellule* de quadrat (cf. figure 2.10 du chapitre 2). La liste des stations, leur superficie, leur pente ainsi que leurs correspondances avec les syntaxons des relevés phytosociologiques sont disponibles en annexe A.

Les prélèvements (fractions de la granulométrie et de la matière organique dans les sédiments), mesures directes (pente des rives) et modélisations (exposition aux vagues, probabilité de remise en suspension des sédiments) des variables physiques ont été réalisés au grain de la *Station*. Le partitionnement des stations en groupes hiérarchiques à partir des variables physiques, et leur introduction dans des arbres de classification, peuvent permettre d'identifier et de caractériser les principaux groupements de biotopes physiques représentés par les stations. Il est ensuite possible de déterminer les taxons-indicateurs (Indval) d'un groupe particulier de biotope. L'analyse des cooccurrences sur une gamme de grains fins (du grain *Station* au grain *Cellule*) permet de caractériser la structure spatiale des communautés identifiées pour chaque groupe de biotopes. Enfin, l'analyse de la réponse de l'occurrence des taxons vis-à-vis des variables environnementales permet d'identifier les variables susceptibles de filtrer les populations en fonction de leur tolérance aux conditions locales. Les travaux suivants ont en partie fait l'objet des stages de Florent Grigoletto et d'Élise Boudier (Grigoletto 2014, Boudier 2016).

5.3 Résultats

Les observations, mesures et prélèvements sur le terrain réalisés aux grains *Station* ($n = 78$), *Quadrat* ($n = 265$) et *Cellule* de quadrat ($n = 3428$) du lac de Lacanau ont nécessité 88 hommes/jours.

5.3.1 Les variables physiques de la zone de rives du lac de Lacanau au grain *Station*

Neuf stations[1] ont dû être retirées des analyses mettant en jeu les variables environnementales dans ce chapitre, suite à la destruction de certains échantillons de sédiments lors de leur passage au four à moufles à 500 °C ne permettant donc pas d'obtenir les fractions de matière organique et de granulométrie. Aucun moyen statistique n'a été jugé acceptable pour reconstruire les échantillons manquants à partir des échantillons intacts. De plus, la variabilité de ce paramètre à l'échelle de la station n'a pas permis de recomposer correctement ces échantillons. Les analyses statistiques à suivre n'autorisant pas la présence de valeurs manquantes, ces stations ont donc été exclues dans cette section du chapitre uniquement.

Table 5.1 – Variables physiques mesurées dans les stations du lac de Lacanau en 2013 et 2014 (Pente : pente des rives ; M.O : fraction de la matière organique dans les sédiments ; Granu. : fractions de granulométrie des sédiments pour les tamis >1 mm/1-0,5 mm/500-200 µm/200-63 µm/63-50 µm ; Expo. : indice d'exposition aux vagues ; Susp. : probabilité de remise en suspension des sédiments), $n = 69$ (9 stations exclues : 0-30/15, 0-30/75, 0-30/115, 30-60/7, 30-60/75, 30-60/115, 60-100/52, 60-100/75, 60-100/104). Le détail des distributions de ces variables est disponible en annexes B, C, D, E, F, G, H, I et J

	Moyenne	Médiane	Étendue
Pente (°)	3,8 ±4,5	2,0	0,1 - 18,4
M.O (%)	1,1 ±0,9	0,8	0,3 - 5,4
Granu. >1 mm (%)	0,2 ±0,3	0,1	0,0 - 1,4
Granu. 1-0,5 mm (%)	6,0 ±4,2	6,0	0,2 - 18,0
Granu. 500-200 µm (%)	91,1 ±5,8	91,2	70,9 - 98,6
Granu. 200-63 µm (%)	2,7 ±1,9	1,9	0,1 - 9,9
Granu. 63-50 µm (%)	0,1 ±0,1	0,1	0,0 - 0,3
Expo.	630526 ±410202	556899	55489 - 1440042
Susp. (%)	55,9 ±35,7	66,5	0,0 - 100,0

L'ensemble des variables physiques mesurées ou modélisées au niveau de la zone de rives du lac de Lacanau varient fortement d'une station à l'autre (tableau 5.1). La moyenne des pentes est faible, elle peut cependant atteindre plus de 15 ° dans les stations situées dans les anses sud-ouest du lac au niveau des dunes du Rounde et des Jauguettes ainsi qu'à Longarisse (secteurs 15, 21 et 47, cf. annexe B). La part de matière organique dans les sédiments est faible (moyenne de 1,1 %), avec un maximum de 5,4 % également dans les stations proches des dunes des Jauguettes (secteur 21, cf. annexe C). La fraction de granulométrie pour le tamis de 500-200 µm est majoritaire, toujours supérieure à 70 % du volume total de sédiments prélevés (cf. annexe F). La part des autres fractions de granulométrie est faible sur l'ensemble des stations. La catégorie des sables grossiers (1-0,5 mm) est supérieure à 10 % du volume total dans 1/5ème

1. 0-30/15, 0-30/75, 0-30/115, 30-60/7, 30-60/75, 30-60/115, 60-100/52, 60-100/75, 60-100/104

des cas seulement. La catégorie des sables fins ne dépasse jamais 10 % du volume total. Les fractions de granulométrie autres que 500-200 µm ont des valeurs plus élevées dans les stations situées à l'est du lac (cf. annexes D, E, G, H).

La rose des vents construite à partir des vitesses, fréquences et directions des vents entre juillet 2009 et juillet 2014 (soit une période de 5 ans avant la réalisation des campagnes) est présentée dans la figure 5.1. Les vents dominants entre 2009 et 2014 ont majoritairement une direction ouest et ouest-nord-ouest (48,8 % de la période) avec une vitesse moyenne de 5.9 $m.s^{-1}$. Les vitesses maximales du vent atteignent 14,6 $m.s^{-1}$ et leur direction est exclusivement ouest. Le vent d'est est moins fréquent avec une occurrence de 29 %, soufflant principalement entre mai à octobre. Aucune journée exempte de vent n'a été mesurée durant la période prise en compte. L'indice d'exposition aux vagues est très variable d'une station à l'autre (cf. annexe I). La moyenne des probabilités de remise en suspension des sédiments sur les stations durant la période de vent étudiée, dépasse légèrement 50 %. Cette probabilité est de 100 % sur toutes les stations proches du secteur de rives 305 (anse sud-est des Îles aux Oiseaux) et du secteur 18 (pointe au sud des dunes des Jauguettes) tandis que l'indice d'exposition indique que ces stations sont relativement protégées des vagues (cf. annexe J). Cette probabilité demeure à 0 % sur toutes les stations proches des secteurs de rives 15 et 21 (petites anses au sud-ouest du lac près des dunes du Rounde et des Jauguettes). Les stations situées dans la partie sud-est du lac (secteurs de rives 314, 321, 330 proches de Vignotte) sont relativement peu exposées aux vagues mais sont caractérisées par une probabilité de remise en suspension des sédiments élevée.

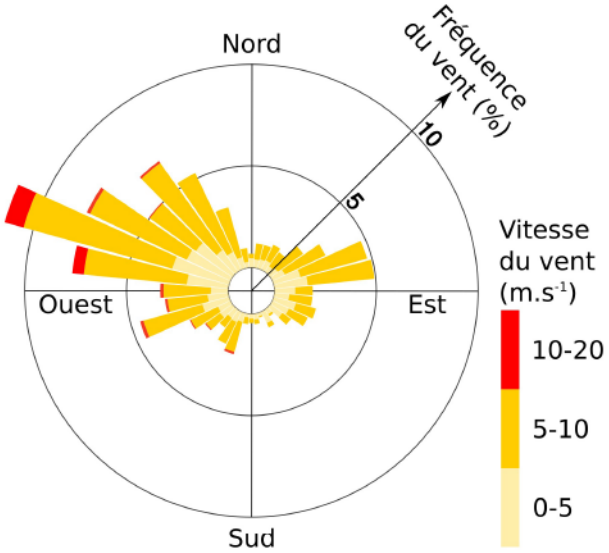


Figure 5.1 – Rose des vents élaborée à partir des vitesses, fréquences et directions des vents entre juillet 2009 et juillet 2014 (n = 1883, données Météo France, station de Vendays-Montalivet, Gironde). La direction du vent désigne la direction d'où vient le vent

Les variables environnementales ne sont pas colinéaires (figure 5.2). Seule la fraction de granulométrie des sédiments pour le tamis de 500-200 µm présente une forte corrélation avec les autres fractions de granulométrie (r^2 >0,7), elles ont donc été retirées dans les analyses réalisées dans ce chapitre. L'indice d'exposition aux vagues et la probabilité de remise en suspension des sédiments ne sont pas autocorrélées (r^2 = 0,33). La pente des rives et le pourcentage de

matière organique sont corrélés négativement avec les descripteurs de l'hydrodynamique sans pour autant dépasser le seuil de la colinéarité. Enfin, les sables fins (fractions de granulométrie 200-63 et 63-50 µm) sont positivement corrélés avec les variables de l'hydrodynamique.

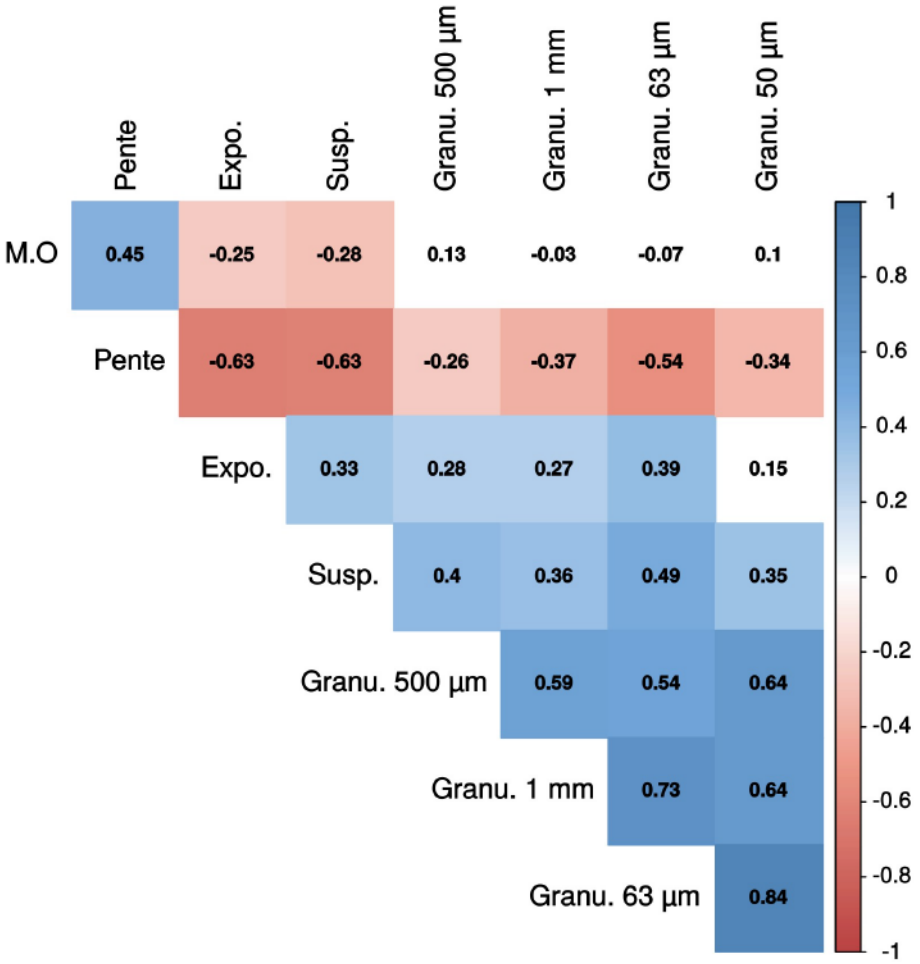


Figure 5.2 – Coefficients de corrélation de Pearson calculés entre les variables physiques mesurées dans les stations du lac de Lacanau en 2013 et 2014 (Pente : pente des rives ; M.O : fraction de la matière organique dans les sédiments ; Granu. : fractions de granulométrie des sédiments pour les tamis >1 mm/1-0,5 mm/200-63 µm/63-50 µm ; Expo. : indice d'exposition aux vagues ; Susp. : probabilité de remise en suspension des sédiments), $n = 69$, les cases colorées représentent les relations significatives (p <0,05)

Groupements de biotopes physiques dans la zone de rives

Une partition en trois groupes dans une classification ascendante hiérarchique réalisée sur les variables environnementales permet de couper le dendrogramme avant la plus forte perte d'inertie inter-classes. L'indice Silhouette moyen de 0,33 indique une cohérence moyenne de la répartition des stations dans les différents groupes de la classification. La figure 5.3 présente le dendrogramme ayant permis la création de ces groupes ainsi qu'une carte de leur distribution dans le lac de Lacanau.

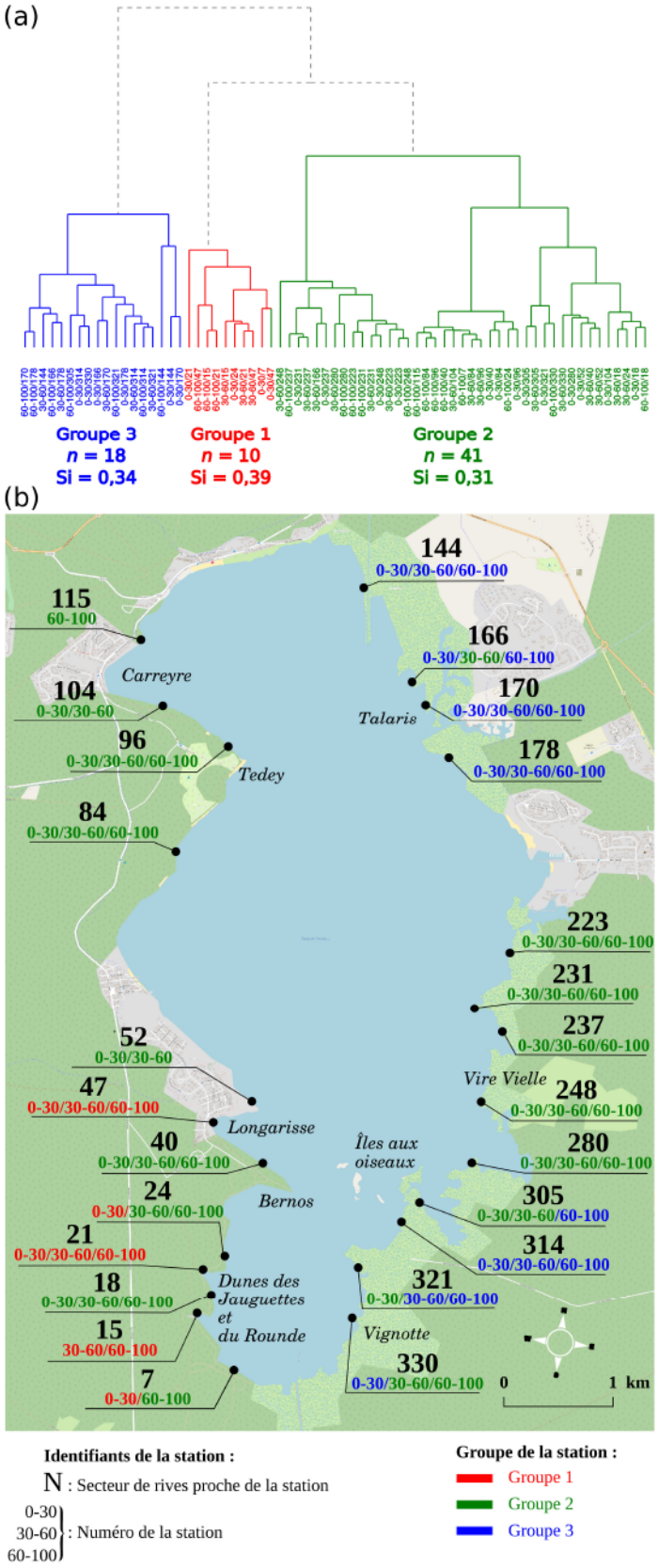


Figure 5.3 – Dendrogramme de la classification hiérarchique, nombre de stations et indice Silhouette moyen (SI) par groupe (a) et carte de répartition de ces groupes de stations dans le lac de Lacanau (b)

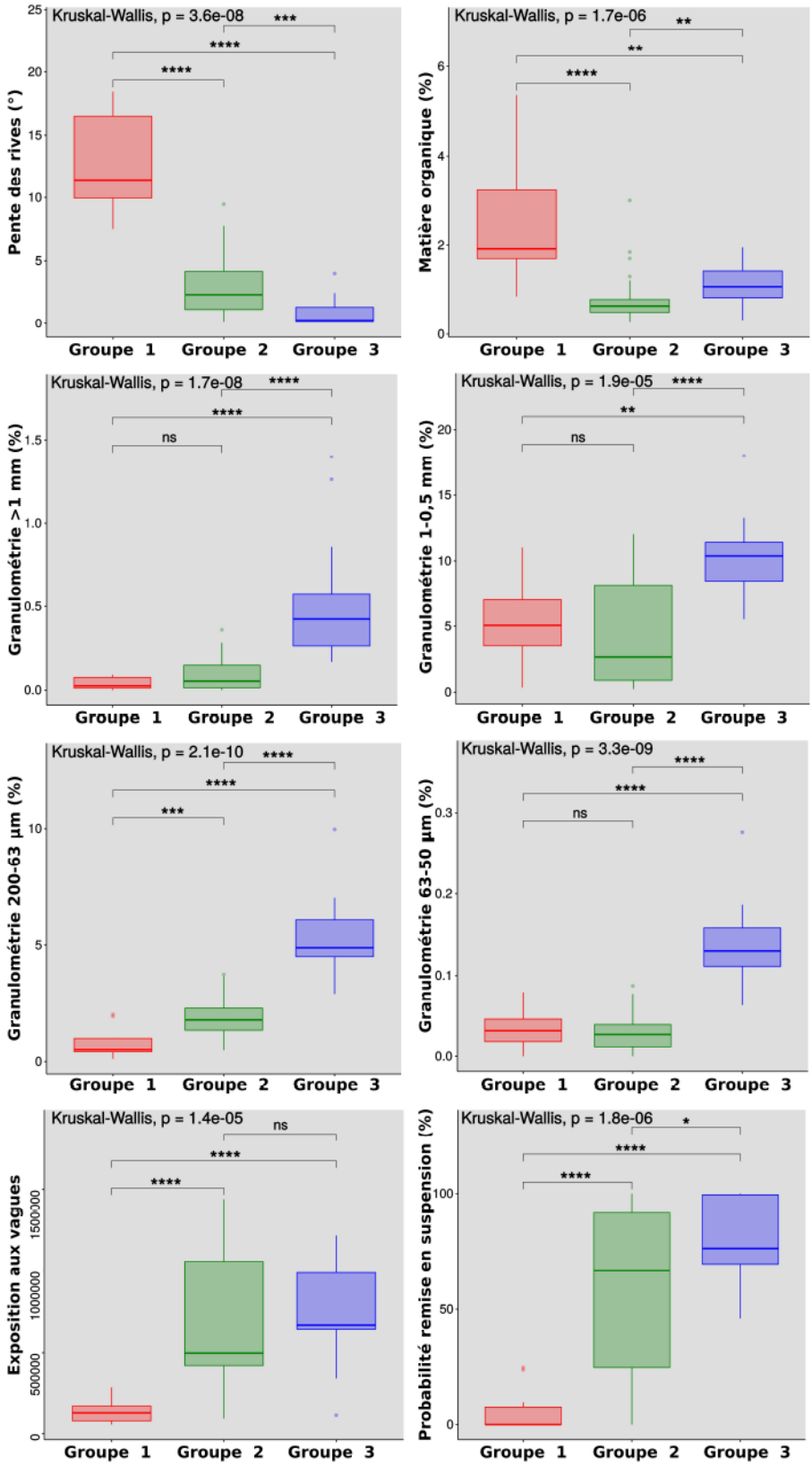


Figure 5.4 – Distribution des variables environnementales par groupes de stations définis dans la classification hiérarchique ($n = 69$). Test de Wilcoxon : * : p <0,05 ; ** : p <0,01 ; *** : p <0,001

Les stations appartenant au groupe 1 sont localisées exclusivement sur les rives sud-ouest du lac, tandis que les stations du groupe 3 se situent exclusivement à l'est du lac. Les stations du groupe 2 sont distribuées sans distinction de l'orientation des rives. Les pentes, les teneurs en matière organique et en sables fins (200-63 µm), ainsi que les probabilités de remise en suspension des sédiments sont significativement différentes entre ces trois groupes de stations (figure 5.4). L'analyse de la distribution des variables environnementales par groupe de stations indique que le groupe 2 occupe une position intermédiaire entre les groupes 1 et 3. Le groupe 2 est proche du groupe 1 du point de vue de la structure des sédiments (toutes les fractions de la granulométrie, sauf pour la fraction 200-63 µm), il se rapproche du groupe 3 concernant l'indice d'exposition aux vagues.

La projection des données dans un espace de dimension réduite à l'aide d'une ACP, permet d'obtenir une meilleure représentation des stations et des variables environnementales. Près de 70 % de l'inertie totale, représentant l'information restituée par l'ACP, est expliquée par les axes 1 (PC1) et 2 (PC2) (figure 5.5). Toutes les fractions de granulométrie et la probabilité de remise en suspension des sédiments contribuent majoritairement à la formation de l'axe 1 (partie négative, les flèches des fractions de granulométrie des tamis 1-0,5 mm et 63-50 µm sont confondues), tandis que la fraction de la matière organique contribue principalement à la formation de l'axe 2 (partie positive). La pente des rives et l'indice d'exposition aux vagues semblent contribuer autant pour l'axe 1 que pour l'axe 2, sur la partie positive des axes pour la pente et la partie négative des axes pour l'exposition. Les variables semblent former des blocs distincts, "Exposition - Remise en suspension", "Pente - Matière organique" et "Fraction de granulométrie", opposés dans le plan factoriel. Les individus du groupe 1 se concentrent autour de la pente et de la fraction de matière organique dans les sédiments, tandis que les individus du groupe 3 se situent à proximité de toutes les fractions de granulométrie des sédiments et de l'hydrodynamique. L'ACP semble confirmer la position intermédiaire des stations appartenant au groupe 2 vis-à-vis des variables environnementales, notamment le long de l'axe 1. Proches des variables de l'hydrodynamique, les individus du groupe 2 s'éloignent du bloc de variables "Fraction de granulométrie" (*i.e.* groupe 3) tout en demeurant à l'opposé de la fraction de la matière organique dans les sédiments et de la pente des rives (*i.e.* groupe 1).

La figure 5.6 présente les résultats issus de l'arbre de décision (mode classification) obtenu à partir des données environnementales. Le nombre de variables explicatives retenues par le modèle est réduit à 2, la pente des rives et la fraction de granulométrie des sédiments pour le tamis 63-50 µm. L'arbre de décision indique que, pour discriminer le groupe 3 des autres groupes, la fraction en sables fins doit être supérieure à la moyenne des valeurs mesurées sur toutes les stations (0,1 ±0,1 %). Ensuite, pour séparer le groupe 1 du groupe 2, la pente des rives doit être relativement forte (9,5 °) en comparaison des pentes mesurées sur l'ensemble des stations (moyenne = 3,8 ±4,5 °). Dans cette configuration, à l'aide d'une validation croisée, l'arbre de décision atteint 97,1 % de prévisions correctes pour le classement des stations dans les trois groupes de la classification hiérarchique.

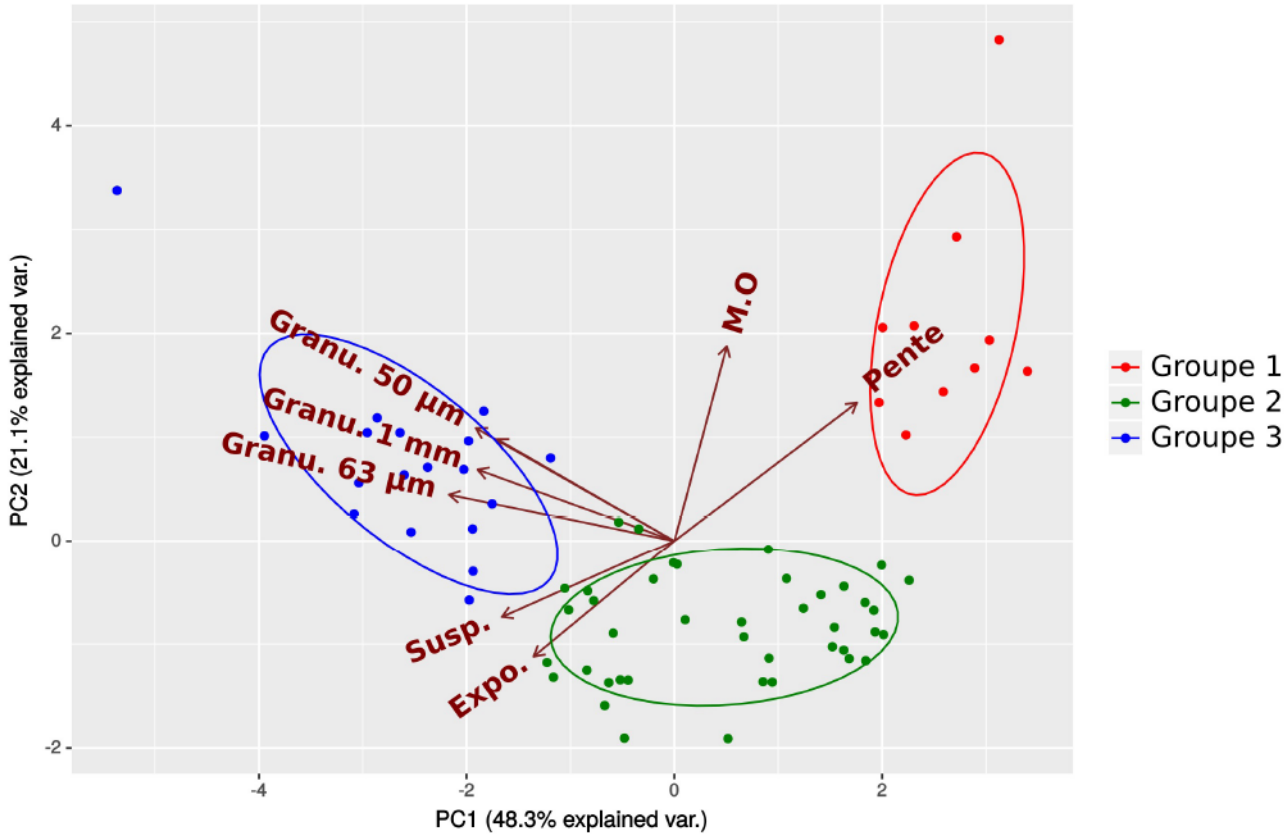


Figure 5.5 – Analyse en composante principale (ACP) sur les variables environnementales des stations du lac de Lacanau ($n = 69$). Les groupes de stations sont identifiés par des couleurs différentes (ellipses de confiance à 95 %). Les flèches des fractions de granulométrie 1-0,5 mm et 63-50 µm sont confondues. Pente : pente des rives ; M.O : fraction de la matière organique dans les sédiments ; Granu. : fractions de granulométrie des sédiments pour les tamis >1 mm/1-0,5 mm/200-63 µm/63-50 µm ; Expo. : indice d'exposition aux vagues ; Susp. : probabilité de remise en suspension des sédiments

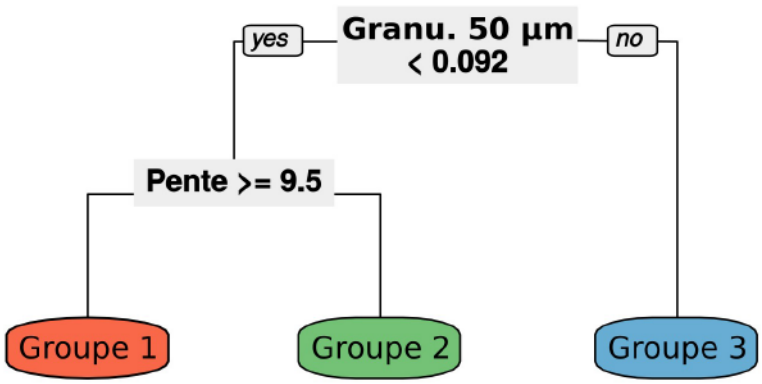


Figure 5.6 – Arbre de décision CART (mode classification). Gr_0.05 : fraction de granulométrie des sédiments pour le tamis 63-50 µm (%) ; Pente : pente des rives (°)

5.3.2 Assemblages et cooccurrences d'espèces de macrophytes sur une gamme de grains fins

Relevés de végétation aquatique au grain *Station*

Un total de 47 taxons a été observé sur les 78 stations étudiées en 2013 et 2014 dans le lac de Lacanau. Après l'exclusion des singletons[2], le nombre total de taxons retenus s'élève à 34 (tableau 5.2).

Table 5.2 – Liste des taxons observés sur les stations (n = 78) du lac de Lacanau après exclusion des singletons. * indique les espèces exotiques à caractère envahissant

Taxon	Code	Occurrence	Fréquence (%)
Carex spp.	CARSPP	16	20,5
Caropsis verticillato-inundata (Thore) Rausch.	THRVER	9	11,5
Chara fragifera M.C.Durieu de Maisonneuve	CHAFRA	53	67,9
Cladium mariscus (L.) Pohl	CLDMAR	7	9
*Egeria densa** Planch.	EGEDEN	16	20,5
Eleocharis multicaulis (Sm.) Desv.	ELEMUL	22	28,2
Galium palustre L.	GALPAL	3	3,8
Hydrocotyle vulgaris L.	HYRVUL	12	15,4
Iris pseudacorus L.	IRIPSE	22	28,2
Juncus bulbosus L.	JUNBUL	37	47,4
Juncus effusus L.	JUNEFF	7	9
*Lagarosiphon major** (Ridl.) Moss	LAGMAJ	33	42,3
Littorella uniflora (L.) Asch.	LITUNI	20	25,6
Lobelia dortmanna L.	LOBDOR	36	46,2
*Ludwigia peploides** (Kunth) P.H.Raven	LUDPEP	13	16,7
Lycopus europaeus L.	LYCEUR	8	10,3
Lysimachia vulgaris L.	LYSVUL	18	23,1
Lythrum salicaria L.	LYTSAL	9	11,5
Mentha aquatica L.	MENAQU	10	12,8
Molinia caerulea (L.) Moench	MOLCAE	11	14,1
Myrica gale L.	MYIGAL	14	17,9
Myriophyllum alterniflorum DC.	MYRALT	20	25,6
Nitella spp.	NITSPP	28	35,9
Nuphar lutea (L.) Sm.	NUPLUT	8	10,3
Osmunda regalis L.	OSMREG	5	6,4
Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud.	PHRAUS	67	85,9
Potamogeton natans L.	POTNAT	3	3,8
Potamogeton polygonifolius Pourr.	POTPOL	3	3,8
Ranunculus flammula L.	RANFLA	7	9
Schoenoplectus lacustris (L.) Palla	SCILAC	9	11,5
Schoenoplectus pungens (Vahl) Palla	SCNPUN	49	62,8
Schoenus nigricans L.	SHONIG	9	11,5
Scutellaria minor Huds.	SCUMIN	3	3,8
Sparganium erectum L.	SPAERE	12	15,4

2. *Agrostis stolonifera* L., *Alisma plantago-aquatica* L., *Elatine hexandra* (Lapierre) DC., *Eupatorium cannabinum* L., *Hypericum elodes* L., *Juncus acutiflorus* Ehrh. ex Hoffm., *Potamogeton perfoliatus* L., *Rhynchospora fusca* (L.) W.T. Aiton, *Solanum dulcamara* L., *Stachys palustris* L.

Les taxons les plus fréquents (>60 %) sont les hélophytes *Phragmites australis* et *Schoenoplectus pungens*, ainsi que la macro-algue characée *Chara fragifera*. La Lobélie de Dortmann (*Lobelia dortmanna*) a été observée sur près d'une station sur deux (46,2 %), les autres espèces appartenant à la communauté des isoetides ont été observées avec des occurrences plus faibles (25,6 % pour *Littorella uniflora* et 11,5 % pour *Caropsis verticillato-inundata*). Les espèces exotiques envahissantes sont relativement fréquentes sur les stations avec 42,3 % pour *Lagarosiphon major*, 20,5 % pour *Egeria densa* et 16,7 % pour *Ludwigia peploides*.

La détermination spécifique *in situ* de deux macro-algues characées s'est limitée au genre *Nitella*. Les validations taxonomiques au laboratoire d'hydrobiologie des différents échantillons prélevés, ont montré que des confusions ont pu être parfois faites lors de certaines observations entre deux espèces aux caractéristiques morphologiques relativement proches : *Nitella confervacea* (Bréb.) A.Braun ex Leonh. et *Nitella hyalina* (DC.) C.Agardh. L'absence de mucilage sur les phylloïdes et les difficultés pour identifier *in situ* la collerette de dactyles surnuméraires, n'ont pas permis de distinguer les deux espèces dans certains cas. Les deux espèces ont été réunies sous l'appellation *Nitella* spp. De même, la réalisation des observations de terrain en juillet n'ayant pas permis d'observer la floraison printanière des carex et de les déterminer au niveau de l'espèce, les carex ont été réunis sous l'appellation *Carex* spp., la majorité des carex observés appartenant à l'espèce *Carex elata* All.

La figure 5.7 présente la richesse spécifique observée sur chaque station. Les richesses spécifiques sont généralement plus élevées sur les rives orientales du lac dans les stations ayant une profondeur comprise entre 0 et 30 cm. La richesse la plus faible a été observée pour la station 30-60/104 au sud de l'anse de Carreyre (groupe 2, 1 taxon observé), la plus forte a été relevée sur la station 0-30/178 au sud de la marina de Talaris (groupe 3, 18 taxons observés). Ces deux stations appartiennent au groupe 3.

Espèces indicatrices des biotopes physiques au grain *Station*

Le tableau 5.3 présente les taxons-indicateurs identifiés par la méthode Indval. Un total de 10 taxons-indicateurs a été identifié, appartenant à divers types biologiques et présentant des formes de croissance variées. Les stations du groupe 1 de la classification sont associées à 7 taxons et les stations du groupe 3 sont associées à 3 taxons. Aucun taxon-indicateur n'a été directement identifié pour les stations du groupe 2. Cependant, il est possible de lui attribuer 4 taxons-indicateurs d'une combinaison de groupes de stations au niveau d'une partition située plus haut dans le dendrogramme de la classification.

Cooccurrences d'espèces aux grains *Station*, *Quadrat* et *Cellule*

La liste des taxons observés dans les quadrats et leurs occurrences sont disponibles en annexe L. Après élimination des singletons [3], un total de 27 taxons a été observé dans les quadrats, soit un peu plus de la moitié du nombre total de taxons observés sur les stations. La figure 5.8 présente les cooccurrences entre les taxons aux différents grains d'étude dans la zone de rives. Au

3. *Osmunda regalis* L., *Potamogeton perfoliatus* L., *Potamogeton polygonifolius* Pourr., *Ranunculus flammula* L., *Schoenus nigricans* L.

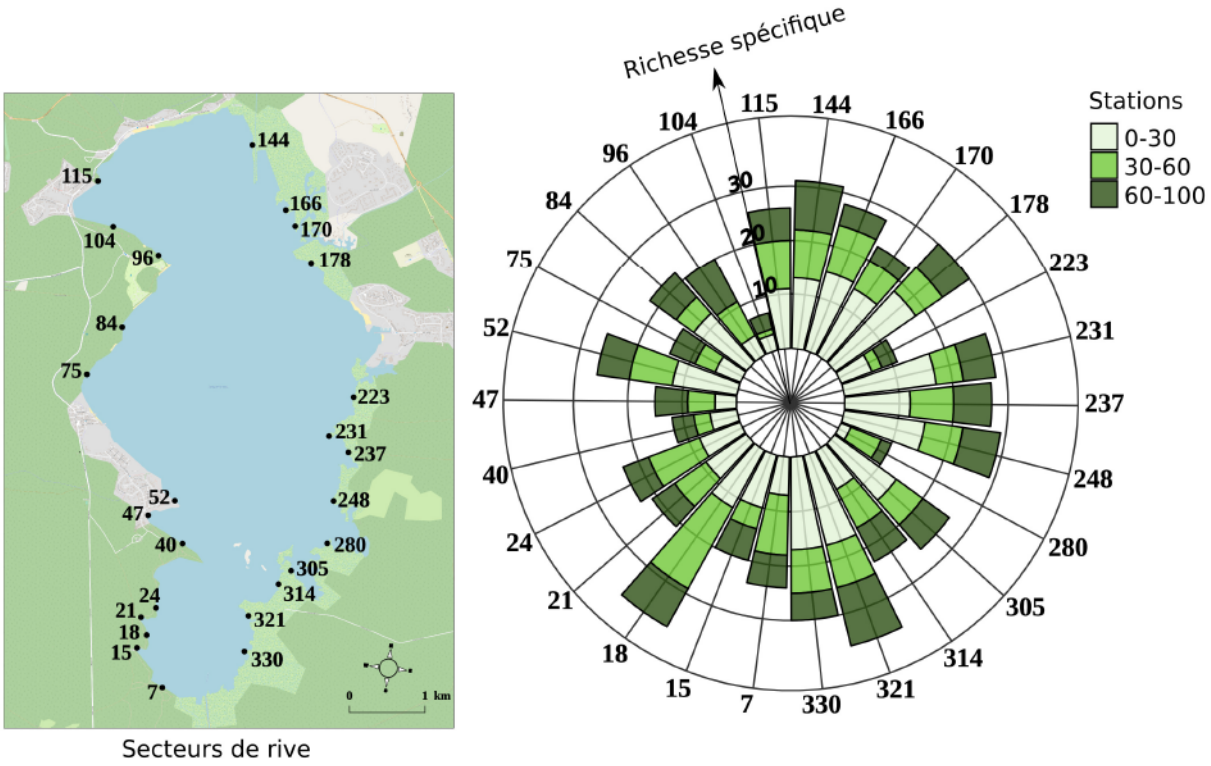


Figure 5.7 – Richesse spécifique observée dans les stations du lac de Lacanau en 2013 et 2014

Table 5.3 – Taxons-indicateurs des groupes de stations et valeurs indicatrices (Indval)

Identifiant du groupe	Taxon-indicateur	Valeur indicatrice	*p*-value
1	*Sparganium erectum*	0,88	0,001
	Ludwigia peploides	0,84	0,001
	Iris pseudacorus	0,71	0,004
	Egeria densa	0,70	0,001
	Myrica gale	0,61	0,012
	Juncus effusus	0,55	0,005
	Nuphar lutea	0,54	0,002
2	-	-	-
3	*Juncus bulbosus*	0,79	0,003
	Nitella spp.	0,73	0,005
	Eleocharis multicaulis	0,70	0,002
1 + 2	*Phragmites australis*	0,93	0,001
2 + 3	*Chara fragifera*	0,93	0,001
	Schoenoplectus pungens	0,86	0,001
	Lobelia dortmanna	0,76	0,008

grain *Station*, les taxons-indicateurs de leur groupe respectif sont associés positivement entre eux. À partir du grain *Quadrat*, c'est-à-dire à l'échelle du m², les taxons-indicateurs du groupe 1 (*Sparganium erectum*, *Egeria densa*, *Ludwigia peploides*) ne sont plus associés positivement entre eux. Tout autrement, les taxons-indicateurs du groupe 3 et de la combinaison de groupe 2 et 3, c'est-à-dire les isoetides, les petits hélophytes à feuilles fines et *Chara fragifera*, sont associés positivement entre eux dans 1 m². Au grain *Cellule*, la plupart des taxons associés positivement sont les taxons-indicateurs du groupe 3. Certains taxons du groupe 1 restent tout de même associés positivement à ce grain, tels que les hydrophytes exotiques *Egeria densa*, *Lagarosiphon major* et les hydrophytes indigènes *Nuphar lutea* et *Myriophyllum alterniflorum*. Du grain *Station* et jusqu'au grain *Cellule*, les taxons-indicateurs du groupe 1 sont associés négativement aux taxons-indicateurs du groupe 3.

Au grain *Station*, 25 % des associations sont positives et 12 % sont négatives. En diminuant le grain, les associations positives restent stables (autour de 20 %) tandis que les associations négatives augmentent pour atteindre 35 % au grain *Cellule*. A cette échelle, le modèle discerne plus facilement les associations négatives entre taxons, notamment entre les taxons-indicateurs du groupe 1 et les indicateurs du groupe 3.

5.3.3 Analyse de l'influence des variables physiques des biotopes de la zone de rives sur l'occurrence et les assemblages d'espèces de macrophytes

L'analyse canonique des correspondances (CCA, figure 5.9) a été construite à partir de la fréquence relative des taxons et des variables environnementales. Le positionnement des taxons le long des gradients environnementaux identifiés le long des axes 1 et 2 de la CCA, semble confirmer le lien qu'ont certains taxons avec les différents groupes de stations. Le groupe 1 se démarque le long d'un gradient croissant de matière organique et de pente des rives, à l'opposé des variables liées à l'hydrodynamique. Les stations du groupe 2 sont étirées, en position centrale et orientés en diagonale entre les deux axes, confirmant la position intermédiaire de ce groupe parmi les deux autres. Les stations du groupe 3 ne sont pas isolées mais confondues aux stations appartenant au groupe 2. Le groupe 3 est réduit (figure 5.9 encadré), concentré le long de l'axe 1, dans le plan dirigé vers les variables croissantes d'hydrodynamique et d'hétérogénéité de la granulométrie des sédiments. Les taxons-indicateurs du groupe 3 et de la combinaison des groupes 2 et 3 sont projetés dans cet espace de la CCA.

Une seule relation significative de faible intensité a été obtenue entre la richesse spécifique observée dans les stations et les variables physiques étudiées. Il s'agit de la probabilité de remise en suspension des sédiments ($F_{1,67}$; $r^2 = 0{,}19$; $p < 0{,}001$). Le test global de comparaison de la distribution des variables environnementales selon la modalité de présence/absence de tous les taxons, révèle des différences significatives pour la fraction de la matière organique dans les sédiments, la probabilité de remise en suspension des sédiments et de toutes les fractions de la granulométrie (Kruskall-Wallis, $p < 0{,}05$). La figure 5.10 présente les distributions des variables physiques significatives retenues à la suite du test global pour les taxons-indicateurs identifiés dans l'Indval. Le nombre le plus élevé de taxons pour lesquels une différence dans la distribution des variables environnementales est significative selon leur présence ou leur absence sur

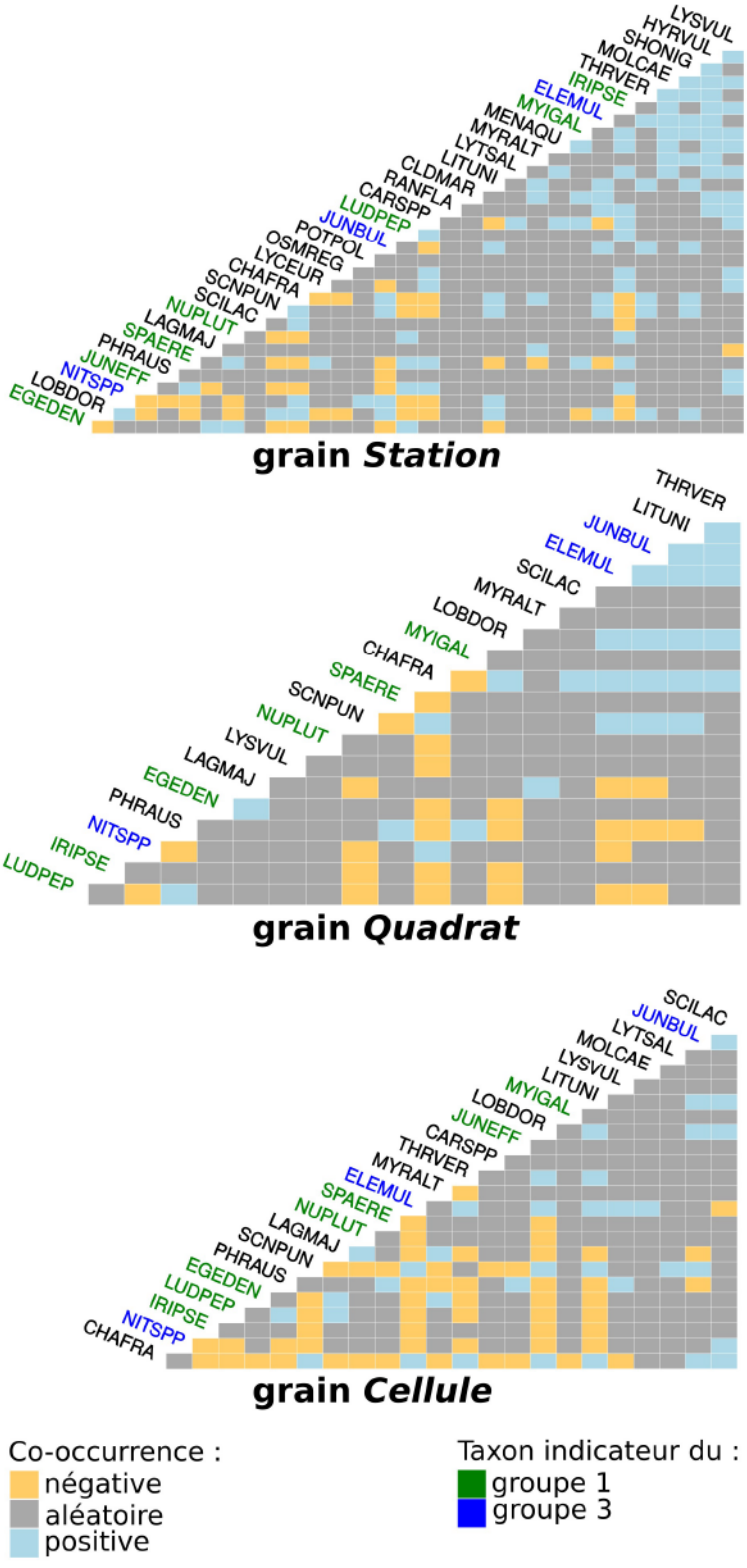


Figure 5.8 – Associations positives, négatives et aléatoires entre les taxons de macrophytes du lac de Lacanau calculées aux grains *Station* ($n = 78$), *Quadrat* ($n = 265$) et *Cellule* de quadrat ($n = 3428$)

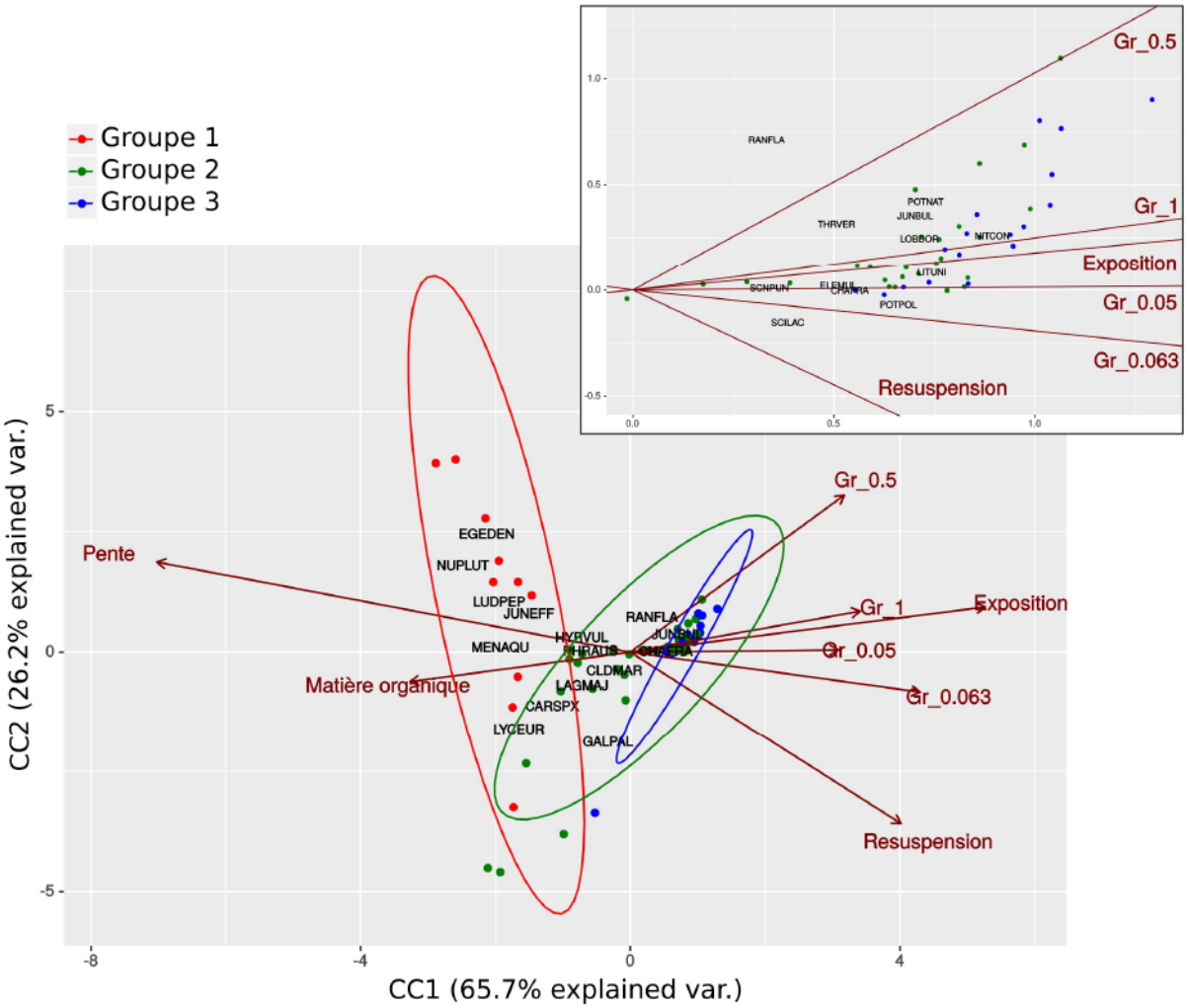


Figure 5.9 – Analyse canonique des correspondances (CCA) réalisée à partir de la fréquence relative des taxons observés sur les stations et des variables environnementales. Les groupes de stations sont identifiés par des couleurs différentes (ellipses de confiance à 95 %). La vue de la CCA est paramétrée pour que la visualisation des taxons soit optimisée sans superposition des labels. L'encadré est un agrandissement de la CCA sur l'axe 1 (0 - 1,7) et l'axe 2 (0 - 1,6)

les stations, est atteint pour la fraction de granulométrie des sables fins (*i.e.* l'addition des fractions 200-63 et 63-50 µm pour simplifier la lecture des résultats). Le seul taxon dont toutes les variables environnementales sont significativement différentes en fonction de sa présence ou de son absence sur les stations, est *Lobelia dortmanna*. Les taxons appartenant au groupe 1, *Sparganium emersum* et *Ludwigia peploides*, sont présents dans les stations caractérisées par des pourcentages en matière organique plus forts que dans les sites où ces espèces sont absentes, mais également des fractions en sables fins et des probabilités de remise en suspension des sédiments plus faibles. La présence/absence de *Eleocharis multicaulis*, *Nitella* spp. et *Juncus bulbosus*, taxons-indicateurs du groupe 3, ne semble pas être influencée par la fraction de la matière organique dans les sédiments. Ces taxons sont présents majoritairement dans les stations caractérisées par des fractions élevées en sables grossiers (*i.e.* l'addition des fractions >1 mm et 1-0,5 mm) et fins, et par une forte remise en suspension des sédiments. De plus,

les taxons-indicateurs de la combinaison des groupes 1 et 2 (*Chara fragifera*, *Schoenoplectus pungens* et *Lobelia dortmanna*) suivent la même tendance que celle observée pour les taxons du groupe 3. Cependant, ces espèces sont présentes dans les stations caractérisées par de faibles fractions en matière organique dans les sédiments.

Les résultats obtenus pour les autres taxons, non identifiés dans l'Indval, sont présentés en annexe K. A noter qu'aucune différence significative dans les variables environnementales n'a été observée dans les stations où *Lagarosiphon major* est présent ou absent. Enfin, la présence de *Littorella uniflora* dans les stations est caractérisée par une fraction en matière organique faible et une part élevée en sables grossiers dans la granulométrie des sédiments.

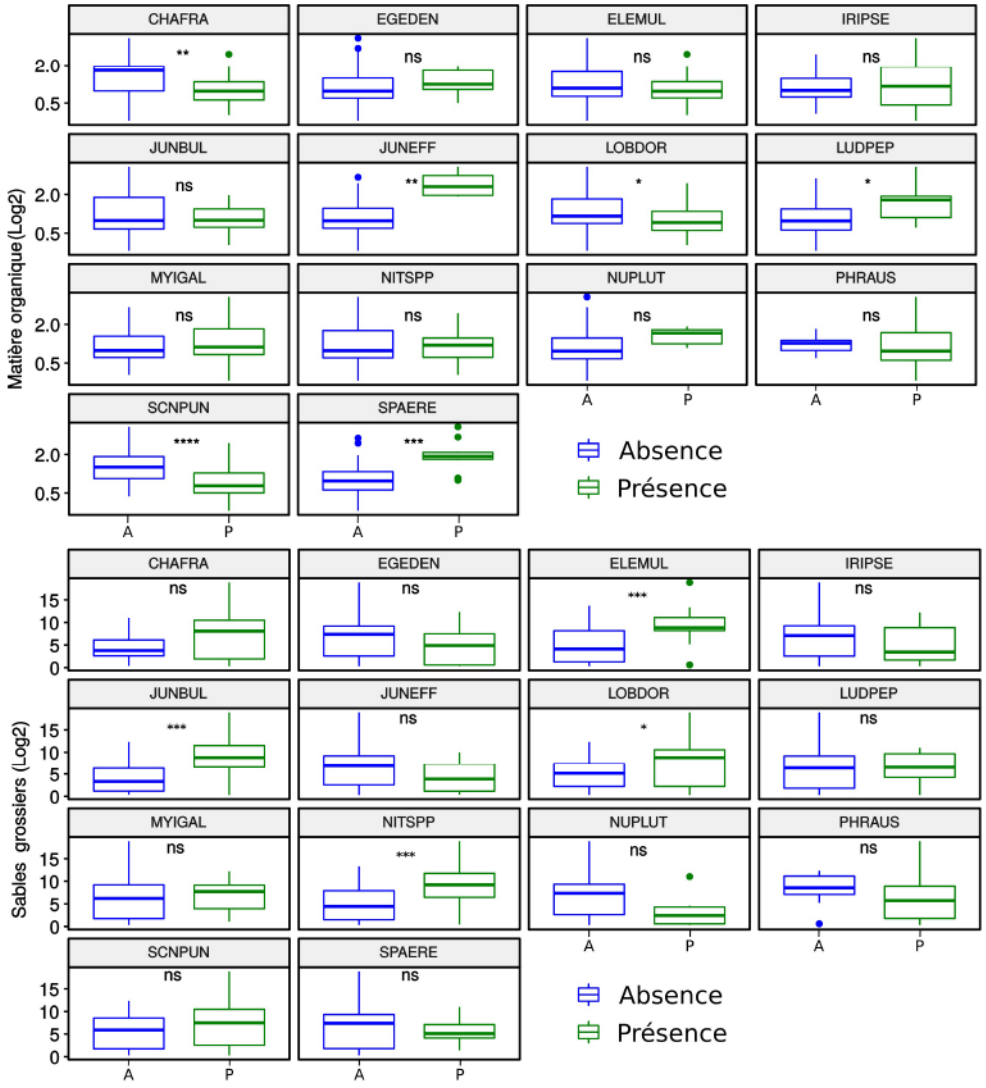


Figure 5.10 – Distribution des variables environnementales en fonction de la présence/absence des taxons identifiés dans l'analyse des valeurs indicatrices dans les stations. Seules les variables présentant une différence significative entre tous les taxons (Kruskall-Wallis, p <0,05) sont présentées : fraction de la matière organique dans les sédiments, fraction des sables grossiers (addition des fractions de granulométrie >1 mm et 1-0,5 mm). Test de Wilcoxon-Mann-Whitney : **** = p <0,0001 ; *** = p <0,001 ; ** = p <0,01 ; * = p <0,05 ; ns = non significatif

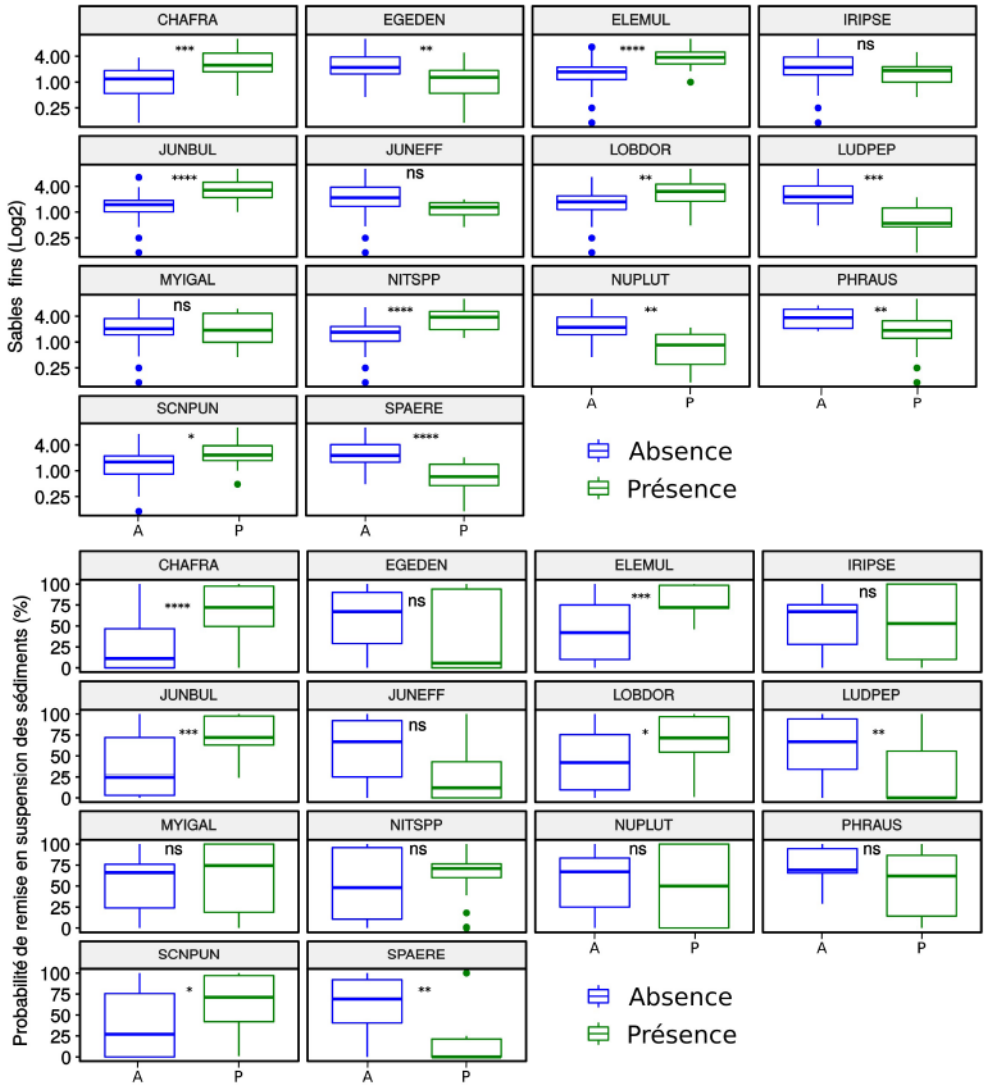


Figure 5.10 – (suite) Distribution des variables environnementales en fonction de la présence/absence des taxons identifiés dans l'analyse des valeurs indicatrices dans les stations. Seules les variables présentant une différence significative entre tous les taxons (Kruskall-Wallis, p <0,05) sont présentées : fraction des sables fins (addition des fractions de granulométrie 200-63 et 63-50 µm) et probabilité de remise en suspension des sédiments. Test de Wilcoxon-Mann-Whitney : **** = p <0,0001 ; *** = p <0,001 ; ** = p <0,01 ; * = p <0,05 ; ns = non significatif

5.4 Discussion

5.4.1 Les biotopes physiques dans la zone de rives du lac de Lacanau

Il est généralement difficile d'identifier *la* variable dominante qui détermine et contrôle le caractère écologique et le fonctionnement des biotopes littoraux lacustres, parmi les facteurs qui expriment l'énergie (hydrodynamique) et la structure (pente, granulométrie, profondeur) physiques de ces zones particulières des lacs (Strayer et Findlay 2010). Les résultats obtenus dans ce chapitre indiquent la présence d'interactions complexes entre ces variables qui

compliquent leur interprétation pour l'identification d'une variable de forçage physique prédominante. La dichotomie est-ouest du lac est justifiée en ce qui concerne la topographie (pentes) des rives et la structure (granulométrie) des sédiments. Les stations des rives occidentales se distinguent par des pentes plus fortes qu'à l'est. Les sédiments des stations des rives orientales sont caractérisés par des sables plus hétérogènes qu'à l'ouest. Cependant, les autres variables physiques mesurées dans les stations (fraction de matière organique dans les sédiments, exposition aux vagues et remise en suspension des sédiments) relativisent cette dichotomie. Certaines stations des rives occidentales présentent des pentes faibles et des conditions hydrodynamiques élevées. C'est le cas notamment des "pointes" des rives occidentales (Bernos, Longarisse, Tedey) qui forment des avancées de la zone de rives vers l'intérieur du lac, leur conférant un caractère atypique notamment en termes de conditions hydrodynamiques. À l'inverse, des stations des rives orientales présentent des pentes des rives fortes et des variables hydrodynamiques moins intenses, telles que les anses, criques, situées au sud-est du lac (entre Vignotte et Vire Vielle). Il est important de noter que la distribution des différents groupes définis dans la classification hiérarchique, ne suit pas le gradient de profondeur qui caractérise les différentes stations, suggérant que ce paramètre n'est pas prépondérant dans le partitionnement des sites défini à partir des données environnementales.

L'arbre de décision obtenu à partir des descripteurs physiques est rudimentaire et fournit peu d'informations sur les seuils des variables explicatives susceptibles de discriminer les groupes de stations. Ceci est probablement lié au nombre d'observations relativement faible pour réaliser ce type d'analyse statistique, et à un nombre de modalités plus important à prendre en compte dans le modèle pour certaines variables telles que les fractions de la granulométrie par exemple. Des tests supplémentaires de discrétisation des valeurs (transformation des données quantitatives en classes de valeurs ordonnées) n'ont pas abouti à une amélioration de ces résultats. L'arbre de décision indique le rôle important des variables relatives à la structure de la zone de rives dans la discrimination des stations (pente des rives, granulométrie). Le sable des Landes est constitué à 80 % de particules d'une dimension comprise entre 200 et 300 µm (Capdevielle 1979, Cemagref 1985). Ce sable est issu d'un dépôt éolien apporté par les vents à une époque où le niveau de la mer était plus bas qu'aujourd'hui et dans des conditions climatiques de grande sécheresse. Ce sable qui constitue les dunes littorales constitue le substrat majoritaire des lacs et étangs du littoral aquitain, il peut être considéré comme une source autochtone de matériaux particulaires. Les résultats indiquent ici que la majeure partie des particules présentes dans les stations, notamment pour les rives ouest, est représentée par la fraction de granulométrie de 500-200 µm. Les rives orientales du lac de Lacanau sont caractérisées par une fraction plus élevée en sables fins (200-63 et 63-50 µm) et grossiers (>1 mm et 1-0,5 mm) que sur les rives occidentales. Ces fractions peuvent être considérées comme des matériaux particulaires allochtones, provenant du bassin versant du lac par exemple. L'apport de sédiments charriés par les tributaires, dont les embouchures sont situées exclusivement sur les rives orientales, joue probablement un rôle essentiel dans la l'hétérogénéité observée dans la granulométrie des stations localisées sur les rives est du lac. Enfin, les résultats obtenus dans les grands lacs du Canada, du Japon et de Nouvelle Zélande (Keddy 1985, Riis et Hawes 2003, Atapaththu et al. 2017), indiquent que la matière organique est corrélée négativement avec les variables de l'hydrodynamique, ce qui est cohérent avec nos observations.

5.4.2 L'influence des variables physiques sur les assemblages de macrophytes

Des analogies sont possibles entre les patrons de végétation obtenus dans ce chapitre et ceux du chapitre précédent (Bertrin et al. 2018). Dans le chapitre précédent, le partitionnement des sites dans la classification hiérarchique a été établi à partir des listes floristiques de tous les secteurs de rives des lacs médocains (Lacanau et Carcans-Hourtin). Ici, ce partitionnement a été établi à partir des données environnementales du lac de Lacanau. Les principales analogies correspondent au groupe 1 de ce chapitre avec le groupe *Egeria* du chapitre précédent. De même, le groupe 3 et la combinaison des groupes 2 et 3 dans ce chapitre s'accordent avec les groupes *Lobelia* et *Juncus* du chapitre précédent. Cela confirme une relative cohérence dans les résultats obtenus à l'aide de la classification hiérarchique et de l'Indval dans la définition des assemblages d'espèces. Ces assemblages, qu'ils soient déterminés à partir des données de flore ou des données environnementales, sont relativement homogènes entre le grain *Secteur* et le grain *Station*. Notons cependant l'absence de *Lagarosiphon major* dans les taxons-indicateurs déterminés sur les stations. Les résultats obtenus dans le chapitre 3 (Bertrin et al. 2017) indiquent une tendance pour cette espèce à coloniser la partie profonde de la zone littorale des lacs comparé à *Egeria densa*, ce qui pourrait expliquer l'absence de *Lagarosiphon major* dans la liste des taxons-indicateurs dans ce chapitre dédié à la zone de rives moins profonde par définition.

La CCA confirme le caractère stagnophile des taxons-indicateurs du groupe 1. Ces taxons, à la structure épigée aux dimensions particulièrement développées (elodeides, magnonymphaeides, peplides, larges monocotylédones), affectionnent les biotopes lents en pleine eau (*Egeria densa*, *Nuphar lutea* et *Sparganium erectum*) ou à l'interface eau-rive (*Ludwigia peploides*, *Juncus effusus*, *Iris pseudacorus*). De plus, ce groupe est le seul à être associé aux espèces exotiques à caractère envahissant. Les taxons-indicateurs du groupe 3 et de la combinaison des groupes 2 et 3, sont regroupés dans la CCA à proximité des variables liées à la granulométrie des sédiments et à l'hydrodynamique. Les taxons-indicateurs de ces groupes (*Eleocharis multicaulis*, *Juncus bulbosus*, *Lobelia dortmanna*, *Nitella* spp. et *Chara fragifera*) ont une morphologie plutôt réduite (isoetides, charides, parvopotamides) et se développent le plus souvent en touffes gazonnantes plus ou moins denses. Ces résultats sont cohérents avec ceux obtenus dans le chapitre 4 qui mettent en évidence l'importance de la pente des rives et de la remise en suspension des sédiments comme variables prédictives de la distribution et des assemblages de macrophytes dans la zone de rives des lacs médocains (Bertrin et al. 2018). La composition spécifique des taxons indicateurs des groupes de stations identifiés par l'Indval, leurs formes de croissance et leurs types biologiques, sont ici représentatifs de l'intégrité structurale et de l'énergie physique de la zone de rives des lacs (Den Hartog 1982, Strayer et Findlay 2010).

Des fractions élevées en sables grossiers et fins ainsi qu'une intense activité de l'hydrodynamique caractérisent les sites où *Eleocharis multicaulis* et *Juncus bulbosus* sont présents. Des conditions environnementales identiques, présentant de surcroît des fractions faibles en matière organique dans les sédiments, caractérisent les stations où *Lobelia dortmanna*, *Schoenoplectus pungens* et *Chara fragifera* sont présentes. L'hétérogénéité dans la structure physique des sédiments des rives est du lac de Lacanau, associée à une teneur en sables fins plus importante qu'à l'ouest, peut composer un sédiment cohésif plus approprié à l'enracinement des isoetides notam-

ment vis-à-vis des perturbations créées par les vagues (Schutten et al. 2005, Spierenburg et al. 2013). À l'inverse, les résultats indiquent ici que *Egeria densa*, *Ludwigia peploides*, *Nuphar lutea* et *Sparganium erectum* affectionnent majoritairement les substrats plus organiques et probablement moins cohésifs. Enfin, les conditions de l'hydrodynamique et la fraction de la matière organique semblent jouer un rôle mineur pour *Egeria densa*, comparé à celui observé sur des individus de cette espèce qui se développent plus au large des lacs, dans la zone littorale, tel que décrit dans le chapitre 3 (Bertrin et al. 2017). Au final, le grain *Station* a donc permis de confirmer et d'affiner les connaissances sur les préférences écologiques des taxons de macrophytes vis-à-vis des principaux paramètres physiques qui agissent dans la zone de rives des lacs peu profonds (figure 5.11).

5.4.3 Des patrons de végétation qui s'expriment à grain fin

L'analyse des cooccurrences permet de décrire la structure spatiale des paysages floristiques à différents grains. Elle confirme que les taxons identifiés individuellement par l'Indval sont également associés positivement entre eux *in situ* au grain *Station*. Ces assemblages de taxons peuvent donc être considérés comme des indicateurs d'un groupe particulier de biotopes physiques.

En diminuant le grain, les associations positives entre les espèces indicatrices du groupe 1 disparaissent, on ne parle donc plus d'assemblage entre ces espèces à grain fin. Cependant, même si les taxons présents semblent déjà former des surfaces végétalisées monospécifiques, quelques taxons appartenant à ce groupe sont associés positivement entre eux au grain *Cellule*, réunissant espèces exotiques et indigènes. La complexité du paysage floristique est relativement succincte dans le groupe de biotopes représenté par le groupe 1. Des cooccurrences, et donc un partage de l'espace, sont tout de même possibles entre taxons occupant la colonne d'eau (*Egeria densa*, *Lagarosiphon major* et *Myriophyllum alterniflorum*) et la bordure des eaux (*Phragmites australis*, *Sparganium erectum* et *Juncus effusus*).

Les espèces du groupe 3 et de la combinaison des groupes 2 et 3 (isoetides, macro-algues characées et parvopotamides), présentent des associations positives à partir du grain *Station* jusqu'au grain *Cellule* le plus fin. Ceci suggère l'idée d'un assemblage fort entre ces espèces, formant un paysage complexe où 7 taxons peuvent cohabiter sur une superficie comprise dans un carré de 25 cm de côté (*i.e.* $1/16^{\text{ème}}$ de m^2). On peut donc affirmer que la diversité floristique s'exprime à grain fin sur les biotopes correspondant au groupe 3 et, dans une moindre mesure, au groupe 2. Ces faibles superficies, où se concentre cette diversité, renforcent le sentiment de vulnérabilité de ces communautés vis-à-vis des altérations de l'hydromorphologie d'origine anthropique (Dierssen 1981, Smolders et al. 2002, Pedersen et al. 2006, Bertrin et al. 2018), tels que le piétinement, l'artificialisation des rives ou encore l'échouage des bateaux sur les rives (cf. figure 5.12).

Pour l'ensemble des grains étudiés, les taxons exotiques *Ludwigia peploides*, *Egeria densa* et *Lagarosiphon major* ne sont pas associés aux taxons indigènes à l'exception de *Sparganium erectum*, *Phragmites australis*, *Myriophyllum alterniflorum*, *Nuphar lutea* et *Juncus effusus*. Les espèces exotiques sont pour la plupart du temps associées positivement entre-elles. Elles sont

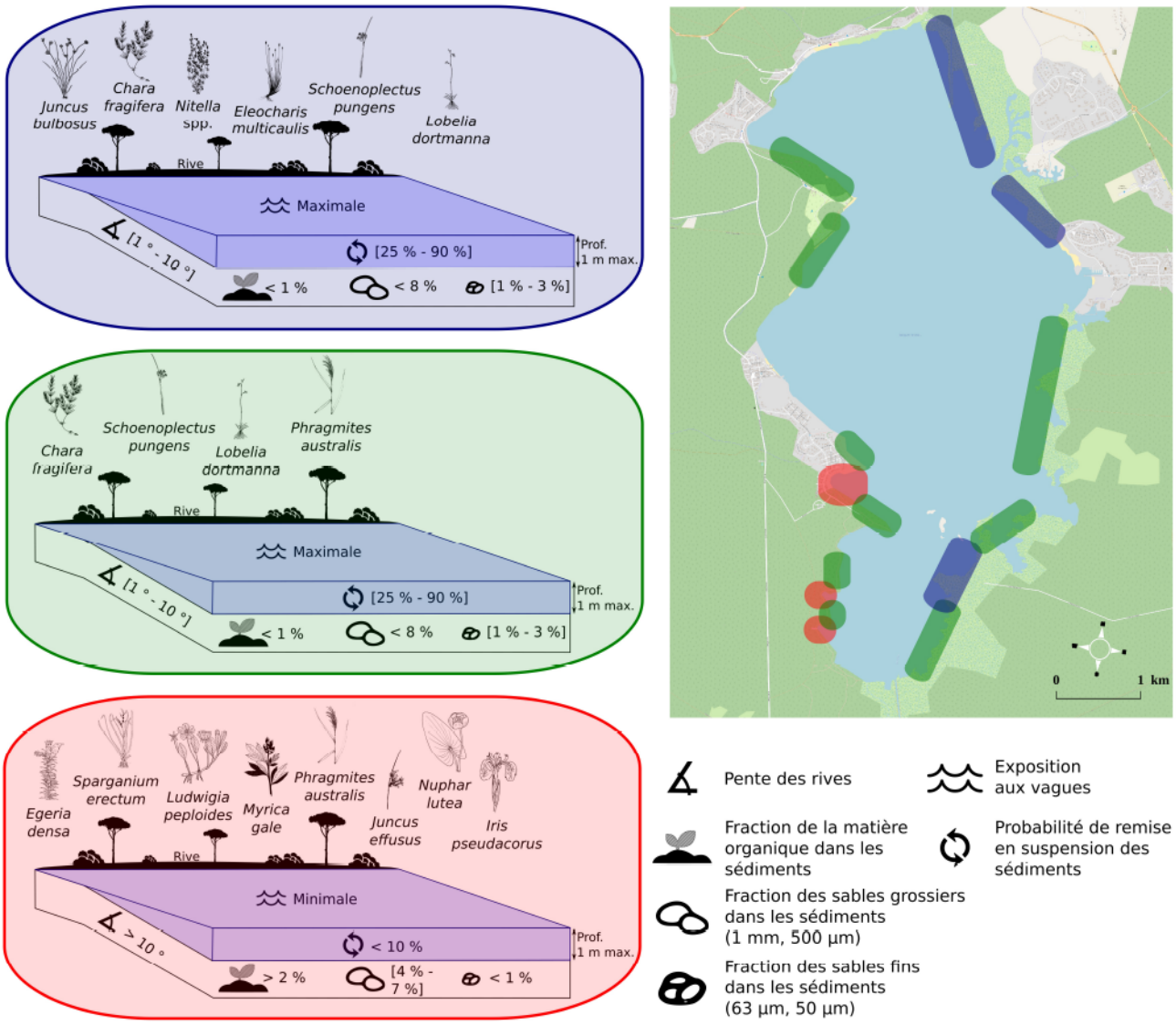


Figure 5.11 – Distribution et principales caractéristiques physiques des biotopes identifiés dans la zone de rives du lac de Lacanau et les taxons de macrophytes-indicateurs de ces biotopes



Figure 5.12 – Certains usages à proximité de la zone de rives des lacs peuvent avoir des impacts conséquents sur les végétations amphibies dont la diversité se concentre sur quelques dizaines de centimètres carrés (photos : V. Bertrin)

également associées négativement aux isoetides et aux taxons fréquemment associés à cette communauté (*e.g. Juncus bulbosus*, *Chara fragifera* et *Eleocharis multicaulis*). Cela sous-entend que, dans les stations étudiées et durant la période des observations, les espèces exotiques et les espèces de la communauté des isoetides ne sont pas cooccurrentes selon le modèle probabiliste utilisé ici. Cependant, l'analyse au cas par cas des cooccurrences observées entre les espèces exotiques et les isoetides aux différents grains, indique que *Lagarosiphon major* et *Lobelia dortmanna* sont présentes simultanément dans 17 stations (soit environ 20 % du nombre total de stations étudiées), 5 quadrats (moins de 2 % du nombre total de quadrats réalisés) et 9 cellules de quadrat (soit moins de 0,3 % du nombre total de cellules de quadrat étudiées). Une seule co-occurrence a été observée dans une cellule de quadrat entre *Egeria densa* et *Lobelia dortmanna*, et aucune entre *Ludwigia peploides* et les isoetides sur l'ensemble des grains étudiés. Bien entendu, cette analyse reste à confirmer à l'aide d'observations régulières des plantes réalisées sur l'ensemble des rives du lac telles que réalisées en 2011 (Bertrin et al. 2012). Ces suivis

diachroniques réguliers devraient intégrer dans l'avenir les stations réalisées dans ce chapitre, de manière à évaluer la potentielle compétition entre les espèces exotiques, les isoetides et les espèces indigènes communes. À titre d'exemple, il serait intéressant d'évaluer les cooccurrences de *Myriophyllum alterniflorum* et *Egeria densa* ou *Lagarosiphon major*, ainsi que *Sparganium erectum* et *Ludwigia peploides*, de façon à déterminer si ces taxons cohabitent ou si, à moyen terme, certains se développent spatialement aux détriments des autres.

Enfin, le rôle de protection contre l'action des vagues des grands hélophytes vis-à-vis des taxons immergés de petite taille, notamment *Phragmites australis* et *Lobelia dortmanna* (Szmeja 1994b), n'a pas pu être mis en évidence dans le lac de Lacanau. À l'inverse, *Schoenoplectus pungens* est associé positivement aux isoetides et aux petits hélophytes parvopotamides aux grains *Quadrat* et *Cellule*. Des observations et mesures supplémentaires devraient être réalisées à l'échelle de plusieurs lacs dans l'objectif d'analyser ces interactions, des densités importantes de *Lobelia dortmanna* ayant été observées dans les roselières à *Phragmites australis* durant des relevés effectués dans le lac de Cazaux-Sanguinet en 2016 (cf. chapitre 6). Cette étude devrait intégrer les scirpaies à *Schoenoplectus pungens* et à *Schoenoplectus lacustris*, peu d'informations étant disponibles dans la littérature concernant de potentielles interactions positives entre ces espèces et les espèces patrimoniales. Ces interactions pourraient avoir un intérêt pour la conservation et la restauration des isoetides, notamment par le biais des mécanismes de facilitation par protection de ces espèces à la morphologie réduite, contre le piétinement et l'action des vagues (déracinement lors de tempêtes) ou par le batillage induit par un motonautisme trop intense ou trop proche des rives.

Chapitre 6

Analyse diachronique de la dynamique des macrophytes dans les grands lacs du littoral aquitain

6.1 Introduction

Amplifié par les activités humaines, le processus naturel d'eutrophisation des eaux est souvent cité comme l'une des causes majeures de la disparition des macrophytes submergés dans les lacs peu profonds (Scheffer et al. 1992, Sand-Jensen et al. 2000, Scheffer et Jeppesen 2007, Mäemets et al. 2010, Sayer et al. 2010). Les altérations des biotopes littoraux liées aux usages anthropiques des lacs ont également des impacts mécaniques sur la flore aquatique (Schmieder 2004, Chappuis et al. 2011, Hicks et Frost 2011, Bertrin et al. 2018). Les introductions d'espèces exotiques, favorisées par le changement climatique, sont également l'une des causes potentielles du déclin des communautés de macrophytes indigènes dans les lacs (Pimentel et al. 2000, Dudgeon et al. 2006, Rahel et Olden 2008, Patrick et al. 2012, Gillard et al. 2017). Au nord de l'Europe (*i.e* de l'Allemagne à la Norvège), l'alcalinisation et l'acidification participent à la dégradation d'un type particulier de lacs caractérisé par des faibles concentrations en bicarbonates, au pH neutre, et colonisés préférentiellement par les isoetides (*i.e. softwater lakes*, *Lobelia lakes*) (Hutchinson 1975, Arts 2002). L'acidification des eaux liée aux types d'occupation des sols sur les bassins versant, notamment les exploitations sylvicoles, ainsi qu'aux dépôts atmosphériques d'oxydes de soufre et d'azote, a pour conséquence un remplacement des isoetides par des bryophytes submergés du genre *Sphagnum* et par la forme aquatique de *Juncus bulbosus* L. (Roelofs 1983, Arts et al. 1990, Henrikson et Brodin 1995, Riis et Sand-Jensen 1998).

La végétation aquatique des lacs du littoral aquitain a fait l'objet d'un nombre important de suivis depuis les années 1960. À ces occasions, différentes méthodologies ont été mises en application, mettant en jeu diverses approches d'observation des plantes aquatiques et d'évaluation de leur abondance sur le terrain, rendant parfois difficile la comparaison des résultats obtenus sur le long terme. Cependant, un protocole stabilisé développé par le Cemagref au début des années 1980 (Dutartre et al. 1989), a été régulièrement mis en œuvre dans les lacs landais, rendant possible une interprétation de la dynamique de la végétation depuis les trente dernières années dans ces lacs. L'ensemble des protocoles utilisés (*e.g.* relevés phytosociologiques,

suivis dans des programmes de recherche) et les listes taxonomiques qui en résultent peuvent également permettre d'analyser les dynamiques d'espèces cibles, notamment les isoetides et les espèces exotiques à caractère envahissant.

Dans ce chapitre, il s'agit de déterminer les dynamiques des espèces de macrophytes à partir des données floristiques anciennes disponibles, afin d'identifier les processus écologiques potentiellement en cours depuis une quarantaine d'années dans les grands lacs du littoral aquitain. Le développement ou le déclin d'espèces particulières de macrophytes (*e.g. Lagarosiphon major*, *Lobelia dortmanna*, *Juncus bulbosus*) est synonyme d'impacts liés au changement global dans les lacs, tels que la compétition avec les espèces exotiques, les altérations physiques de l'hydromorphologie dans la zone de rives et les modifications de la qualité de l'eau et des sédiments. Des analogies entre les lacs aquitains et les *Lobelia lakes* des pays d'Europe du Nord, justifiées notamment par la présence d'isoetides et le caractère neutre, oligotrophe et peu carbonaté des eaux des lacs du sud-ouest de la France, mènent à s'intéresser à certains processus en cours dans les lacs nordiques, notamment l'acidification des eaux. L'acquisition de données floristiques de terrain récentes dans les lacs landais, la synthèse des données historiques disponibles, la production des cartes de distribution ainsi qu'une interprétation des dynamiques et processus potentiellement en cours dans les grands lacs aquitains, font partie des résultats attendus.

6.2 Approche méthodologique

6.2.1 Dynamiques de la flore aquatique au grain des grands lacs aquitains

Données de flore aquatique des lacs médocains

Le tableau 6.1 présente le principe général des différents protocoles d'observation des plantes aquatiques ayant permis la synthèse de la présence/absence des différents taxons de macrophytes dans les lacs médocains depuis les années 1960. Des données cartographiques supplémentaires ont également permis de comparer les distributions de *Lagarosiphon major* acquises à différentes périodes depuis les années 1980 dans le lac de Lacanau, permettant ainsi d'illustrer la dynamique de colonisation de cette espèce exotique dans le lac au fil des dernières décennies.

Données de flore aquatique des lacs landais

Le tableau 6.2 présente le principe général des différents protocoles d'observation des plantes aquatiques mis en œuvre sur les lacs landais depuis les années 1960. Afin de comparer les données entre elles et d'analyser la dynamique des macrophytes dans ces lacs, seules les données acquises à l'aide des relevés de secteurs de rives (cf. section 2.3 du chapitre 2) ont été exploitées (*i.e.* Dutartre et al. 1989, Dutartre et al. 1997, Bertrin et al. 2007). Des données supplémentaires ont été acquises en 2016 dans les lacs de Cazaux-Sanguinet et de Parentis-Biscarrosse suivant cette même méthode. Le principe général de ce protocole est l'observation directe de la végétation sur des secteurs de rives consécutifs d'une longueur identique, généralement de 100 m. Les limites de ces secteurs ont été définies au préalable des premiers relevés réalisés en 1984 et 1985, et elles n'ont pas été modifiées depuis. Sur chaque secteur, un relevé global

de la végétation aquatique est effectué de la bordure des eaux, incluant généralement la zone mouillée par les vagues, jusqu'à une profondeur maximale de 1 m (ou une distance de 10 m de la bordure des eaux dans le cas de pentes douces). Les taxons repérés *in situ* (détermination à l'espèce dans la plupart des cas) sont répertoriés, puis une abondance relative est donnée à chaque taxon à l'échelle des secteurs (indice d'abondance de 1 à 5). Ces observations de terrain réalisées à pied ou en bateau (suivant l'accessibilité aux différents biotopes du secteur) sont effectuées sur la périphérie totale des lacs.

La Base Aérienne 120 (BA120) « Commandant Marzac » est une zone militaire située à Cazaux (commune de la Teste-de-Buch). Cette base intègre une zone nautique (zone de calamar) qui s'étend au large du lac de Cazaux-Sanguinet. Cette zone est interdite à toute navigation les jours ouvrables, avec une autorisation le samedi, dimanche et jours fériés (sauf décision contraire de la BA120). Cette zone comprend une partie des rives au nord-est du lac, de la plage de Cazaux à l'ouest jusqu'à Püt-Blanc à l'est (soit 60 secteurs de rives). Ces rives sont interdites d'accès de façon permanente et séparées du reste du lac par une clôture située dans l'eau à quelques dizaines de mètres de la bordure des eaux (figure 6.1). Des autorisations d'accès à la zone de calamar ont pu être obtenues en 2005 et 2016 permettant ainsi la réalisation de relevés de la végétation à l'aide du protocole de secteurs de rives.

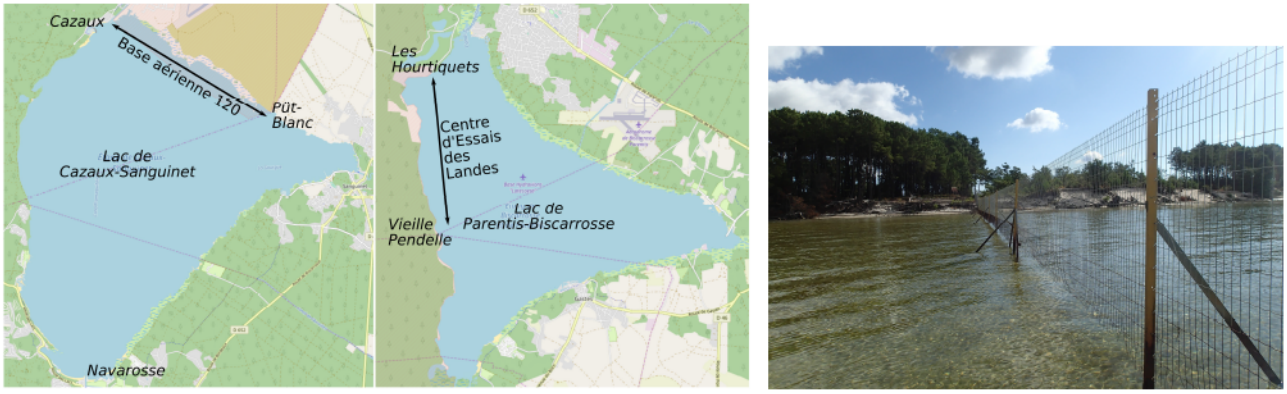


Figure 6.1 – Localisation des zones de rives situées dans la Base aérienne 120 et le Centre d'Essais des Landes ainsi que la clôture interdisant l'accès aux rives de la zone nautique de la Base Aérienne 120 dans le lac de Cazaux-Sanguinet (photos : V. Bertrin)

Le Centre d'Essais des Landes (CEL) est une zone militaire située sur la commune de Biscarrosse qui intègre une partie des rives occidentales du lac de Parentis-Biscarrosse entre la Merleyre au nord et la Vieille Pendelle au sud (soit 53 secteurs de rives). Débarquer et marcher sur les rives dans cette zone est interdit. Aucune autorisation d'accès à cette zone n'a été obtenue depuis 1984 pour réaliser un inventaire de la végétation sur l'ensemble des secteurs de rives. Des relevés visuels depuis une embarcation ont cependant été réalisés entre 1984 et 2016, à l'exception de la campagne de 2006.

De manière à pouvoir comparer les années entre-elles, les secteurs situés au niveau de la BA120 et du CEL, non étudiés systématiquement pour des raisons d'accès limité, n'ont pas été pris en compte dans l'analyse de la dynamique des occurrences et des abondances relatives moyennes.

Référence	Lac	Année	Mode d'observation	Localisation	Nombre de relevés	Évaluation quantitative
François 1948	Lacanau	1946-1947	*Recherche sur l'hydrobiologie piscicole*	Ensemble du lac	1	Cartographie
Vanden Berghen 1964	Carcans-Hourtin	1963	Relevés phytosociologiques	Rives orientales	77	Indice d'abondance-dominance
Vanden Berghen 1968	Lacanau	1966	Relevés phytosociologiques	Rives orientales	79	Indice d'abondance-dominance
Chazot et Demounem 1970	Lacanau	1970	*Excursion naturaliste*	Île des Boucs	1	Cartographie
Clément et Aidoud 2009	Carcans-Hourtin, Lacanau	2006	Relevés phytosociologiques	Rives orientales	29	Indice d'abondance-dominance
Cellamare 2009	Carcans-Hourtin, Lacanau	2006-2007	Protocole IBML (Indice Biologique Macrophytique Lac)	Rives orientales et occidentales	4	Abondance relative
Bertrin et al. 2018	Carcans-Hourtin	2011	Relevés de secteurs de rives	Périphérie totale du lac	626	Abondance relative
Bertrin et al. 2018	Lacanau	2011	Relevés de secteurs de rives	Périphérie totale du lac	345	Abondance relative
Cf. chapitre 5	Lacanau	2013-2014	Relevés floristiques sur stations	Rives orientales et occidentales	78	Pourcentage de recouvrement

Table 6.1 – Principe général des différentes méthodologies d'observation des plantes aquatiques mises en œuvre dans les lacs de Carcans-Hourtin et de Lacanau

6.2.2 Secteurs de rives dans lesquels les isoetides ont disparu depuis les années 1980

Il s'agira dans un premier temps de déterminer les secteurs de rives où les trois espèces *Isoetes boryana*, *Lobelia dortmanna* et *Littorella uniflora* ont disparu depuis les premiers relevés, réalisés en 1984 et 1985, jusqu'à ceux réalisés dans le cadre de cette étude en 2016. Une analyse descriptive de la dynamique des occurrences de ces isoetides et d'une sélection de taxons sera réalisée. Cette analyse préliminaire a pour objectifs d'identifier les causes potentielles de la disparition des isoetides à partir de la flore aquatique présente sur les secteurs de rives étudiés. La sélection des taxons intègre les espèces exotiques *Lagarosiphon major*, *Ludwigia* spp. et *Sagittaria graminea* et deux espèces indigènes *Juncus bulbosus* et *Phragmites australis*.

6.2.3 Secteurs de rives situés dans la Base Aérienne 120 dans le lac de Cazaux-Sanguinet

Compte tenu des restrictions d'accès au niveau de la BA120, cette zone militaire est potentiellement moins impactée par les activités récréatives, susceptibles d'engendrer une destruction mécanique directe des plantes aquatiques (*e.g.* piétinement, arrachage), que les autres rives du lac libres d'accès. Aucune activité militaire particulière n'est réalisée dans la zone aquatique comprise entre la bordure des eaux et cette clôture (M. Castagnet, Adjoint au chargé de prévention, communication personnelle, avril 2016). Des relevés de la végétation à l'aide du protocole de secteurs de rives ont été réalisés dans la zone de calamar en 2005 et en 2016. Il semble

Référence	Lac	Année	Mode d'observation	Localisation	Nombre de relevés	Évaluation quantitative
Vanden Berghen 1969	Cazaux-Sanguinet, Parentis-Biscarrosse	1963	Relevés phytosociologiques	Rives orientales	Non définis (>50)	Indice d'abondance-dominance
Dutartre et al. 1989	Parentis-Biscarrosse	1984	Relevés de secteurs de rives	Périphérie totale	323	Abondance relative
Dutartre et al. 1989	Cazaux-Sanguinet	1985	Relevés de secteurs de rives	Périphérie totale (hors Base Aérienne 120)	268	Abondance relative
Dutartre et al. 1997	Cazaux-Sanguinet	1997	Relevés de secteurs de rives	Périphérie totale (hors Base Aérienne 120)	273	Abondance relative
Dutartre et al. 1997	Parentis-Biscarrosse	1997	Relevés de secteurs de rives	Périphérie totale	323	Abondance relative
Bertrin et al. 2007	Cazaux-Sanguinet	2005	Relevés de secteurs de rives	Périphérie totale	323	Abondance relative
Bertrin et Dutartre 2009	Parentis-Biscarrosse	2006	Relevés de secteurs de rives	Périphérie totale (hors Centre d'Essais des Landes)	268	Abondance relative
Cellamare 2009	Cazaux-Sanguinet, Parentis-Biscarrosse	2006-2007	Protocole IBML (Indice Biologique Macrophytique Lac)	Rives orientales et occidentales	4	Abondance relative
Cf. chapitre 6	Cazaux-Sanguinet	2016	Relevés de secteurs de rives	Périphérie totale	323	Abondance relative
Cf. chapitre 6	Parentis-Biscarrosse	2016	Relevés de secteurs de rives	Périphérie totale	323	Abondance relative

Table 6.2 – Principe général des différentes méthodologies d'observation des plantes aquatiques mises en œuvre dans les lacs Cazaux-Sanguinet et de Parentis-Biscarrosse

intéressant de comparer la dynamique de la végétation observée dans cette zone avec celle qui colonise l'ensemble des rives orientales du lac (soit 114 secteurs de rives situés entre la halte nautique de Navarrosse et Püt-Blanc). Cette comparaison permettrait d'interpréter les effets d'une éventuelle réglementation d'accès à la zone de rives aux activités récréatives, notamment sur la communauté des isoetides. La BA120 du lac de Cazaux-Sanguinet a été choisie par rapport au CEL du lac de Parentis-Biscarrosse, car des relevés effectués à pieds sont disponibles, permettant l'observation des isoetides, contrairement à la zone du CEL prospectée à l'extérieur des roselières uniquement depuis une embarcation. Pour réaliser cette analyse, un tirage aléatoire de 30 secteurs (sans remise) est effectué dans chaque zone (zone *militaire* de la BA120 et zone *civile* des rives orientales), puis le tirage est répété 30 fois pour obtenir un total de 1800 secteurs de rives. Les occurrences obtenues sont comparées entre les deux zones entre 2005 et 2016. Les différences significatives dans les occurrences moyennes des taxons sont évaluées à l'aide des tests ANOVA et Wilcoxon-Mann-Whitney.

6.3 Résultats

6.3.1 Dynamiques des macrophytes dans les lacs de Carcans-Hourtin et de Lacanau

Les différentes espèces de macrophytes observées dans les lacs de Carcans-Hourtin et de Lacanau depuis les années 1940 sont présentées dans les annexes M et N. Une analyse plus fine de l'abondance des différents taxons n'a pas pu être réalisée compte tenu des différences importantes dans les modes d'évaluation de la quantité de plantes (*e.g.* indices d'abondance relative, indices d'abondance-dominance, pourcentages de recouvrement). Ces données permettent tout de même d'obtenir une vision globale de la dynamique de la végétation aquatique dans les lacs médocains depuis plusieurs décennies. Au total, 65 taxons ont été répertoriés pour le lac de Carcans-Hourtin et 64 taxons pour le lac de Lacanau. Le nombre de taxons observés dans 3/4 des relevés entre 1963 et 2014 s'élève à 26 pour le lac de Carcans-Hourtin et à 23 pour le lac de Lacanau. Parmi eux, les 20 taxons listés ci-dessous sont communs aux deux lacs médocains :

- *Baldellia ranunculoides* (L.) Parl.
- *Caropsis verticillato-inundata* (Thore) Rausch.
- *Chara fragifera* M.C.Durieu de Maisonneuve
- *Cladium mariscus* (L.) Pohl
- *Drosera intermedia* Hayn.
- *Eleocharis multicaulis* (Sm.) Desv.
- *Hydrocotyle vulgaris* L.
- *Hypericum elodes* L.
- *Juncus bulbosus* L.
- *Littorella uniflora* (L.) Asch.
- *Lobelia dortmanna* L.
- *Lobelia urens* L.
- *Lysimachia vulgaris* L.
- *Lythrum salicaria* L.
- *Myrica gale* L.
- *Myriophyllum alterniflorum* DC.
- *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.
- *Ranunculus flammula* L.
- *Schoenoplectus pungens* (Vahl) Palla
- *Schoenus nigricans* L.

Seuls deux taxons (*Juncus pygmaeus* et *Utricularia intermedia*) n'ont plus été observés dans les deux lacs après les relevés réalisés en 1963. Les occurrences des espèces appartenant à la communauté des isoetides sont stables depuis les années 1960, mais l'absence de données quantitatives ne permet pas de confirmer cette affirmation. L'analyse des relevés phytosociologiques de 1963-66 et 2006 réalisée par Clément et Aidoud (2009) indique qu'aucune tendance négative n'a été observée durant 40 ans sur les espèces et habitats rares et protégés, compte tenu de leur état et de leur vigueur, malgré les changements environnementaux dans les lacs et leur périphérie. À noter que *Isoetes boryana* n'a jamais été observée dans les relevés disponibles pour les lacs médocains. Cependant, cette espèce serait présente au nord-ouest du lac de Carcans-Hourtin au niveau de la pointe du Gaouléou (F. Sin, ONF, communication personnelle, juin 2011).

Deux espèces, *Chara fragifera* et *Nitella confervacea* (*i.e. Nitella batrachosperma* A.Braun dans Vanden Berghen 1964) ont été régulièrement observées dans le lac de Carcans-Hourtin entre 1963 et 2011 (Bertrin et al. 2013). *Chara fragifera* est particulièrement fréquente et abondante dans les lacs médocains. Elle est présente dans près des deux tiers des secteurs de rives étudiés en 2011 dans les deux lacs, les échosondages ayant permis son observation jusqu'à 4,5 m de profondeur.

Au sujet des espèces exotiques à caractère envahissant, Clément et Aidoud (2009) indiquent que *Ludwigia peploides* et *Ludwigia grandiflora* furent observées dans le lac de Lacanau par Vanden Berghen en 1963. Or il semble plus probable que Vanden Berghen ait relevé l'espèce indigène de la jussie, *Ludwigia palustris* (*i.e. Isnardia palustris* L.), tel qu'évoquée dans son ouvrage dédié à la végétation amphibie des rives des étangs de Gascogne (Vanden Berghen 1969). L'espèce déterminée dans les lacs médocains correspond à *Ludwigia peploides* dont les premières observations datent de 1985 dans le lac de Lacanau (Dutartre 1988). Aucune information précise sur les premières observations de cette espèce dans le lac de Carcans-Hourtin n'a été trouvée. Il semble que ces observations soient postérieures à celles faites à dans le lac de Lacanau (Bertrin et al. 2012). Les relevés disponibles indiquent également la présence de *Egeria densa* dans le lac de Lacanau. Cette espèce a été observée pour la première fois dans le ce lac en 1993 (Castagnos et Dutartre 2001). Elle n'a pas encore été repérée à ce jour dans le lacs de Carcans-Hourtin (Bertrin et al. 2018). Enfin, les premières observations de *Lagarosiphon major* dans le lac de Lacanau datent de 1986. Depuis, plusieurs comptes-rendus d'observation et cartes de distribution sur l'état de colonisation de cette espèce dans le lacs ont été produits (Dutartre 1988, Barreau 1996, Bertrin et al. 2012 et Ribaudo et al. 2016). Une synthèse de ces observations est présentée dans la figure 6.2. À titre d'exemple, l'anse de Carreyre à Lacanau, décrite comme étant occupée par *Lagarosiphon major* sur environ 2000 m^2, est désormais occupée dans sa majeure partie par *Lagarosiphon major* et par *Egeria densa*. Les herbiers de *Lagarosiphon major* de plusieurs hectares observés dans les anses des dunes des Jauguettes et du Rounde au sud-ouest du lac de Lacanau par Dutartre en 1988, ont été désormais remplacés par des herbiers denses de *Egeria densa* (Ribaudo et al. 2016).

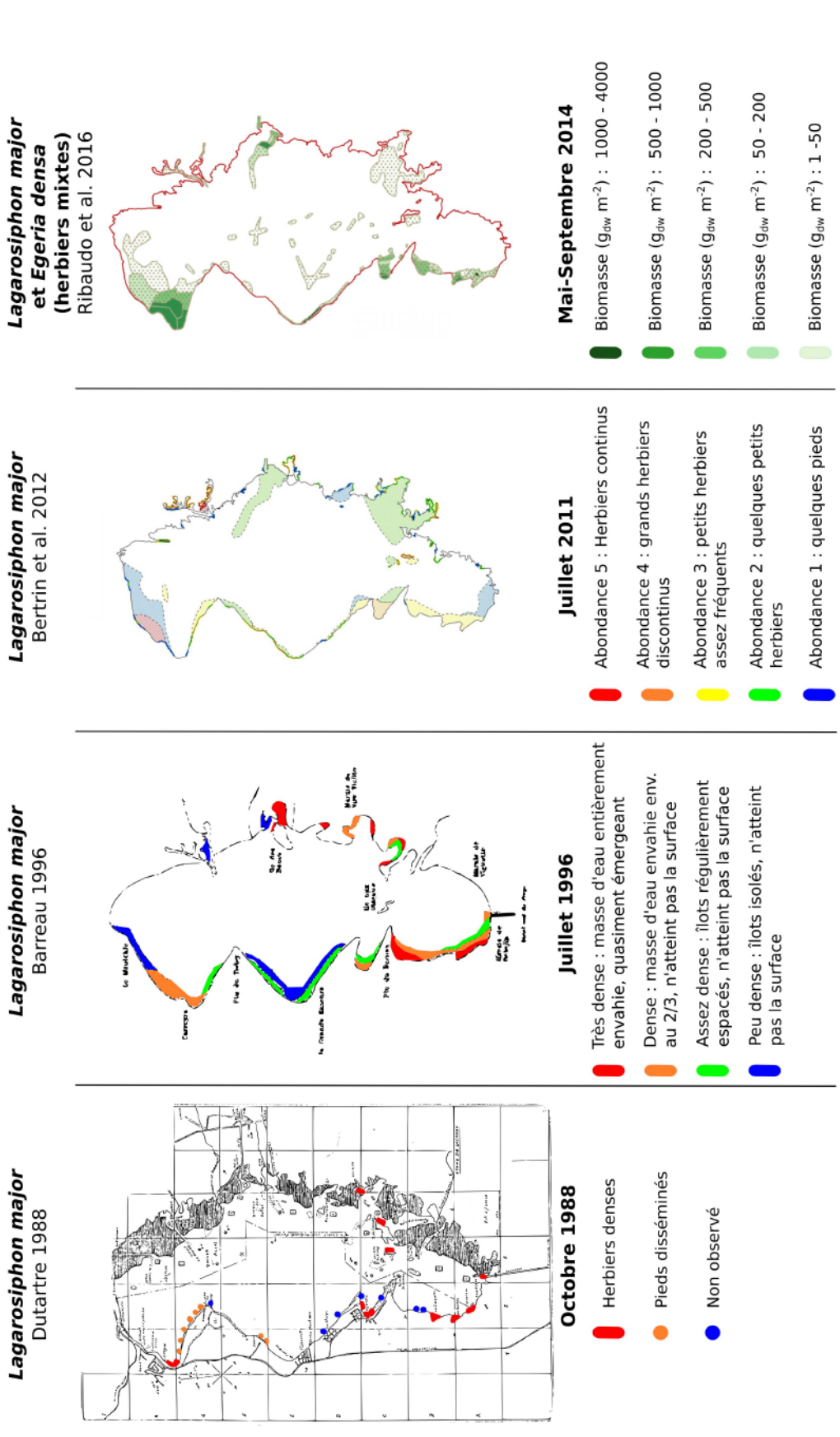


Figure 6.2 – Cartes de distribution de *Lagarosiphon major* dans le lac de Lacanau réalisées entre 1988 et 2011, puis *Lagarosiphon major* et *Egeria densa* (herbiers mixtes) en 2014

6.3.2 Dynamiques des macrophytes dans les lacs de Cazaux-Sanguinet et de Parentis-Biscarrosse

Les observations réalisées en 2016 dans les lacs de Cazaux-Sanguinet et de Parentis-Biscarrosse ont nécessité 44 hommes-jours. Cette estimation concerne uniquement le temps passé sur le terrain et ne tient pas compte du temps nécessaire aux déterminations taxonomiques en laboratoire d'hydrobiologie.

Depuis les années 1980, un total de 87 taxons a été observé dans le lac de Cazaux-Sanguinet et 97 dans le lac de Parentis-Biscarrosse (cf. annexes O et P). Le nombre de taxons observés dans 3/4 des relevés entre 1984 et 2016 s'élève à 28 pour le lac de Cazaux-Sanguinet et à 29 pour le lac de Parentis-Biscarrosse. Parmi eux, les 20 taxons listés ci-dessous sont communs aux deux lacs landais :

- *Cladium mariscus* (L.) Pohl
- *Elatine hexandra* (Lapierre) DC.
- *Hydrocotyle vulgaris* L.
- *Hypericum elodes* L.
- *Iris pseudacorus* L.
- *Isoetes boryana* Durieu
- *Juncus bulbosus* L.
- *Juncus effusus* L.
- *Lagarosiphon major* (Ridl.) Moss
- *Littorella uniflora* (L.) Asch.
- *Ludwigia grandiflora* (Michx.) Greuter & Burdet
- *Lycopus europaeus* L.
- *Lysimachia vulgaris* L.
- *Lythrum salicaria* L.
- *Mentha aquatica* L.
- *Nuphar lutea* (L.) Sm.
- *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.
- *Potamogeton natans* L.
- *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla
- *Schoenoplectus pungens* (Vahl) Palla

Dynamique des communautés d'isoetides dans les lacs landais

Les occurrences et abondances relatives moyennes des isoetides depuis les années 1980 sont présentées dans la figure 6.3 pour le lac de Cazaux-Sanguinet et dans la figure 6.4 pour le lac de Parentis-Biscarrosse. Afin de pouvoir comparer les années entre-elles, les secteurs situés au niveau de la BA120 et du CEL non étudiés systématiquement pour des raisons d'accès limité, n'ont pas été pris en compte. Le nombre total d'occurrences est disponible en annexes O et P. Les cartes de distribution de *Isoetes boryana*, *Littorella uniflora* et *Lobelia dortmanna* dans les lacs landais de 1984 à 2016 sont disponibles en annexes Q, R, S, T et U.

Les occurrences de *Isoetes boryana* et de *Lobelia dortmanna* dans le lac de Cazaux-Sanguinet et de Parentis-Biscarrosse diminuent fortement durant la période étudiée. *Lobelia dortmanna* n'a plus été observée dans le lac de Parentis-Biscarrosse après les relevés de 1984, tandis que

Isoetes boryana n'a plus été observée dans ce lac en 2016. Cette dernière se maintient dans le lac de Cazaux-Sanguinet avec des abondances faibles (moins de 10 secteurs où l'abondance relative est supérieure à 3, *i.e.* des petits herbiers assez fréquents). Le nombre de secteurs de rives dans lesquels cette espèce n'a plus été observée depuis les années 1980 s'élève à 78 pour Cazaux-Sanguinet. Ce chiffre s'élève à 123 dans le lac de Parentis-Biscarrosse. Dans ce lac, entre 2006 et 2016, cette espèce a disparu sur une trentaine de secteurs de rives. Les occurrences de *Lobelia dortmanna* chutent également dans le lac de Cazaux-Sanguinet, 62 secteurs ne sont plus occupés par cette espèce depuis 1985. Cependant, l'abondance relative moyenne augmente durant cette période (supérieure à 3 en 2016), *Lobelia dortmanna* colonise les biotopes aquatiques sous la forme d'herbiers assez fréquents. Enfin, *Littorella uniflora* est relativement stable dans le lac de Cazaux-Sanguinet, les secteurs colonisés sont en augmentation depuis 1997 et l'abondance relative moyenne augmente également. Cette espèce se maintient dans le lac de Parentis-Biscarrosse sous la forme de pieds épars dans 21 secteurs.

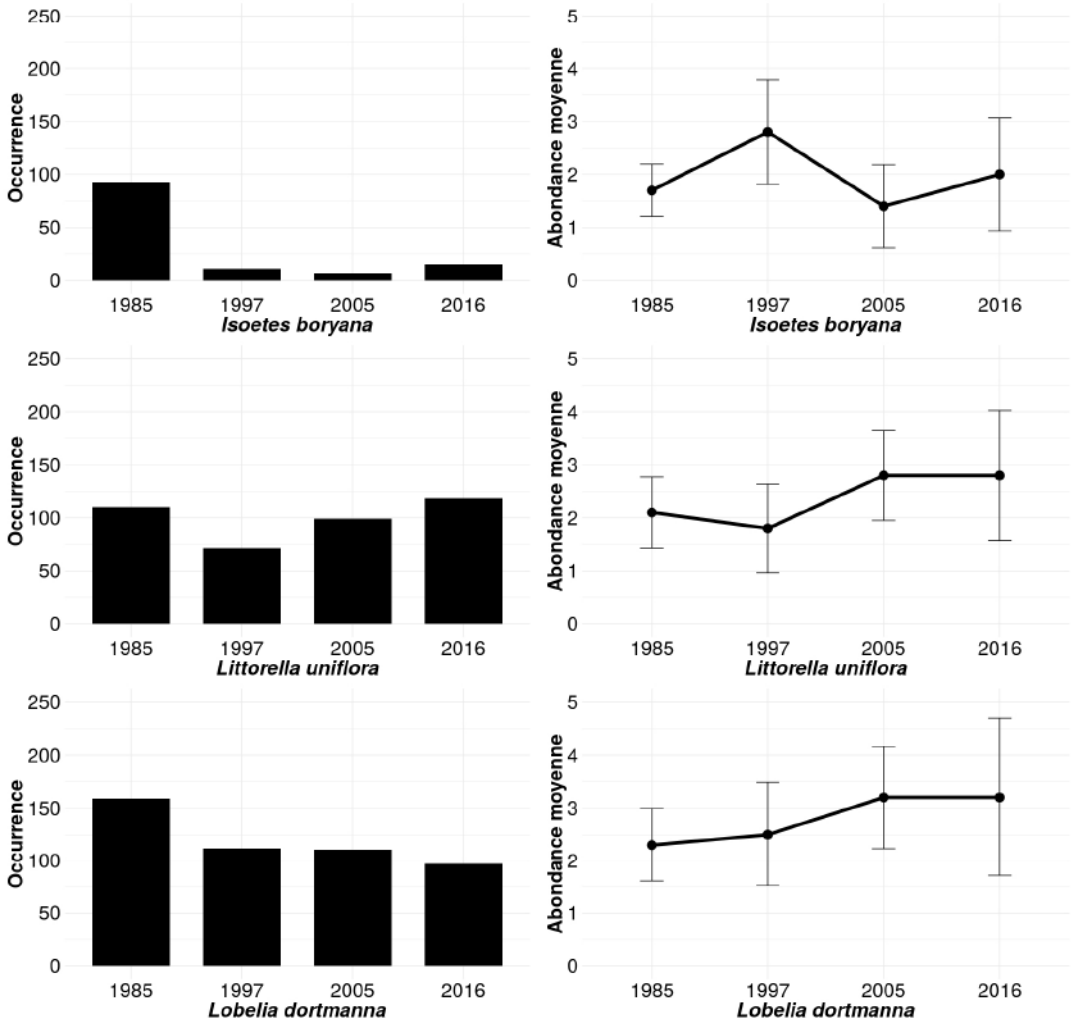


Figure 6.3 – Occurrences et abondances relatives moyennes de *Isoetes boryana*, *Littorella uniflora* et de *Lobelia dortmanna* dans le lac de Cazaux-Sanguinet en 1985, 1997, 2005 et 2016 (hors Base Aérienne 120)

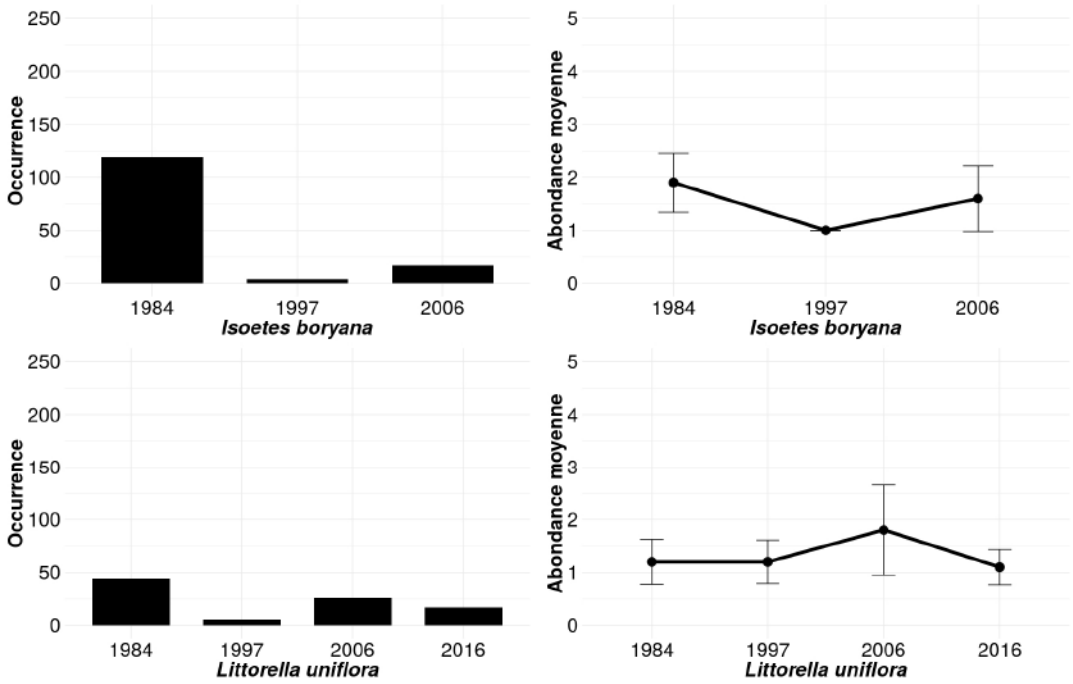


Figure 6.4 – Occurrences et abondances relatives moyennes de *Isoetes boryana* et de *Littorella uniflora* dans le lac de Parentis-Biscarrosse en 1984, 1997, 2006 et 2016 (hors Centre d'Essais des Landes). Aucune observation de *Isoetes boryana* en 2016

La figure 6.5 permet de visualiser simultanément la distribution et la dynamique de *Lobelia dortmanna* dans les secteurs de rives du lac de Cazaux-Sanguinet entre 1985 et 2016. Les occurrences de cette espèce ont chuté sur les rives orientales durant cette période, notamment entre le lieu-dit la Rive et le nord de l'exutoire de la Gourgue à Sanguinet, ainsi qu'au niveau de la plage de Cazaux au nord du lac. Cependant, cette espèce est désormais présente sur des secteurs dans lesquels elle était absente en 1985, notamment sur les rives occidentales au sud de Peyroutas. L'abondance de *Lobelia dortmanna* augmente dans certains secteurs du lac, c'est le cas près de Cazaux entre le Laouga et Curepipe, puis au nord des Hautes-Rives à l'ouest ainsi qu'au nord-est du lac entre Caton et Püt-Blanc. Enfin, *Isoetes boryana* était présente en 1985 dans la majeure partie des rives orientales du lac de Cazaux-Sanguinet, ainsi que dans une dizaine de secteurs entre le Laouga et Cure-Pipe au nord-est du lac, ce qui n'est plus le cas aujourd'hui (cf. annexe V).

Dynamique des espèces exotiques dans les lacs landais

Les lacs de Cazaux-Sanguinet et de Parentis-Biscarrosse sont les lieux de colonisation de plusieurs espèces exotiques à caractère envahissant, dont *Egeria densa*, *Lagarosiphon major* et *Ludwigia* spp., qui présentent des degrés de colonisation différents d'un lac à l'autre. Les cartes de distribution de ces espèces depuis les années 1980 sont disponibles en annexes W, X, Y, Z et AA. Les occurrences et les abondances relatives moyennes de ces espèces dans les deux lacs sont présentées dans les figures 6.6 et 6.7. Afin de pouvoir comparer les années entre-elles, les secteurs situés au niveau des zones militaires, non étudiées systématiquement pour des raisons d'accès limité, n'ont pas été prises en compte. Le nombre total d'occurrences est disponible en annexes O et P.

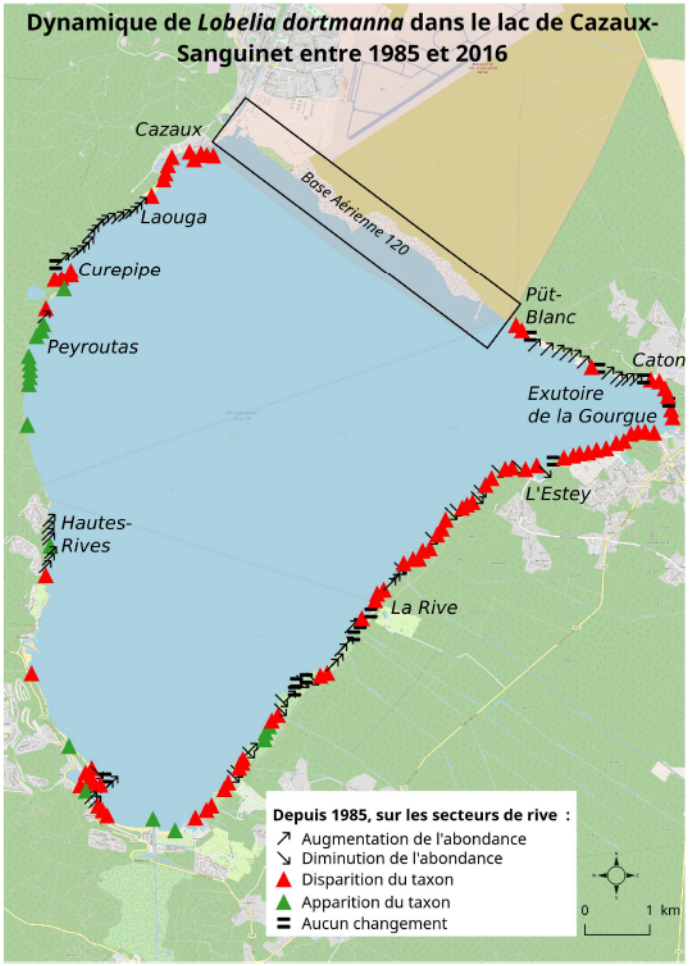


Figure 6.5 – Dynamique de *Lobelia dortmanna* dans le lac de Cazaux-Sanguinet entre 1985 et 2016 (Base Aérienne 120 exclue)

Présentes en Aquitaine depuis la fin du XIXe siècle, deux espèces de jussies très proches morphologiquement (*Ludwigia grandiflora* et *Ludwigia peploides*) ont été observées dans les lacs de Cazaux-Sanguinet et de Parentis-Biscarrosse depuis la fin des années 1970 (CTGREF 1978, Dutartre 1994b). Les abondances relatives moyennes de jussies sont relativement faibles dans les deux lacs (abondance relative proche de 2, *i.e.* quelques petits herbiers), avec une baisse régulière dans le lac de Parentis-Biscarrosse. Les occurrences étaient particulièrement élevées en 1984 (plantes observées dans 171 secteurs), puis elles ont légèrement régressé pour atteindre 126 secteurs en 2016. À l'opposé, la jussie était présente sur une vingtaine de secteurs dans le lac de Cazaux-Sanguinet en 1985, elle est désormais présente en 2016 dans 113 secteurs supplémentaires dont 52 nouveaux secteurs entre 2006 et 2016. Les premières observations de *Lagarosiphon major* datent d'environ 1965 dans le lac de Cazaux-Sanguinet et 1976 dans le lac de Parentis-Biscarrosse. Les occurrences de cette espèce ont progressé de façon régulière dans le lac de Parentis-Biscarrosse, présente dans une centaine de secteurs en 1984, elle a été observée dans près de 200 secteurs en 2016. Cette progression est également visible dans le lac de Cazaux-Sanguinet, le nombre de secteurs colonisés a presque triplé en trente ans, dont 66 nouveaux secteurs entre 2006 et 2016. La progression la plus forte a été observée pour *Egeria densa* qui

apparaît pour la première fois dans les relevés en 2006 dans le lac de Parentis-Biscarrosse dans un unique secteur de rives. En 2016, cette espèce est désormais présente dans 128 secteurs (soit près de 50 % des secteurs étudiés) avec une abondance relative moyenne supérieure à 3. De plus, il est important de signaler qu'une première observation de *Egeria densa* a été faite récemment (mai 2018) dans le port de l'Estey du lac de Cazaux-Sanguinet qui n'est donc plus exempt de la présence de cette espèce dans ses eaux. Enfin, une dernière espèce exotique relativement peu connue, *Sagittaria graminea*, est présente depuis 1985 dans le lac de Cazaux-Sanguinet. Les premières observations de cette espèce dans le lac de Parentis-Biscarrosse ont été faites en 2016 dans 15 secteurs de rives. Les occurrences de cette espèce augmentent régulièrement dans le lac de Cazaux-Sanguinet depuis 1985 pour atteindre aujourd'hui 80 secteurs (soit près d'un tiers des secteurs de rives étudiés). Les abondances relatives de cette espèce ne dépassaient pas 3 (*i.e.* petits herbiers assez fréquents) en 1985. Elles sont désormais égales à 4 (*i.e.* grands herbiers discontinus) et 5 (*i.e.* herbier continu) dans une vingtaine de secteurs actuellement. Les cartes de distribution de *Sagittaria graminea* de 1985 à 2016 dans le lac de Cazaux-Sanguinet sont disponibles en annexe AB.

Relativement peu présente dans le lac de Cazaux-Sanguinet en 1985, *Ludwigia* spp. occupe désormais presque toute la périphérie du lac, à l'exception d'une zone à l'ouest entre Curepipe et les Hautes-Rives (figure 6.8). Les secteurs de rives du lac de Parentis-Biscarrosse dans lesquels les jussies n'ont plus été observées en 2016, se situent essentiellement sur les rives orientales ainsi qu'au sud-ouest du lac entre la Pendelle et le marais de la Tafarde (cf. annexe AC). Les nouveaux secteurs colonisés se situent majoritairement au nord du lac, à proximité de Biscarrosse à Latécoère et aux Hourtiquets. Concernant *Lagarosiphon major* dans le lac de Cazaux-Sanguinet, la majorité des nouveaux secteurs s'étendent entre le port de Navarosse et l'anse de Sanguinet (cf. annexe AD). *Lagarosiphon major* semble avoir progressé partout dans le lac de Parentis-Biscarrosse à l'exception de rares secteurs ponctuellement répartis autour du lac (cf. annexe AE). Enfin, de nouveaux secteurs colonisés en 2016 par *Sagittaria graminea* non occupé en 1985 ont été repérés dans l'anse de Sanguinet et plus au sud jusqu'à la Rive, mais également dans les anses de Curepipe et d'Ispe (cf. annexe AF).

Dynamiques de deux espèces indigènes dites "communes" dans les lacs landais

Les occurrences et abondances relatives moyennes de *Phragmites australis* et de *Juncus bulbosus* depuis les années 1980 sont présentées dans la figure 6.9 pour le lac de Cazaux-Sanguinet et dans la figure 6.10 pour le lac de Parentis-Biscarrosse. Afin de pouvoir comparer les années entre-elles, les secteurs situés au niveau des zones militaires, non étudiées systématiquement pour des raisons d'accès limité, n'ont pas été prises en compte. Le nombre total d'occurrences est disponible en annexes O et P. Les cartes de distribution de ces deux espèces dans les lacs landais de 1984 à 2016 sont disponibles en annexes AG, AH, AI et AJ.

Les occurrences et abondances relatives moyennes des roselières à *Phragmites australis* sont relativement stables depuis les années 1980. Pour *Juncus bulbosus*, plus d'une centaine de secteurs supplémentaires a été identifiée dans le lac de Cazaux-Sanguinet depuis 1985 (présent dans près de 70 % des secteurs de rives), l'abondance relative moyenne passant de 1 (*i.e.* quelques pieds) à 3 (*i.e.* petits herbiers assez fréquents). Les occurrences de cette espèce ont presque triplé dans le lac de Parentis-Biscarrosse mais elles restent tout de même faibles avec 65 secteurs (*i.e.* fréquence de 25 %) en 2016. Les abondances relatives de *Juncus bulbosus* ont augmenté

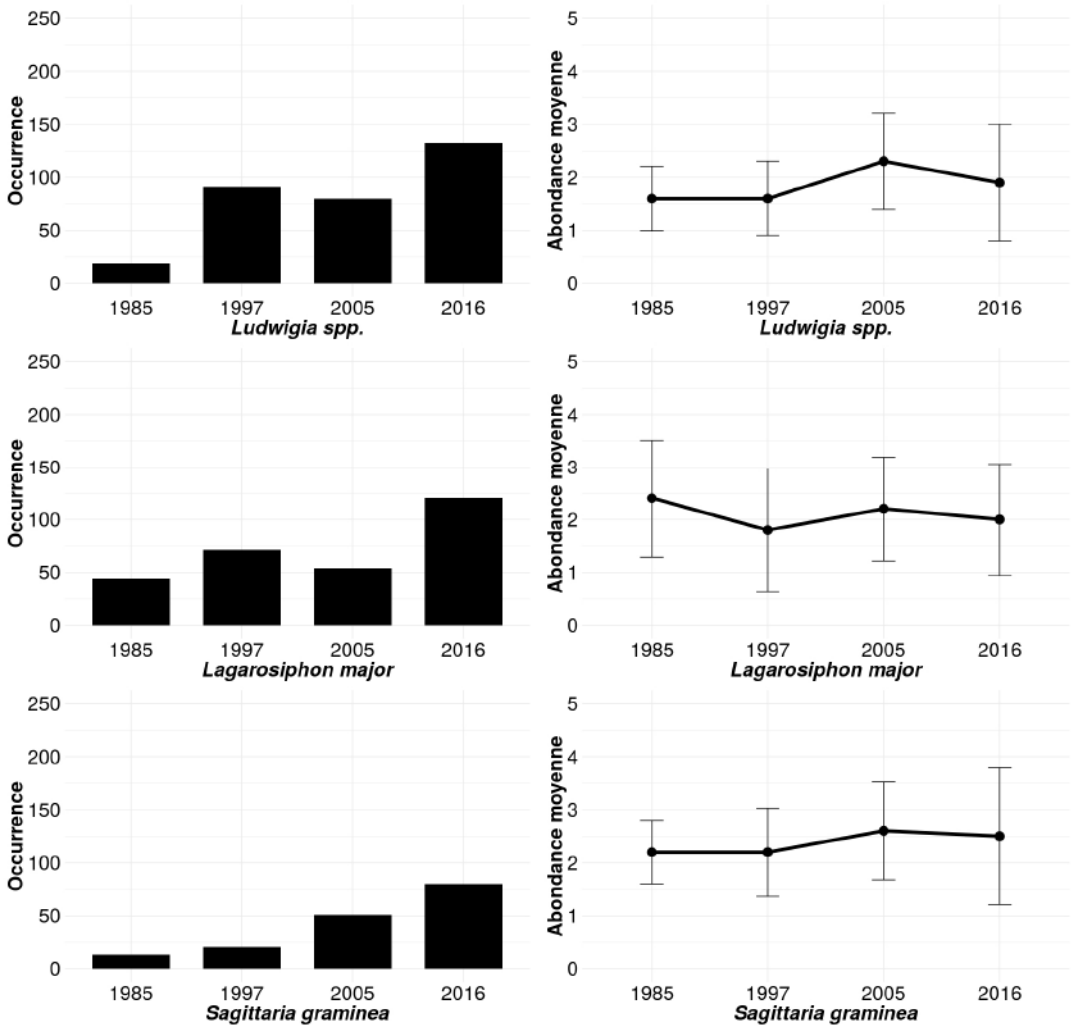


Figure 6.6 – Occurrences et abondances relatives moyennes de *Ludwigia* spp., *Lagarosiphon major* et de *Sagittaria graminea* dans le lac de Cazaux-Sanguinet en 1985, 1997, 2005 et 2016 (hors Base Aérienne 120)

dans les secteurs de rives où cette espèce était présente en 1985, du port de Navarosse jusqu'au port de l'Estey à Sanguinet (figure 6.11). De nombreux nouveaux secteurs colonisés par *Juncus bulbosus* ont été repérés en 2016, notamment dans l'anse de Sanguinet, mais également dans l'anse d'Ispe et au nord du lac entre Curepipe et la plage de Cazaux.

6.3.3 Dynamiques de la flore aquatique dans les secteurs où les isoetides ont disparu depuis les années 1980

Les secteurs de rives où *Isoetes boryana*, *Lobelia dortmanna* et *Littorella uniflora* ont toutes les trois disparu depuis les premiers relevés effectués dans les années 1980, sont au nombre de 23 pour le lac de Cazaux-Sanguinet et de 16 pour le lac de Parentis-Biscarrosse. Les secteurs concernés dans le lac de Cazaux-Sanguinet sont exclusivement situés sur les rives orientales, du nord du lieu-dit la Rive jusqu'à la plage de Caton à Sanguinet. Les secteurs concernés dans le lac de Parentis-Biscarrosse sont également situés exclusivement sur les rives orientales du lac,

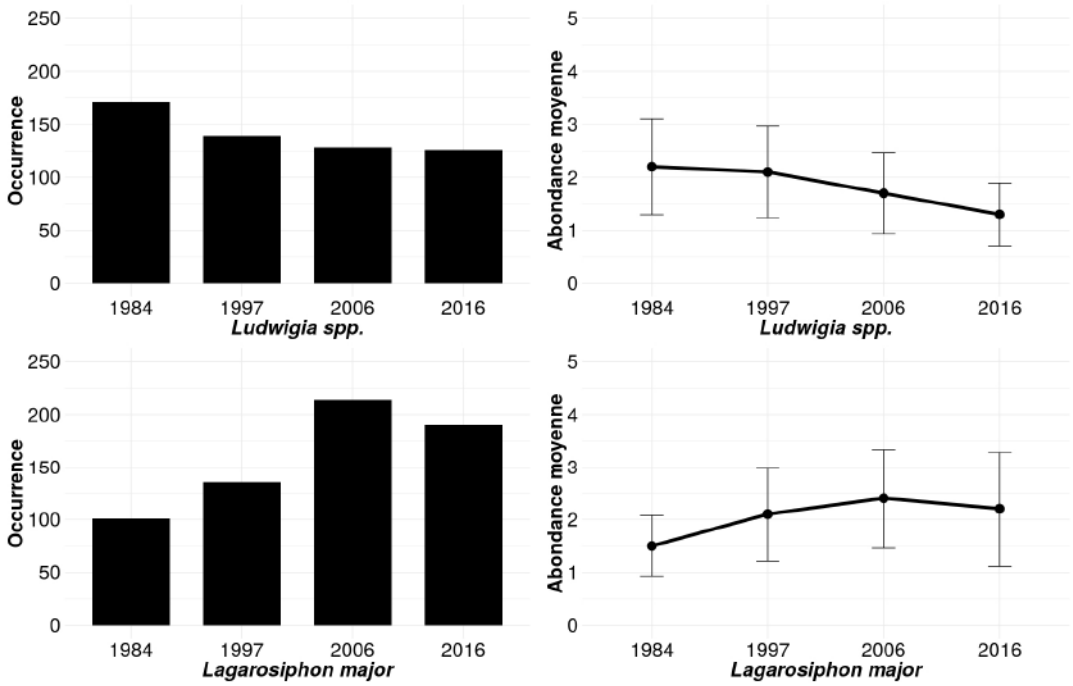


Figure 6.7 – Occurrences et abondances relatives moyennes de *Ludwigia* spp. et *Lagrosiphon major* dans le lac de Parentis-Biscarrosse en 1984, 1997, 2006 et 2016 (hors Centre d'Essais des Landes)

notamment au nord de Gastes et dans la zone comprise entre deux puits de pétrole proches du lieu-dit le Blaise. Les variations des occurrences pour les taxons d'exotiques et autres indigènes dans ces secteurs, sont cohérentes avec celles observées pour ces taxons sur l'ensemble des lacs (figure 6.12). En effet, les occurrences des espèces exotiques augmentent fortement depuis les années 1980, notamment dans le lac de Cazaux-Sanguinet. Cette dynamique est plus nuancée pour les secteurs de Parentis-Biscarrosse avec une diminution régulière de *Ludwigia* spp. et une relative stabilisation des occurrences de *Lagarosiphon major* depuis 2006. Enfin, dans les deux lacs, les occurrences de *Juncus bulbosus* ont fortement augmenté depuis les années 1980 tandis que les occurrences de *Phragmites australis* ont diminué.

6.3.4 Dynamiques de la flore aquatique dans les secteurs interdits d'accès dans la Base Aérienne 120

La figure 6.13 présente la distribution des occurrences de *Isoetes boryana*, *Lobelia dortmanna*, *Littorella uniflora*, *Ludwigia* spp., *Lagarosiphon major* et *Sagittaria graminea* dans la Base Aérienne 120 (zone *militaire*) et dans l'ensemble des rives orientales du lac de Cazaux-Sanguinet (zone *civile*). Dans la zone *civile*, on peut observer le déclin des occurrences des espèces des isoetides et une augmentation des occurrences des espèces exotiques. Les occurrences de *Isoetes boryana* dans cette zone sont très faibles de 1997 à 2016 (aucune différence significative entre ces occurrences, p <0,001) en comparaison avec les occurrences relativement élevées de 1985, ce qui est cohérent avec les résultats obtenus sur l'ensemble du lac. Les occurrences de chaque taxon entre 2005 et 2016 dans la zone *militaire* sont significativement différentes (p <0,001). Elles augmentent entre 2005 et 2016 pour tous les taxons sauf pour *Isoetes boryana*. À noter

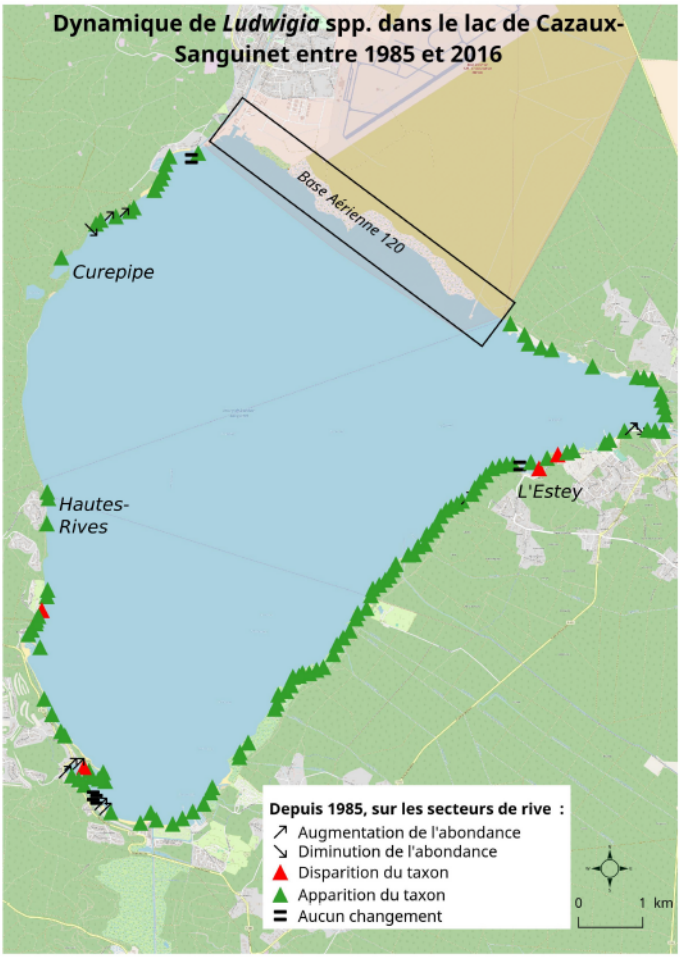


Figure 6.8 – Dynamique de *Ludwigia* spp. dans le lac de Cazaux-Sanguinet entre 1985 et 2016 (Base Aérienne 120 exclue)

que *Sagittaria graminea* a été vue pour la première fois dans la zone *militaire* en 2016. D'une façon générale, en 2005 et 2016, les occurrences des isoetides sont plus élevées dans la zone *militaire* que dans la zone *civile*. C'est l'inverse pour les espèces exotiques plus fréquentes dans la zone *civile* que dans la zone *militaire*.

6.4 Discussion

Compte tenu de la diversité des méthodologies d'observation des macrophytes mises en œuvre pour l'acquisition des données floristiques analysées dans ce chapitre, il est difficile de fournir une interprétation de la dynamique des peuplements macrophytiques à l'échelle de tous les grands lacs aquitains. La végétation aquatique des lacs médocains de Carcans-Hourtin et de Lacanau doit faire prochainement l'objet d'observations supplémentaires sur les secteurs de rives. Ces nouvelles données pourront alors être comparées aux données floristiques acquises en 2011 sur la périphérie totale de ces lacs, de manière à analyser les dynamiques des espèces et communautés de macrophytes tel que cela a été fait pour les lacs landais dans ce chapitre. Une part importante des éléments discutés dans cette section concerne les lacs landais dont

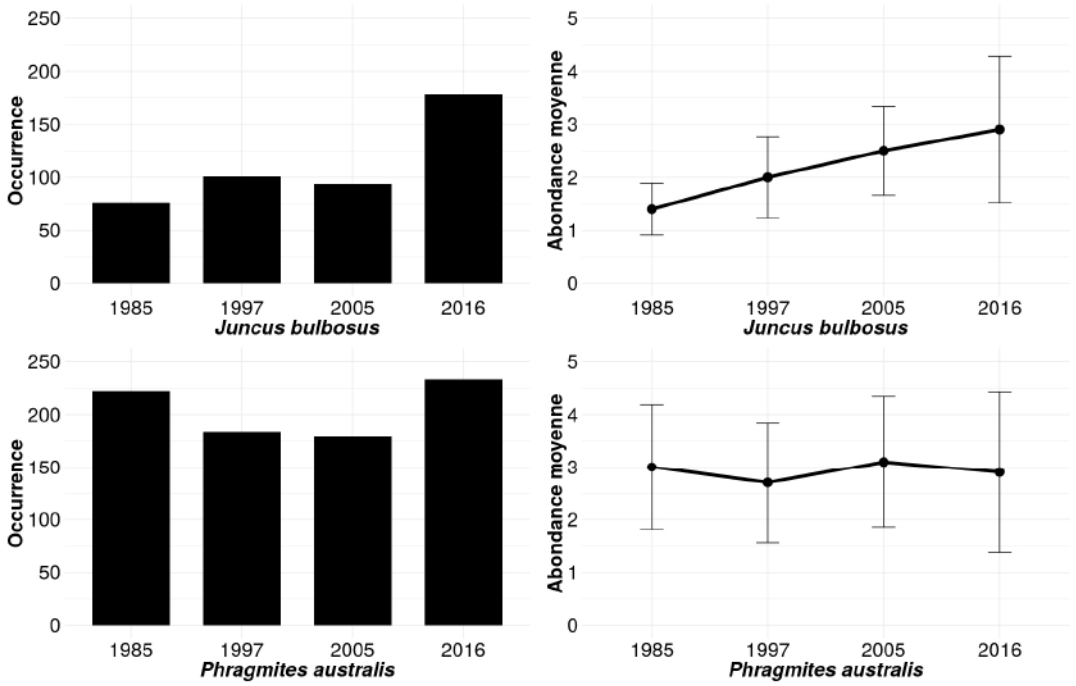


Figure 6.9 – Occurrences et abondances relatives moyennes de *Juncus bulbosus* et de *Phragmites australis* dans le lac de Cazaux-Sanguinet en 1985, 1997, 2005 et 2016 (hors Base Aérienne 120)

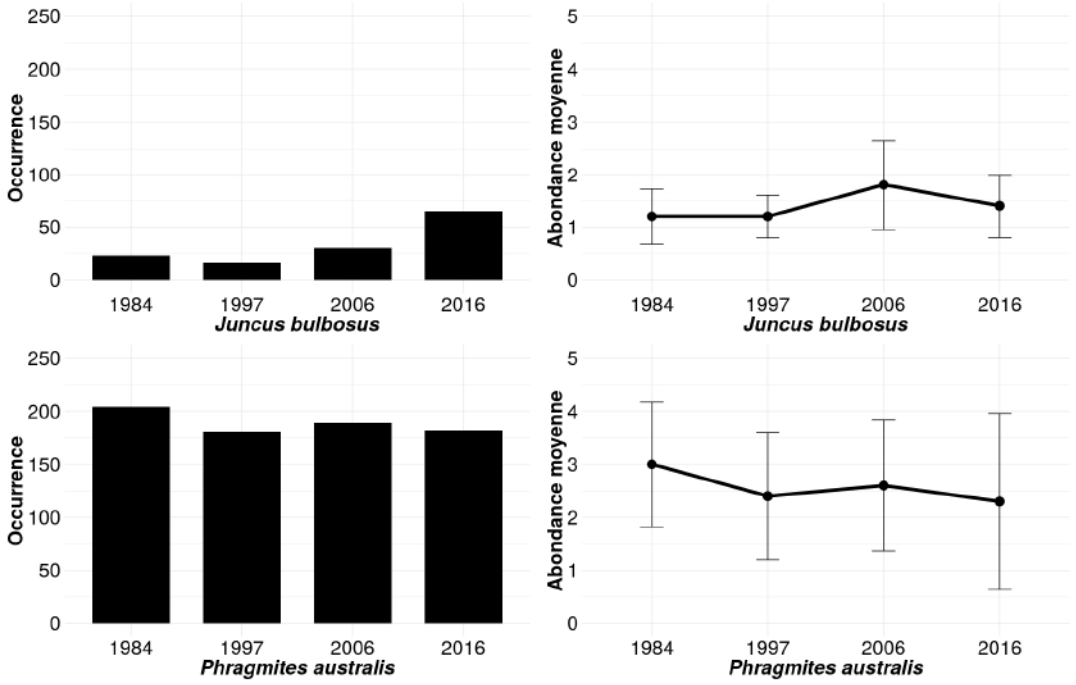


Figure 6.10 – Occurrences et abondances relatives moyennes de *Juncus bulbosus* et de *Phragmites australis* dans le lac de Parentis-Biscarrosse en 1984, 1997, 2006 et 2016 (hors Centre d'Essais des Landes)

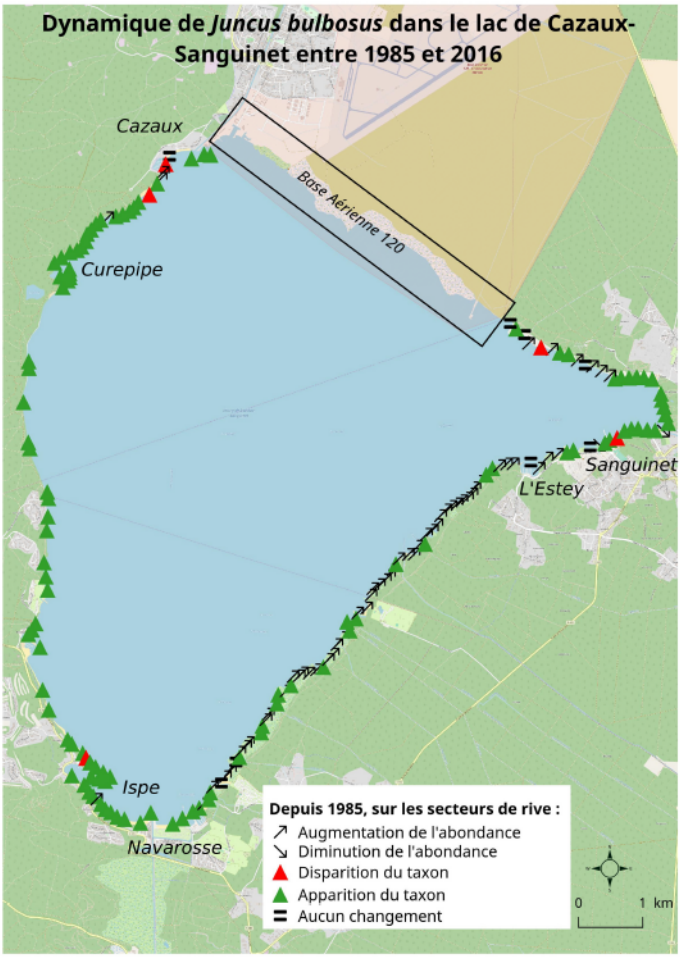


Figure 6.11 – Dynamique de *Juncus bulbosus* dans le lac de Cazaux-Sanguinet entre 1985 et 2016 (Base Aérienne 120 exclue)

les données acquises sur le long terme à l'aide du même protocole ont été analysées. Toutefois, les nombreuses analogies géologiques, morphologiques, physicochimiques et biologiques entre les lacs médocains et les lacs landais, dont la présence d'un pool d'espèces commun qui peut être établi sur la base des travaux de Vanden Berghen (1969), font qu'un certain nombre d'interprétations faites pour les lacs landais dans cette section pourraient servir de référence dans les prochaines analyses de la végétation aquatique des lacs médocains.

6.4.1 Le déclin des isoetides

L'analyse des occurrences et des abondances des espèces de la communauté d'isoetides permet d'affirmer que ces plantes patrimoniales sont en déclin dans les lacs landais depuis les années 1980. Les espèces *Lobelia dortmanna* et *Isoetes boryana* ont disparu dans plusieurs dizaines de secteurs de rives étudiés entre 1985 et 2016 dans le lac de Cazaux-Sanguinet. *Isoetes boryana* se maintient dans moins d'une dizaine de sites dans ce lac, avec des abondances relativement faibles. *Lobelia dortmanna* se maintient dans 150 secteurs de rives, Base Aérienne 120 incluse, ce qui reste important (soit environ 50 % des secteurs étudiés). Néanmoins, la perte de sites où cette espèce était présente dans les années 1980 est une situation préoccupante. *Lobelia dort-*

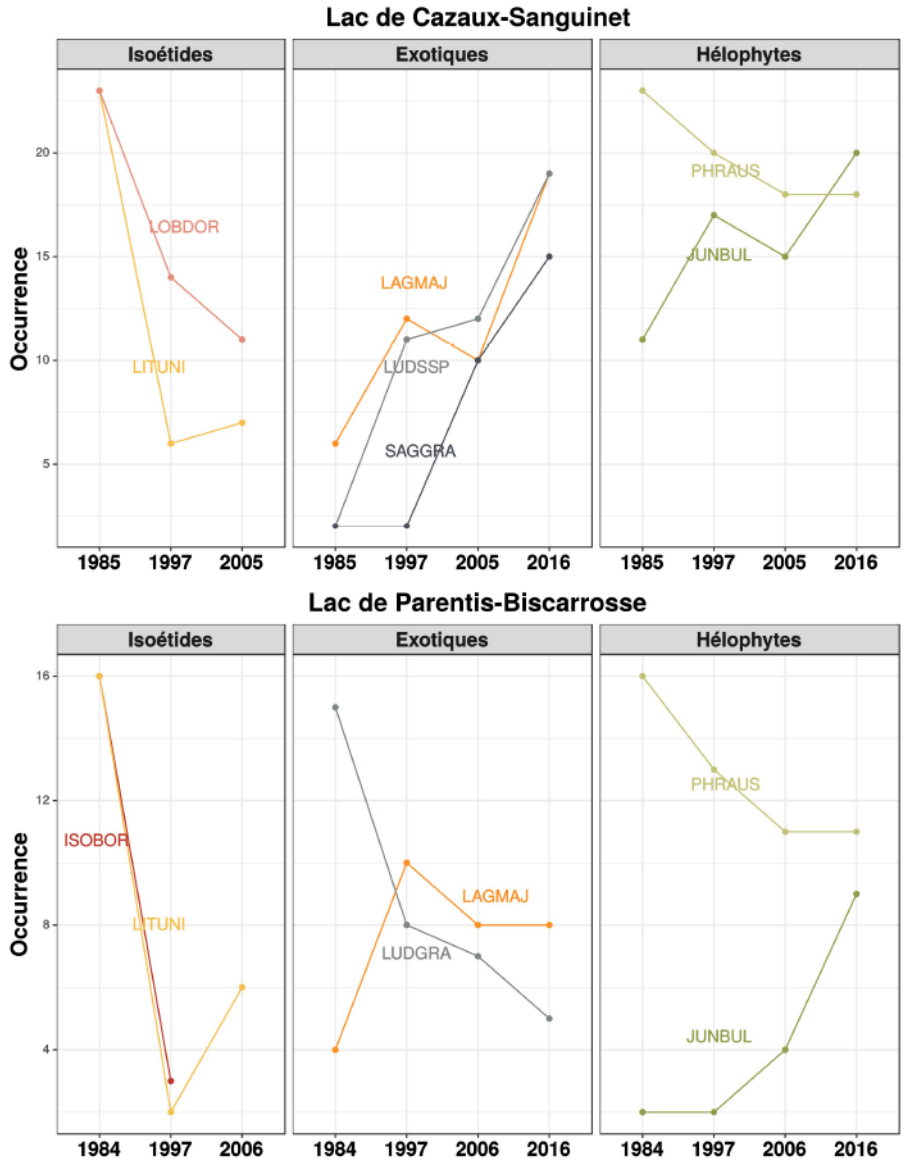


Figure 6.12 – Occurrences de *Isoetes boryana* (ISOBOR), *Lobelia dortmanna* (LOBDOR), *Littorella uniflora* (LITUNI), *Ludwigia* spp. (LUDSPP), *Lagarosiphon major* (LAGMAJ), *Sagittaria graminea* (SAGGRA), *Juncus bulbosus* (JUNBUL) et *Phragmites australis* (PHRAUS) dans les secteurs de rives où les isoetides *Isoetes boryana*, *Lobelia dortmanna* et *Littorella uniflora* ont disparu depuis les années 1980 dans le lac de Cazaux-Sanguinet ($n = 23$) et le lac de Parentis-Biscarrosse ($n = 16$)

manna n'a plus été observée dans le lac de Parentis-Biscarrosse depuis 1984. *Isoetes boryana* n'a plus été observée dans ce lac depuis 2006 alors qu'elle était présente dans près de 40 % des secteurs de rives étudiés en 1984 (Dutartre et al. 1989). Vanden Berghen (1969) signale des recouvrements d'isoetides allant de 10 à 75 % sur substrat sableux en été, à des profondeurs comprises entre 0,3 et 1 m, notamment dans les roselières peu denses à *Schoenoplectus pungens*. Il indique également des densités particulièrement élevées des "hampes florales" de *Isoetes boryana* et de *Lobelia dortmanna* (de 78 à 137 hampes au m^2 dans le lac de Cazaux-Sanguinet en juillet 1967) comparées au nombre de pieds de *Lobelia dortmanna* au m^2 observé dans le cadre

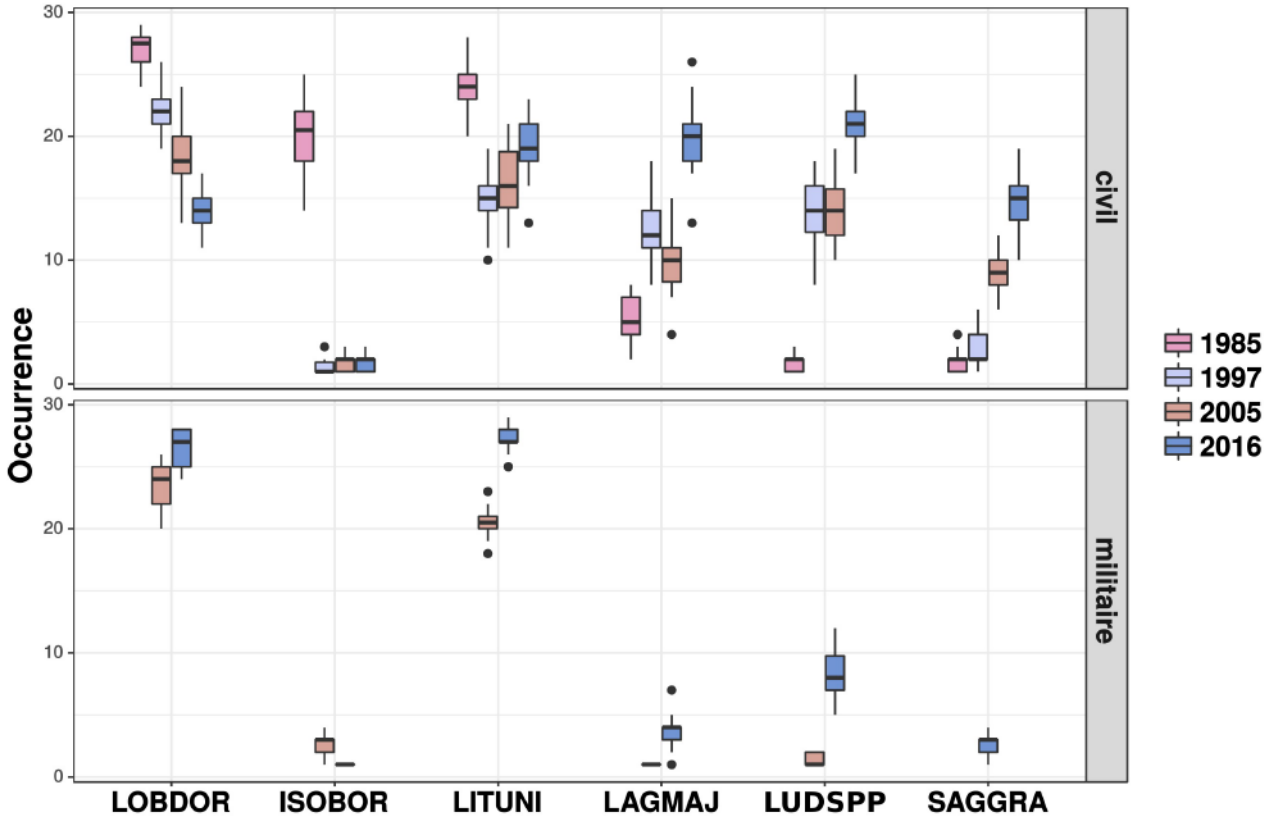


Figure 6.13 – Occurrences de *Isoetes boryana* (ISOBOR), *Lobelia dortmanna* (LOBDOR), *Littorella uniflora* (LITUNI), *Ludwigia* spp. (LUDSPP), *Lagarosiphon major* (LAGMAJ) et *Sagittaria graminea* (SAGGRA) issues de 30 tirages aléatoires de 30 secteurs de rives situés dans la Base Aérienne 120 (tirages parmi 60 secteurs de rives inclus dans la zone *militaire*) et dans les rives orientales (tirages parmi 114 secteurs de rives situés entre la halte nautique de Navarrosse et Püt-Blanc) du lac de Cazaux-Sanguinet en 1985, 1997, 2005 et 2016 ($n = 1800$). Test global de comparaison (ANOVA) entre les taxons toutes années confondues : $F(6,799) = 118,4$; $p < 0,001$ pour la zone *civile* et $F(5,316) = 456,3$; $p < 0,001$ pour la zone *militaire*. Tests de comparaison deux à deux (Wilcoxon-Mann-Whitney) significatifs entre les années pour chaque taxon ($p < 0,01$) sauf dans la zone *civile* pour *Isoetes boryana* de 1997 à 2016, *Ludwigia* spp. entre 1997 et 2005 et *Sagittaria graminea* entre 1985 et 1997

de cette étude (moyenne inférieure à 30 pieds par m^2 dans les quadrats réalisés dans le lac de Lacanau, cf. annexe L). Déjà, en 1997, Dutartre et al. (1997) précisait que ces espèces avaient beaucoup souffert des aménagements humains, de l'envasement de certaines sites, de la pollution des eaux et des modifications des biotopes. Elles étaient néanmoins encore présentes en populations plus ou moins abondantes, créant des prairies de quelques m^2. Seule *Littorella uniflora* se maintient dans le lac de Parentis-Biscarrosse, les occurrences de cette espèce augmentent légèrement dans Cazaux-Sanguinet en 2016. Cette espèce a une amplitude écologique plus large que les autres espèces appartenant aux isoetides. Plus tolérante à l'eutrophisation et à l'acidification des eaux, elle possède également une forte plasticité phénotypique en cas d'émersion prolongée (formes émergées aux feuilles épaisses avec des stomates), des taux de croissance ainsi qu'une capacité de dispersion (stolons) qui lui confèrent des capacités de résistance plus fortes que les autres espèces d'isoetides (Roelofs et al. 1984, Hostrup et Wiegleb 1991). Arts (2002)

précise que *Littorella uniflora* et *Myriophyllum alterniflorum* représentent des végétations de transition entre les végétations à isoetides, indicatrices de conditions oligotrophes des milieux, et les végétations à elodeides capables de se développer dans des conditions de niveau trophique plus larges incluant des eaux et sédiments eutrophes. Cette situation est effectivement le cas pour le lac de Parentis-Biscarrosse dont le niveau trophique est qualifié comme eutrophe tandis que celui du lac de Cazaux-Sanguinet est considéré comme oligo-mésotrophe (Cellamare 2009).

Il semble donc que la dynamique des isoetides dans les lacs du littoral aquitain décline au même titre que celle observée dans les lacs du nord de l'Europe (Arts 2002, Smolders et al. 2002, Urban et al. 2006, Baastrup-Spohr et al. 2016). À ce jour, il est encore difficile de déterminer la cause exacte de ce déclin, résultant probablement d'une combinaison complexe de facteurs agissant dans les lacs. La qualité physicochimique (pH, alcalinité) des eaux et le niveau trophique des lacs étant relativement stables (Laplace-Treyture et Prévost 2014, Ribaudo et al. 2014, Moreira et al. 2015, Laplace-Treyture et Moreira 2016, Ribaudo et al. 2017), les sédiments étant majoritairement pauvres en matière organique (cf. chapitre 5), les principales menaces à l'origine d'un déclin des isoetides pourraient trouver leur source dans les altérations anthropiques de l'hydromorphologie des rives (Bertrin et al. 2018) ou dans la compétition inter-spécifique (cf. sous-section 6.3.3, sous-section 6.3.4 et chapitre 5). De même que pour les autres lacs du même type en Europe, il est désormais urgent d'établir et d'appliquer des stratégies de conservation des isoetides à une échelle locale (Free et al. 2009). Les résultats de l'analyse des dynamiques de la végétation aquatique dans la zone aquatique de la Base Aérienne 120, suggèrent que l'interdiction d'accès localement aux activés récréatives (*e.g.* baignade, piétinement, échouage et amarrage de bateaux) pourraient avoir un impact positif sur la dynamique des isoetides. Cependant, ces restrictions n'empêchent pas le développement des espèces exotiques et donc potentiellement la compétition inter-spécifique. Bien que des expérimentations en mésocosmes et des projets de restauration *in situ* se soient concentrés sur l'amélioration et, dans la mesure du possible, le rétablissement des isoetides (*e.g.* Dierssen 1981, Pedersen et al. 2006, Pulido et al. 2011, Klamt et al. 2016), le taux de réussite dans la réinstallation de ces plantes était faible. La mise en œuvre d'une restauration des isoetides nécessite donc des recherches complémentaires.

6.4.2 La progression des espèces exotiques à caractère envahissant

Les dynamiques de colonisation des espèces exotiques sont cohérentes avec celles décrites dans les étangs de superficie plus faible situés au sud de la chaîne des plans d'eau aquitains (Castagnos et Dutartre 2001, Dutartre et al. 2014). La dynamique de *Lagarosiphon major* observée dans le lac de Lacanau depuis le milieu des années 1980, puis celle de *Egeria densa* depuis le milieu des années 2000 dans le lac de Parentis-Biscarrosse, illustrent les capacités d'envahissement particulièrement fortes de ces espèces quand les conditions environnementales leur sont favorables et que leur dispersion est favorisée par l'action de l'homme (Dutartre et Sarat 2016). Il est probable que les Hydrocharitaceae *Egeria densa* et *Lagarosiphon major* poursuivent leur progression dans les secteurs des lacs où l'hydromorphologie des rives est impactée par les activités anthropiques, ainsi que dans les secteurs profonds et protégés des vents et des vagues, là où les sédiments sont particulièrement fluides et riches en matière organique (Bertrin et al. 2017, Bertrin et al. 2018). Les limites potentielles à la colonisation de ces

deux espèces dans les lacs sont majoritairement représentées par la profondeur (la pression hydrostatique est trop élevée au-delà de 7 m pour ces espèces), l'hydrodynamique (*i.e.* l'action du vent et des vagues) et le type de substrat (Coffey et Wah 1988, Muller et al. 1998, Bini et Thomaz 2005). Cependant, dans le contexte actuel de changement climatique, la variabilité inter- et intra-annuelle des développements localisés d'herbiers denses sera difficile à évaluer. Les perspectives liées au changement du régime des vents, suggérant une tendance à la diminution des vents estivaux d'ouest au profit de vents de nord, nord-nord-est (Planque et al. 2003, Charles et al. 2012), pourraient modifier progressivement la distribution de ces plantes sensibles à l'hydrodynamique. Cependant, l'intensité de ces changements n'étant pas prévisible au niveau local, il est à ce jour difficile d'anticiper leurs impacts potentiels sur la distribution de ces plantes. De même, l'augmentation des températures automnales pourrait favoriser le taux de croissance de *Egeria densa* ainsi que le maintien d'une canopée haute dans la colonne d'eau, améliorant leurs capacités de survie en hiver et de régénération au printemps (Thiébaut et al. 2016).

Les occurrences de jussies ont fortement augmenté dans le lac de Cazaux-Sanguinet entre 1984 et 2016. Elles se stabilisent à Parentis-Biscarrosse, voire diminuent légèrement, mais restent tout de même élevées dans ce lac. Les jussies ont de fortes capacités d'adaptation à différents types de milieux aquatiques, leur conférant une large amplitude écologique (Dandelot et al. 2005). Plantes amphibies, la plasticité des jussies leur permet de développer des formes immergées, flottantes et émergées (Thouvenot et al. 2013, Billet et al. 2018). Les formes terrestres sont de plus en plus fréquentes dans les prairies et les zones humides adjacentes aux plans d'eau (Haury et al. 2011). Ces formes prairiales des jussies ont été observées dans les lacs landais. Ces capacités d'adaptation obligent les gestionnaires à adapter leurs pratiques de gestion au cas par cas en fonction des milieux colonisés et de l'état des colonisations (Dutartre et al. 2006). Les espèces indigènes, notamment les hélophytes, agiraient comme des agents de régulation des jussies par le biais de la compétition inter-spécifique. Favoriser et conserver les végétaux indigènes déjà présents dans les biotopes aquatiques participeraient donc directement à limiter, du moins à ralentir, l'expansion de ces plantes exotiques. Enfin, une étude récente concernant les effets du réchauffement climatique sur les jussies, *Egeria densa* et *Myriophyllum aquaticum* en Amérique du Nord et en Europe, indique que les nouveaux sites potentiellement colonisables par ces espèces s'étendront largement au nord et à l'ouest de l'Europe d'ici 2050 (Gillard et al. 2017). Ainsi, les connaissances acquises sur les dynamiques de ces espèces dans les lacs peu profonds à isoetides du sud-ouest de la France pourraient contribuer à la prise en compte de la problématique de gestion future de ces espèces exotiques dans les lacs du même type en Europe du Nord.

Enfin, la progression continue de *Sagittaria graminea* depuis les années 1980 dans le lac de Cazaux-Sanguinet, soulève un certain nombre de questions quant à l'impact de cette plante sur les espèces indigènes. Appartenant à la famille des Alismataceae, la sagittaire à feuilles de graminée est relativement bien décrite d'un point de vue taxonomique (Wooten 1973). Originaire d'Amérique du Nord, elle est vendue comme "plante de bassin" dans le commerce. Dans son milieu naturel d'origine, elle est observée généralement sur substrat minéral jusqu'à 1 m de profondeur (Catling et al. 1986). Cette plante est même considérée comme une espèce-indicatrice peu tolérante aux modifications de l'environnement aquatique, au même titre que *Lobelia dortmanna* et *Littorella uniflora*, dans un indice de bioindication de l'état de conservation des lacs

nord-américains (Nichols 1999). Par conséquent, face au manque de connaissances sur ces populations dans le contexte européen des lacs aquitains, *Sagittaria graminea* devrait faire l'objet de recherches supplémentaires, notamment sur sa dynamique de colonisation, sa distribution, ses cooccurrences avec les espèces indigènes à grain fin, sa production de biomasse et ses modes de dispersion.

6.4.3 Le développement du jonc bulbeux, *Juncus bulbosus*

Les fréquences et les abondances de *Juncus bulbosus* (*i.e. Juncus supinus* Moench) augmentent régulièrement depuis le début des années 1980. Présente avec une forme de croissance submergée de type parvopotamides, aux feuilles fines, en touffes capillaires et souples, cette espèce est habituellement associée aux isoetides dans les pelouses littorales des lacs des plaines sablonneuses aux eaux oligotrophes claires (Gaudillat et al. 2002). L'acidification des lacs oligotrophes dans le nord de l'Europe se manifeste par un changement de communautés végétales, passant d'une domination des isoetides à celle des mousses aquatiques (*Sphagnum* spp.) et *Juncus bulbosus* (Roelofs 1983, Arts et al. 1990, Riis et Sand-Jensen 1998). Cependant, les cas observés dans cette région d'Europe sont extrêmes, le pH étant inférieur à 5 et pouvant atteindre parfois 3,8. (Roelofs 1983). La gestion par chaulage de certains de ces lacs, entraîne une ré-acidification plus ou moins rapide des eaux entraînant un développement massif de *Juncus bulbosus*. Certains individus peuvent alors atteindre 2,5 m de hauteur (Brandrud 2002) contre une vingtaine de centimètres dans les lacs aquitains (cf. annexe L), à des profondeurs atteignant parfois 4 m (Roelofs et al. 1994) contre moins d'un mètre dans les lacs aquitains. Il est tout de même globalement accepté que le développement de *Juncus bulbosus* résulte d'une augmentation des concentrations en NH_4^+ et en CO_2 (Roelofs 1983, Roelofs et al. 1984). L'acidification des eaux n'engendre pas uniquement une augmentation de ces gaz, elle provoque également un nombre important de changements dans les propriétés physicochimiques des eaux et des sédiments dont il est difficile d'identifier lequel est responsable du déclin des isoetides et du développement de *Juncus bulbosus* (Roelofs 1983, S. C. Schneider et al. 2013). Outre la capacité de *Juncus bulbosus* à profiter de l'augmentation du CO_2 dans l'eau et les sédiments, cette espèce tire profit également des conditions d'enrichissement des milieux en nutriments, notamment la présence de matière organique dans les sédiments (jusqu'à 57 %) par conséquent plus riches en phosphore (Roelofs 1983, Arts et al. 1990, Murphy 2002). Compte tenu des résultats obtenus dans le chapitre 5, il semble que cette configuration des sédiments organiques soit géographiquement limitée à des secteurs isolés, notamment dans les zones peu profondes des rives orientales, protégées des vents et de la remise en suspension des sédiments. Il est important de préciser que *Juncus bulbosus* ne crée à ce jour aucun envahissement ni nuisance particulière dans les lacs aquitains. Cependant, la poursuite du suivi de sa dynamique à l'échelle des lacs reste tout de même nécessaire compte tenu des cas avérés et de l'expérience acquise dans les lacs du nord de l'Europe au sujet de l'acidification.

6.4.4 De l'intérêt d'étudier les espèces indigènes dites "communes" ou "banales"

Les characées, ou charophytes, forment un groupe de macro-algues très évoluées que l'on retrouve dans différents types d'hydrosystèmes d'eaux douces et saumâtres (Corillion 1975).

Les characées sont bien représentées dans les lacs médocains (Bertrin et al. 2013) et les résultats obtenus lors des prospections sur les secteurs de rives des lacs landais indiquent une richesse spécifique relativement élevée pour ce groupe. C'est notamment le cas dans le lac de Parentis-Biscarrosse dans lequel au moins 8 taxons différents ont été recensés en 2016. Les taxons les plus fréquemment observés dans les grands lacs aquitains (*Chara fragifera*, *Nitella confervacea*, *Nitella hyalina*) sont généralement inféodés aux eaux oligo-mésotrophes faiblement acides à faiblement alcalines et au substrat relativement grossier (Gaudillat et al. 2002, Boissezon 2008). Plus généralement, les characées sont représentées par des espèces généralement indicatrices d'une qualité des eaux pauvres en nutriments, ce groupe étant couramment utilisé dans les indices de bioindication de l'état écologique des lacs en Europe (Melzer 1999, Schaumburg et al. 2004, Pall et Moser 2009, Boutry et al. 2015). Ces macro-algues sont également sensibles aux perturbations physiques d'origine anthropique des biotopes littoraux lacustres, notamment le piétinement, l'échouage et l'amarrage des bateaux, ainsi qu'à la régulation artificielle des niveaux d'eau (Torn et al. 2010). Enfin, la distribution et les occurrences des characées à plus large échelle peuvent fournir des informations pertinentes sur l'évolution du climat (Auderset Joye et Rey-Boissezon 2014). Compte tenu du potentiel que représentent les characées en termes de bioindication et de fonctionnement des lacs, sachant qu'elles se maintiennent encore dans certains petits étangs situés au sud de la chaîne des plans d'eau aquitains (Dutartre et al. 2014), il est important qu'elles continuent à bénéficier dans l'avenir de suivis de leurs dynamiques et de recherches ciblées sur leur rôle dans les écosystèmes littoraux lacustres.

Les roselières à *Phragmites australis* et à *Schoenoplectus pungens* font partie des espèces de macrophytes les plus fréquentes et les plus abondantes dans les grands lacs aquitains. Les résultats obtenus sur les secteurs de rives depuis les années 1980 indiquent que leur dynamique est stable dans les lacs landais. Ces roselières ont même tendance à diminuer dans les secteurs de rives où les isoetides ont disparu. Avec une densité faible à moyenne (environ une trentaine de pieds par m^2), les roselières à *Phragmites australis* peuvent abriter des populations denses de *Lobelia dortmanna*, qui trouvent au sein de ces formations végétales une protection vis-à-vis des altérations physiques de leur biotope (Szmeja 1994a, Szmeja 1994b). Cette stratégie, que l'on peut éventuellement considérer comme de la facilitation écologique, a été observée dans les roselières du lac de Cazaux-Sanguinet en 2016 (figure 6.14) et devrait être mieux considérée dans la gestion des hélophytes et dans la mise en place de stratégies de conservation et de restauration des isoetides. Une étude menée actuellement sur la contamination polymétallique des lacs aquitains [1] en collaboration avec le laboratoire EPOC [2] de l'Université de Bordeaux, a récemment permis de géoréférencer les roselières à *Phragmites australis*, d'estimer la densité et la biomasse des individus au m^2 et d'évaluer les superficies colonisées par cette espèce dans les grands lacs aquitains. Les résultats obtenus, actuellement en cours d'interprétation, pourront servir de référence pour de prochaines observations, prélèvements et mesures dédiées à l'étude de la dynamique de ces roselières dans ces lacs.

1. Projet CLAQH
2. Équipe Écotoxicologie Aquatique

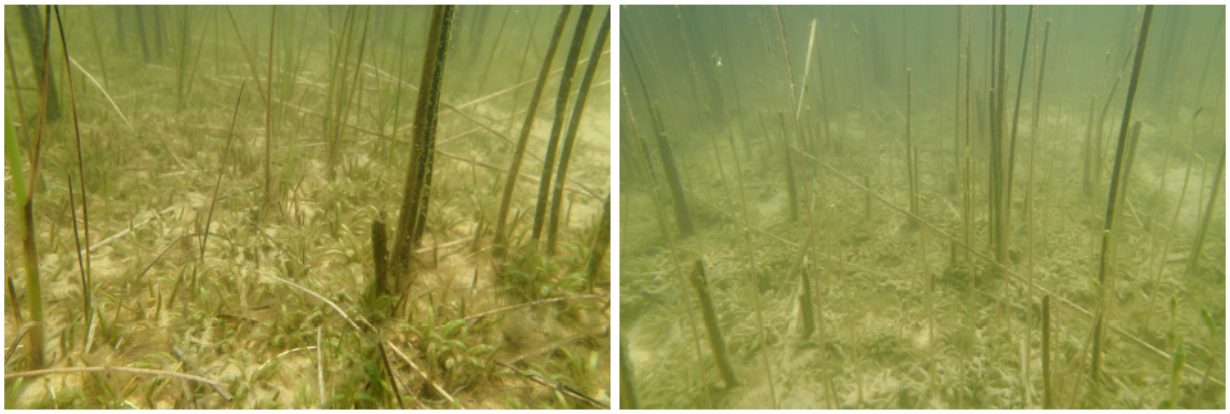


Figure 6.14 – Densités élevées de *Lobelia dortmanna* dans les roselières à *Phragmites australis* et *Schoenoplectus pungens* dans le lac de Cazaux-Sanguinet en juillet 2016 (photos : V. Bertrin)

Chapitre 7

Bilan de l'étude, apports et perspectives de recherches

7.1 Bilan de l'étude

Ce travail de thèse est dédié à l'acquisition de connaissances sur les relations entre les peuplements de macrophytes et les déterminants physiques des biotopes littoraux dans les lacs peu profonds dans le contexte du changement global. Il s'applique à définir, à différentes échelles, les préférences hydroécologiques et la structure spatiale des communautés et populations de plantes aquatiques.

Afin de synthétiser l'aspect innovant de ce travail, les résultats seront présentés à partir des questions scientifiques posées initialement.

⇒ Quels sont les impacts induits par l'action du vent et des vagues sur la distribution et les traits morphologiques des macrophytes invasifs dans la zone littorale des grands lacs aquitains ? (chapitre 3)

Les observations et prélèvements de plantes dans la zone littorale des quatre grands lacs aquitains ont permis de cartographier la distribution et les biomasses des hydrophytes exotiques *Lagarosiphon major* et *Egeria densa*. Ces plantes forment des herbiers denses principalement monospécifiques. Ces herbiers colonisent les zones relativement profondes, peu exposées aux vents et aux vagues, là où les sédiments sont riches en matière organique. Les deux espèces colonisent majoritairement les zones de profondeur comprises entre 2 et 4 m, position intermédiaire entre les zones peu profondes aux conditions d'hydrodynamiques plus intenses, et les zones profondes où la disponibilité de la lumière est plus faible et où la pression hydrostatique est plus forte. La réponse des traits morphologiques aux conditions de l'hydrodynamique présente différents patrons en fonction des espèces et des lacs concernés. L'influence de la remise en suspension des sédiments n'est pas systématique, de nombreux traits n'étant pas affectés par ce paramètre. Les meilleures relations ont été obtenues entre les longueurs maximales de tiges et la probabilité de remise en suspension des sédiments. Ces résultats soulèvent de nombreuses questions quant au potentiel de colonisation des hydrophytes exotiques à l'échelle des lacs. Les résultats indiquent tout de même l'incapacité de ces espèces à produire des herbiers denses dans de nombreuses zones des lacs qui ne présentent pas les conditions morphologiques,

hydrodynamiques et une qualité du substrat requises à leur développement.

⇒ Quelle est la contribution respective des variables physiques naturelles et des altérations anthropiques de l'hydromorphologie de la zone de rives des lacs peu profonds, dans le déterminisme et la prédiction de l'occurrence et de la distribution des communautés de macrophytes ? (chapitre 4)

Les paramètres physiques naturels des rives des lacs jouent un rôle plus important que les altérations anthropiques de l'hydromorphologie dans l'occurrence et la distribution des communautés de macrophytes aquatiques. La probabilité de remise en suspension des sédiments et la pente des rives s'avèrent être les paramètres déterminants dans la composition et la distribution des assemblages d'espèces. Le sens écologique de ces assemblages a été interprété au regard des gradients de variables physiques de la zone de rives. Les activités anthropiques sur les berges ont également un impact sur la distribution des plantes, les aires de baignade étant identifiées comme des zones où aucune végétation aquatique se développe en raison du piétinement. Les résultats indiquent que l'artificialisation des berges est défavorable au développement des espèces patrimoniales appartenant à la communauté des isoetides. Les espèces exotiques sont moins sensibles à ces altérations physiques des biotopes lacustres. Les cartes de distribution potentielle des communautés végétales produites à partir du modèle prédictif développé dans ce chapitre, permettent d'identifier à grain fin les sites favorables aux développements des espèces patrimoniales et des espèces exotiques.

⇒ Quelles sont les cooccurrences et l'organisation spatiale des macrophytes à grain fin au sein de la zone de rives, et quelles sont les préférences hydroécologiques des taxons présents vis-à-vis des biotopes physiques littoraux ? (chapitre 5)

Trois groupes de biotopes physiques ont été déterminés dans les stations du lac de Lacanau. Deux d'entre-eux se différencient principalement par la pente de leurs rives et par la granulométrie de leurs sédiments, suivant la dichotomie est-ouest des lacs liée à la dissymétrie des fonds et à l'exposition aux vents dominants. Le dernier groupe, majoritaire, occupe une position intermédiaire, *i.e.* identifié aussi bien dans les stations des rives orientales qu'occidentales, dont le caractère abiotique physique dépend essentiellement de l'action des vagues et de la fraction de la matière organique dans les sédiments. Les patrons de végétation identifiés dans les différents groupements de biotopes, sont composés de taxons possédant des caractéristiques écologiques adaptées aux conditions physiques locales. La présence et l'absence de ces taxons sont conditionnées par la matière organique et la granulométrie des sédiments, ainsi que par l'action des vagues. Enfin, la complexité des paysages floristiques dépend du grain d'observation. Il n'est pas rare que de faibles superficies (quelques dizaines de centimètres carrés) soient colonisées par une dizaine d'espèces différentes. L'analyse de la structure de la végétation indique que les espèces exotiques et indigènes cohabitent dans les stations (plusieurs dizaines à plusieurs milliers de mètres carrés), mais très rarement à échelle du quadrat (un mètre carré).

⇒ Quels sont les processus écologiques potentiellement en cours depuis une quarantaine d'années dans les grands lacs du littoral aquitain ? (chapitre 6)

L'analyse des données floristiques acquises sur le long terme dans les lacs aquitains suggère

un déclin des espèces patrimoniales appartenant à la communauté des isoetides ainsi qu'une progression des espèces exotiques envahissantes *Egeria densa*, *Lagarosiphon major* et *Ludwigia* spp. Les altérations de la qualité chimique des eaux observées dans les lacs relativement comparables d'Europe du Nord, notamment l'acidification des eaux, n'ont pas lieu dans les grands lacs aquitains en dépit des abondances croissantes ces dernières décennies de taxons indicateurs de ce type de dégradation (dont *Juncus bulbosus*). Cependant, les interactions complexes entre l'augmentation du niveau trophique des lacs, les altérations anthropiques de l'hydromorphologie des rives ainsi que la progression des espèces exotiques envahissantes, contribuent aux changements observés dans les peuplements de macrophytes des lacs aquitains. Les impacts liés au changement global, notamment le changement climatique comprenant des hausses de température mais également des modifications du régime des vents, sont difficiles à anticiper.

7.2 Apports de l'étude

L'acquisition de données *in situ* à différents grains sur la flore et les variables environnementales, dont certaines n'avaient pas encore fait l'objet d'étude auparavant comme l'hydrodynamique, fait partie des apports de ce travail de recherche. Les cartes prédictives de la distribution potentielle des communautés de macrophytes font le lien entre des observations acquises sur le terrain et les variables physiques modélisées à l'aide d'outils informatiques, dans le but d'aider à orienter certaines stratégies de gestion. Ces outils opérationnels peuvent contribuer à aider les gestionnaires à orienter leur stratégie pour la conservation des espèces patrimoniales et la régulation des espèces exotiques envahissantes. L'identification, la bancarisation et l'interprétation des données floristiques anciennes et récentes disponibles font également partie des éléments contributifs à la gestion actuelle et future des grands lacs aquitains. Les connaissances acquises sur les dynamiques et les préférences hydroécologiques des macrophytes dans les lacs peu profonds à isoetides du sud-ouest de la France, pourraient contribuer à la prise en compte de la problématique de gestion future des plantes aquatiques dans les lacs du même type en Europe du Nord dans le contexte du changement climatique actuel.

La présence d'isoetides dans les lacs aquitains représente une situation relativement atypique compte tenu de la distribution actuelle de ces espèces dans des régions majoritairement boréo-atlantiques en Europe. Leur suivi et leur conservation devraient donc faire l'objet d'une attention particulière dans les lacs aquitains. Compte tenu du déclin des isoetides observé dans ces lacs, il est désormais urgent d'établir et appliquer des stratégies de conservation de cette communauté visant à préserver les niveaux trophiques actuels relativement faibles, et à les protéger des destructions mécaniques directes. La priorité devrait être donnée à la conservation des sites qui abritent actuellement ces plantes, ainsi qu'à la mise en place d'une réglementation adaptée limitant les aménagements et l'accès à certaines rives des lacs. Les cartes de distribution potentielle et les préférences hydroécologiques de ces espèces indiquent que les sites favorables à leur développement se situent autant sur les rives occidentales qu'orientales des lacs. La réussite d'une stratégie de conservation sera conditionnée par la multiplicité et la diversité des sites bénéficiant de ce type de gestion.

La conservation de l'ensemble des végétaux aquatiques indigènes présents dans les lacs participe également à limiter, voire réduire, l'expansion des espèces exotiques à caractère en-

vahissant. Cette limitation passe aussi par la limitation de nouveaux aménagements artificiels sur les rives des lacs. Les altérations anthropiques des rives susceptibles de générer des zones profondes et calmes, favorables à l'accumulation de la matière organique sur les fonds, ayant de surcroît généré localement la disparation des espèces indigènes, sont des causes avérées d'installations durables de plantes exotiques dans les lacs. Les résultats obtenus dans cette étude participent à orienter la surveillance dans les sites potentiellement favorables à l'installation d'espèces exotiques qui sont encore absentes dans certains lacs (*e.g. Egeria densa* dans les lacs de Carcans-Hourtin). La détection précoce de ces nouvelles installations à grain fin permet la mise en œuvre d'interventions rapides et adaptées. Enfin, la dispersion des plantes exotiques dans les sites favorables à leur développement (*e.g.* les haltes nautiques) pourrait faire l'objet d'une communication et d'une prévention auprès des usagers. Sans précaution particulière, leurs déplacements d'un lac à l'autre (par voie terrestre ou par les canaux de jonction des lacs) peuvent faciliter la dispersion des diaspores d'espèces exotiques envahissantes. Des recommandations de biosécurité en milieux aquatiques visant le matériel et les vêtements utilisés par ces usagers devraient être préconisées pour éviter ces dispersions (Dutartre et Sarat 2016).

7.3 Perspectives de recherches

7.3.1 Poursuite de l'étude du déterminisme des macrophytes

La poursuite du développement du modèle de distribution potentielle des plantes aquatiques sera alimentée par l'intégration de données biologiques et environnementales disponibles dans les lacs landais. L'amélioration de ce modèle pourrait intégrer la granulométrie et la fraction de la matière organique dans les sédiments, compte tenu de l'importance confirmée dans cette étude de ces paramètres dans les préférences hydroécologiques des macrophytes. L'étude de la végétation au grain du quadrat devrait être généralisée dans les lacs afin d'analyser la compétition inter-spécifique entre espèces indigènes et exotiques. Cette démarche pourrait débuter par l'étude des cooccurrences à grain fin entre les espèces d'isoetides et certaines espèces introduites telles que les jussies et *Sagittaria graminea* encore peu étudiée en Europe à ce jour. De même, les relations de facilitation potentielle des roselières à *Phragmites australis* et *Schoenoplectus pungens* vis-à-vis des isoetides pourraient être approfondies à l'aide de l'approche par quadrats. Cette recherche alimenterait ainsi l'exploration d'une démarche de restauration des plantes patrimoniales dans les lacs.

7.3.2 Poursuite des suivis de la dynamique des peuplements de macrophytes dans les lacs et étangs du littoral aquitain

La disponibilité de données récentes et anciennes issues de suivis de la végétation aquatique des lacs à l'aide d'un protocole stabilisé, représente une somme d'informations rare en hydroécologie. La poursuite des relevés sur les secteurs de rives débutés dans les années 1980 sur l'ensemble des plans d'eau de la chaîne des lacs et étangs aquitains, est donc nécessaire pour l'analyse des processus en cours et des trajectoires écologiques, afin d'orienter les stratégies de gestion dans le contexte de changement global actuel. Des relevés supplémentaires sont envisagés dans les lacs médocains à partir de 2019 pour donner suite à ceux réalisés en 2011. Ces suivis devront également être renouvelés sur les étangs sud landais (*e.g.* étangs de Soustons, Léon, Blanc) qui n'ont pas fait l'objet d'études spécifiques de la flore aquatique depuis plus

d'une dizaine d'années. Ces observations devront intégrer l'évaluation de la distribution et des biomasses des macrophytes dans la zone littorale à l'aide des échosondages. La prise en compte de la dynamique des niveaux trophiques sur le long terme dont l'étude est en cours dans le cadre du projet DYLAQ [1] devrait également participer à l'identification des processus et trajectoires écologiques des lacs et étangs du littoral aquitain. Enfin, la méthodologie appliquée depuis les années 1980 dans les lacs pourrait faire l'objet d'une évaluation des capacités théoriques qu'ont les secteurs de rives à identifier les taux de renouvellement d'espèces et les changements des communautés, telle que déjà réalisée sur des relevés phytosociologiques récents et anciens disponibles dans la Réserve Naturelle Nationale de l'Étang de Cousseau (Alfonsi et al. 2016).

7.3.3 Applications potentielles dans la bioindication

Les méthodologies de modélisation des variables physiques développées dans cette étude participeront à l'intégration d'une gamme de descripteurs environnementaux plus large que la seule prise en compte du niveau trophique actuellement dans la bioindication des plans d'eau. L'acquisition de données environnementales physiques encore non disponibles dans les bases de données nationales, pourrait être testée sur un nombre limité de plans d'eau de types différents et visés par la Directive Cadre sur l'Eau (DCE). Il s'agirait notamment de calculer la pente des rives, le fetch, l'exposition aux vagues et la probabilité de remise en suspension au niveau des unités d'observation des macrophytes définis dans l'Indice Biologique Macrophytique Lacs (IBML). Ces données compléteraient celles déjà disponibles dans les réseaux DCE sur la bathymétrie et les descriptions des caractéristiques et altérations des rives lacustres [2]. L'analyse des relations entre ces variables physiques et l'occurrence des espèces de macrophytes présents dans différents types de plans d'eau étudiés en routine dans le contexte de la DCE, permettrait de définir le profil écologique des taxons vis-à-vis de la topographie, de l'hydrodynamique et des altérations anthropiques des rives. Ainsi des modèles de pressions-impacts intégrant la sensibilité ou la tolérance des taxons à l'hydromophologie pourraient être testés et développés de manière à participer au diagnostic écologique des plans d'eau au sens de la DCE.

7.3.4 Étude des rôles des macrophytes "espèces-ingénieurs" dans les lacs peu profonds

Les dynamiques observées chez certaines communautés de macrophytes dans les lacs peu profonds, notamment dans les lacs aquitains, mènent à se poser des questions relatives aux impacts potentiels liés au déclin de certaines espèces, ou *a contrario* au développement important d'autres espèces, sur le fonctionnement écologique de ces lacs. Ainsi, en complément des travaux présentés dans ce mémoire, des recherches ont été menées sur le rôle des macrophytes dans les flux bio-géochimiques dans le cadre du post-doctorat de Cristina Ribaudo réalisé dans l'équipe ECOVEA de 2013 à 2017. Les travaux présentés dans cette sous-section sont en cours de réalisation et certains résultats sont déjà publiés. Ils préfigurent cependant de nombreuses perspectives de recherches et de collaborations à venir autour du rôle qu'ont les peuplements de macrophytes sur le fonctionnement écologique des lacs peu profonds.

1. Dynamiques écologiques des lacs du littoral aquitain - Analyse et synthèse des données environnementales et biologiques passées et actuelles. Financement : Agence de l'Eau Adour-Garonne

2. Protocole de caractérisation des ALtérations des BErges AlBer (Alleaume et al. 2012) et protocole de Caractérisation des HAbitats des Rives et du LIttoral Charli (Alleaume et al. 2013)

Les espèces exotiques à caractère envahissant

Ces recherches s'intéressent à l'étude des relations entre les biomasses des hydrophytes exotiques *Lagarosiphon major* et *Egeria densa*, les paramètres locaux de l'hydrodynamique et la dynamique des gaz à effet de serre et des nutriments au sein de ces herbiers (Ribaudo et al. 2014, Ribaudo et al. 2015). En effet, en raison de leur biomasse élevée dans la colonne d'eau, ces hydrophytes caulescentes exotiques pourraient avoir un effet important sur la consommation d'oxygène, en favorisant les respirations anaérobies dans les sédiments entraînant le rejet de gaz et nutriments tels que l'ammonium (NH_4^+), le phosphate (PO_4^{3-}) et le méthane (CH_4). Compte tenu de la faible profondeur des lacs aquitains, la quantité de biomasse végétale, associée aux conditions variables de l'hydrodynamique, pourrait jouer un rôle important localement dans la biogéochimie. La présence d'herbiers denses dans la colonne d'eau pourrait engendrer une stagnation de l'eau au sein de ces herbiers dans des conditions d'hydrodynamique faible. Pour vérifier ces hypothèses, des prélèvements directs dans la colonne d'eau au sein d'herbiers denses ont été réalisés en 2013 et 2015 dans le lac de Lacanau. Des cycles de 24 h reconduits à différentes saisons (printemps, été, hiver) ont été effectués. Les résultats de cette étude ont été publiés dans un article disponible en annexe AK (Ribaudo et al. 2014) et dans une publication récemment acceptée (Ribaudo et al. 2018). Les résultats de cette étude indiquent que les hypothèses de départ ont été confirmées et que ces deux exotiques agissent comme des espèces-ingénieurs au niveau local. La persistance d'une densité et d'une biomasse fortes de plantes dans certaines anses, engendre des quantités de matière organique très importantes, qui stimulent les processus de respiration, la consommation d'oxygène et le rejet de dioxyde de carbone et méthane dans l'eau et, potentiellement, dans l'atmosphère en automne et au printemps. À ce jour, des mesures à haute fréquence (30 minutes) de l'oxygène et de la température sont en cours dans les herbiers denses d'hydrophytes exotiques des lacs aquitains, à l'aide de sondes optiques autonomes, dans le cadre des projets AquaVIT [3] et CLAQH [4] (2016-2019) en collaboration avec l'Université de Bordeaux (UMR EPOC). Les résultats intermédiaires indiquent que les risques d'hypoxie sont limités aux herbiers localisés dans les secteurs de lacs protégés des vents, soulignant à nouveau le rôle fondamental de l'hydrodynamique locale dans le fonctionnement des lacs du littoral aquitain (Ribaudo 2018).

Les isoetides

Des recherches sur la production benthique, la respiration et l'oxydation du méthane sont menées sur les pelouses formées par les isoetides dans les lacs de Cazaux-Sanguinet et de Lacanau (Ribaudo et al. 2015, Ribaudo et al. 2017). Les isoetides engendrent des effets positifs sur l'oxygénation du sédiment, la rétention d'ammonium, et la rétention du fer et du phosphore dans la colonne d'eau. Ces plantes pérennes possèdent une capacité d'oxygénation du sédiment très élevée, en raison de leur profond enracinement dans le sable (jusqu'à 20 cm de profondeur, cf. figure 7.1). L'oxygénation confère la couleur claire au sédiment et favorise les processus bactériens dans la rétention des nutriments et de la matière organique. Entre autres, la présence des isoetides, et de leurs racines aux facultés oxydantes, pourrait avoir des effets importants sur la rétention du méthane (gaz à effet de serre) naturellement produit dans les couches plus profondes du sédiment. Aussi, la communauté bactérienne présente sur le biofilm

3. Quand les plantes aquatiques invasives transcendent les frontières : approche pluridisciplinaire des relations entre espèces, milieux et gestionnaires

4. Contamination polymétallique des Lacs Aquitains et impacts Humains

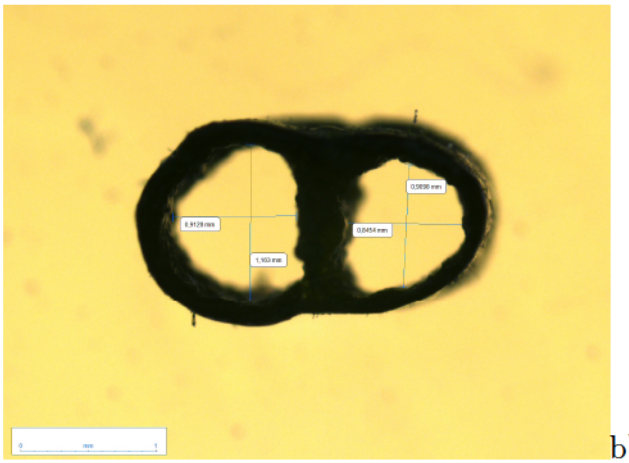
a)  b) 

Figure 7.1 – a) section de feuille de *Lobelia dortmanna* mettant en évidence un parenchyme aérifère bien développé par lequel l'oxygène est transféré des feuilles vers les sédiments (photo : J. Vedrenne, Irstea). b) la biomasse de *Lobelia dortmanna* est essentiellement allouée aux racines capables de transférer profondément l'oxygène dans le sable (Ribaudo et al. 2017) (photo : V. Bertrin)

des feuilles des isoetides, ainsi que sur les characées souvent associées à cette communauté, pourrait avoir des effets positifs sur l'oxydation du méthane, et donc sur son transfert vers l'atmosphère. Compte-tenu des températures de l'eau relativement élevées durant de nombreux mois en raison du climat tempéré dans les lacs aquitains, il est probable que sur les sites peu profonds, là où les isoetides se développent, les activités d'oxydation du méthane perdurent longtemps au cours de l'année. Pour vérifier ces hypothèses, plusieurs dizaines d'incubations de plantes *in situ* à l'aide de chambres benthiques ont été réalisées en mai 2013 et juillet 2014 dans les lacs de Cazaux-Sanguinet et de Lacanau (cycle jour-nuit inclus). Les effets de la présence des isoetides totalement immergées sur les dynamiques de l'oxygène, du méthane et du carbone inorganique dissous (dont dioxyde de carbone), ont été analysés dans ces chambres. Les résultats de ces recherches ont été publiés dans un article disponible en annexe AL (Ribaudo et al. 2017). Les pelouses à isoetides fournissent d'importants services écosystémiques tels que l'oxygénation du sédiment et la rétention du méthane. Il s'agit de la première étude effectuée *in situ*, confirmant d'autres études réalisées en laboratoire et apportant des connaissances liées à la complexité des conditions en milieu naturel et aux dynamiques du méthane. Dans le cadre du réchauffement climatique auquel les émissions de gaz à effet de serre participent activement, les habitats aquatiques des lacs abritant des isoetides constituent donc des sites sensibles à conserver et à préserver. Enfin, une collaboration avec l'Université de Parme (Italie) a débuté récemment sur l'analyse du cycle benthique de l'azote dans les sédiments colonisés par *Lobelia dortmanna* et en présence de macro-faune. Une collaboration avec l'ENSEGID est également envisagée prochainement au sujet des dynamiques de gaz et nutriments dans les formations à macro-algues characées, particulièrement abondantes dans les lacs et les zones humides, afin d'identifier leur part dans les processus biogéochimiques qui opèrent dans les lacs du littoral aquitain comparés à ceux identifiés dans les pelouses à isoetides et les herbiers denses d'espèces exotiques.

7.4 Conclusion

L'hydrodynamique, la pente des rives et la structure physique des sédiments influencent la distribution et les assemblages d'espèces de macrophytes dans les biotopes littoraux des lacs peu profonds. Ces paramètres physiques liés à l'hydromorphologie lacustres peuvent être utilisés pour prédire la distribution potentielle de certaines communautés de végétaux aquatiques. Les altérations physiques des rives d'origine anthropique favorisent le développement des espèces exotiques tout en compromettant le maintien des espèces indigènes patrimoniales comme les isoetides. L'hétérogénéité et la complexité des biotopes aquatiques littoraux peuvent garantir la pérennité d'une biodiversité végétale qui s'exprime à des échelles très fines. Le changement global multiplie les enjeux liés à la préservation de cette biodiversité qui exprime le "bon état" biologique, chimique et physique dans les lacs. Le déclin des isoetides, représentées par des espèces rares et vulnérables, contraste avec la progression rapide de certaines espèces exotiques. Il est urgent d'établir une stratégie de conservation des espèces indigènes qui participent au maintien des équilibres écologiques vis-à-vis des espèces exotiques tout en jouant un rôle fondamental dans le fonctionnement écologique des lacs en tant qu'espèces-ingénieurs. Limiter la dispersion des espèces exotiques dans les lacs représente également un enjeu fort en raison de leurs capacités à produire rapidement de fortes biomasses et à occuper des superficies importantes. Cette gestion doit être appliquée à l'ensemble de la chaîne des lacs et étangs aquitains, nécessitant un partage des connaissances et une gouvernance à cette échelle qui reste à construire. Selon les orientations actuelles et à venir dans leur gestion et leurs usages, les lacs du littoral aquitain peuvent servir de modèle à suivre, ou à éviter, pour les lacs oligo-mésotrophes peu profonds d'Europe du Nord. Les écosystèmes littoraux lacustres concentrent des enjeux écologiques, économiques et sociétaux, soulevant des questions et problématiques scientifiques sur leur fonctionnement et leur état de santé qu'il est nécessaire de continuer à explorer.

Bibliographie

Afnor (2010). Qualité de l'Eau - Echantillonnage des communautés de macrophytes en plans d'eau - XP T90-328.

Alahuhta, J., Kanninen, A., Hellsten, S., Vuori, K. M., Kuoppala, M. et Hämäläinen, H. (2013). Environmental and spatial correlates of community composition, richness and status of boreal lake macrophytes. *Ecological Indicators* 32, p. 172-181.

Alfonsi, E., Benot, M.-L., Fievet, V. et Alard, D. (2016). Addressing species turnover and community changes in vegetation resurvey studies. *Applied Vegetation Science*, p. 172-182.

Alleaume, S., Lanoiselée, C. et Argillier, C. (2012). *AlBer : Protocole de caractérisation des Altérations des Berges (version 2012.2)*. Rapp. tech. Irstea, p. 31.

Alleaume, S., Lanoiselée, C., Heyd, C. et Argillier, C. (2013). *Charli : Protocole de Caractérisation des HAbitats des Rives et du Littoral (version 2012.3)*. Rapp. tech. Irstea, p. 32.

Angradi, T. R., Pearson, M. S., Bolgrien, D. W., Bellinger, B. J., Starry, M. A. et Reschke, C. (2013). Predicting submerged aquatic vegetation cover and occurrence in a Lake Superior estuary. *Journal of Great Lakes Research* 39.4, p. 536-546.

Arts, G. H. P., Velde, G., Roelofs, J. G. M. et Swaay, C. A. M. (1990). Successional changes in the soft-water macrophyte vegetation of (sub)atlantic, sandy, lowland regions during this century. *Freshwater Biology* 24.2, p. 287-294.

Arts, G. H. P. (2002). Deterioration of atlantic soft water macrophyte communities by acidification, eutrophication and alkalinisation. *Aquatic Botany* 73.4, p. 373-393.

Atapaththu, K. S. S., Asaeda, T., Yamamuro, M. et Kamiya, H. (2017). Effects of water turbulence on plant, sediment and water quality in reed (*Phragmites australis*) community. *Ekologia (Bratislava)* 36.1, p. 1-9.

Auderset Joye, D. et Rey-Boissezon, A. (2014). Will charophyte species increase or decrease their distribution in a changing climate ? *Aquatic Botany*.

Baastrup-Spohr, L., Møller, C. L. et Sand-Jensen, K. (2016). Water-level fluctuations affect sediment properties, carbon flux and growth of the isoetid Littorella uniflora in oligotrophic lakes. *Freshwater Biology* 61.3, p. 301-315.

Bagger, J. et Madsen, T. V. (2004). Morphological acclimation of aquatic Littorella uniflora to sediment CO2 concentration and wave exposure. *Functional Ecology* 18.6, p. 946-951.

Ballantyne, M. et Pickering, C. M. (déc. 2013). Tourism and recreation : a common threat to IUCN red-listed vascular plants in Europe. *Biodiversity and Conservation* 22.13, p. 3027-3044.

Barko, J. W., Gunnison, D. et Carpenter, S. R. (1991). Sediment interactions with submersed macrophyte growth and community dynamics. *Aquatic Botany* 41.1–3, p. 41-65.

Barrat-Segretain, M.-H. (2001). Biomass allocation in three macrophyte species in relation to the disturbance level of their habitat. *Freshwater Biology* 46.7, p. 935-945.

Barreau, J. J. (1996). *Développements des herbiers de Lagarosiphon major sur le lac de Lacanau. Etat de la situation en juillet 1996.* Rapp. tech. FDAAPMA, CSP, DDAF.

Beisel, J., Lévêque, C. et al. (2010). *Introductions d'espèces dans les milieux aquatiques : faut-il avoir peur des invasions biologiques ?*

Bengtsson, L. et Hellström, T. (1992). Wind-induced resuspension in a small shallow lake. *Hydrobiologia* 241.3, p. 163-172.

Bertrin, V. et Dutartre, A. (2009). Assessment of the long term impacts of alien aquatic macrophytes on native plant communities : Example of freshwater lakes and ponds of the coastline of Aquitaine (South West France). *12th EWRS International Symposium on Aquatic Weeds , 24/08/2009-28/08/2009, Jyvaskyla, FIN.*

Bertrin, V., Dutartre, A., Caro, A., Boutry, S., Moreira, S. et Jan, G. (2012). *Communautés végétales aquatiques des lacs médocains.* Rapp. tech., p. 134.

Bertrin, V., Lanoiselée, C., Barbe, J., Bonnard, R., Philippe, M., Dutartre, A., Argillier, C., Guibert, A. et Irz, P. (2007). *Application de l'outil SEQ plans d'eau sur différents types de lacs situés dans la circonscription du district Adour-Garonne : Etang de Soustons (40), Lac de Cazaux-Sanguinet (33 / 40), Retenues de Miélan (32), Laouzas (81), Filleit (09).* Rapp. tech. Cemagref, p. 319.

Bertrin, V., Boutry, S., Alard, D., Haury, J., Jan, G., Moreira, S. et Ribaudo, C. (2018). Prediction of macrophyte distribution : The role of natural versus anthropogenic physical disturbances. *Applied Vegetation Science* 21.3, p. 395-410.

Bertrin, V., Boutry, S., Dutartre, A. et Lambert, E. (2013). Communautés de Characées des lacs médocains (Sud-Ouest de la France). Eléments d'écologie et de distribution : Characeae communities in the Medoc area lakes (South-West France). Elements of ecology and distribution. *Botany Letters* 160.2, p. 131-140.

Bertrin, V., Boutry, S., Jan, G., Ducasse, G., Grigoletto, F. et Ribaudo, C. (2017). Effects of wind-induced sediment resuspension on distribution and morphological traits of aquatic weeds in shallow lakes. *Journal of Limnology* 76.s1, p. 84-96.

Bickel, T. et Closs, G. (2008). Fish distribution and diet in relation to the invasive macrophyte Lagarosiphon major in the littoral zone of Lake Dunstan, New Zealand. *Ecology of Freshwater Fish* 17.1, p. 10-19.

Billet, K., Genitoni, J., Bozec, M., Renault, D. et Barloy, D. (2018). Aquatic and terrestrial morphotypes of the aquatic invasive plant, Ludwigia grandiflora, show distinct morphological and metabolomic responses. *Ecology and Evolution* 8.5, p. 2568-2579.

Bini, L. M. et Thomaz, S. M. (2005). Prediction of Egeria najas and Egeria densa occurrence in a large subtropical reservoir (Itaipu Reservoir, Brazil-Paraguay). *Aquatic botany* 83.3, p. 227-238.

Bini, L. M., Thomaz, S. M., Murphy, K. et Camargo, A. (1999). Aquatic macrophyte distribution in relation to water and sediment conditions in the Itaipu Reservoir, Brazil. *Hydrobiologia* 415, p. 147-154.

Birk, S. et al. (2012). Three hundred ways to assess Europe's surface waters : An almost complete overview of biological methods to implement the Water Framework Directive. *Ecological Indicators* 18.0, p. 31-41.

Blindow, I., Hargeby, A. et Andersson, G. (2002). Seasonal changes of mechanisms maintaining clear water in a shallow lake with abundant Chara vegetation. *Aquatic Botany* 72.3–4, p. 315-334.

Bloesch, J. (1994). A review of methods used to measure sediment resuspension. *Hydrobiologia* 284.1, p. 13-18.

Boissezon, A. (2008). Préférences écologiques de quelques espèces de Charophytes. Mém. de mast. Master en Sciences Naturelles de l'Environnement. Université de Genève, Faculté des Sciences.

Bolpagni, R., Laini, A., Soana, E., Tomaselli, M. et Nascimbene, J. (2015). Growth performance of V allisneria spiralis under oligotrophic conditions supports its potential invasiveness in mid-elevation freshwaters. *Weed research* 55.2, p. 185-194.

Bolpagni, R., Laini, A. et Azzella, M. M. (2016). Short-term dynamics of submerged aquatic vegetation diversity and abundance in deep lakes. *Applied Vegetation Science* 19.4, p. 711-723.

Bolpagni, R., Laini, A., Stanzani, C. et Chiarucci, A. (2018). Aquatic Plant Diversity in Italy : Distribution, Drivers and Strategic Conservation Actions. *Frontiers in Plant Science* 9, p. 116.

Bonham, A. J. (1983). The management of wave-spending vegetation as bank protection against boat wash. *Landscape Planning* 10.1, p. 15-30.

Borman, S., Galatowitsch, S. et Newman, R. (2009). The effects of species immigrations and changing conditions on isoetid communities. *Aquatic Botany* 91.3, p. 143-150.

Bornette, G. et Puijalon, S. (2011). Response of aquatic plants to abiotic factors : A review. *Aquatic Sciences* 73.1, p. 1-14.

Boschilia, S. M., Oliveira, E. F. et Thomaz, S. M. (2008). Do aquatic macrophytes co-occur randomly ? An analysis of null models in a tropical floodplain. *Oecologia* 156.1, p. 203-214.

Boudier, E. (2016). Effets des paramètres physiques locaux dans les habitats aquatiques littoraux du lac de Lacanau (Gironde) sur la distribution et les assemblages de macrophytes. Mém. de mast. ENSIL Limoges.

Boutry, S., Bertrin, V. et Dutartre, A. (2012). *Méthode d'évaluation de la qualité écologique des plans d'eau basée sur les communautés de macrophytes : Indice Biologique Macrophytique en Lac (IBML) : Rapport d'avancement.* Rapp. tech., p. 42.

Boutry, S., Bertrin, V. et Dutartre, A. (2015). *Indice Biologique Macrophytique en Lac (IBML) : notice de calcul.* Rapp. tech., p. 25.

Boylen, C. W., Eichler, L. W., Bartkowski, J. S. et Shaver, S. M. (2006). Use of Geographic Information Systems to monitor and predict non-native aquatic plant dispersal through north-eastern North America. *Hydrobiologia* 570.1, p. 243.

Bragg, O., Duck, R. W., Rowan, J. S. et Black, A. R. (2003). *Review of methods for assessing the hydromorphology of lakes.* Rapp. tech., p. 138.

Brandrud, T. E. (2002). Effects of liming on aquatic macrophytes, with emphasis on Scandinavia. *Aquatic Botany* 73.4, p. 395-404.

Breiman, L., Friedman, J., Olshen, R. et Stone, C. (1984). *Classification and regression trees.* Sous la dir. de Taylor et Francis.

Breiman, L. (2001). Random Forests. *Machine Learning* 45.1, p. 5-32.

Brewer, C. et Parker, M. (1990). Adaptations of macrophytes to life in moving water : upslope limits and mechanical properties of stems. *Hydrobiologia* 194.2, p. 133-142.

Bruckerhoff, L., Havel, J. et Knight, S. (2015). Survival of invasive aquatic plants after air exposure and implications for dispersal by recreational boats. *Hydrobiologia* 746.1, p. 113-121.

Brundu, G. (2015). Plant invaders in European and Mediterranean inland waters : profiles, distribution, and threats. *Hydrobiologia* 746.1, p. 61-79.

Buquet, D. (2017). Cycle des éléments biogènes dans les lacs côtiers en Gironde. Thèse de doct. Université de Bordeaux.

Capdevielle, P. (1979). Recherches écologiques et systématiques sur le phytoplancton du lac de Cazaux, Sanguinet, Biscarrosse. Thèse de doct. Université de Bordeaux I.

Capers, R. S., Selsky, R. et Bugbee, G. J. (2010). The relative importance of local conditions and regional processes in structuring aquatic plant communities. *Freshwater Biology* 55.5, p. 952-966.

Carper, G. L. et Bachmann, R. W. (1984). Wind resuspension of sediments in a prairie lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 41.12, p. 1763-1767.

Carrillo, Y., Guarín, A. et Guillot, G. (2006). Biomass distribution, growth and decay of Egeria densa in a tropical high-mountain reservoir (NEUSA, Colombia). *Aquatic Botany* 85.1, p. 7-15.

Carvalho, P. d., Thomaz, S. M. et Bini, L. M. (2005). Effects of temperature on decomposition of a potential nuisance species : the submerged aquatic macrophyte Egeria najas planchom (Hydrocharitaceae). *Brazilian Journal of Biology* 65.1, p. 51-60.

Castagnos, E. et Dutartre, A. (2001). *Evolutions récentes des peuplements de plantes aquatiques exotiques dans les lacs et les étangs landais (Landes, France)*. Rapp. tech. Cemagref, p. 229.

Catling, P. M., Freedman, B., Stewart, C., Kerekes, J. J. et Lefkovitch, L. P. (1986). Aquatic plants of acid lakes in Kejimkujik National Park, Nova Scotia ; floristic composition and relation to water chemistry. *Canadian Journal of Botany* 64.4, p. 724-729.

Celesti-Grapow, L. et al. (2010). Non-native flora of Italy : Species distribution and threats. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology* 144.1, p. 12-28.

Cellamare, M. (2009). Évaluation de l'état écologique des plans d'eau Aquitains à partir des communautés de producteurs primaires. Thèse de doct. Cemagref.

Cellamare, M., Morin, S., Coste, M. et Haury, J. (2012). Ecological assessment of French Atlantic lakes based on phytoplankton, phytobenthos and macrophytes. *Environmental Monitoring and Assessment* 184.8, p. 4685-4708.

Cemagref (1985). *Etude écologique des étangs de Moliets, Laprade, Moisan (Landes) 1982-1983 : propositions d'aménagement de l'étang de Moisan - étude N°22*. Rapp. tech. Cemagref, p. 217.

Center, T. D. et Spencer, N. R. (1981). The phenology and growth of water hyacinth (Eichhornia crassipes (Mart.) Solms) in a eutrophic north-central Florida lake. *Aquatic Botany* 10, p. 1-32.

Chambers, J. et Hastie, T. (1992). *Statistical Models in S*. Wadsworth & Brooks/Cole Advanced Books & Software.

Chambers, P. A., Lacoul, P., Murphy, K. J. et Thomaz, S. M. (2008). Global diversity of aquatic macrophytes in freshwater. *Hydrobiologia* 595.1, p. 9-26.

Chambers, P. A., Prepas, E. E., Hamilton, H. R. et Bothwell, M. L. (1991). Current Velocity and Its Effect on Aquatic Macrophytes in Flowing Waters. *Ecological Applications* 1.3, p. 249-257.

Chambers, P. A. (1987). Nearshore occurrence of submersed aquatic macrophytes in relation to wave action. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 44.9, p. 1666-1669.

Chappuis, E., Gacia, E. et Ballesteros, E. (2011). Changes in aquatic macrophyte flora over the last century in Catalan water bodies (NE Spain). *Aquatic Botany* 95.4, p. 268-277.

Charles, E., Idier, D., Delecluse, P., Déqué, M. et Le Cozannet, G. (2012). Climate change impact on waves in the Bay of Biscay, France. *Ocean Dynamics* 62.6, p. 831-848.

Chazot, Y. et Demounem, R. (1970). *Les plantes du bord des eaux (Étang de Lacanau).* Rapp. tech. Association Régionale des Professeurs de Biologie-Géologie.

Clayton, J. (1982). Effects of fluctuations in water level and growth of Lagarosiphon major on the aquatic vascular plants in Lake Rotoma, 1973–80. *New Zealand journal of marine and freshwater research* 16.1, p. 89-94.

Clément, B. et Aidoud, A. (2009). *Resistance against eutrophication based on 40-year diachronic study (1966-2006) on marginal wetlands of oligotrophic shallow lakes in south-west of France.* Rapp. tech. Project Euro-limpacs : Prediction modeling of change through of wet riparian terrestrial habitats. Resistance against eutrophication based on 40-year diachronic study (1966-2006) on marginal wetlands of oligotrophic shallow lakes in South-West of France (WP1, Task 4.2), p. 27.

Coetzee, J. A., Hill, M. P. et Schlange, D. (2009). Potential spread of the invasive plant Hydrilla verticillata in South Africa based on anthropogenic spread and climate suitability. *Biological Invasions* 11.4, p. 801-812.

Coffey, B. et Wah, C. K. (1988). Pressure inhibition of anchorage-root production in Lagarosiphon major (Ridl.) Moss : a possible determinant of its depth range. *Aquatic botany* 29.4, p. 289-301.

Collins, M. et al. (2013). Chapter 12 - Long-term climate change : Projections, commitments and irreversibility. *Climate Change 2013 : The Physical Science Basis. IPCC Working Group I Contribution to AR5.* Cambridge University Press.

Compton, T., De Winton, M., Leathwick, J. et Wadhwa, S. (2012). Predicting spread of invasive macrophytes in New Zealand lakes using indirect measures of human accessibility. *Freshwater Biology* 57.5, p. 938-948.

Coops, H., Beklioglu, M. et Crisman, T. (2003). The role of water-level fluctuations in shallow lake ecosystems – workshop conclusions. *Hydrobiologia* 506-509.1-3, p. 23-27.

Coops, H., Boeters, R. et Smit, H. (1991). Direct and indirect effects of wave attack on helophytes. *Aquatic Botany* 41.4, p. 333-352.

Coops, H., Geilen, N. et Velde, G. van der (1994). Distribution and growth of the helophyte species Phragmites australis and Scirpus lacustris in water depth gradients in relation to wave exposure. *Aquatic Botany* 48.3–4, p. 273-284.

Coops, H., Geilen, N., Verheij, H. J., Boeters, R. et Velde, G. van der (1996). Interactions between waves, bank erosion and emergent vegetation : an experimental study in a wave tank. *Aquatic Botany* 53.3, p. 187-198.

Corillion, R. (1975). *Flore et végétation du massif armoricain iv flore des charophytes (characées) du massif armoricain et des contrées voisines d'europe occidentale.* Paris : Jouve.

CTGREF (1978). *Végétation aquatique - Plantes exotiques du Sud-Ouest, réparition actuelle et risques d'extension.* Rapp. tech. Compte rendu n°45, p. 29.

Cunha-Santino, M., Gouvêa, S., Bianchini Jr, I. et Vieira, A. (2008). Oxygen uptake during mineralization of photosynthesized carbon from phytoplankton of the Barra Bonita Reservoir : a mesocosm study. *Brazilian Journal of Biology* 68.1, p. 115-122.

Cutler, D. R., Edwards, T. C., Beard, K. H., Cutler, A., Hess, K. T., Gibson, J. et Lawler, J. J. (2007). Random forests for classification in ecology. *Ecology* 88.11, p. 2783-2792.

Dandelot, S., Verlaque, R., Dutartre, A. et Cazaubon, A. (2005). Ecological, dynamic and taxonomic problems due to Ludwigia (Onagraceae) in France. *Hydrobiologia* 551.1, p. 131-136.

De Cáceres, M., Legendre, P. et Moretti, M. (2010). Improving indicator species analysis by combining groups of sites. *Oikos* 119.10, p. 1674-1684.

Den Hartog, C. (1982). Architecture of macrophyte-dominated aquatic communities. *Studies on aquatic vascular plants*, p. 222-234.

Den Hartog, C. et Van Der Velde, G. (1988). Structural Aspects of Aquatic Plant Communities. Sous la dir. de J. J. Symoens. T. 15-1. Handbook of vegetation science. Springer Netherlands. Chap. 4, p. 113-153.

Denny, M. (1988). *Biology and the mechanics of the wave-swept environment*. Princeton University Press.

Dierssen, K. (1981). *Littorelletea* communities and problems of their conservation in western Germany. *Coll. Phytosoc* 10.1981, p. 321-332.

Dormann, C. F. et al. (2013). Collinearity : a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36.1, p. 27-46.

Doyle, R. D. (2001). Effects of waves on the early growth of Vallisneria americana. *Freshwater Biology* 46.3, p. 389-397.

Duarte, C. M. et Kalff, J. (1986). Littoral slope as a predictor of the maximum biomass of submerged macrophyte communities. *Limnology & Oceanography* 31.5, p. 1072-1080.

Ducasse, G. (2014). Recouvrement des herbiers d'hydrophytes envahissantes dans le lac de Lacanau : biomasse et impacts sur la biogéochimie. Mém. de mast. Institut Supérieur des sciences agronomiques, agroalimentaires, horticoles et du paysage, spécialité Génie de l'Environnement, Agrocampus Ouest Rennes.

Dudgeon, D. et al. (2006). Freshwater biodiversity : importance, threats, status and conservation challenges. *Biological reviews* 81.02, p. 163-182.

Dudley, B., Dunbar, M., Penning, E., Kolada, A., Hellsten, S., Oggioni, A., Bertrin, V., Ecke, F. et Søndergaard, M. (2013). Measurements of uncertainty in macrophyte metrics used to assess European lake water quality. *Hydrobiologia* 704.1, p. 179-191.

Dufrene, M. et Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species : The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67.3, p. 345-366.

Dutartre, A. (1978). Comblement des lacs Sud-Aquitains : exemple des lacs de Aureilhan, Léon et Soustons. *Colloque sur les lacs naturels, 18/09/1978-21/09/1978, Chambéry, FRA*.

Dutartre, A. (1986a). *Les plans d'eau du littoral aquitain. Origine et caractéristiques*. Rapp. tech., p. 17.

Dutartre, A. (1986b). *Plantes aquatiques introduites dans les étangs Noir, Blanc, de Hardy et dans le lac de Soustons (Landes) - Répartition actuelle, risques d'extension, moyens de contrôle*. Rapp. tech. Cemagref, p. 4.

Dutartre, A. (1988). *Répartition d'une plante récemment introduite dans le lac de Lacanau (Gironde) : Lagarosiphon major. Observations du 16/10/1988*. Rapp. tech. Cemagref, Groupement de Bordeaux, Division Qualité des Eaux. Compte rendu N° 58, p. 6.

Dutartre, A. (1994a). Description physique, physicochimique et géomorphologique des lacs et milieux associés : synthèse. *Journées techniques sur les lacs et les étangs aquitains, Soustons, Carcans, 14-15 mai 1992*, p. 2-16.

Dutartre, A. (1994b). Gestion de la végétation aquatique. Proliférations de certaines espèces. Nuisances induites et modes de contrôle. *Journées techniques sur les lacs et étangs aquitains. 14-15 mai 1992.*

Dutartre, A. (2004). De la régulation des plantes aquatiques envahissantes à la gestion des hydrosystèmes. *Ingénieries - E A T* spécial Ingénierie écologique, p. 87-100.

Dutartre, A. (2007). Plantes rares et protégées des plans d'eau aquitains. *Adour Garonne* 98, p. 12-14.

Dutartre, A., Bertrin, V., Jan, G., Labrousse, B., Lagrola, M., Laplace-Treyture, C., Mazzella, N. et Moreira, S. (2014). *Système d'évaluation de la qualité (SEQ) Plans d'eau littoraux landais (2009-2010) : Synthèse globale des résultats.* Rapp. tech., p. 120.

Dutartre, A., Delarche, A. et Dulong, J. (1989). *Plan de gestion de la végétation aquatique des lacs et des étangs landais.* Rapp. tech. Cemagref, p. 124.

Dutartre, A., Haury, J. et Jigorel, A. (1999). Succession of Egeria densa in a drinking water reservoir in Morbihan (France). Sous la dir. de J. Caffrey, P. R. F. Barrett, M. T. Ferreira, I. S. Moreira, K. J. Murphy et P. M. Wade. Springer Netherlands, p. 243-247.

Dutartre, A., Leveau, D. et Moreau, A. (1997). *Suivi du développement des plantes aquatiques exotiques : propositions d'interventions - Lac de Cazaux-Sanguinet et de Parentis-Biscarosse : campagne 1997.* Rapp. tech. Cemagref, p. 80.

Dutartre, A. et Menozzi, M. (2008). *De la gestion des plantes aquatiques envahissantes : intervenir pour quoi, pour qui, avec quelles modalités ? Ou comment agir malgré la variabilité des situations et des enjeux : application à la gestion des jussies.* Edisud.

Dutartre, A. et Oyarzabal, J. (1993). Gestion des plantes aquatiques dans les lacs et les étangs landais. *Hydroécologie Appliquée* tome 5, 2, p. 43-59.

Dutartre, A. et Sarat, E. (2016). Biosécurité en milieux aquatiques et prévention des invasions biologiques : de la planète au coin de pêche ? *AFPP – 4e conférence sur l'entretien des jardins végétalisés et infrastructures. Toulouse – 19 et 20 octobre 2016.*

Dutartre, A. et al. (2006). *Les jussies : caractérisation des relations entre sites, populations et activités humaines. Implications pour la gestion.* Rapp. tech., p. 12.

EEA (2012). *CORINE land cover project.* Rapp. tech. Commission of the European Communities.

Elith, J. et Leathwick, J. R. (2009). Species Distribution Models : Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40.1, p. 677-697.

Ellawala, C. K., Asaeda, T. et Kawamura, K. (2011). The effect of flow turbulence on plant growth and several growth regulators in Egeria densa Planchon. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 206.12, p. 1085-1091.

ESRI (2011). *ArcGIS Desktop : Release 10. Redlands, CA : Environmental Systems Research Institute.*

Evtimova, V. V. et Donohue, I. (2016). Water-level fluctuations regulate the structure and functioning of natural lakes. *Freshwater Biology* 61.2, p. 251-264.

Fleming, J. et Dibble, E. (2015). Ecological mechanisms of invasion success in aquatic macrophytes. *Hydrobiologia* 746.1, p. 23-37.

Foote, A. L. et Kadlec, J. A. (1988). Effects of Wave Energy on Plant Establishment in Shallow Lacustrine Wetlands. *Journal of Freshwater Ecology* 4.4, p. 523-532.

François, Y. (1948). Recherches sur l'hydrobiologie piscicole des étangs des landes - L'étang de Lacanau. *Annales de la Station Centrale d'Hydrobiologie appliquée*, p. 129-142.

Free, G., Bowman, J., McGarrigle, M., Caroni, R., Donnelly, K., Tierney, D., Trodd, W. et Little, R. (2009). The identification, characterization and conservation value of isoetid lakes in Ireland. *Aquatic Conservation : Marine and Freshwater Ecosystems* 19.3, p. 264-273.

Fridley, J. D., Stachowicz, J. J., Naeem, S., Sax, D. F., Seabloom, E. W., Smith, M. D., Stohlgren, T. J., Tilman, D. et Holle, B. V. (2007). The invasion paradox : reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology* 88.1, p. 3-17.

Garnier, E. et Navas, M.-L. (2013). *Diversité fonctionnelle des plantes : traits des organismes, structure des communautés, propriétés des écosystèmes : cours*. De Boeck.

Gaudillat, V., Haury, J., Barbier, B. et Peschadour, F. (2002). Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. Tome 3—Habitats humides. *La Documentation Française, Paris*.

Genuer, R. et Poggi, J.-M. (2017). *Arbres CART et Forêts aléatoires,Importance et sélection de variables*. Rapp. tech., p. 46.

Géolandes (2016). *Évaluation environnementale du SAGE Étangs littoraux Born et Buch - Rapport environnemental*. Rapp. tech., p. 424.

Ghelardoni, P. (1990). Tourist planning along the coast of Aquitaine, France. Sous la dir. de P. Fabbri. Springer Netherlands, p. 191-197.

Gillard, M., Thiébaut, G., Deleu, C. et Leroy, B. (2017). Present and future distribution of three aquatic plants taxa across the world : decrease in native and increase in invasive ranges. *Biological Invasions* 19.7, p. 2159-2170.

Götzenberger, L. et al. (2012). Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews* 87.1, p. 111-127.

Griffith, D. M., Veech, J. A., Marsh, C. J. et al. (2016). Cooccur : probabilistic species co-occurrence analysis in R. *Journal of Statistical Software* 69.2, p. 1-17.

Grigoletto, F. (2014). Distribution et assemblages des macrophytes le long d'un gradient d'hydrodynamisme : application au lac de Lacanau (Gironde). Mém. de mast. Master professionnel "environnement marin" observatoire des sciences de l'univers, Université Aix Marseille.

Gross, E. M., Johnson, R. L. et Hairston Jr, N. G. (2001). Experimental evidence for changes in submersed macrophyte species composition caused by the herbivore Acentria ephemerella (Lepidoptera). *Oecologia* 127.1, p. 105-114.

Guisan, A. et al. (2013). Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecology Letters* 16.12, p. 1424-1435.

Håkanson, L. (1977). The influence of wind, fetch, and water depth on the distribution of sediments in Lake Vänern, Sweden. *Canadian Journal of Earth Sciences* 14.3, p. 397-412.

Håkanson, L. et Jansson, M. (1983). Lake Types and Sediment Types. *Principles of Lake Sedimentology*. Springer, p. 5-31.

Hartig, E. K., Grozev, O. et Rosenzweig, C. (1997). Climate change, agriculture and wetlands in Eastern Europe : vulnerability, adaptation and policy. *Climatic Change* 36.1-2, p. 107-121.

Haslam, S. M. (1978). River plants ; the macrophytic vegetation of watercourses.

Haury, J., Damien, J. P., Maisonneuve, J. L. et Bottner, B. (mai 2011). La gestion des Jussies en milieu aquatique et en prairies humides. *Colloque Les plantes invasives dans les Pays de la Loire, Terra Botanica.* Angers (FR), France : Terra botanica. Æstuaria, collection Paroles des Marais atlantiques, p. 171-189.

Haury, J., Thiébaut, G., Coudreuse, J. et Muller, S. (2008). Les lichens, bryophytes, ptéridophytes et phanérogames aquatiques. *Plantes aquatiques d'eau douce : biologie, écologie et gestion*, p. 23-36.

Havens, K. E. et al. (2001). Hurricane effects on a shallow lake ecosystem and its response to a controlled manipulation of water level. *The Scientific World Journal* 1, p. 44-70.

Hawes, I., Riis, T., Sutherland, D. et Flanagan, M. (2003). Physical constraints to aquatic plant growth in New Zealand lakes. *Journal of Aquatic Plant Management* 41, p. 44-52.

Heino, J., Virkkala, R. et Toivonen, H. (2009). Climate change and freshwater biodiversity : detected patterns, future trends and adaptations in northern regions. *Biological Reviews* 84.1, p. 39-54.

Hellsten, S. et Dudley, B. (2006). Hydromorphological pressures in lakes. *Indicators and methods for the ecological status assessment under the Water Framework Directive : Linkages between chemical and biological quality of surface waters.* Sous la dir. d'A. Solimini, A. Cardoso et A.-S. Heiskanen. Luxembourg : Office for Official Publications of the European Communities, p. 135-140.

Henrikson, L. et Brodin, Y. W. (1995). *Liming of acidified surface waters : a Swedish synthesis.* Springer Science & Business Media.

Hicks, A. L. et Frost, P. C. (2011). Shifts in aquatic macrophyte abundance and community composition in cottage developed lakes of the Canadian Shield. *Aquatic Botany* 94.1, p. 9-16.

Hill, M. O. (1973). The Intensity of Spatial Pattern in Plant Communities. *Journal of Ecology* 61.1, p. 225-235.

Hill, N. M., Keddy, P. A. et Wisheu, I. C. (1998). A hydrological model for predicting the effects of dams on the shoreline vegetation of lakes and reservoirs. *Environmental Management* 22.5, p. 723-736.

Hilt, S., Köhler, J., Adrian, R., Monaghan, M. T. et Sayer, C. D. (2013). Clear, crashing, turbid and back - long-term changes in macrophyte assemblages in a shallow lake. *Freshwater Biology* 58.10, p. 2027-2036.

Hostrup, O. et Wiegleb, G. (1991). Anatomy of leaves of submerged and emergent forms of Littorella uniflora (L.) Ascherson. *Aquatic Botany* 39.1, p. 195-209.

Hubbell, S. P. (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography.* Princeton University Press.

Hulme, P. E. (2007). Biological invasions in Europe : drivers, pressures, states, impacts and responses. *Biodiversity under threat* 25, p. 56-80.

Hussner, A. (2012). Alien aquatic plant species in European countries. *Weed Research* 52.4, p. 297-306.

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

Istvánovics, V., Honti, M., Kovács, Á. et Osztoics, A. (2008). Distribution of submerged macrophytes along environmental gradients in large, shallow Lake Balaton (Hungary). *Aquatic Botany* 88.4, p. 317-330.

Jeppesen, E., Sondergaard, M., Sondergaard, M. et Christofferson, K. (2012). *The structuring role of submerged macrophytes in lakes.* T. 131. Springer Science & Business Media.

Johnson, J. A. et Newman, R. M. (2011). A comparison of two methods for sampling biomass of aquatic plants. *Journal of Aquatic Plant Management* 49.1, p. 1-8.

Jones, C. G., Lawton, J. H. et Shachak, M. (1994). Organisms as Ecosystem Engineers. *Oikos* 69.3, p. 373-386.

Jones, C. G., Lawton, J. H. et Shachak, M. (1997). Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78.7, p. 1946-1957.

Jupp, B. J. et Spence, D. H. N. (1977). Limitations of Macrophytes in a Eutrophic Lake, Loch Leven : II. Wave Action, Sediments and Waterfowl Grazing. *Journal of Ecology* 65.2, p. 431-446.

Jusik, S. et Maciol, A. (2014). The influence of hydromorphological modifications of the littoral zone in lakes on macrophytes. *Oceanological and Hydrobiological Studies* 43.1, p. 66-76.

Keddy, P. A. (1982). Quantifying within-lake gradients of wave energy : Interrelationships of wave energy, substrate particle size and shoreline plants in axe lake, Ontario. *Aquatic Botany* 14, p. 41-58.

Keddy, P. A. (1983). Shoreline vegetation in Axe Lake, Ontario : effects of exposure on zonation patterns. *Ecology* 64, p. 331-344.

Keddy, P. A. (1992). Assembly and response rules : two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3.2, p. 157-164.

Keddy, P. A. (1985). Wave disturbance on lakeshores and the within-lake distribution of Ontario's Atlantic coastal plain flora. *Canadian Journal of Botany* 63.3, p. 656-660.

Klamt, A.-M., Reitzel, K., Andersen, F. Ø. et Jensen, H. S. (2016). Simulated drawdown and rewetting of littoral sediments : implications for Lobelia lake management. *Hydrobiologia* 778.1, p. 137-150.

Koch, E. W. (2001). Beyond light : Physical, geological, and geochemical parameters as possible submersed aquatic vegetation habitat requirements. *Estuaries* 24.1, p. 1-17.

Kohler, A. (1978). Methoden der Kartierung von Flora und Vegetation von Süsswasserbiotopen. *Landschaft and Stadt* 10, p. 73-85.

Kolada, A. et al. (2014). The applicability of macrophyte compositional metrics for assessing eutrophication in European lakes. *Ecological Indicators* 45.0, p. 407-415.

Kraska, M., Klimaszyk, P. et Piotrowicz, R. (2013). Anthropogenic changes in properties of the water and spatial structure of the vegetation of the lobelia lake Lake Modre in the Bytów Lakeland. *Oceanological and Hydrobiological Studies* 43.3, p. 302-313.

Lacoul, P. et Freedman, B. (2006). Environmental influences on aquatic plants in freshwater ecosystems. *Environmental Reviews* 14.2, p. 89-136.

Laenen, A. et LeTourneau, A. (1996). Estimate of wind-induce resuspension of bed sediment during periods of low lake elevation. Upper Klamath Basin nutrient loading study. *US geological Survey., Portland, Oregon.*

Landis, J. R. et Koch, G. G. (1977). The measurement of observer agreement for categorical data. *biometrics*, p. 159-174.

Laplace-Treyture, C. et Moreira, S. (2016). *Rapport d'activité du suivi scientifique des plans d'eau de Carcans-Hourtin, Lacanau, Cazaux-Sanguinet et Parentis-Biscarrosse : année 2014.* Rapp. tech., p. 113.

Laplace-Treyture, C. et Prévost, E. (2014). *Rapport d'activité du suivi scientifique des plans d'eau de Carcans-Hourtin, Lacanau, Cazaux-Sanguinet et Parentis-Biscarrosse : année 2013.* Rapp. tech., p. 108.

Lauridsen, T. et Jeppesen, E. (1993). Colonisation of submerged macrophytes in shallow fish manipulated Lake Væng : Impact of sediment composition and waterfowl grazing. *Aquat. Bot* 46, p. 1-15.

Lehmann, A., Castella, E. et Lachavanne, J. B. (1997). Morphological traits and spatial heterogeneity of aquatic plants along sediment and depth gradients, Lake Geneva, Switzerland. *Aquatic Botany* 55.4, p. 281-299.

Lehmann, A. (1998). GIS Modeling of Submerged Macrophyte Distribution Using Generalized Additive Models. *Plant Ecology* 139.1, p. 113-124.

Leira, M. et Cantonati, M. (2008). Effects of water-level fluctuations on lakes : an annotated bibliography. Sous la dir. de K. Wantzen, K.-O. Rothhaupt, M. Mörtl, M. Cantonati, L. Tóth et P. Fischer. T. 204. Developments in Hydrobiology. Springer Netherlands. Chap. 16, p. 171-184.

Liaw, A. et Wiener, M. (2002). Classification and regression by randomForest. *R news* 2.3, p. 18-22.

Liddle, M. et Scorgie, H. (1980). The effects of recreation on freshwater plants and animals : A review. *Biological Conservation* 17.3, p. 183-206.

Liu, L., Bu, X.-Q., Wan, J.-Y., Dong, B.-C., Luo, F.-L., Li, H.-L. et Yu, F.-H. (2017). Impacts of sediment type on the performance and composition of submerged macrophyte communities. *Aquatic Ecology* 51.1, p. 167-176.

Lodge, D. M. et al. (2006). Biological Invasion : Recommendations for U.S. policy and management. *Ecological Applications* 16.6, p. 2035-2054.

Loiselle, S. A., Bracchini, L., Cózar, A., Dattilo, A. M. et Rossi, C. (2005). Extensive spatial analysis of the light environment in a subtropical shallow lake, Laguna Iberá, Argentina. *Hydrobiologia* 534.1-3, p. 181-191.

Long, A. L., Kettenring, K. M., Hawkins, C. P. et Neale, C. M. U. (2017). Distribution and Drivers of a Widespread, Invasive Wetland Grass, Phragmites australis, in Wetlands of the Great Salt Lake, Utah, USA. *Wetlands* 37.1, p. 45-57.

Lorang, M. S., Stanford, J. A., Hauer, F. et Jourdonnais, J. H. (1993). Dissipative and reflective beaches in a large lake and the physical effects of lake level regulation. *Ocean & Coastal Management* 19.3, p. 263-287.

Lortie, C. J., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F. I. et Callaway, R. M. (2004). Rethinking Plant Community Theory. *Oikos* 107.2, p. 433-438.

Madsen, J. D., Chambers, P. A., James, W. F., Koch, E. W. et Westlake, D. F. (2001). The interaction between water movement, sediment dynamics and submersed macrophytes. *Hydrobiologia* 444, p. 71-84.

Mäemets, H., Palmik, K., Haldna, M., Sudnitsyna, D. et Melnik, M. (2010). Eutrophication and macrophyte species richness in the large shallow North-European Lake Peipsi. *Aquatic Botany* 92.4, p. 273-280.

Mäemets, H. et Freiberg, L. (sept. 2005). Long- and short-term Changes of the Macrophyte Vegetation in Strongly Stratified Hypertrophic Lake Verevi. *Hydrobiologia* 547.1, p. 175-184.

Marion, L. et Paillisson, J.-M. (2003). A mass balance assessment of the contribution of floating-leaved macrophytes in nutrient stocks in an eutrophic macrophyte-dominated lake. *Aquatic Botany* 75.3, p. 249-260.

Martin, G. et Coetzee, J. A. (2014). Competition between two aquatic macrophytes, Lagarosiphon major (Ridley) Moss (Hydrocharitaceae) and Myriophyllum spicatum Linnaeus

(Haloragaceae) as influenced by substrate sediment and nutrients. *Aquatic botany* 114, p. 1-11.

Matsui, A. (2014). Relationship between distribution and bottom sediment of submerged macrophytes in the Seta River, Shiga Prefecture, Japan. *Landscape and ecological engineering* 10.1, p. 109-113.

McInnes, K. L., Erwin, T. A. et Bathols, J. M. (2011). Global Climate Model projected changes in 10 m wind speed and direction due to anthropogenic climate change. *Atmospheric Science Letters* 12.4, p. 325-333.

McLachlan, A. et Defeo, O. (1983). *The ecology of sandy shores*. Academic Press.

Meerhoff, M. et al. (2012). Environmental warming in shallow lakes : a review of potential changes in community structure as evidenced from space-for-time substitution approaches. *Advances in Ecological Research* 46, p. 259-349.

Melzer, A. (1999). Aquatic macrophytes as tools for lake management. *Hydrobiologia* 395-396, p. 181-190.

Michelan, T. S., Thomaz, S. M., Mormul, R. P. et Carvalho, P. (2010). Effects of an exotic invasive macrophyte (tropical signalgrass) on native plant community composition, species richness and functional diversity. *Freshwater Biology* 55.6, p. 1315-1326.

Ministère de l'Environnement de l'Energie et de la Mer, e. c. d. R. I. s. l. C. (2017). *Stratégie nationale relative aux espèces exotiques envahissantes*. Rapp. tech., p. 44.

Moreira, S., Laplace-Treyture, C., Eon, M. et Jan, G. (2015). *Rapport d'activité du suivi scientifique des plans d'eau de Carcans-Hourtin, Lacanau, Cazaux-Sanguinet et Parentis-Biscarrosse : année 2015*. Rapp. tech., p. 106.

Moss, B. et al. (2003). The determination of ecological status in shallow lakes — a tested system (ECOFRAME) for implementation of the European Water Framework Directive. *Aquatic Conservation : Marine and Freshwater Ecosystems* 13.6, p. 507-549.

Muller, S. et al. (1998). *Biologie et écologie des espèces végétales proliférant en France*.

Murphy, K. (2002). Plant communities and plant diversity in softwater lakes of northern Europe. *Aquatic Botany* 73.4, p. 287-324.

Mutanga, O., Adam, E. et Cho, M. A. (2012). High density biomass estimation for wetland vegetation using WorldView-2 imagery and random forest regression algorithm. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 18, p. 399-406.

Nichols, S. A. (1999). Floristic Quality Assessment of Wisconsin Lake Plant Communities with Example Applications. *Lake and Reservoir Management* 15.2, p. 133-141.

Nieder, W. C., Barnaba, E., Findlay, S. E. G., Hoskins, S., Holochuck, N. et Blair, E. A. (2004). Distribution and Abundance of Submerged Aquatic Vegetation and Trapa natans in the Hudson River Estuary. *Journal of Coastal Research*, p. 150-161.

Norrman, J. O. (1964). Lake Vättern : investigations on shore and bottom morphology. *Geografiska Annaler* 46.1-2, p. 1-238.

O'Hare, M. T. et al. (mai 2018). Plants in aquatic ecosystems : current trends and future directions. *Hydrobiologia* 812.1, p. 1-11.

Oguz, E., Elginoz, N., Koroglu, A. et Sedat Kabdasli, M. (avr. 2013). The Effect of Reed Beds on Wave Attenuation and Suspended Sediment Concentration. Vol. SI 65, p. 356-361.

Ostendorp, W., Gretler, T., Mainberger, M., Peintinger, M. et Schmieder, K. (oct. 2009). Effects of mooring management on submerged vegetation, sediments and macroinvertebrates in Lake Constance, Germany. *Wetlands Ecology and Management* 17.5, p. 525-541.

Ostendorp, W., Schmieder, K. et Jöhnk, K. D. (2004). Assessment of human pressures and their hydromorphological impacts on lakeshores in Europe. *International Journal of Ecohydrology & Hydrobiology* 4.4, p. 379-395.

Pall, K. et Moser, V. (2009). Austrian Index Macrophytes (AIM-Module 1) for lakes : a Water Framework Directive compliant assessment system for lakes using aquatic macrophytes. *Hydrobiologia* 633.1, p. 83-104.

Patrick, D. A. et al. (2012). Effects of climate change on late-season growth and survival of native and non-native species of watermilfoil (Myriophyllum spp.) : Implications for invasive potential and ecosystem change. *Aquatic Botany* 103, p. 83-88.

Pedersen, O., Andersen, T., Ikejima, K., Zakir Hossain, M. et Andersen, F. O. (2006). A multidisciplinary approach to understanding the recent and historical occurrence of the freshwater plant, *Littorella uniflora*. *Freshwater Biology* 51.5, p. 865-877.

Pelicice, F. M., Agostinho, A. A. et Thomaz, S. M. (2005). Fish assemblages associated with Egeria in a tropical reservoir : investigating the effects of plant biomass and diel period. *Acta Oecologica* 27.1, p. 9-16.

Pimentel, D., Lach, L., Zuniga, R. et Morrison, D. (2000). Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience* 50.1, p. 53-65.

Planque, B., Beillois, P., Jégou, A.-M., Lazure, P., Petitgas, P. et Puillat, I. (2003). Large-scale hydroclimatic variability in the Bay of Biscay : the 1990s in the context of interdecadal changes. 219, p. 61-70.

Poikane, S. et al. (2018). Macrophyte assessment in European lakes : Diverse approaches but convergent views of 'good' ecological status. *Ecological Indicators* 94, p. 185-197.

Portielje, R. et al. (2014). *Water Framework Directive Intercalibration Technical Report : Central Baltic Lake Macrophyte ecological assessment methods*. Rapp. tech., p. 131.

Pourriot, R. et Meybeck, M. (1995). Limnologie générale. *Collection d'écologie*.

Pryor, S. et Barthelmie, R. (2010). Climate change impacts on wind energy : A review. *Renewable and Sustainable Energy Reviews* 14.1, p. 430-437.

Puijalon, S., Bornette, G. et Sagnes, P. (2005). Adaptations to increasing hydraulic stress : morphology, hydrodynamics and fitness of two higher aquatic plant species. *Journal of Experimental Botany* 56.412, p. 777.

Puijalon, S., Bouma, T. J., Douady, C. J., Groenendael, J. van, Anten, N. P. R., Martel, E. et Bornette, G. (2011). Plant resistance to mechanical stress : evidence of an avoidance–tolerance trade-off. *New Phytologist* 191.4, p. 1141-1149.

Puijalon, S., Léna, J.-P., Rivière, N., Champagne, J.-Y., Rostan, J.-C. et Bornette, G. (2008). Phenotypic plasticity in response to mechanical stress : hydrodynamic performance and fitness of four aquatic plant species. *New Phytologist* 177.4, p. 907-917.

Pulido, C., Keijsers, D. J., Lucassen, E. C., Pedersen, O. et Roelofs, J. G. (2012). Elevated alkalinity and sulfate adversely affect the aquatic macrophyte Lobelia dortmanna. *Aquatic Ecology* 46.3, p. 283-295.

Pulido, C., Lucassen, E. C., Pedersen, O. et Roelofs, J. G. (2011). Influence of quantity and lability of sediment organic matter on the biomass of two isoetids, *Littorella uniflora* and *Echinodorus repens*. *Freshwater Biology* 56.5, p. 939-951.

QGIS Development Team (2018). *QGIS Geographic Information System*. Open Source Geospatial Foundation.

R Team Development Core (2005). *R : A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. http ://www.R-project.org.*

Rahel, F. J. et Olden, J. D. (2008). Assessing the Effects of Climate Change on Aquatic Invasive Species. *Conservation Biology* 22.3, p. 521-533.

Raunkiaer, C. et al. (1934). *The life forms of plants and statistical plant geography ; being the collected papers of C. Raunkiaer*. Oxford : Clarendon Press.

Redekop, P., Hofstra, D. et Hussner, A. (2016). Elodea canadensis shows a higher dispersal capacity via fragmentation than Egeria densa and Lagarosiphon major. *Aquatic Botany* 130, p. 45-49.

Ribaudo, C. (2018). Le fonctionnement des lacs aquitains révélé par les plantes aquatiques. *Journée Technique "la chaîne des lacs et étangs du littoral Aquitain" . Biscarrosse, 17-18 octobre 2018*.

Ribaudo, C., Jan, G. et Bertrin, V. (2015). *Interactions entre macrophytes et qualité de l'eau : le cas des isoétides et des exotiques dans les lacs aquitains*. Rapp. tech., p. 40.

Ribaudo, C., Jan, G. et Bertrin, V. (2016). *Distribution spatiale des herbiers d'hydrophytes exotiques dans les grands lacs aquitains*. Rapp. tech. Irstea EABX, p. 35.

Ribaudo, C., Tison-Rosebery, J., Buquet, D., Jan, G., Jamoneau, A., Abril, G., Anschutz, P. et Bertrin, V. (2018). Quantifying nutrient regeneration and carbon fixation by invasive aquatic plants in an oligo-mesotrophic shallow lake. *Frontiers in Plant Science (accepté)*.

Ribaudo, C., Bertrin, V. et Dutartre, A. (2014). Dissolved gas and nutrient dynamics within an Egeria densa Planch. bed. *Acta Botanica Gallica* 161.3, p. 233-241.

Ribaudo, C., Bertrin, V., Jan, G., Anschutz, P. et Abril, G. (2017). Benthic production, respiration and methane oxidation in Lobelia dortmanna lawns. *Hydrobiologia* 784.1, p. 21-34.

Riis, T. et Hawes, I. (2003). Effect of wave exposure on vegetation abundance, richness and depth distribution of shallow water plants in a New Zealand lake. *Freshwater Biology* 48.1, p. 75-87.

Riis, T. et Sand-Jensen, K. (1998). Development of vegetation and environmental conditions in an oligotrophic Danish lake over 40 years. *Freshwater Biology* 40.1, p. 123-134.

Riis, T., Olesen, B., Clayton, J., Lambertini, C., Brix, H. et Sorrell, B. (2012). Growth and morphology in relation to temperature and light availability during the establishment of three invasive aquatic plant species. *Aquatic Botany* 102, p. 56-64.

Riis, T. et Hawes, I. (2002). Relationships between water level fluctuations and vegetation diversity in shallow water of New Zealand lakes. *Aquatic Botany* 74.2, p. 133-148.

Rintanen, T. (1996). Changes in the flora and vegetation of 113 Finnish lakes during 40 years. *Annales Botanici Fennici* 33.2, p. 101-122.

Roelofs, J. (1983). Impact of acidification and eutrophication on macrophyte communities in soft waters in The Netherlands I. Field observations. *Aquatic Botany* 17.2, p. 139-155.

Roelofs, J., Schuurkes, J. et Smits, A. (1984). Impact of acidification and eutrophication on macrophyte communities in soft waters. II. Experimental studies. *Aquatic Botany* 18.4, p. 389-411.

Roelofs, J., Brandrud, T. et Smolders, A. (1994). Massive expansion of Juncus bulbosus L. after liming of acidified SW Norwegian lakes. *Aquatic Botany* 48.3, p. 187-202.

Rohweder, J., Rogala, J. T., Johnson, B. L., Anderson, D., Clark, S., Chamberlin, F. et Runyon, K. (2012). *Application of wind fetch and wave models for habitat rehabilitation and enhancement projects - 2012 Update*. Rapp. tech. Geological Survey (US), p. 55.

Rousseeuw, P. J. (1987). Silhouettes : a graphical aid to the interpretation and validation of cluster analysis. *Journal of computational and applied mathematics* 20, p. 53-65.

Roznere, I. et Titus, J. (2017). Zonation of emergent freshwater macrophytes : Responses to small-scale variation in water depth. *Journal of the Torrey Botanical Society* 144.3, p. 254-266.

Saltmarsh, A., Mauchamp, A. et Rambal, S. (2006). Contrasted effects of water limitation on leaf functions and growth of two emergent co-occurring plant species, Cladium mariscus and Phragmites australis. *Aquatic Botany* 84.3, p. 191-198.

Sand-Jensen, K. (2003). Drag and reconfiguration of freshwater macrophytes. *Freshwater Biology* 48.2, p. 271-283.

Sand-Jensen, K., Borum, J. et Binzer, T. (2005). Oxygen stress and reduced growth of Lobelia dortmanna in sandy lake sediments subject to organic enrichment. *Freshwater Biology* 50.6, p. 1034-1048.

Sand-Jensen, K. et Moller, C. L. (2013). Reduced root anchorage of freshwater plants in sandy sediments enriched with fine organic matter. *Freshwater Biology*.

Sand-Jensen, K., Riis, T., Vestergaard, O. et Larsen, S. E. (2000). Macrophyte Decline in Danish Lakes and Streams over the Past 100 Years. *Journal of Ecology* 88.6, p. 1030-1040.

Santos, M., Anderson, L. et Ustin, S. (2011). Effects of invasive species on plant communities : An example using submersed aquatic plants at the regional scale. *Biological Invasions* 13.2, p. 443-457.

Saunders, D. L., Meeuwig, J. J. et Vincent, A. C. J. (2002). Freshwater Protected Areas : Strategies for Conservation. *Conservation Biology* 16.1, p. 30-41.

Sayer, C. D., Burgess, A., Kari, K., Davidson, T. A., Peglar, S., Yang, H. et Rose, N. (2010). Long-term dynamics of submerged macrophytes and algae in a small and shallow, eutrophic lake : Implications for the stability of macrophyte-dominance. *Freshwater Biology* 55.3, p. 565-583.

Schaumburg, J., Schranz, C., Hofmann, G., Stelzer, D., Schneider, S. et Schmedtje, U. (2004). Macrophytes and phytobenthos as indicators of ecological status in German lakes — a contribution to the implementation of the water framework directive. *Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters* 34.4, p. 302-314.

Scheffer, M. (2004). *Ecology of shallow lakes*. Kluwer Academic Publishers.

Scheffer, M. et Jeppesen, E. (2007). Regime Shifts in Shallow Lakes. *Ecosystems* 10.1, p. 1.

Scheffer, M., Redelijkheid, M. R. de et Noppert, F. (1992). Distribution and dynamics of submerged vegetation in a chain of shallow eutrophic lakes. *Aquatic Botany* 42.3, p. 199-216.

Schmieder, K. (2004). European lake shores in danger- Concepts for a sustainable development. *Limnologica* 34.1-2, p. 3-14.

Schmieder, K., Dienst, M., Ostendorp, W. et Jöhnk, K. D. (2004). Effects of water level variations on the dynamics of the reed belts of Lake Constance. *International Journal of Ecohydrology & Hydrobiology* 4.4, p. 469-480.

Schneider, B., Cunha, E. R., Marchese, M. et Thomaz, S. M. (2015). Explanatory variables associated with diversity and composition of aquatic macrophytes in a large subtropical river floodplain. *Aquatic Botany* 121.0, p. 67-75.

Schneider, S. C., Fosholt Moe, T., Hessen, D. O. et Kaste, Ø. (2013). Juncus bulbosus nuisance growth in oligotrophic freshwater ecosystems : Different triggers for the same phenomenon in rivers and lakes ? *Aquatic Botany* 104, p. 15-24.

Schutten, J., Dainty, J. et Davy, A. (2005). Root anchorage and its significance for submerged plants in shallow lakes. *Journal of Ecology* 93.3, p. 556-571.

Schutten, J., Dainty, J. et Davy, A. (2004). Wave-induced Hydraulic Forces on Submerged Aquatic Plants in Shallow Lakes. *Annals of Botany* 93.3, p. 333-341.

Sculthorpe, C. D. (1967). *The biology of aquatic vascular plants*. London Edward Arnold Ltd, p. 610.

SIAEBVELG (2004). *S.A.G.E. Lacs médocains. Etat des lieux*. Rapp. tech., p. 132.

SIAEBVELG (2011). *Plan d'aménagement et de gestion durable*. Rapp. tech., p. 95.

Sifeddine, A., Meyers, P. A., Cordeiro, R. C., Albuquerque, A. L. S., Bernardes, M., Turcq, B. et Abrao, J. J. (2011). Delivery and deposition of organic matter in surface sediments of Lagoa do Caçó (Brazil). *Journal of Paleolimnology* 45.3, p. 385-396.

Silveira, M. J. et Thiébaut, G. (2017). Impact of climate warming on plant growth varied according to the season. *Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters* 65, p. 4-9.

Smolders, A. J. P., Lucassen, E. C. H. E. T. et Roelofs, J. (2002). The isoetid environment : biogeochemistry and threats. *Aquatic Botany* 73.4, p. 325-350.

Söndergaard, M., Bruun, L., Lauridsen, T., Jeppesen, E. et Madsen, T. V. (1996). The impact of grazing waterfowl on submerged macrophytes : in situ experiments in a shallow eutrophic lake. *Aquatic Botany* 53.1-2, p. 73-84.

Spence, D. H. N. (1982). The zonation of plants in freshwater lakes. *Advances in ecological research* 12, p. 37-125.

Spierenburg, P., Lucassen, E. C. H. E. T., Lotter, A. et Roelofs, J. (2010). Competition between isoetids and invading elodeids at different concentrations of aquatic carbon dioxide. *Freshwater Biology* 55.6, p. 1274-1287.

Spierenburg, P., Lucassen, E. C. H. E. T., Pulido, C., Smolders, A. J. P. et Roelofs, J. (2013). Massive uprooting of *Littorella uniflora* (L.) Asch. during a storm event and its relation to sediment and plant characteristics. *Plant Biology* 15.6, p. 955-962.

Story, M. et Congalton, R. G. (1986). Accuracy assessment : a user's perspective. *Photogrammetric Engineering and remote sensing* 52.3, p. 397-399.

Strand, J. A. et Weisner, S. E. (2001). Morphological plastic responses to water depth and wave exposure in an aquatic plant (Myriophyllum spicatum). *Journal of Ecology* 89.2, p. 166-175.

Strand, J. et Weisner, S. E. (1996). Wave exposure related growth of epiphyton : implications for the distribution of submerged macrophytes in eutrophic lakes. *Hydrobiologia* 325.2, p. 113-119.

Strayer, D. L. et Findlay, S. E. G. (2010). Ecology of freshwater shore zones. *Aquatic Sciences* 72.2, p. 127-163.

Strobl, C., Boulesteix, A.-L., Zeileis, A. et Hothorn, T. (2007). Bias in random forest variable importance measures : Illustrations, sources and a solution. *BMC Bioinformatics* 8.1, p. 25.

Symoens, J., Hooper, S. et Compère, P. (1982). *Studies on Aquatic Vascular Plants*. Sous la dir. de S. R. de Botanique de Belgique.

Szmeja, J. (1987). The structure of a population of Lobelia dortmanna L. along a gradient of increasing depth in an oligotrophic lake. *Aquatic Botany* 28.1, p. 1-13.

Szmeja, J. (1994a). Dynamics of the abundance and spatial organisation of isoetid populations in an oligotrophic lake. *Aquatic Botany* 49.1, p. 19-32.

Szmeja, J. (1994b). Effect of disturbances and interspecific competition in isoetid populations. *Aquatic Botany* 48.3-4, p. 225-238.

Takamura, N., Kadono, Y., Fukushima, M., Nakagawa, M. et Kim, B.-H. O. (juil. 2003). Effects of aquatic macrophytes on water quality and phytoplankton communities in shallow lakes. *Ecological Research* 18.4, p. 381-395.

Tamayo, M. et Olden, J. D. (2014). Forecasting the vulnerability of lakes to aquatic plant invasions. *Invasive Plant Science and Management* 7.1, p. 32-45.

Tastet, J.-P., Lalanne, R., Maurin, B. et Dubos, B. (2008). Geological and archaeological chronology of a late Holocene coastal enclosure : The Sanguinet lake (SW France). *Geoarchaeology* 23.1, p. 131-149.

Ter Braak, C. J. et Verdonschot, P. F. (1995). Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic Sciences* 57.3, p. 255-289.

Thiébaut, G. et Dutartre, A. (2012). *Management of invasive aquatic plants in France.*

Thiébaut, G., Gillard, M. et Deleu, C. (2016). Growth, regeneration and colonisation of Egeria densa fragments : the effect of autumn temperature increases. *Aquatic Ecology* 50.2, p. 175-185.

Thiébaut, G. (2007). Invasion success of non-indigenous aquatic and semi-aquatic plants in their native and introduced ranges. A comparison between their invasiveness in North America and in France. *Biological Invasions* 9.1, p. 1-12.

Thomaz, S. M. et Michelan, T. S. (2011). Associations between a highly invasive species and native macrophytes differ across spatial scales. *Biological Invasions* 13.8, p. 1881-1891.

Thouvenot, L., Haury, J. et Thiebaut, G. (2013). A success story : water primroses, aquatic plant pests. *Aquatic Conservation : Marine and Freshwater Ecosystems* 23.5, p. 790-803.

Torn, K., Martin, G., Kotta, J. et Kupp, M. (2010). Effects of different types of mechanical disturbances on a charophyte dominated macrophyte community. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 87.1, p. 27-32.

Urban, R. A., Titus, J. E. et Zhu, W.-X. (2006). An invasive macrophyte alters sediment chemistry due to suppression of a native isoetid. *Oecologia* 148.3, p. 455-463.

Urban, R. A., Titus, J. E. et Zhu, W.-X. (2009). Shading by an invasive macrophyte has cascading effects on sediment chemistry. *Biological invasions* 11.2, p. 265-273.

Urbanc-Berčić, O. et Gaberščik, A. (2004). The Relationship of the Processes in the Rhizosphere of Common Reed Phragmites australis, (Cav.) Trin. ex Steudel to Water Fluctuation. *International Review of Hydrobiology* 89.5-6, p. 500-507.

Van Geest, G. J., Coops, H., Roijackers, R. M. M., Buijse, A. D. et Scheffer, M. (2005). Succession of aquatic vegetation driven by reduced water-level fluctuations in floodplain lakes. *Journal of Applied Ecology* 42.2, p. 251-260.

Van Nes, E. H., Scheffer, M., Berg, M. V. den et Coops, H. (2002). Aquatic macrophytes : restore, eradicate or is there a compromise ? *Aquatic Botany* 72.3, p. 387-403.

Van Zuidam, B. G. et Peeters, E. T. (2015). Wave forces limit the establishment of submerged macrophytes in large shallow lakes. *Limnology and Oceanography* 60.5, p. 1536-1549.

Vanden Berghen, C. (1964). La végétation des rives du lac de Hourtin (Gironde, France). *Bulletin du Jardin Botanique de l'Etat à Bruxelles* 34, p. 243-267.

Vanden Berghen, C. (1968). Notes sur la végétation du sud-ouest de la France. VI - La végétation de la rive orientale de l'étang de Lacanau (Gironde, France). *Bulletin du jardin botanique national de Belgique* 38.3, p. 255-276.

Vanden Berghen, C. (1969). La végétation amphibie des rives des étangs de la Gascogne. *Centre d'Etude et de Recherches Scientifiques de Biarritz* 7, p. 893-963.

Veech, J. A. (2013). A probabilistic model for analysing species co-occurrence. *Global Ecology and Biogeography* 22.2, p. 252-260.

Vermaat, J. E., Santamaria, L. et Roos, P. J. (2000). Water flow across and sediment trapping in submerged macrophyte beds of contrasting growth form. *Archiv für Hydrobiologie* 148.4, p. 549-562.

Vilà, M. et al. (2010). How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services ? A pan-European, cross-taxa assessment. *Frontiers in Ecology and the Environment* 8.3, p. 135-144.

Wantzen, K. M., Rothhaupt, K.-O., Mörtl, M., Cantonati, M., László, G., Fischer, P. et al. (2008). Ecological effects of water-level fluctuations in lakes : an urgent issue. *Hydrobiologia* 613.1, p. 1-4.

Weisner, S. E. (1987). The relation between wave exposure and distribution of emergent vegetation in a eutrophic lake. *Freshwater Biology* 18.3, p. 537-544.

Wells, C. L. et Pigliucci, M. (2000). Adaptive phenotypic plasticity : the case of heterophylly in aquatic plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 3.1, p. 1-18.

Wells, R. D., Winton, M. D. de et Clayton, J. S. (1997). Successive macrophyte invasions within the submerged flora of Lake Tarawera, central North Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 31.4, p. 449-459.

Wetzel, R. (2001). *Limnology : Lake and River Ecosystems*. Academic Press.

Whitehead, P. G., Wilby, R. L., Battarbee, R. W., Kernan, M. et Wade, A. J. (2009). A review of the potential impacts of climate change on surface water quality. *Hydrological Sciences Journal* 54.1, p. 101-123.

Whittier, T. R., Paulsen, S. G., Larsen, D. P., Peterson, S. A., Herlihy, A. T. et Kaufmann, P. R. (2002). Indicators of Ecological Stress and Their Extent in the Population of Northeastern Lakes : A Regional-Scale Assessment. *BioScience* 52.3, p. 235-247.

Wiegleb, G. (1991). Die Lebens- und Wuchsformen der makrophytischen Wasserpflanzen und deren Beziehungen zur Ökologie, Verbreitung und Vergesellschaftung der Arten. *Tuexenia : Mitteilungen der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft* 11, p. 135-147.

Willby, N. J., Abernethy, V. J. et Demars, B. O. L. (2000). Attribute-based classification of European hydrophytes and its relationship to habitat utilization. *Freshwater Biology* 43.1, p. 43-74.

Willby, N. J. (2007). Managing invasive aquatic plants : problems and prospects. *Aquatic Conservation : Marine and Freshwater Ecosystems* 17.7, p. 659-665.

Williams, J. N., Seo, C., Thorne, J., Nelson, J. K., Erwin, S., O'Brien, J. M. et Schwartz, M. W. (2009). Using species distribution models to predict new occurrences for rare plants. *Diversity and Distributions* 15.4, p. 565-576.

Wilson, S. D. (1991). Plasticity, Morphology and Distribution in Twelve Lakeshore Plants. *Oikos* 62.3, p. 292-298.

Wooten, J. W. (1973). Taxonomy of seven species of Sagittaria from eastern North America. *Brittonia* 25.1, p. 64-74.

Wrona, F. J., Prowse, T. D., Reist, J. D., Hobbie, J. E., Lévesque, L. M. et Vincent, W. F. (2006). Climate change effects on aquatic biota, ecosystem structure and function. *AMBIO : A Journal of the Human Environment* 35.7, p. 359-369.

Yarrow, M., Marin, V. H., Finlayson, M., Tironi, A., Delgado, L. E., Fischer, F. et al. (2009). The ecology of Egeria densa Planchon (Liliopsida : Alismatales) : A wetland ecosystem engineer. *Revista Chilena de Historia Natural* 82.2, p. 299-313.

Zajac, R. N. (2008). Challenges in marine, soft-sediment benthoscape ecology. *Landscape Ecology* 23.1, p. 7-18.

Table des annexes

Annexe A Superficies, pentes et correspondances avec les syntaxons des relevés phytosociologiques (Vanden Berghen 1964, Vanden Berghen 1968) pour les stations du lac de Lacanau en 2013 et 2014 ($n = 78$) **169**

Annexe B Distribution de la pente des rives (°) mesurée dans les stations du lac de Lacanau en 2013 et 2014 ($n = 69$) **171**

Annexe C Distribution de la fraction de la matière organique dans les sédiments (%) mesurée dans les stations du lac de Lacanau en 2013 et 2014 ($n = 69$) **173**

Annexe D Distribution de la fraction de granulométrie des sédiments, tamis >1 mm (%) mesurée dans les stations du lac de Lacanau en 2013 et 2014 ($n = 69$) **175**

Annexe E Distribution de la fraction de granulométrie des sédiments, tamis 1-0,5 mm (%) mesurée dans les stations du lac de Lacanau en 2013 et 2014 ($n = 69$) **177**

Annexe F Distribution de la fraction de granulométrie des sédiments, tamis 500-200 µm (%) mesurée dans les stations du lac de Lacanau en 2013 et 2014 ($n = 69$) **179**

Annexe G Distribution de la fraction de granulométrie des sédiments, tamis 200-63 µm (%) mesurée dans les stations du lac de Lacanau en 2013 et 2014 ($n = 69$) **181**

Annexe H Distribution de la fraction de granulométrie des sédiments, tamis 63-50 µm (%) mesurée dans les stations du lac de Lacanau en 2013 et 2014 ($n = 69$) **183**

Annexe I Distribution de l'exposition aux vagues mesurée dans les stations du lac de Lacanau en 2013 et 2014 ($n = 69$) **185**

Annexe J Distribution de la probabilité de remise en suspension des sédiments (%) mesurée dans les stations du lac de Lacanau en 2013 et 2014 ($n = 69$) **187**

Annexe K Distribution des variables environnementales en fonction de la présence/absence des taxons non-identifiés dans l'Indval dans les stations **189**

Annexe L Occurrence (Occ.), fréquence (Fréq.), nombre moyen d'individus, hauteur moyenne des individus et recouvrement moyen de chaque taxon dans les quadrats (1 m^2), $n = 265$ **191**

Annexe M Présence des taxons de macrophytes dans le lac de Carcans-Hourtin en 1963, 2006, 2007 et 2011 **193**

Annexe N Présence des taxons de macrophytes dans le lac de Lacanau en 1946, 1947, 1966, 1970, 2006, 2007, 2011, 2013 et 2014 **195**

Annexe O Occurrences (Occ.), fréquences (Fréq.) et abondances moyennes (Ab. moy.) des taxons de macrophytes dans le lac de Cazaux-Sanguinet en 1985, 1997, 2005 et 2016 (Base Aérienne 120 incluse) **197**

Annexe P Occurrences (Occ.), fréquences (Fréq.) et abondances moyennes (Ab. moy.) des taxons de macrophytes dans le lac de Parentis-Biscarrosse en 1984, 1997, 2006 et 2016 (Centre d'Essai des Landes inclus) **201**

Annexe Q Distribution de *Isoetes boryana* dans le lac de Cazaux-Sanguinet en 1985, 1997, 2005 et 2016 **205**

Annexe R Distribution de *Littorella uniflora* dans le lac de Cazaux-Sanguinet en 1985, 1997, 2005 et 2016 **207**

Annexe S Distribution de *Lobelia dortmanna* dans le lac de Cazaux-Sanguinet en 1985, 1997, 2005 et 2016 **209**

Annexe T Distribution de *Isoetes boryana* dans le lac de Parentis-Biscarrosse en 1984, 1997, 2006 et 2016 **211**

Annexe U Distribution de *Littorella uniflora* dans le lac de Parentis-Biscarrosse en 1984, 1997, 2006 et 2016 **213**

Annexe V Dynamique de *Isoetes boryana* dans le lac de Cazaux-Sanguinet entre 1985 et 2016 (Base Aérienne 120 exclue) **215**

Annexe W Distribution de *Lagarosiphon major* dans le lac de Cazaux-Sanguinet en 1985, 1997, 2005 et 2016 **217**

Annexe X Distribution de *Ludwigia* spp. dans le lac de Cazaux-Sanguinet en 1985, 1997, 2005 et 2016 **219**

Annexe Y Distribution de *Egeria densa* dans le lac de Parentis-Biscarrosse en 1984, 1997, 2006 et 2016 **221**

Annexe Z Distribution de *Lagarosiphon major* dans le lac de Parentis-Biscarrosse en 1984, 1997, 2006 et 2016 **223**

Annexe AA Distribution de *Ludwigia* spp. dans le lac de Parentis-Biscarrosse en 1984, 1997, 2006 et 2016 **225**

Annexe AB Distribution de *Sagittaria graminea* dans le lac de Cazaux-Sanguinet en 1985, 1997, 2005 et 2016 **227**

Annexe AC Dynamique de *Ludwigia* spp. dans le lac de Parentis-Biscarrosse entre 1984 et 2016 **229**

Annexe AD Dynamique de *Lagarosiphon major* dans le lac de Cazaux-Sanguinet entre 1985 et 2016 (Base Aérienne 120 exclue) **231**

Annexe AE Dynamique de *Lagarosiphon major* dans le lac de Parentis-Biscarrosse entre 1984 et 2016 **233**

Annexe AF Dynamique de *Sagittaria graminea* dans le lac de Cazaux-Sanguinet entre 1985 et 2016 (Base Aérienne 120 exclue) **235**

Annexe AG Distribution de *Juncus bulbosus* dans le lac de Cazaux-Sanguinet en 1985, 1997, 2005 et 2016 **237**

Annexe AH Distribution de *Phragmites australis* dans le lac de Cazaux-Sanguinet en 1985, 1997, 2005 et 2016 **239**

Annexe AI Distribution de *Juncus bulbosus* dans le lac de Parentis-Biscarrosse en 1984, 1997, 2006 et 2016 **241**

Annexe AJ Distribution de *Phragmites australis* dans le lac de Parentis-Biscarrosse en 1984, 1997, 2006 et 2016 **243**

Annexe AK Article : Dissolved gas and nutrient dynamics within an *Egeria densa* Planch. bed **245**

Annexe AL Article : Benthic production, respiration and methane oxidation in *Lobelia dortmanna* lawns **247**

Annexe AM Valorisation scientifique et technique **249**

Annexe A

Superficies, pentes et correspondances avec les syntaxons des relevés phytosociologiques (Vanden Berghen 1964, Vanden Berghen 1968) pour les stations du lac de Lacanau en 2013 et 2014 ($n = 78$)

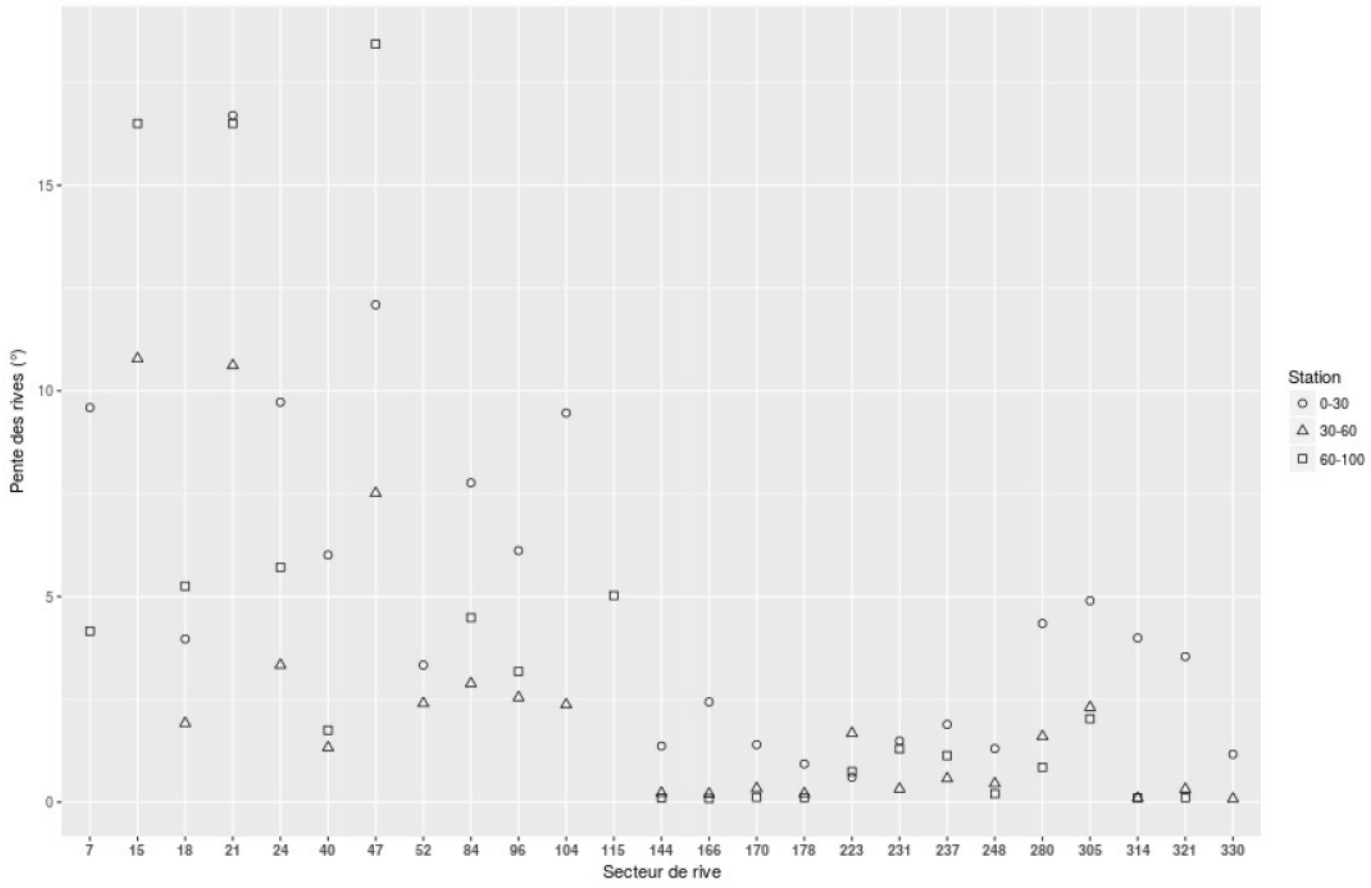
Secteur de rives	Station	Pente (°)	Superficie (m^2)	Syntaxon	Année des relevés
7	0-30	9,5	99,4	*Scirpeto-Lobelietum*	2013
	30-60	1,6	602,0		
	60-100	4,1	308,0		
15	0-30	15,2	74,8	-	2013
	30-60	10,7	107,1		
	60-100	16,5	91,8		
18	0-30	3,9	216,2	*Scirpeto-Lobelietum*	2014
	30-60	1,9	447,5		
	60-100	5,2	217,5		
21	0-30	16,7	54,0	-	2013
	30-60	10,6	86,4		
	60-100	16,5	72,9		
24	0-30	9,7	87,5	-	2014
	30-60	3,3	257,5		
	60-100	5,7	200,0		
40	0-30	6,0	165,3	*Scirpeto-Lobelietum*	2013
	30-60	1,3	751,1		
	60-100	1,7	759,8		
47	0-30	12,0	84,0	-	2013
	30-60	7,5	136,5		
	60-100	18,4	72,0		
52	0-30	3,3	257,5	*Scirpeto-Lobelietum*	2014
	30-60	2,4	357,5		
	60-100	0,7	1525,0		
75	0-30	28,6	30,5	-	2014
	30-60	2,2	416,2		
	60-100	4,3	291,3		
84	0-30	7,7	110,0	-	2014
	30-60	2,8	297,5		
	60-100	4,4	255,0		
96	0-30	6,1	154,0	*Scirpeto-Lobelietum*	2013
	30-60	2,5	371,2		
	60-100	3,1	396,0		

Superficies, pentes et correspondances avec les syntaxons des relevés phytosociologiques (Vanden Berghen 1964, Vanden Berghen 1968) pour les stations du lac de Lacanau en 2013 et 2014 (n = 78) (suite)

Secteur de rives	Station	Pente (°)	Superficie (m²)	Syntaxon	Année des relevés
104	0-30	9,4	90,0	-	2014
	30-60	2,3	362,5		
	60-100	9,7	116,2		
115	0-30	2,2	384,5	*Scirpeto-Lobelietum*	2014
	30-60	1,6	526,2		
	60-100	5,0	230,2		
144	0-30	1,36	680,4	*Scirpeto-Lobelietum*	2013
	30-60	0,2	4185,0		
	60-100	0,1	12366,0		
166	0-30	2,4	514,6	*Scirpeto-Lobelietum* et *Samoleto-Littorelletum*	2013
	30-60	0,2	6183,1		
	60-100	0,1	18980,0		
170	0-30	1,4	615,0	*Scirpeto-Lobelietum*	2014
	30-60	0,3	2575,0		
	60-100	0,1	9750,0		
178	0-30	0,9	925,0	*Scirpeto-Lobelietum* et *Samoleto-Littorelletum*	2014
	30-60	0,2	4100,0		
	60-100	0,1	10300,0		
223	0-30	0,6	1425,0	*Scirpeto-Lobelietum*	2014
	30-60	1,6	512,5		
	60-100	0,7	1537,5		
231	0-30	1,4	704,5	*Scirpeto-Lobelietum*	2014
	30-60	0,3	3263,5		
	60-100	1,2	1079,7		
237	0-30	1,8	500,5	*Scirpeto-Lobelietum* et *Samoleto-Littorelletum*	2014
	30-60	0,5	1644,5		
	60-100	1,1	1113,7		
248	0-30	1,3	950,4	*Scirpeto-Lobelietum*	2013
	30-60	0,4	2728,8		
	60-100	0,2	8136,0		
280	0-30	4,3	130,3	*Scirpeto-Lobelietum* et *Samoleto-Littorelletum*	2013
	30-60	1,6	354,7		
	60-100	0,8	8,0		
305	0-30	4,9	248,5	*Scirpeto-Lobelietum*	2014
	30-60	2,3	528,9		
	60-100	2,0	802,3		
314	0-30	3,9	232,2	*Scirpeto-Lobelietum* et *Samoleto-Littorelletum*	2013
	30-60	0,1	9423,0		
	60-100	0,1	11691,0		
321	0-30	3,5	312,8	*Scirpeto-Lobelietum*	2013
	30-60	0,3	3499,1		
	60-100	0,1	13545,0		
330	0-30	1,1	737,5	*Scirpeto-Lobelietum* et *Samoleto-Littorelletum*	2014
	30-60	0,0	10400,0		
	60-100	0,0	15950,0		

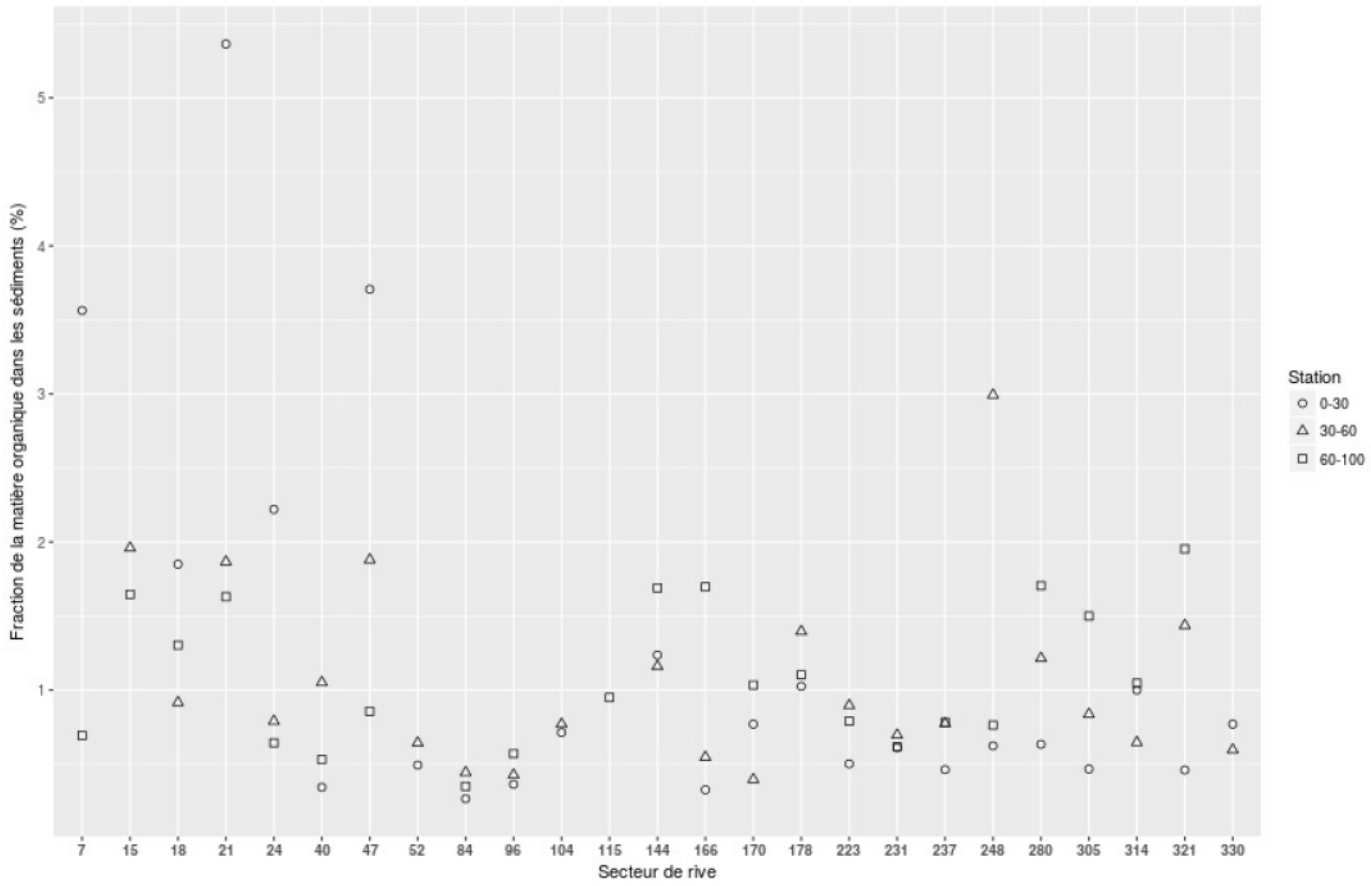
Annexe B

Distribution de la pente des rives (°) mesurée dans les stations du lac de Lacanau en 2013 et 2014 ($n = 69$)



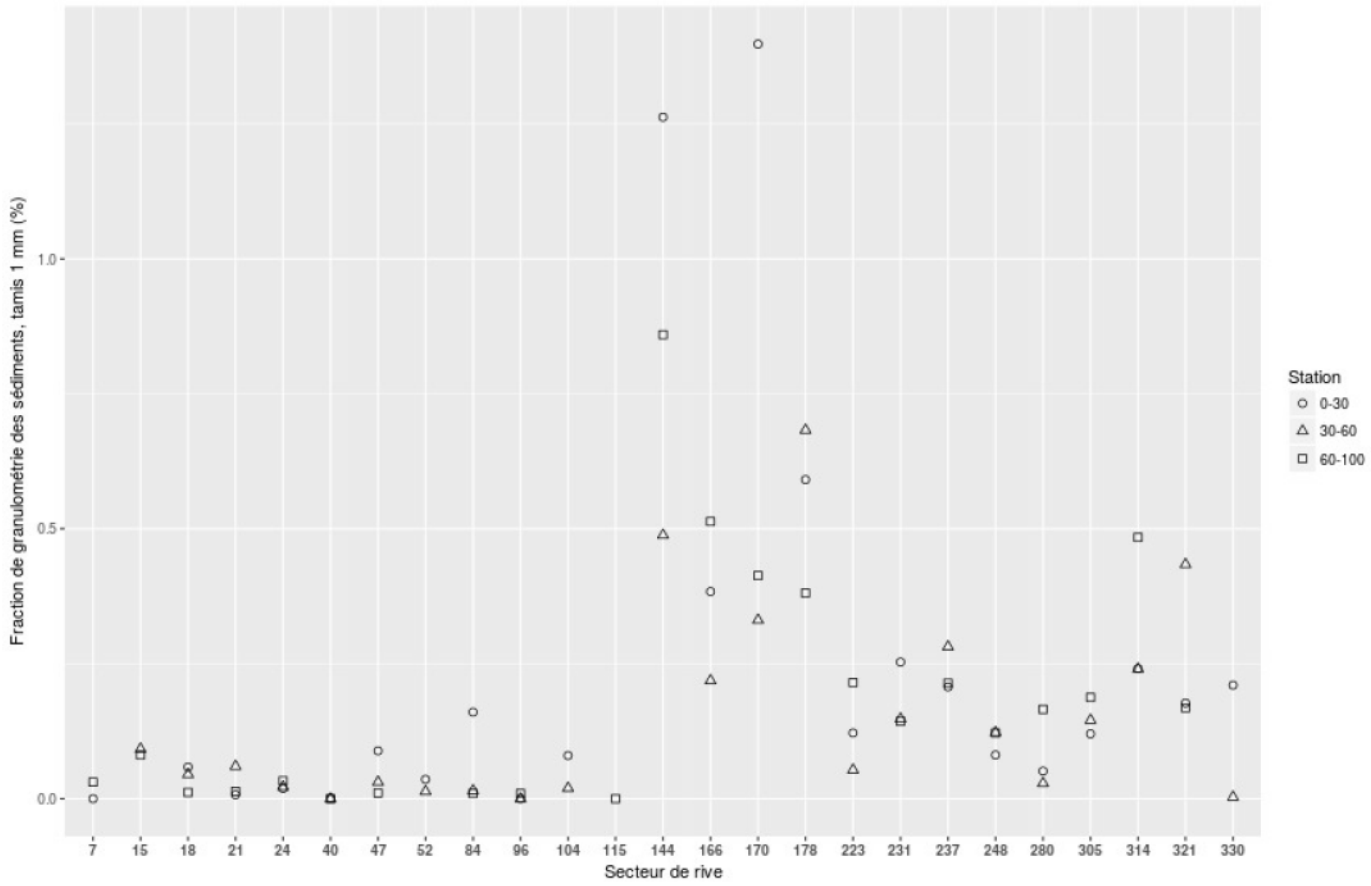
Annexe C

Distribution de la fraction de la matière organique dans les sédiments (%) mesurée dans les stations du lac de Lacanau en 2013 et 2014 ($n = 69$)



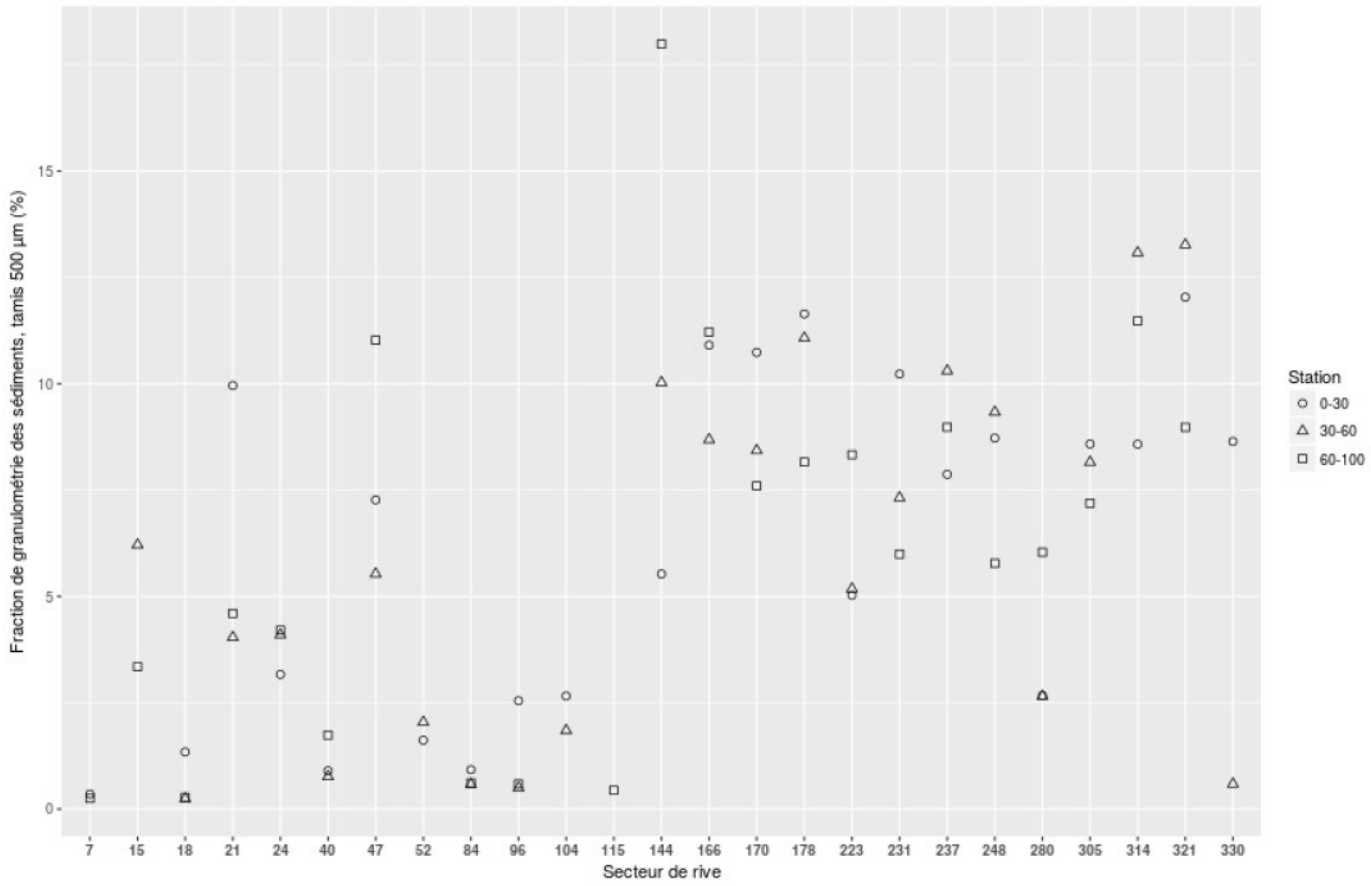
Annexe D

Distribution de la fraction de granulométrie des sédiments, tamis >1 mm (%) mesurée dans les stations du lac de Lacanau en 2013 et 2014 ($n = 69$)



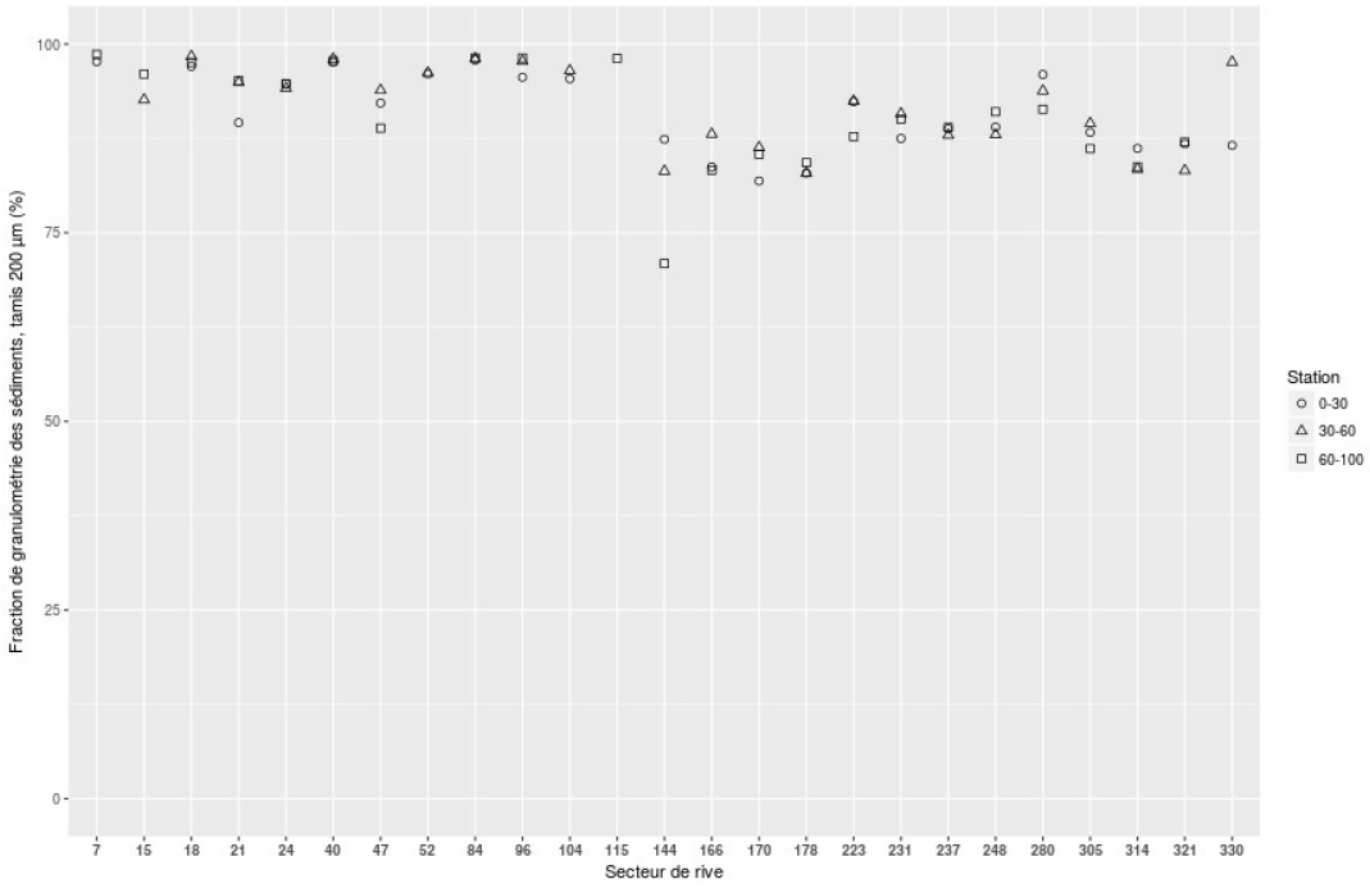
Annexe E

Distribution de la fraction de granulométrie des sédiments, tamis 1-0,5 mm (%) mesurée dans les stations du lac de Lacanau en 2013 et 2014 ($n = 69$)



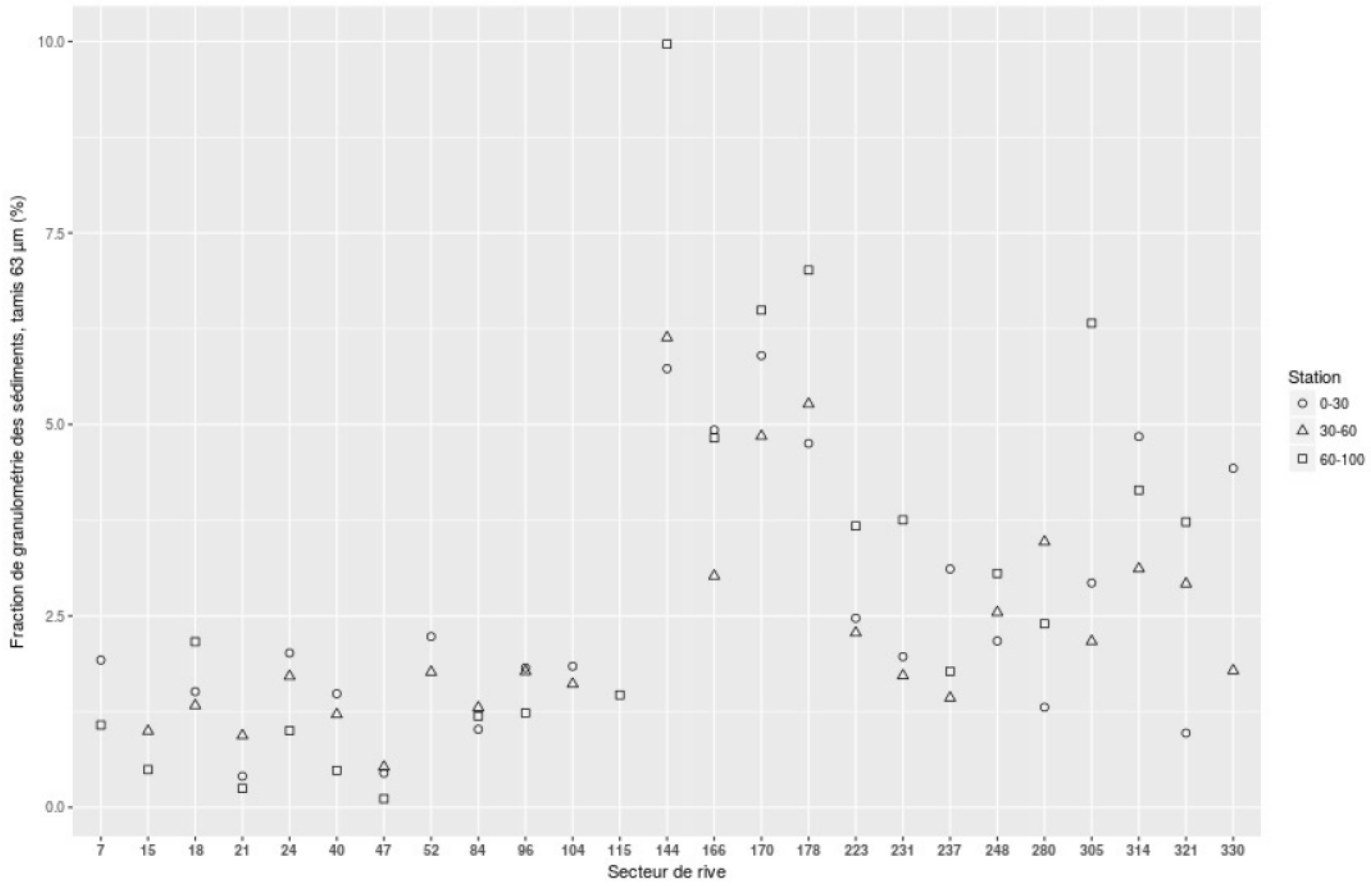
Annexe F

Distribution de la fraction de granulométrie des sédiments, tamis 500-200 µm (%) mesurée dans les stations du lac de Lacanau en 2013 et 2014 ($n = 69$)



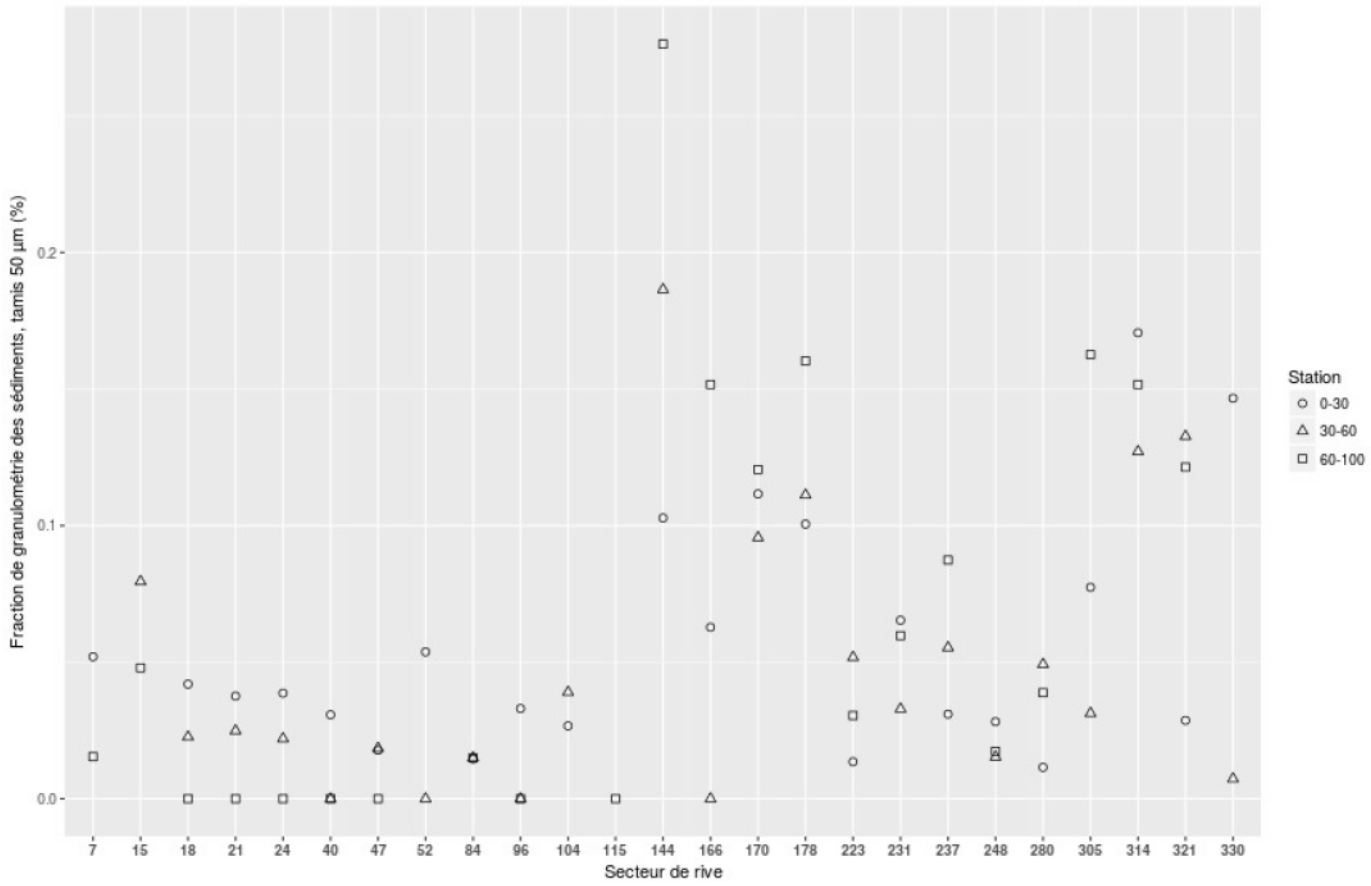
Annexe G

Distribution de la fraction de granulométrie des sédiments, tamis 200-63 µm (%) mesurée dans les stations du lac de Lacanau en 2013 et 2014 ($n = 69$)



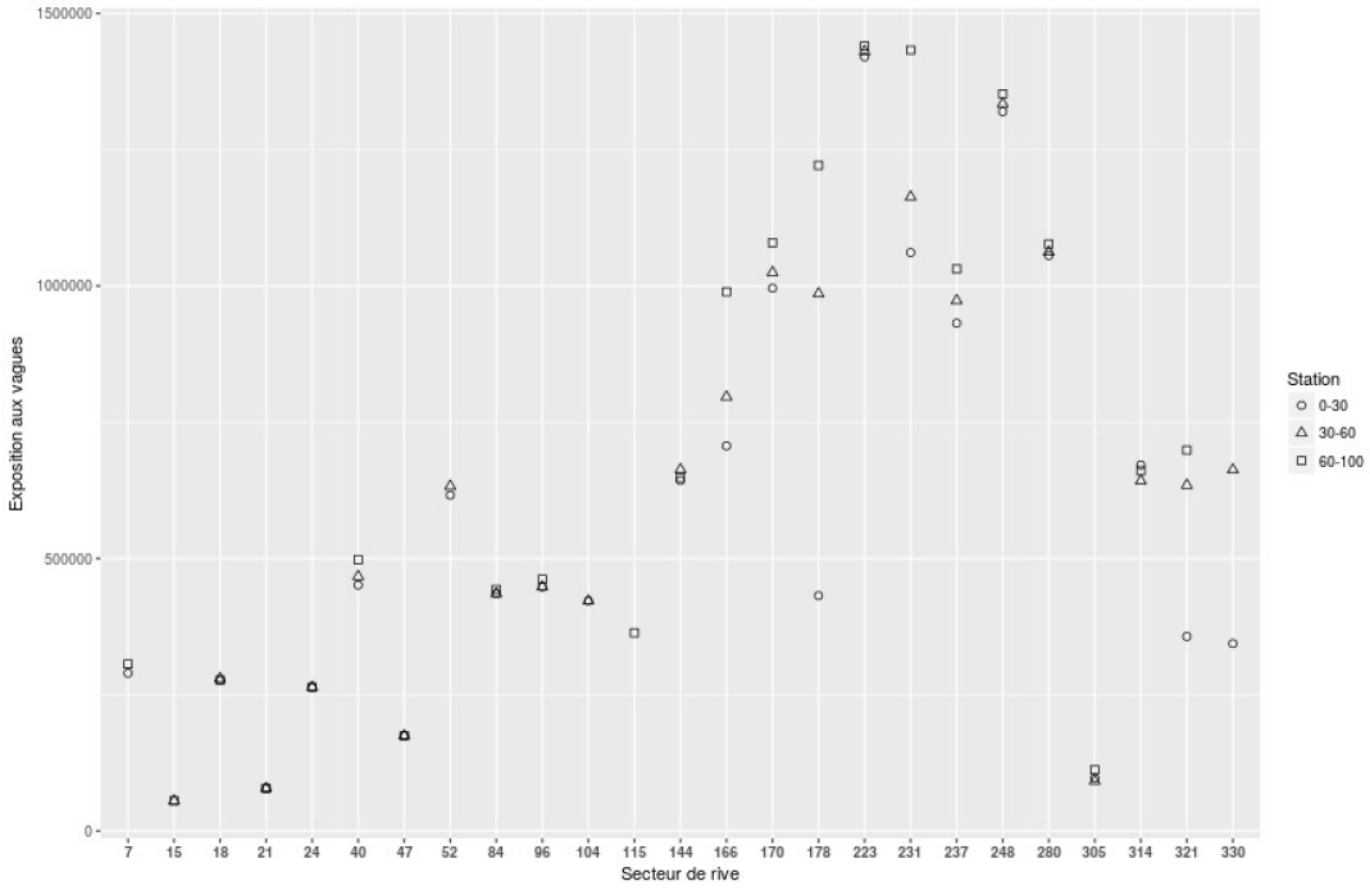
Annexe H

Distribution de la fraction de granulométrie des sédiments, tamis 63-50 µm (%) mesurée dans les stations du lac de Lacanau en 2013 et 2014 ($n = 69$)



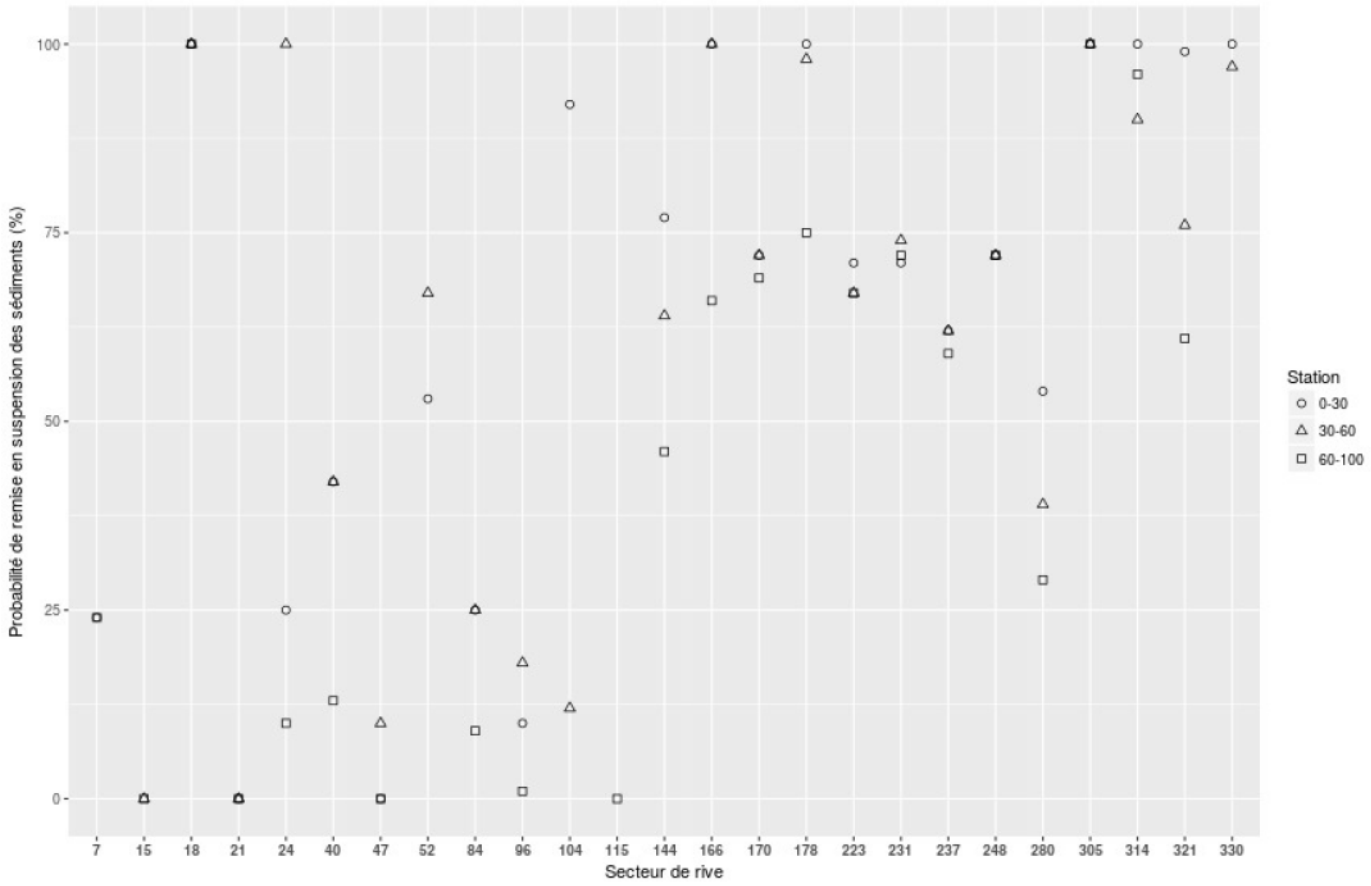
Annexe I

Distribution de l'exposition aux vagues mesurée dans les stations du lac de Lacanau en 2013 et 2014 ($n = 69$)



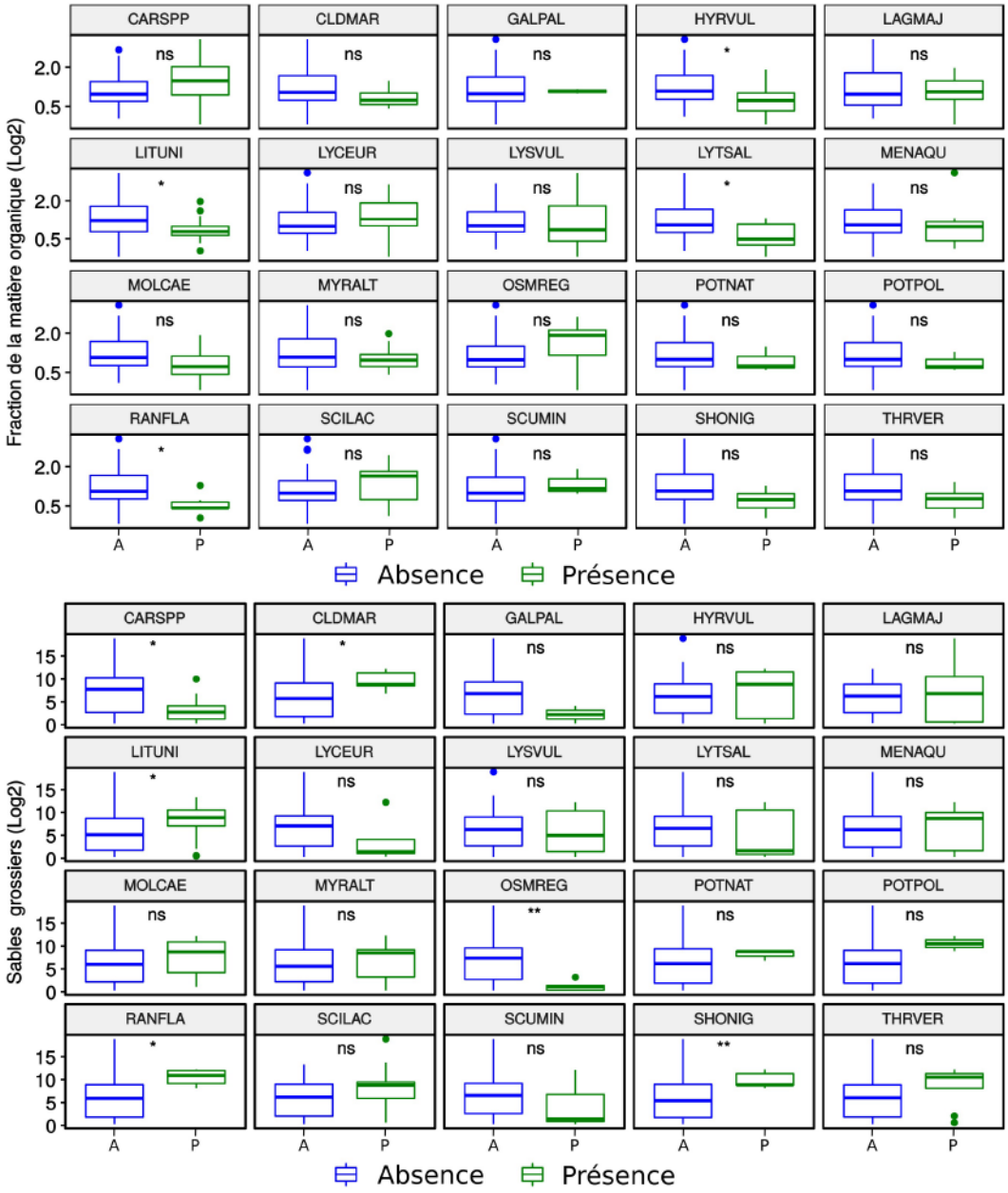
Annexe J

Distribution de la probabilité de remise en suspension des sédiments (%) mesurée dans les stations du lac de Lacanau en 2013 et 2014 ($n = 69$)

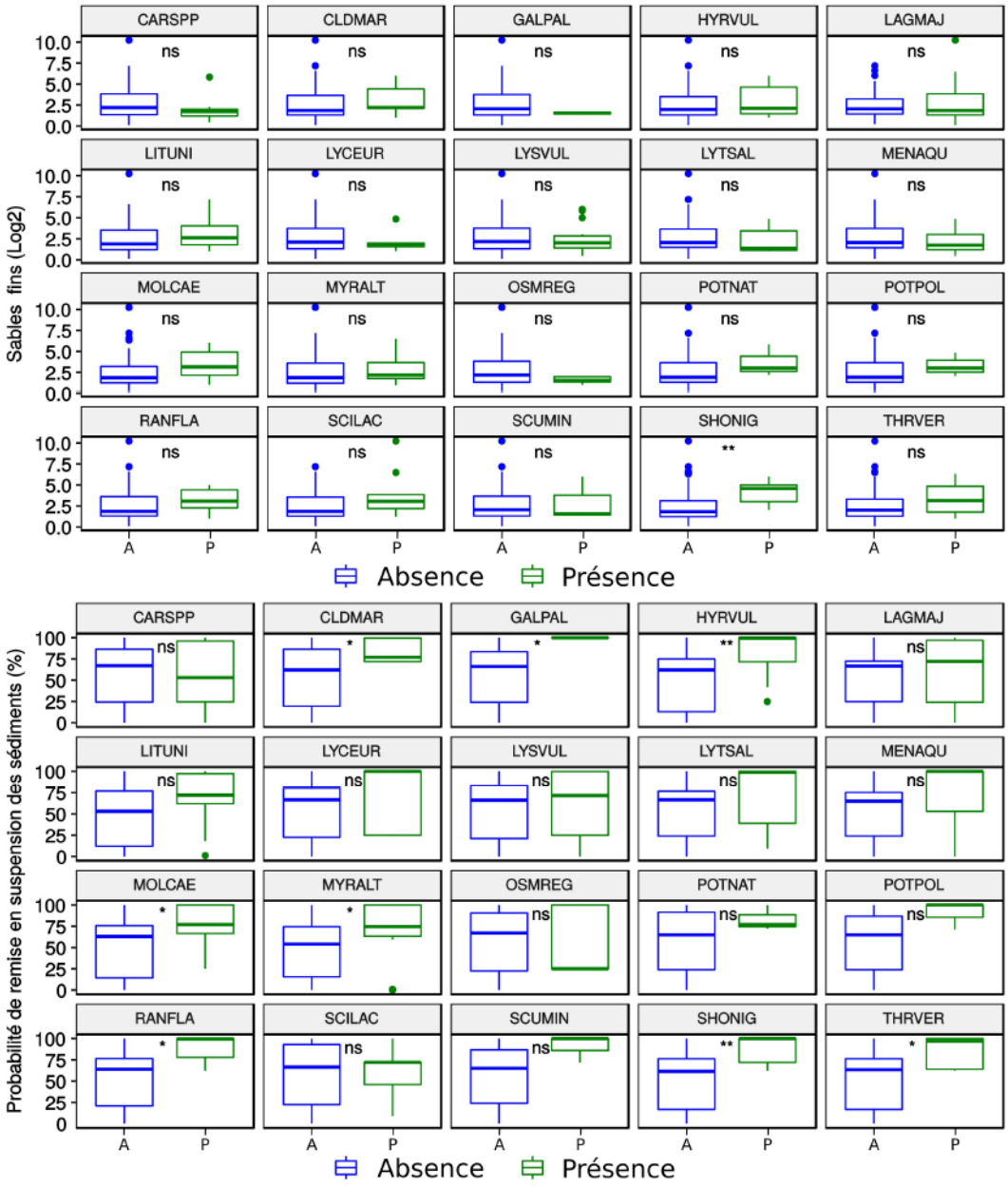


Annexe K

Distribution des variables environnementales en fonction de la présence/absence des taxons non-identifiés dans l'Indval dans les stations



Distribution des variables environnementales en fonction de la présence/absence des taxons non-identifiés dans l'Indval dans les stations (1). Seules les variables présentant une différence significative entre tous les taxons (Kruskall-Wallis, $p < 0{,}05$) sont présentées : fraction de la matière organique dans les sédiments, fraction des sables grossiers (addition des fractions de granulométrie 1 mm et 500 µm). Test de Wilcoxon-Mann-Whitney : **** $= p < 0{,}0001$; *** $= p < 0{,}001$; ** $= p < 0{,}01$; * $= p < 0{,}05$; ns = non significatif



Distribution des variables environnementales en fonction de la présence/absence des taxons non-identifiés dans l'Indval dans les stations (2). Seules les variables présentant une différence significative entre tous les taxons (Kruskall-Wallis, $p < 0{,}05$) sont présentées : fraction des sables fins (addition des fractions de granulométrie 63 et 50 µm) et probabilité de remise en suspension des sédiments. Test de Wilcoxon-Mann-Whitney : **** $= p < 0{,}0001$; *** $= p < 0{,}001$; ** $= p < 0{,}01$; * $= p < 0{,}05$; ns = non significatif

Annexe L

Occurrence (Occ.), fréquence (Fréq.), nombre moyen d'individus, hauteur moyenne des individus et recouvrement moyen de chaque taxon dans les quadrats (1 m^2), $n = 265$

Taxon	Occ.	Fréq. (%)	Nombre moyen par m^2 (min-max)	Hauteur moyenne par m^2 (cm) (min-max)	Recouvrement moyen par m^2 (%) (min-max)
Carex spp.	4	1,5	-	$142{,}7 \pm 10{,}1 (135-157)$	$33{,}1 \pm 11{,}0 (15-40)$
Caropsis verticillato-inundata	12	4,5	-	$5{,}2 \pm 1{,}2 (3-7)$	$13{,}5 \pm 13{,}6 (5-50)$
Chara fragifera	128	48,3	-	$7{,}6 \pm 8{,}0 (1-85)$	$18{,}3 \pm 20{,}0 (0{,}5-90)$
Cladium mariscus	2	0,8	$4{,}5 \pm 2{,}1 (3-6)$	$83{,}0 \pm 7{,}1 (78-88)$	$35 \pm 7{,}1 (30-40)$
Egeria densa	18	6,8	$16{,}3 \pm 37{,}0 (1-157)$	$27{,}0 \pm 13{,}6 (10-56)$	$13{,}8 \pm 23{,}2 (1-80)$
Eleocharis multicaulis	36	13,6	-	$15{,}7 \pm 6{,}4 (3-27)$	$8{,}5 \pm 6{,}4 (1-30)$
Hydrocotyle vulgaris	2	0,8	-	$20{,}0 \pm 21{,}2 (5-35)$	$3{,}0 \pm 2{,}8 (1-5)$
Iris pseudacorus	17	6,4	-	$136{,}0 \pm 34{,}1 (62-190)$	$18{,}3 \pm 15{,}6 (1-60)$
Juncus bulbosus	33	12,5	-	$20{,}2 \pm 12{,}1 (3-50)$	$10{,}0 \pm 10{,}7 (0{,}5-50)$
Juncus effusus	4	1,5	-	$111{,}2 \pm 62{,}8 (40-159)$	$13{,}2 \pm 11{,}3 (2-25)$
Lagarosiphon major	36	13,6	$8{,}2 \pm 9{,}2 (1-49)$	$22{,}1 \pm 13{,}9 (1-65)$	$4{,}5 \pm 4{,}3 (0{,}5-15)$
Littorella uniflora	30	11,3	-	$5 \pm 1{,}6 (2-8)$	$12{,}0 \pm 10{,}3 (0{,}5-35)$
Lobelia dortmanna	59	22,3	$27{,}8 \pm 28{,}1 (1-145)$	$4{,}7 \pm 1{,}9 (2-15)$	$11{,}2 \pm 8{,}5 (0{,}5-50)$
Ludwigia peploides	23	8,7	$16{,}4 \pm 11{,}7 (2-46)$	$49{,}9 \pm 24{,}9 (18-95)$	$25{,}1 \pm 22{,}7 (1-90)$
Lysimachia vulgaris	8	3,0	-	$72{,}7 \pm 26{,}5 (40-120)$	$9 \pm 7{,}6 (1-20)$
Lythrum salicaria	2	0,8	-	$31{,}5 \pm 4{,}9 (28-35)$	$1{,}5 \pm 0{,}7 (1-2)$
Mentha aquatica	2	0,75	-	$30{,}0 \pm 21{,}2 (15-45)$	$1 \pm 0{,}0 (1-1)$
Molinia caerulea	5	1,9	$12{,}7 \pm 19{,}0 (1-41)$	$32{,}3 \pm 24{,}1 (17-75)$	$15{,}4 \pm 15{,}4 (2-40)$
Myrica gale	8	3,0	-	$56{,}2 \pm 21{,}2 (30-97)$	$16{,}2 \pm 8{,}6 (5-30)$
Myriophyllum alterniflorum	14	5,3	$7{,}9 \pm 9{,}2 (1-26)$	$20{,}9 \pm 13{,}2 (5-56)$	$9{,}9 \pm 9{,}6 (0{,}5-30)$
Nitella spp.	34	12,8	-	$10{,}3 \pm 20{,}8 (2-15)$	$10{,}7 \pm 8{,}1 (1-30)$
Nuphar lutea	7	2,6	-	$83{,}9 \pm 12{,}9 (65-93)$	$54{,}8 \pm 22{,}9 (25-90)$
Phragmites australis	126	47,5	$16{,}3 \pm 18{,}2 (1-74)$	$119 \pm 50{,}2 (15-260)$	$4{,}0 \pm 5{,}6 (0{,}5-50)$
Potamogeton natans	2	0,75	-	$14{,}5 \pm 0{,}7 (14-15)$	$7{,}5 \pm 3{,}5 (5-10)$
Schoenoplectus lacustris	5	1,9	$31 \pm 25{,}1 (11-74)$	$154{,}0 \pm 18{,}7 (133-175)$	$5{,}2 \pm 3{,}6 (2-10)$
Schoenoplectus pungens	86	32,5	$52{,}3 \pm 66{,}6 (1-405)$	$78{,}7 \pm 22{,}8 (39-126)$	$3{,}1 \pm 3{,}9 (0{,}5-30)$
Sparganium erectum	10	3,8	$7{,}2 \pm 3{,}7 (2-12)$	$127 \pm 32{,}2 (85-181)$	$12{,}0 \pm 5{,}8 (5-25)$

Annexe M

Présence des taxons de macrophytes dans le lac de Carcans-Hourtin en 1963, 2006, 2007 et 2011

Taxon	Code	1963 Vanden Berghen 1964	2006 Clément et Aidoud 2009	2006-2007 Cellamare 2009	2011 Cf. chapitre 4
Alisma plantago-aquatica L.	ALIPLA				x
Anagallis tenella L.	ANLTEN	x			x
Apium inundatum (L.) Rchb.f.	APIINU	x			
Baldellia ranunculoides (L.) Parl.	BALRAN	x	x	x	x
Carex panicea L.	CARPAN		x		
Carex trinervis Degl. ex Loisel.	CARTRI	x			
Caropsis verticillato-inundata(Thore) Rausch.	THRVER	x	x	x	x
Chara fragifera M.C. Durieu de Maisonneuve	CHAFRA	x		x	x
Chara globularis J.L.Thuiller	CHAGLO				x
Cladium mariscus (L.) Pohl	CLDMAR	x	x		x
Drosera intermedia Hayne	DROINT	x	x		x
Elatine hexandra(Lapierre) DC.	ELAHEX	x		x	x
Eleocharis multicaulis (Sm.) Desv.	ELEMUL	x	x		x
Eleocharis palustris (L.) Roem. & Schult.	ELEPAL	x			x
Exaculum pusillum (Lam.) Caruel	EXAPUL	x	x		
Galium palustre L.	GALPAL	x			
Hydrocotyle vulgaris L.	HYRVUL	x	x	x	x
Hypericum elodes L.	HYPELO	x	x		x
Iris pseudacorus L.	IRIPSE	x		x	x
Isolepis fluitans (L.) R. Br.	SCIFLU				x
Juncus acutiflorus Ehrh. ex Hoffm.	JUNACU	x			
Juncus anceps Laharpe.	JUNANC	x			
Juncus articulatus L.	JUNART	x			
Juncus bufonius L.	JUNBUF			x	
Juncus bulbosus L.	JUNBUL		x	x	x
Juncus conglomeratus L.	JUNCON	x			
Juncus heterophyllus Dufour	JUNHET	x	x		x
Juncus pygmaeus Rich. ex Thuill.	JUNPYG	x			
Lagarosiphon major (Ridl.) Moss	LAGMAJ				x
Littorella uniflora (L.) Asch.	LITUNI	x	x	x	x
Lobelia dortmanna L.	LOBDOR	x		x	x
Lobelia urens L.	LOBURE	x	x		x
Ludwigia palustris (L.) Elliott	LUDPAL				x
Ludwigia peploides (Kunth) P.H. Raven	LUDPEP				x
Lycopus europaeus L.	LYCEUR	x	x		
Lysimachia vulgaris L.	LYSVUL	x	x		x
Lythrum salicaria L.	LYTSAL	x	x		x
Mentha aquatica L.	MENAQU	x	x	x	x
Molinia caerulea (L.) Moench	MOLCAE	x	x		
Myrica gale L.	MYIGAL	x	x		x
Myriophyllum alterniflorum DC.	MYRALT	x		x	x
Nitella confervacea (Bréb.) A.Braun ex Leonh.	NITCON	x		x	x
Nitella translucens (Persoon) C.Agardh	NITTRA				x
Nuphar lutea (L.) Sm.	NUPLUT				x
Nymphaea alba L.	NYMALB				x
Osmunda regalis L.	OSMREG	x	x		x
Pilularia globulifera L.	PILGLO	x			
Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud.	PHRAUS	x	x	x	x
Potamogeton gramineus L.	POTGRA	x			
Potamogeton perfoliatus L.	POTPER				x
Potamogeton polygonifolius Pourr.	POTPOL		x		x
Ranunculus flammula L.	RANFLA	x	x	x	x
Schoenoplectus lacustris (L.) Palla	SCILAC	x			x
Schoenoplectus pungens (Vahl) Palla	SCNPUN	x	x	x	x
Schoenus nigricans L.	SHONIG	x	x		x
Scirpoides holoschoenus (L.) Soják	SCRHOL	x			
Scutellaria minor Huds.	SCUMIN		x		
Solanum dulcamara L.	SOLDUL	x			
Typha angustifolia L.	TYPANG				x
Typha latifolia L.	TYPLAT				x
Utricularia intermedia Hayne	UTRINT	x			
Utricularia neglecta Lehm.	UTRNEG	x			

Annexe N

Présence des taxons de macrophytes dans le lac de Lacanau en 1946, 1947, 1966, 1970, 2006, 2007, 2011, 2013 et 2014

Présence des taxons de macrophytes dans le lac de Lacanau en 1946, 1947, 1966, 1970, 2006, 2007, 2011, 2013 et 2014

Taxon	Code	**1946-1947** François 1948	**1966** Vanden Berghen 1968	**1970** Chazot et Demounem 1970	**2006** Clément et Aidoud 2009	**2006-2007** Cellamare 2009	**2011** Cf. chapitre 4	**2013-2014** Cf. chapitre 5
Alisma plantago-aquatica L.	ALIPLA							x
Anagallis tenella L.	ANLTEN		x	x	x			
Baldellia ranunculoides (L.) Parl.	BALRAN		x	x	x		x	
Carex elata All.	CARELA							x
Carex panicea L.	CARPAN		x					
Carex pseudocyperus L.	CARPSE							x
Caropsis verticillato-inundata (Thore) Rausch.	THRVER		x		x		x	x
Chara fragifera M.C.Durieu de Maisonneuve	CHAFRA		x			x	x	x
Cladium mariscus (L.) Pohl	CLDMAR		x	x			x	x
Drosera intermedia Hayne	DROINT		x	x	x	x	x	
Egeria densa Planch.	EGEDEN					x	x	x
Elatine hexandra (Lapierre) DC.	ELAHEX		x				x	x
Eleocharis acicularis (L.) Roem. & Schult.	ELEACI					x		
Eleocharis multicaulis (Sm.) Desv.	ELEMUL		x	x	x		x	x
Eleocharis palustris (L.) Roem. & Schult.	ELEPAL						x	
Eupatorium cannabinum L.	EUPCAN							x
Eriophorum angustifolium Honck.	ERIANG		x		x			
Galium palustre L.	GALPAL			x				x
Hydrocotyle vulgaris L.	HYRVUL		x	x	x	x	x	x
Hypericum elodes L.	HYPELO		x	x	x	x	x	x
Iris pseudacorus L.	IRIPSE					x	x	x
Isolepis fluitans (L.) R.Br.	SCIFLU			x		x	x	
Juncus acutiflorus Ehrh. ex Hoffm.	JUNACU		x					x
Juncus articulatus L.	JUNART			x				
Juncus bulbosus L.	JUNBUL		x	x	x	x	x	x
Juncus effusus L.	JUNEFF			x				x
Juncus heterophyllus Dufour	JUNHET		x		x			x
Juncus pygmaeus Rich. ex Thuill.	JUNPYG		x					
Lagarosiphon major (Ridl.) Moss	LAGMAJ					x	x	x
Littorella uniflora (L.) Asch.	LITUNI		x		x	x	x	x
Lobelia dortmanna L.	LOBDOR		x		x	x	x	x
Lobelia urens L.	LOBURE		x	x	x		x	
Ludwigia peploides (Kunth) P.H.Raven	LUDPEP						x	x
Lycopus europaeus L.	LYCEUR			x				x
Lysimachia vulgaris L.	LYSVUL		x		x		x	x
Lythrum salicaria L.	LYTSAL		x	x	x		x	x
Mentha aquatica L.	MENAQU			x	x			x
Molinia caerulea (L.) Moench	MOLCAE		x		x			x
Myrica gale L.	MYIGAL		x	x	x		x	x
Myriophyllum alterniflorum DC.	MYRALT		x			x	x	x
Myriophyllum spicatum L.	MYRSPI	x						
Nitella confervacea (Bréb.) A. Braun ex Leonh.	NITCON					x	x	x
Nitella hyalina (DC.) C. Agardh	NITHYA							x
Nitella translucens (Persoon) C. Agardh	NITTRA						x	
Nuphar lutea (L.) Sm.	NUPLUT	x		x			x	x
Nymphaea alba L.	NYMALB	x		x			x	
Osmunda regalis L.	OSMREG				x			x
Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud.	PHRAUS		x	x	x	x	x	x
Potamogeton gramineus L.	POTGRA		x		x			
Potamogeton natans L.	POTNAT			x		x	x	x
Potamogeton perfoliatus L.	POTPER						x	x
Potamogeton polygonifolius Pourr.	POTPOL		x			x	x	x
Ranunculus flammula L.	RANFLA		x	x	x		x	x
Schoenoplectus lacustris (L.) Palla	SCILAC			x		x	x	x
Schoenoplectus pungens (Vahl) Palla	SCNPUN		x	x	x	x	x	x
Schoenus nigricans L.	SHONIG		x	x	x		x	x
Scutellaria minor Huds.	SCUMIN							x
Sparganium erectum L.	SPAERE						x	x
Typha latifolia L.	TYPLAT						x	
Utricularia intermedia Hayne	UTRINT		x					
Utricularia minor L.	UTRMIN		x					

Annexe O

Occurrences (Occ.), fréquences (Fréq.) et abondances moyennes (Ab. moy.) des taxons de macrophytes dans le lac de Cazaux-Sanguinet en 1985, 1997, 2005 et 2016 (Base Aérienne 120 incluse)

Occurrences (Occ.), fréquences (Fréq.) et abondances moyennes (Ab. moy.) des taxons de macrophytes dans le lac de Cazaux-Sanguinet en 1985, 1997, 2005 et 2016 (Base Aérienne 120 incluse)

		1985 Dutartre et al. 1989			1997 Dutartre et al. 1997			2005 Bertrin et al. 2007			2016 Cf. 6		
Taxon	Code	Occ.	Fréq. (%)	Ab. moy. (étendue)	Occ.	Fréq. (%)	Ab. moy. (étendue)	Occ.	Fréq. (%)	Ab. moy. (étendue)	Occ.	Fréq. (%)	Ab. moy. (étendue)
Anagallis tenella L.	ANLTEN										8	2	1,1 ±0,4 (1-2)
Baldellia ranunculoides (L.) Parl.	BALRAN	3	1	1,0 ±0,0 (1)	24	7	1,3 ±0,6 (1-3)	49	15	1,4 ±0,6 (1-3)	84	26	1,6 ±0,8 (1-4)
Caropsis verticillato-inundata (Thore) Rausch.	THRVER				1	<1	1,0 ±0,0 (1)	14	4	1,8 ±0,9 (1-3)	61	19	1,9 ±0,9 (1-4)
Carex demissa Vahl ex Hartm.	CARDEM										1	<1	1,0 ±0,0 (1)
Carex paniculata L.	CARPAN										67	21	1,7 ±1,0 (1-5)
Carex pendula Huds.	CARPEN							22	7	2,1 ±0,8 (1-4)			
Carex rostrata Stokes	CARROS										2	1	1,0 ±0,0 (1)
Carex sp.	CARSPX				5	2	2,2 ±0,8 (1-3)						
Carex viridula Michx.	CARVIR				5	2	1,0 ±0,0 (1)						
Chara aspera Willd.	CHAASP										8	2	1,8 ±0,7 (1-3)
Chara fragifera M.C. Durieu de Maisonneuve	CHAFRA										227	0,7	2,8 ±1,2 (1-5)
Chara globularis J.L.Thuiller	CHAGLO							85	26	2,5 ±1,1 (1-5)	1	<1	1,0 ±0,0 (1)
Chara sp.	CHASPX	72	22	1,9 ±0,6 (1-3)	76	23	1,9 ±0,7 (1-4)						
Cladium mariscus (L.) Pohl	CLDMAR	4	1	1,3 ±0,5 (1-2)	6	2	1,0 ±0,0 (1)				68	21	1,9 ±1,1 (1-5)
Cyperus longus L.	CYPLON										2	1	1,0 ±0,0 (1)
Drosera intermedia Hayne	DROINT				11	3	1,8 ±0,8 (1-3)				1	<1	1,0 ±0,0 (1)
Drosera rotundifolia L.	DROROT				4	1	1,8 ±1,0 (1-3)						
Elatine hexandra (Lapierre) DC.	ELAHEX	4	1	1,0 ±0,0 (1)	11	3	1,3 ±0,7 (1-3)	29	9	1,6 ±0,8 (1-4)	36	11	1,6 ±0,9 (1-4)
Eleocharis acicularis (L.) Roem. & Schult.	ELEACI	27	8	1.8 ±0,8 (1-3)				45	14	2,3 ±1,0 (1-4)			
Eleocharis multicaulis (Sm.) Desv.	ELEMUL							5	14	2,3 ±1,0 (1-4)	173	53	3,0 ±1,2 (1-5)
Eleocharis palustris (L.) Roem. & Schult.	ELEPAL				44	14	1,9 ±1,1 (1-5)	6	2	1,2 ±0,4 (1-2)	49	15	2,0 ±1,1 (1-4)
Eleocharis sp.	ELESPX				2	1	2,0 ±1,4 (1-3)	4	01	1,0 ±0,0 (1)			
Equisetum fluviatile L.	EQUFLU										1	<1	1,0 ±0,0 (1)
Equisetum sp.	EQUSPX				12	4	3,4 ±1,2 (2-5)	8	2	4,0 ±1,4 (1-5)			
Eupatorium cannabinum L.	EUPCAN				2	1	1,0 ±0,0 (1)						
Galium palustre L.	GALPAL										2	1	1,0 ±0,0 (1)
Hydrocharis morsus-ranae L.	HYDMOR				1	<1	1,0 ±0,0 (1)						
Hypericum elodes L.	HYPELO				57	18	1,6 ±0,7 (1-3)	6	2	1,2 ±0,4 (1-2)	107	33	2,0 ±0,9 (1-4)
Hydrocotyle vulgaris L.	HYRVUL				22	7	1,1 ±0,4 (1-2)	14	4	1,9 ±0,6 (1-3)	77	24	1,3 ±0,5 (1-3)
Iris pseudacorus L.	IRIPSE	4	1	1,3 ±0,5 (1-2)	22	7	1,1 ±0,2 (1-2)	26	8	1,2 ±0,4 (1-2)	81	25	1,2 ±0,5 (1-3)
Isolepis fluitans (L.) R.Br.	SCIFLU	3	1	1,3 ±0,6 (1-2)	14	4	1,3 ±0,5 (1-2)	1	<1	2,0 ±0,0 (2)	69	21	1,7 ±0,9 (1-4)
Isolepis setacea (L.) R.Br.	ISLSET										6	2	1,0 ±0,0 (1)
Isoetes boryana Durieu	ISOBOR	93	29	1,7 ±0,5 (1-3)	11	3	2,8 ±1,0 (2-5)	12	4	1,6 ±0,8 (1-3)	16	5	1,9 ±1,1 (1-4)
Juncus acutiflorus Ehrh. ex Hoffm.	JUNACU				17	5	1,3 ±0,5 (1-2)				12	4	1,4 ±0,7 (1-3)
Juncus articulatus L.	JUNART										1	<1	1,0 ±0,0 (1)
Juncus bufonius L.	JUNBUF	39	12	1,5 ±0,6 (1-3)									
Juncus bulbosus L.	JUNBUL	76	23	1,4 ±0,5 (1-2)	101	31	2,1 ±0,8 (1-4)	118	36	2,4 ±0,8 (1-4)	223	69	2,7 ±1,4 (1-5)
Juncus conglomeratus L.	JUNCON				1	<1	1,0 ±0,0 (1)						
Juncus effusus L.	JUNEFF				3	1	1,7 ±1,2 (1-3)	2	1	1,5 ±0,7 (1-2)	24	7	1,8 ±0,9 (1-4)
Juncus heterophyllus Dufour	JUNHET	5	2	1,8 ±0,8 (1-3)	9	3	1,2 ±0,4 (1-2)						
Lagarosiphon major (Ridl.) Moss	LAGMAJ	44	14	2,4 ±1,1 (1-5)	71	22	1,9 ±1,2 (1-5)	56	17	2,2 ±1,0 (1-4)	127	39	2,0 ±1,1 (1-5)
Lemna minor L.	LEMMIN	1	<1	2,0 ±2,0 (2)									
Littorella uniflora (L.) Asch.	LITUNI	110	34	2,1 ±0,7 (1-4)	71	22	1,8 ±0,8 (1-4)	141	44	2,9 ±0,9 (1-5)	172	53	2,8 ±1,2 (1-5)
Lobelia dortmanna L.	LOBDOR	159	50	2,3 ±0,7 (1-4)	112	35	2,5 ±1,0 (1-5)	157	48	3,3 ±0,9 (1-5)	150	46	3,1 ±1,4 (1-5)
Lobelia urens L.	LOBURE				11	3	1,0 ±0,0 (1)				4	1	1,0 ±0,0 (1)
Ludwigia spp.	LUDGRA	19	6	1,6 ±0,6 (1-3)	91	28	1,6 ±0,7 (1-3)	83	26	2,3 ±0,9 (1-4)	149	46	1,8 ±1,1 (1-5)
Ludwigia palustris (L.) Elliott	LUDPAL				2	1	3,5 ±0,7 (3-4)	5	2	1,2 ±0,5 (1-2)			
Luronium natans (L.) Raf.	LURNAT	3	1	1,0 ±0,0 (1)	3	1	1,0 ±0,0 (1)						
Lycopus europaeus L.	LYCEUR				22	7	1,1 ±0,2 (1-2)	3	1	1,3 ±0,6 (1-2)	57	18	1,3 ±0,6 (1-3)
Lysimachia vulgaris L.	LYSVUL				36	11	1,0 ±0,2 (1-2)	4	1	1,0 ±0,0 (1)	107	33	1,3 ±0,6 (1-4)
Lythrum salicaria L.	LYTSAL				33	10	1,0 ±0,0 (1)	3	1	1,0 ±0,0 (1)	62	19	1,2 ±0,5 (1-3)
Mentha aquatica L.	MENAQU				39	12	1,2 ±0,4 (1-3)	8	2	1,6 ±0,7 (1-3)	130	40	1,5 ±0,7 (1-4)
Molinia caerulea (L.) Moench	MOLCAE				4	1	2,0 ±0,0 (2)				120	37	1,9 ±0,8 (1-5)
Myrica gale L.	MYIGAL				72	22	1,4 ±0,6 (1-3)				133	41	2,0 ±1,0 (1-5)
Myriophyllum alterniflorum DC.	MYRALT	70	22	2,1 ±0,9 (1-4)				61	19	2,2 ±1,0 (1-4)	168	52	2,0 ±1,3 (1-5)
Myriophyllum sp.	MYRSPX				51	16	1,9 ±0,0 (1-4)						
Myriophyllum aquaticum (Vell.) Verdc.	MYRAQU										4	1	1,0 ±0,0 (1)
Nitella confervacea (Bréb.) A.Braun ex Leonh.	NITCON							15	5	2,2 ±0,9 (1-4)	24	7	1,1 ±0,3 (1-2)
Nitella hyalina (DC.) C.Agardh	NITHYA										24	7	1,1 ±0,3 (1-2)
Nitella translucens (Persoon) C.Agardh	NITTRA										1	<1	1,0 ±0,0 (1)
Nuphar lutea (L.) Sm.	NUPLUT	10	3	1,8 ±0,8 (1-3)	9	3	1,2 ±0,7 (1-3)	10	3	2,0 ±1,2 (1-4)	6	2	2,3 ±1,2 (1-4)
Nymphaea alba L.	NYMALB							4	1	1,5 ±0,6 (1-2)	1	<1	1,0 ±0,0 (1)
Osmunda regalis L.	OSMREG				2	1	1,0 ±0,0 (1)				4	1	1,0 ±0,0 (1)
Phalaris arundinacea L.	PHAARU										29	9	1,1 ±0,3 (1-2)

Occurrences (Occ.), fréquences (Fréq.) et abondances moyennes (Ab. moy.) des taxons de macrophytes dans le lac de Cazaux-Sanguinet en 1985, 1997, 2005 et 2016 (Base Aérienne 120 incluse) (suite)

Taxon	Code	1985				1997				2005				2016			
		Occ.	Fréq. (%)	Ab. (étendue)	moy.	Occ.	Fréq. (%)	Ab. (étendue)	moy.	Occ.	Fréq. (%)	Ab. (étendue)	moy.	Occ.	Fréq. (%)	Ab. (étendue)	moy.
Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud.	PHRAUS	222	69	3,1 ±1, 2	(1-5)	184	57	2,7 ±1, 1	(1-5)	234	72	3,0 ±1, 2	(1-5)	288	89	2,8 ±1, 5	(1-5)
Polygonum amphibium L.	POLAMP	1	<1	1,0 ±0, 0	(1)	1	<1	1,0 ±0, 0	(1)					14	4	1,5 ±0, 7	(1-3)
Polygonum persicaria L.	POLPER									3	1	1,0 ±0, 0	(1)	2	1	1,0 ±0, 0	(1)
Potamogeton crispus L.	POTCRI													4	1	1,8 ±1, 5	(1-4)
Potamogeton filiformis Pers.	POTFIL													7	2	1,0 ±0, 0	(1)
Potamogeton gramineus L.	POTGRA	1	<1	2,0 ±0, 0	(2)	6	2	1,2 ±0, 4	(1-2)					10	3	1,3 ±0, 7	(1-3)
Potamogeton lucens L.	POTLUC									1	<1	1,0 ±0, 0	(1)	26	8	1,3 ±0, 6	(1-3)
Potamogeton natans L.	POTNAT	25	8	1,4 ±0, 5	(1-2)	60	19	1,3 ±0, 5	(1-3)	23	7	1,1 ±0, 3	(1-2)				
Potamogeton perfoliatus L.	POTPER													3	1	1,0 ±0, 0	(1)
Potamogeton polygonifolius Pourr.	POTPOL									5	2	1,0 ±0, 0	(1)	37	11	1,4 ±0, 6	(1-3)
Ranunculus flammula L.	RANFLA													117	36	1,6 ±0, 7	(1-3)
Ranunculus trichophyllus Chaix	RANTRI	18	6	1,5 ±0, 5	(1-2)									25	8	2,0 ±1, 1	(1-4)
Ranunculus tripartitus DC.	RANTRP													2	1	1,0 ±0, 0	(1)
Sagittaria graminea Michx.	SAGGRA	13	4	2,2 ±0, 6	(1-3)	21	6	2,2 ±0, 8	(1-4)	52	16	2,5 ±0, 9	(1-4)	85	26	2,5 ±1, 3	(1-5)
Schoenoplectus lacustris (L.) Palla	SCILAC	43	13	1,8 ±0, 6	(1-3)	25	8	1,2 ±0, 4	(1-2)	20	6	1,9 ±1, 0	(1-4)	28	9	1,8 ±1, 1	(1-4)
Schoenoplectus pungens (Vahl) Palla	SCNPUN	101	31	2,1 ±0, 7	(1-4)	96	30	1,7 ±0, 9	(1-5)	165	51	2,7 ±0, 9	(1-4)	201	62	2,7 ±1, 3	(1-5)
Schoenoplectus sp.	SCNSPX													66	20	1,8 ±0, 9	(1-5)
Schoenus nigricans L.	SHONIG					6	2	1,2 ±0, 4	(1-2)					30	9	2,0 ±0, 8	(1-3)
Sparganium emersum Rehmann	SPAEML					1	<1	1,0 ±0, 0	(1)	1	<1	3,0 ±0, 0	(3)				
Sparganium erectum L.	SPAERE													8	2	1,0 ±0, 0	(1)
Sparganium minimum Fr.	SPAMIN	5	2	1,4 ±0, 6	(1-2)												
Stachys palustris L.	STAPAL													10	3	1,7 ±0, 5	(1-2)
Typha sp.	TYPSPX													3	1	1,0 ±0, 0	(1)
Utricularia sp.	UTRSPX					5	2	1,8 ±0, 8	(1-3)								

Annexe P

Occurrences (Occ.), fréquences (Fréq.) et abondances moyennes (Ab. moy.) des taxons de macrophytes dans le lac de Parentis-Biscarrosse en 1984, 1997, 2006 et 2016 (Centre d'Essai des Landes inclus)

Occurrences (Occ.), fréquences (Fréq.) et abondances moyennes (Ab. moy.) des taxons de macrophytes dans le lac de Parentis-Biscarrosse en 1984, 1997, 2006 et 2016 (Centre d'Essai des Landes inclus)

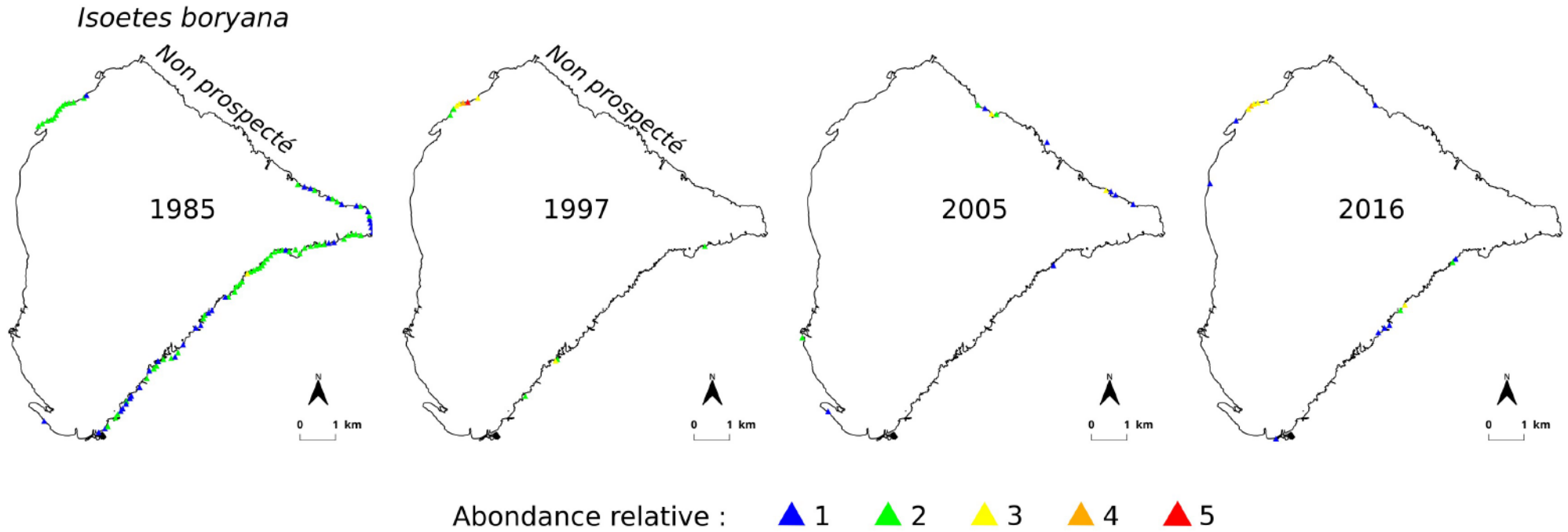
		1984 Dutartre et al. 1989			1997 Dutartre et al. 1997			2006 Bertrin et Dutartre 2009			2016 Cf. chapitre 6		
Taxon	Code	Occ.	Fréq. (%)	Ab. moy. (étendue)	Occ.	Fréq. (%)	Ab. moy. (étendue)	Occ.	Fréq. (%)	Ab. moy. (étendue)	Occ.	Fréq. (%)	Ab. moy. (étendue)
Alisma plantago-aquatica L.	ALIPLA							2	1	1,0 ±0,0 (1)	1	<1	1,0 ±0,0 (1)
Alisma sp.	ALISPX							45	14	2,2 ±1,0 (1-5)			
Anagallis tenella L.	ANLTEN										1	<1	1,0 ±0,0 (1)
Apium nodiflorum (L.) Lag.	APINOD				2	1	2,0 ±1,4 (1-3)						
Baldellia ranunculoides (L.) Parl.	BALRAN										55	17	1,2 ±0,5 (1-3)
Bidens sp.	BIDSPX							19	6	1,0 ±0,0 (1)	1	<1	1,0 ±(0,0] (1)
Bidens tripartita L.	BIDTRI				6	2	1,0 ±0,0 (1)	19	6	1,3 ±0,5 (1-2)			
Carex demissa Vahl ex Hartm.	CARDEM										1	<1	1,0 ±0,0 (1)
Carex paniculata L.	CARPAN										180	56	2,0 ±1,0 (1-5)
Carex pendula Huds.	CARPEN							4	1	1,2 ±0,5 (1-2)			
Carex pseudocyperus	CARPSE										2	1	1,0 ±0,0 (1)
Carex sp.	CARSPX				127	39	2,2 ±1,0 (1-4)	108	33	1,8 ±0,8 (1-4)			
Ceratophyllum demersum L.	CERDEM				4	1	2,0 ±1,4 (1-4)						
Chara braunii C.C.Gmelin	CHABRA							1	<1	2,0 ±0,0 (2-2)			
Chara fragifera M.C. Durieu de Maisonneuve	CHAFRA										119	37	1,9 ±0,9 (1-5)
Chara globularis J.L.Thuiller	CHAGLO							23	7	1,9 ±0,9 (1-4)	30	9	1,3 ±0,6 (1-3)
Chara sp.	CHASPX	9	3	1,0 ±0,0 (1)	7	2	1,0 ±0,0 (1)	31	10	1,5 ±0,7 (1-3)			
Cladium mariscus (L.) Pohl	CLDMAR	4	1	1,2 ±0,5 (1-2)	14	4	1,3 ±0,6 (1-3)	18	6	1,2 ±0,4 (1-2)	25	8	1,1 ±0,4 (1-3)
Cyperus longus L.	CYPLON										2	1	1,0 ±0,0 (1)
Egeria densa Planch.	EGEDEN							1	<1	1,0 ±0,0 (1)	147	46	3,2 ±1,5 (1-5)
Eichhornia crassipes (Mart.) Solms	EICCRA							1	<1	1,0 ±0,0 (1)			
Elatine hexandra (Lapierre) DC.	ELAHEX	9	3	1,4 ±0,5 (1-2)	2	1	1,0 ±0,0 (1)	13	4	1,4 ±0,5 (1-2)	42	13	1,4 ±0,7 (1-3)
Eleocharis acicularis (L.) Roem.	ELEACI	12	4	1,2 ±0,4 (1-2)				9	3	1,8 ±0,4 (1-2)			
Eleocharis multicaulis (Sm.) Desv.	ELEMUL										30	9	1,3 ±0,4 (1-2)
Eleocharis palustris (L.) Roem. & Schult.	ELEPAL							7	2	1,1 ±0,4 (1-2)	38	12	1,2 ±0,4 (1-3)
Eleocharis sp.	ELESPX							1	<1	1,0 ±0,0 (1)			
Elodea canadensis Michx.	ELOCAN							2	1	1,5 ±0,7 (1-2)	2	1	1,0 ±0,0 (1)
Eupatorium cannabinum L.	EUPCAN				59	18	1,3 ±0,6 (1-3)	47	15	1,2 ±0,5 (1-3)	1	<1	1,0 ±0,0 (1)
Galium palustre L.	GALPAL				13	4	1,1 ±0,3 (1-2)						
Hydrocharis morsus-ranae L.	HYDMOR				7	2	1,3 ±0,5 (1-2)						
Hypericum elodes L.	HYPELO				11	3	1,1 ±0,3 (1-2)	8	2	1,2 ±0,5 (1-2)	13	4	1,1 ±0,3 (1-2)
Hydrocotyle vulgaris L.	HYRVUL				10	3	1,0 ±0,0 (1)	8	2	1,2 ±0,5 (1-2)	44	14	1,0 ±0,2 (1-2)
Iris pseudacorus L.	IRIPSE	35	11	1,3 ±0,5 (1-2)	187	58	1,7 ±0,7 (1-3)	134	41	1,4 ±0,6 (1-3)	111	34	1,3 ±0,6 (1-4)
Isolepis fluitans (L.) R.Br.	SCIFLU										6	2	1,0 ±0,0 (1)
Isolepis setacea (L.) R.Br.	ISLSET										1	<1	1,0 ±0,0 (1)
Isoetes boryana Durieu	ISOBOR	123	38	1,8 ±0,6 (1-4)	4	1	1,0 ±0,0 (1)	17	5	1,6 ±0,6 (1-3)			
Juncus acutiflorus Ehrh. ex Hoffm.	JUNACU										4	1	1,0 ±0,0 (1)
Juncus bulbosus L.	JUNBUL	23	7	1,2 ±0,5 (1-3)	16	5	1,2 ±0,4 (1-2)	30	9	1,8 ±0,8 (1-4)	65	20	1,4 ±0,6 (1-3)
Juncus conglomeratus L.	JUNCON				10	3	1,5 ±0,5 (1-2)	1	<1	1,0 ±0,0 (1)			
Juncus effusus L.	JUNEFF	1	<1	1,0 ±0,0 (1)	17	5	1,5 ±0,7 (1-3)	6	2	1,3 ±0,5 (1-2)	23	7	1,3 ±0,6 (1-3)
Juncus heterophyllus Dufour	JUNHET				2	1	1,5 ±0,7 (1-2)						
Juncus sp.	JUNSPX				15	5	1,6 ±0,6 (1-3)	16	5	1,4 ±0,6 (1-3)			
Lagarosiphon major (Ridl.) Moss	LAGMAJ	122	38	1,4 ±0,6 (1-4)	153	47	2,1 ±0,9 (1-4)	214	66	2,4 ±0,9 (1-5)	235	73	2,2 ±1,0 (1-5)
Lemna minor L.	LEMMIN	8	2	1,4 ±0,5 (1-2)	1	<1	2,0 ±0,0 (2-2)	3	1	1,0 ±0,0 (1)			
Lemna sp.	LEMSPX							1	<1	1,0 ±0,0 (1)	1	<1	1,0 ±0,0 (1)
Littorella uniflora (L.) Asch.	LITUNI	44	14	1,2 ±0,4 (1-2)	6	2	1,2 ±0,4 (1-2)	26	8	1,8 ±0,8 (1-3)	21	7	1,2 ±0,4 (1-2)
Lobelia dortmanna L.	LOBDOR	34	11	1,5 ±0,6 (1-3)									
Ludwigia spp.	LUDGRA	175	54	2,2 ±0,9 (1-4)	145	45	2,0 ±0,9 (1-4)	128	40	1,7 ±0,8 (1-4)	135	42	1,3 ±0,6 (1-3)
Ludwigia palustris (L.) Elliott	LUDPAL							1	<1	1,0 ±0,0 (1)	1	<1	1,0 ±0,0 (1)
Luronium natans (L.) Raf.	LURNAT	20	6	1,1 ±0,3 (1-2)	3	1	1,0 ±0,0 (1)						
Lycopus europaeus L.	LYCEUR				21	7	1,3 ±0,6 (1-3)	74	23	1,4 ±0,7 (1-4)	18	6	1,1 ±0,2 (1-2)
Lysimachia vulgaris L.	LYSVUL				161	50	1,3 ±0,5 (1-3)	41	13	1,1 ±0,3 (1-2)	58	18	1,0 ±0,2 (1-2)
Lythrum salicaria L.	LYTSAL				76	24	1,1 ±0,4 (1-3)	45	14	1,0 ±0,1 (1-2)	10	3	1,0 ±0,0 (1)
Mentha aquatica L.	MENAQU				23	7	1,4 ±0,6 (1-3)	101	31	1,6 ±0,7 (1-3)	50	15	1,1 ±0,3 (1-2)
Menyanthes trifoliata L.	MEYTRI				1	<1	1,0 ±0,0 (1)	1	<1	1,0 ±0,0 (1)			
Molinia caerulea (L.) Moench	MOLCAE										16	5	1,4 ±0,8 (1-3)
Myrica gale L.	MYIGAL				75	23	1,9 ±0,8 (1-5)				58	18	1,5 ±0,7 (1-3)
Myriophyllum alterniflorum DC.	MYRALT				56	17	2,1 ±1,0 (1-5)	162	50	1,4 ±0,7 (1-4)			
Myriophyllum aquaticum (Vell.) Verdc.	MYRAQU							10	3	1,6 ±0,8 (1-3)	20	6	1,2 ±0,6 (1-3)
Myriophyllum spicatum L.	MYRSPI				6	2	1,7 ±0,8 (1-3)						
Myriophyllum sp.	MYRSPX	11	3	1,5 ±0,7 (1-3)									
Najas marina L.	NAJMAR				2	1	1,0 ±0,0 (1)						
Najas minor All.	NAJMIN							2	1	2,5 ±0,7 (2-3)			
Nitella confervacea (Bréb.) A.Braun ex Leonh.	NITCON							59	18	2,2 ±1,0 (1-4)	48	15	1,2 ±0,5 (1-3)

Occurrences (Occ.), fréquences (Fréq.) et abondances moyennes (Ab. moy.) des taxons de macrophytes dans le lac de Parentis-Biscarrosse en 1984, 1997, 2006 et 2016 (Centre d'Essai des Landes inclus) (suite)

Taxon	Code	1984				1997				2006				2016			
		Occ.	Fréq. (%)	Ab. (étendue)	moy.	Occ.	Fréq. (%)	Ab. (étendue)	moy.	Occ.	Fréq. (%)	Ab. (étendue)	moy.	Occ.	Fréq. (%)	Ab. (étendue)	moy.
Nitella flexilis (L.) C.Agardh	NITFLE													45	14	1,2 ±0,5	(1-3)
Nitella hyalina (DC.) C.Agardh	NITSPX									23	7	2,3 ±0,9	(1-4)	6	2	1,3 ±0,5	(1-2)
Nuphar lutea (L.) Sm.	NUPLUT	33	10	2,1 ±0,8	(1-3)	43	13	2,0 ±0,9	(1-4)	43	13	2,3 ±1,0	(1-4)	32	10	2,0 ±1,1	(1-5)
Nuphar sp.	NUPSPX													1	<1	1,0 ±0,0	(1)
Nymphaea alba L.	NYMALB	7	2	1,1 ±0,4	(1-2)	8	2	1,1 ±0,4	(1-2)								
Osmunda regalis L.	OSMREG					58	18	1,7 ±0,9	(1-4)	6	2	1,0 ±0,0	(1)	21	7	1,6 ±1,0	(1-4)
Phalaris arundinacea L.	PHAARU					29	9	1,5 ±0,7	(1-3)	24	7	1,0 ±0,0	(1)				
Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud.	PHRAUS	247	76	3,2 ±1,3	(1-5)	229	71	2,7 ±1,3	(1-5)	189	59	2,6 ±1,2	(1-5)	230	71	2,7 ±1,8	(1-5)
Polygonum amphibium L.	POLAMP					2	1	1,5 ±0,7	(1-2)								
Polygonum hydropiper L.	POLHYD									17	5	1,6 ±0,6	(1-3)				
Polygonum persicaria L.	POLPER									4	1	1,0 ±0,0	(1)	3	1	1,0 ±0,0	(1)
Potamogeton crispus L.	POTCRI									2	1	1,0 ±0,0	(1)				
Potamogeton gramineus L.	POTGRA									12	4	1,7 ±0,7	(1-3)				
Potamogeton lucens L.	POTLUC	11	3	2,0 ±0,8	(1-4)	5	2	1,0 ±0,0	(1)	11	3	2,2 ±1,1	(1-4)	11	3	1,7 ±0,9	(1-3)
Potamogeton natans L.	POTNAT	94	29	1,5 ±0,6	(1-3)	76	24	1,5 ±0,7	(1-3)	26	8	1,8 ±0,9	(1-4)	24	7	1,7 ±0,8	(1-3)
Potamogeton obtusifolius Mert. & W.D.J.Koch	POTOBT	2	1	1,0 ±0,0	(1)												
Potamogeton pectinatus	POTPEC	87	27	1,9 ±0,8	(1-3)												
Potamogeton perfoliatus L.	POTPER					8	2	1,1 ±0,4	(1-2)	8	2	1,6 ±0,9	(1-3)	25	8	1,6 ±0,8	(1-4)
Potamogeton polygonifolius Pourr.	POTPOL									27	8	2,2 ±0,8	(1-4)	3	1	1,0 ±0,0	(1)
Potamogeton sp.	POTSPX	3	1	1,0 ±0,0	(1)	4	1	1,0 ±0,0	(1)	1	<1	2,0 ±0,0	(2)				
Ranunculus flammula L.	RANFLA									23	7	1,0 ±0,0	(1)	29	9	1,0 ±0,0	(1)
Ranunculus trichophyllus Chaix	RANTRI	125	39	2,1 ±0,8	(1-4)												
Sagittaria graminea Michx.	SAGGRA													15	5	2,0 ±1,0	(1-4)
Schoenoplectus lacustris (L.) Palla	SCILAC	58	18	2,2 ±1,0	(1-4)	39	12	2,2 ±1,1	(1-5)	41	13	2,2 ±1,2	(1-4)	48	15	2,1 ±1,1	(1-4)
Schoenoplectus pungens (Vahl) Palla	SCNPUN	132	41	1,8 ±0,7	(1-4)	101	31	1,6 ±0,7	(1-4)	142	44	2,4 ±0,9	(1-5)	182	56	1,8 ±1,1	(1-5)
Scutellaria galericulata L.	SCUGAL					6	2	1,0 ±0,0	(1)	16	5	1,0 ±0,0	(1)	3	1	1,0 ±0,0	(1)
Solanum dulcamara L.	SOADUL													1	<1	1,0 ±0,0	(1)
Sparganium emersum Rehmann	SPAEML					3	1	1,0 ±0,0	(1)	2	1	1,0 ±0,0	(1)				
Sparganium erectum L.	SPAERE					4	1	1,5 ±1,0	(1-3)					2	1	1,5 ±0,7	(1-2)
Spirodela polyrhiza (L.) Schleid.	SPRPOL													1	<1	1,0 ±0,0	(1)
Thelypteris palustris Schott	THEPAL					3	1	1,0 ±0,0	(1)					5	2	1,4 ±0,9	(1-3)
Typha angustifolia L.	TYPANG					2	1	2,5 ±0,7	(2-3)								
Typha latifolia L.	TYPLAT					16	5	1,3 ±0,6	(1-3)	1	<1	1,0 ±0,0	(1)	2	1	3,0 ±2,8	(1-5)
Utricularia sp.	UTRSPX	1	<1	1,0 ±0,0	(1)					1	<1	1,0 ±0,0	(1)				

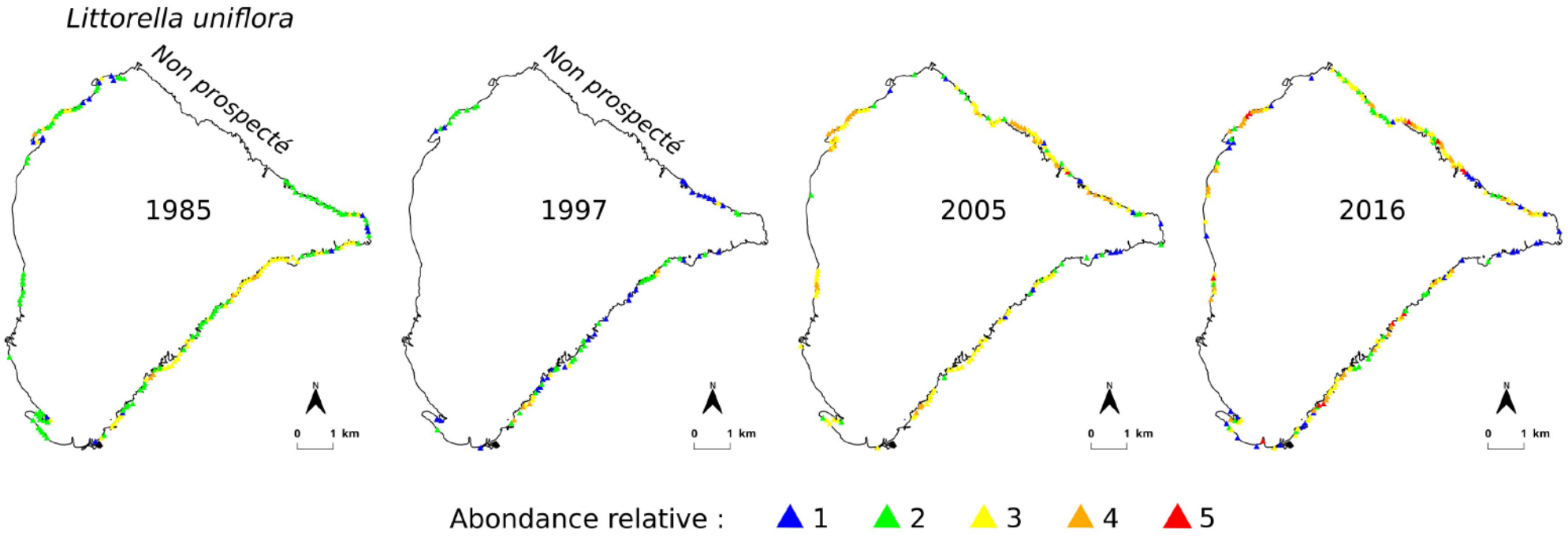
Annexe Q

Distribution de *Isoetes boryana* dans le lac de Cazaux-Sanguinet en 1985, 1997, 2005 et 2016


Isoetes boryana
Non prospecté
1985
Non prospecté
1997
2005
2016
N
0 1 km
Abondance relative :
1
2
3
4
5

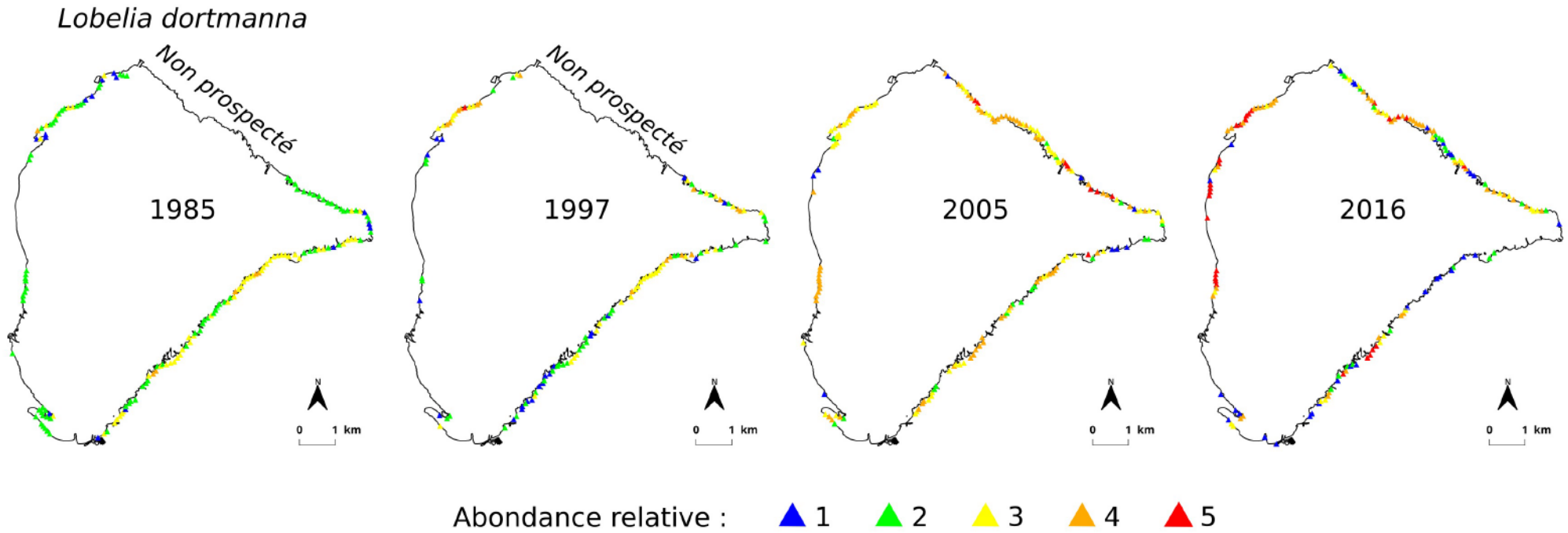
Annexe R

Distribution de *Littorella uniflora* dans le lac de Cazaux-Sanguinet en 1985, 1997, 2005 et 2016


Littorella uniflora
Non prospecté
1985
Non prospecté
1997
2005
2016
N
0 1 km
Abondance relative :
1
2
3
4
5

Annexe S

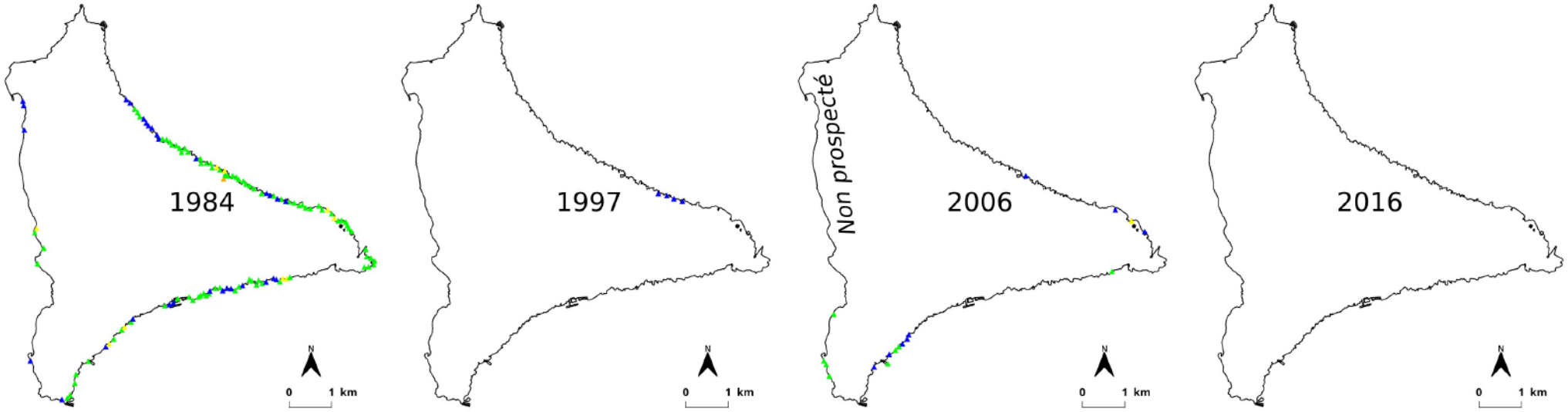
Distribution de *Lobelia dortmanna* dans le lac de Cazaux-Sanguinet en 1985, 1997, 2005 et 2016


Lobelia dortmanna
Non prospecté
1985
Non prospecté
1997
2005
2016
N
0 1 km
Abondance relative :
1
2
3
4
5

Annexe T

Distribution de *Isoetes boryana* dans le lac de Parentis-Biscarrosse en 1984, 1997, 2006 et 2016

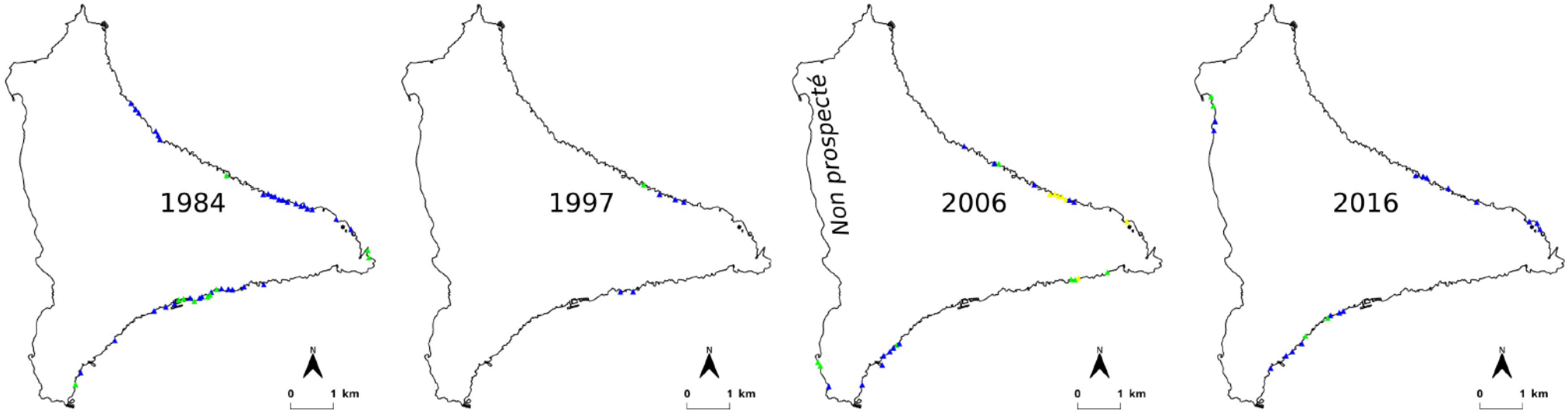
Isoetes boryana



Annexe U

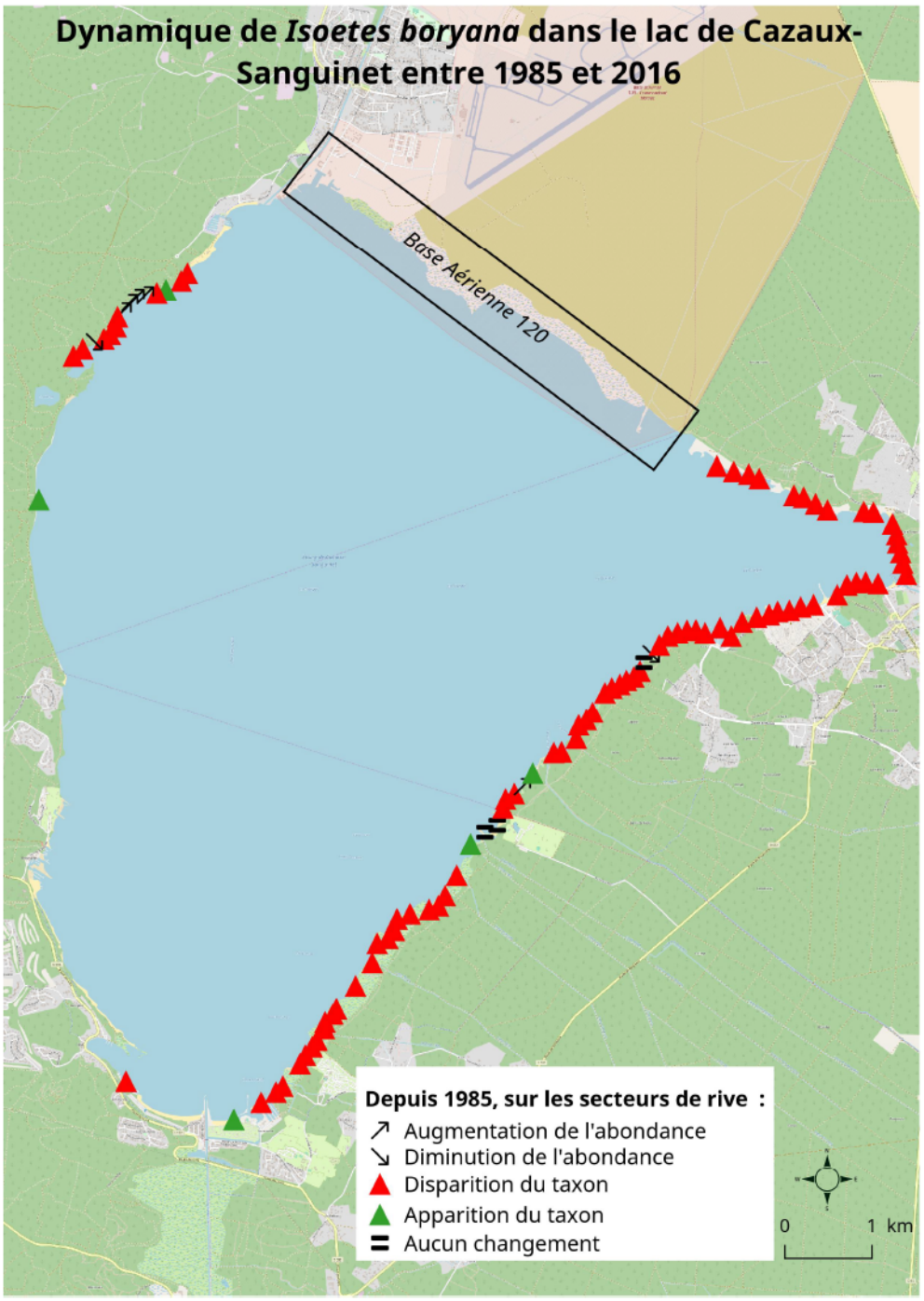
Distribution de *Littorella uniflora* dans le lac de Parentis-Biscarrosse en 1984, 1997, 2006 et 2016

Littorella uniflora



Annexe V

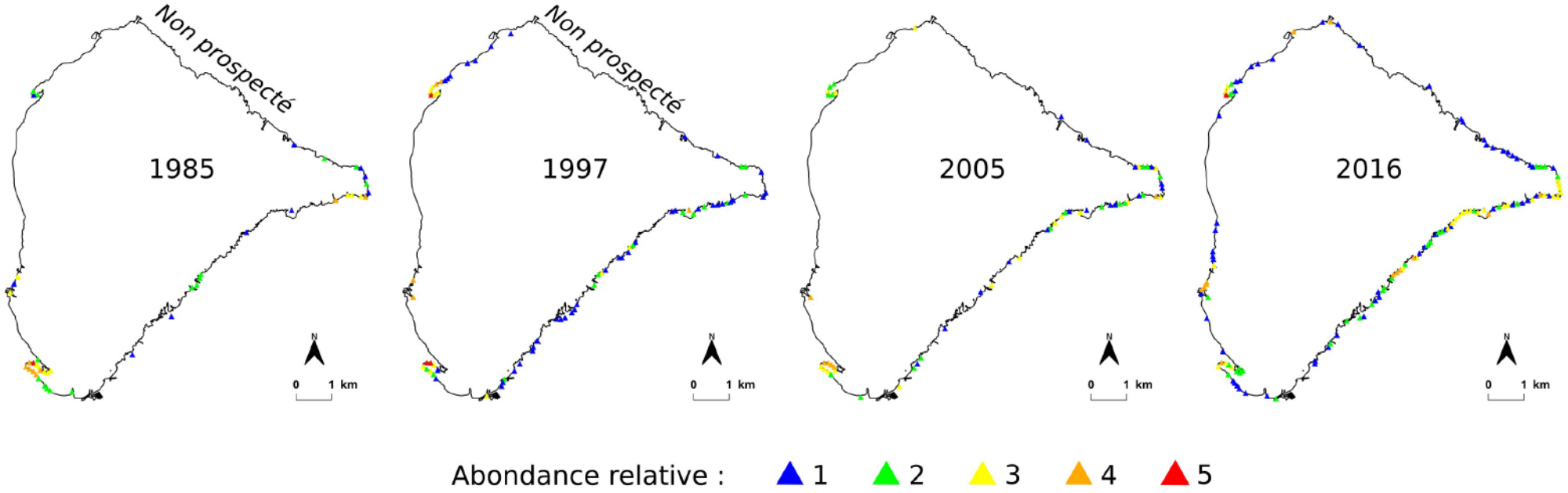
Dynamique de *Isoetes boryana* dans le lac de Cazaux-Sanguinet entre 1985 et 2016 (Base Aérienne 120 exclue)



Annexe W

Distribution de *Lagarosiphon major* dans le lac de Cazaux-Sanguinet en 1985, 1997, 2005 et 2016

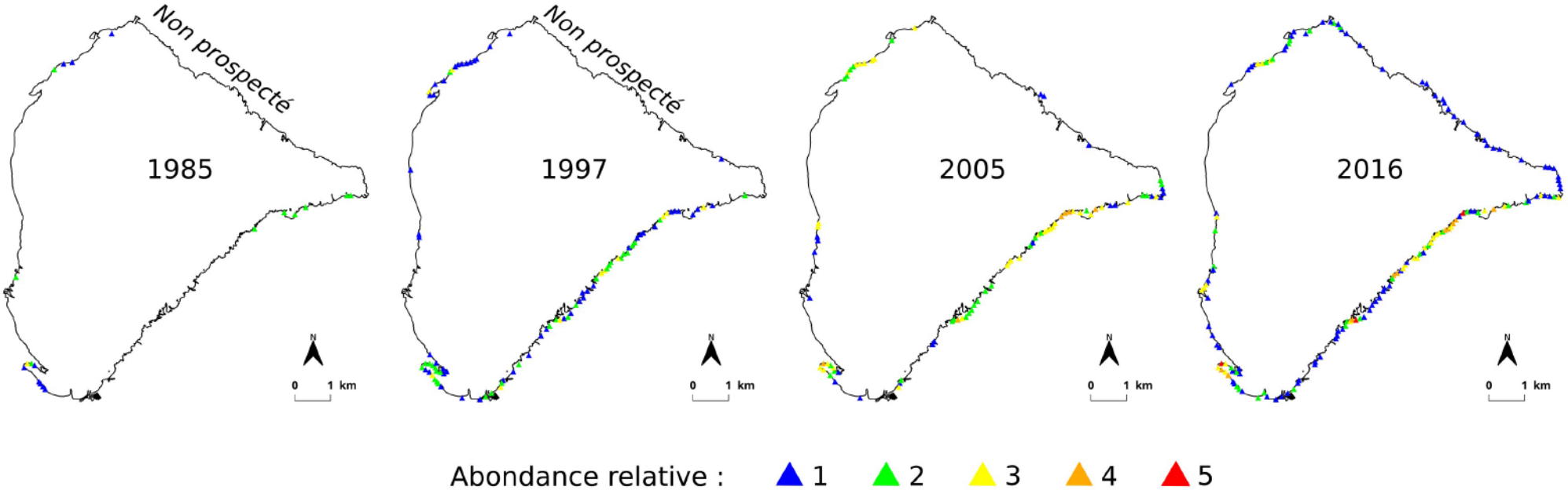
Lagarosiphon major



Annexe X

Distribution de *Ludwigia* spp. dans le lac de Cazaux-Sanguinet en 1985, 1997, 2005 et 2016

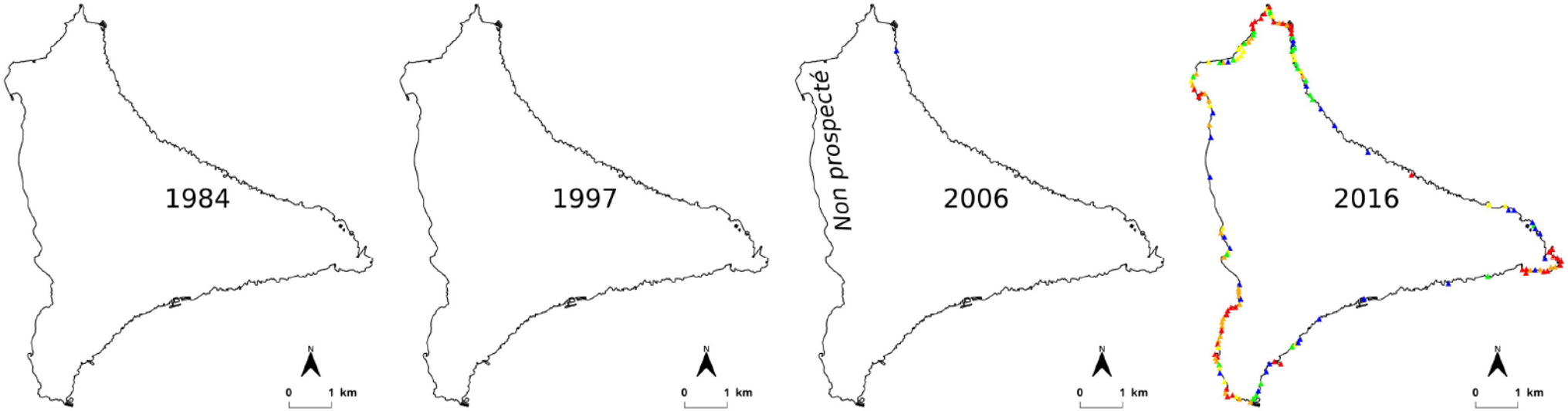
Ludwigia spp.



Annexe Y

Distribution de *Egeria densa* dans le lac de Parentis-Biscarrosse en 1984, 1997, 2006 et 2016

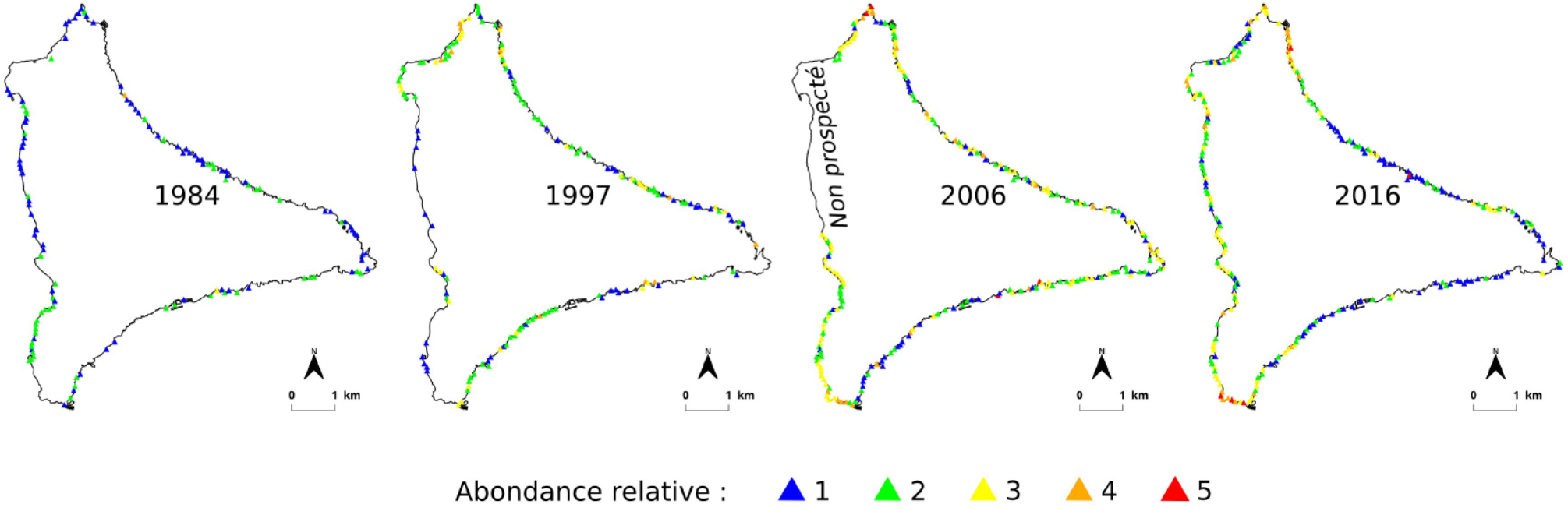
Egeria densa



Annexe Z

Distribution de *Lagarosiphon major* dans le lac de Parentis-Biscarrosse en 1984, 1997, 2006 et 2016

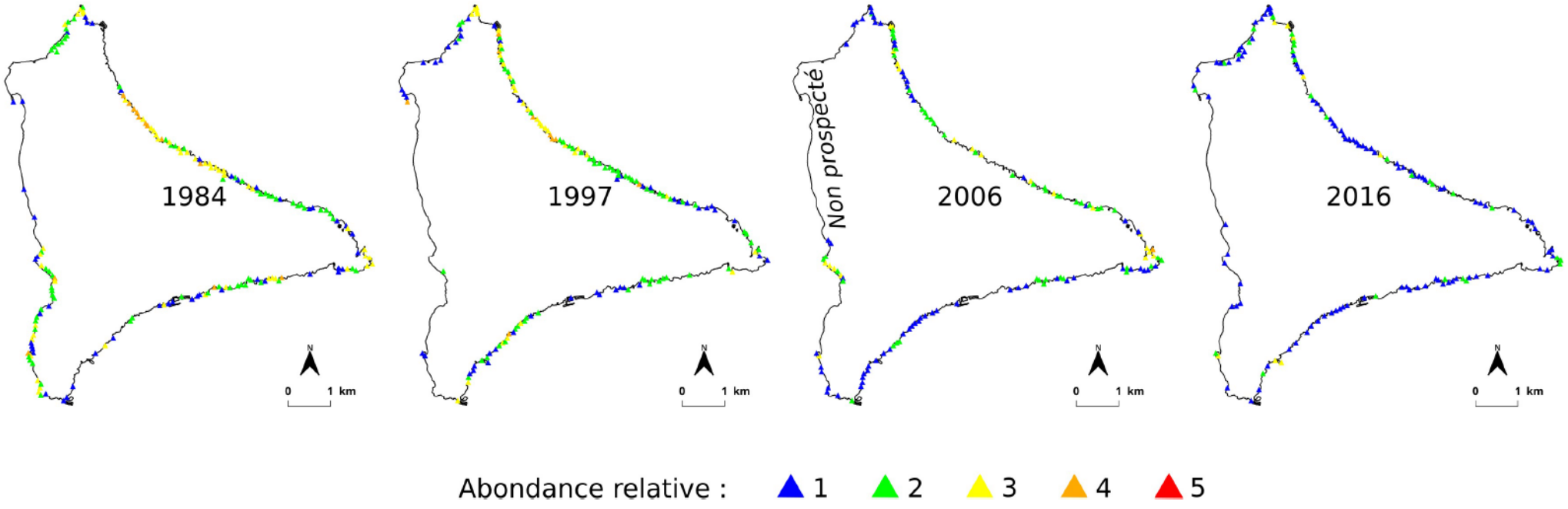
Lagarosiphon major



Annexe AA

Distribution de *Ludwigia* spp. dans le lac de Parentis-Biscarrosse en 1984, 1997, 2006 et 2016

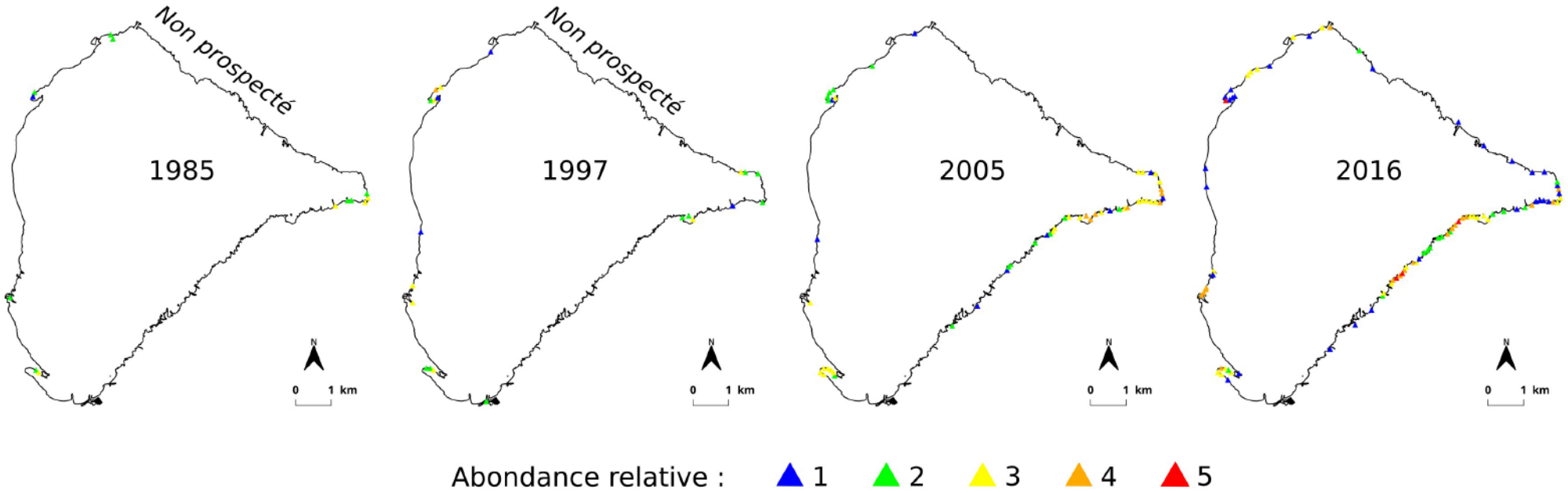
Ludwigia spp.



Annexe AB

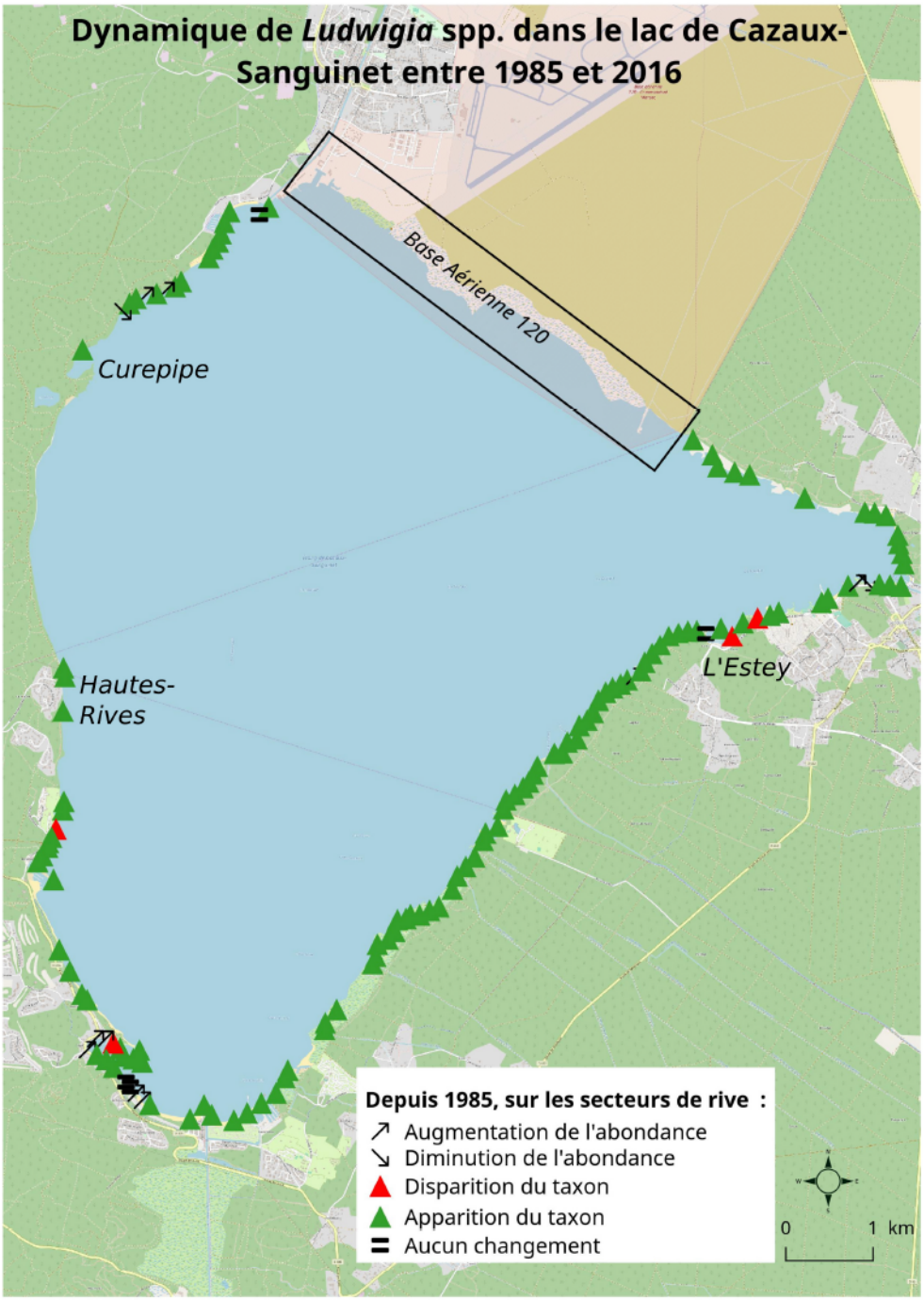
Distribution de *Sagittaria graminea* dans le lac de Cazaux-Sanguinet en 1985, 1997, 2005 et 2016

Sagittaria graminea



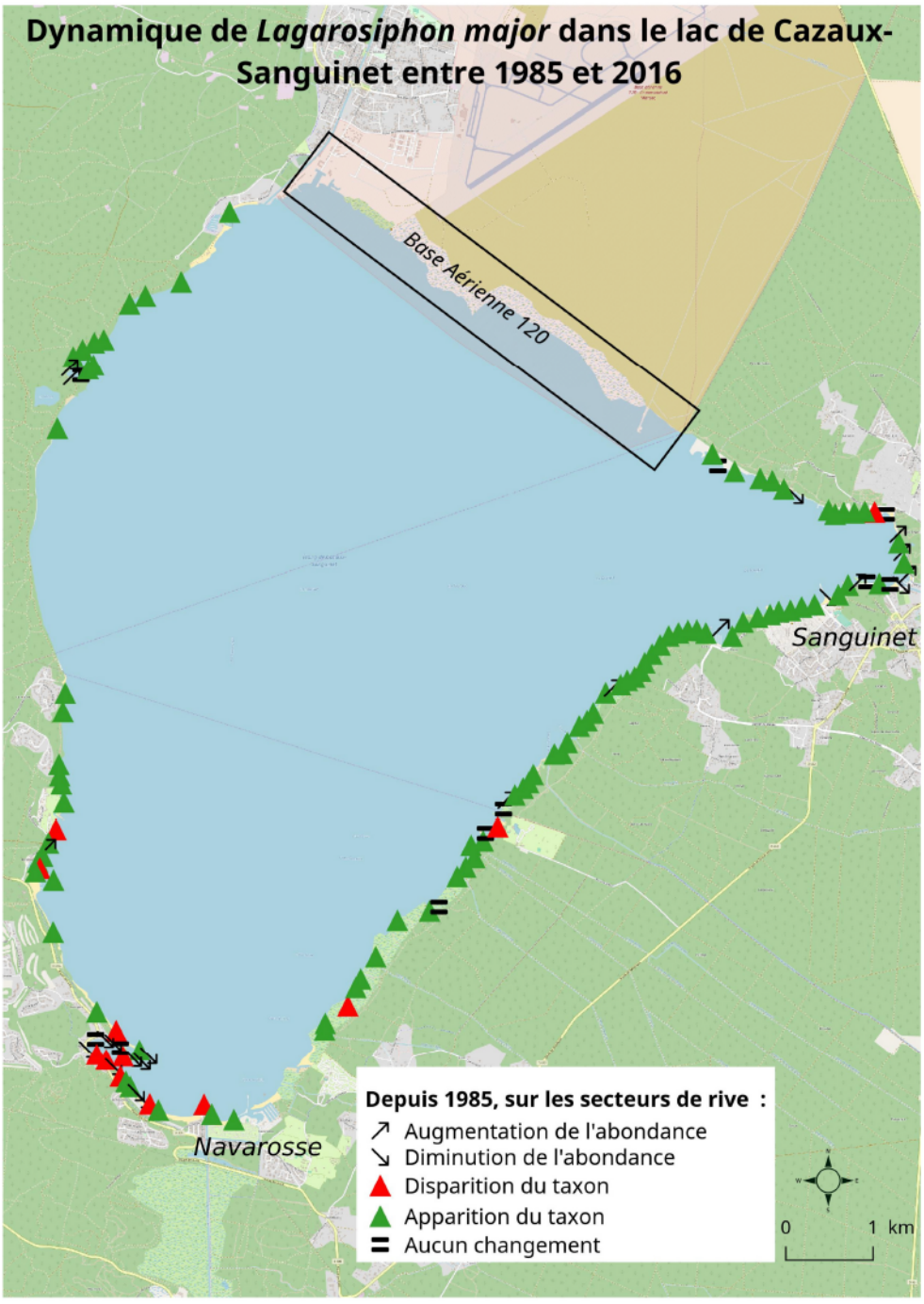
Annexe AC

Dynamique de *Ludwigia* spp. dans le lac de Parentis-Biscarrosse entre 1984 et 2016



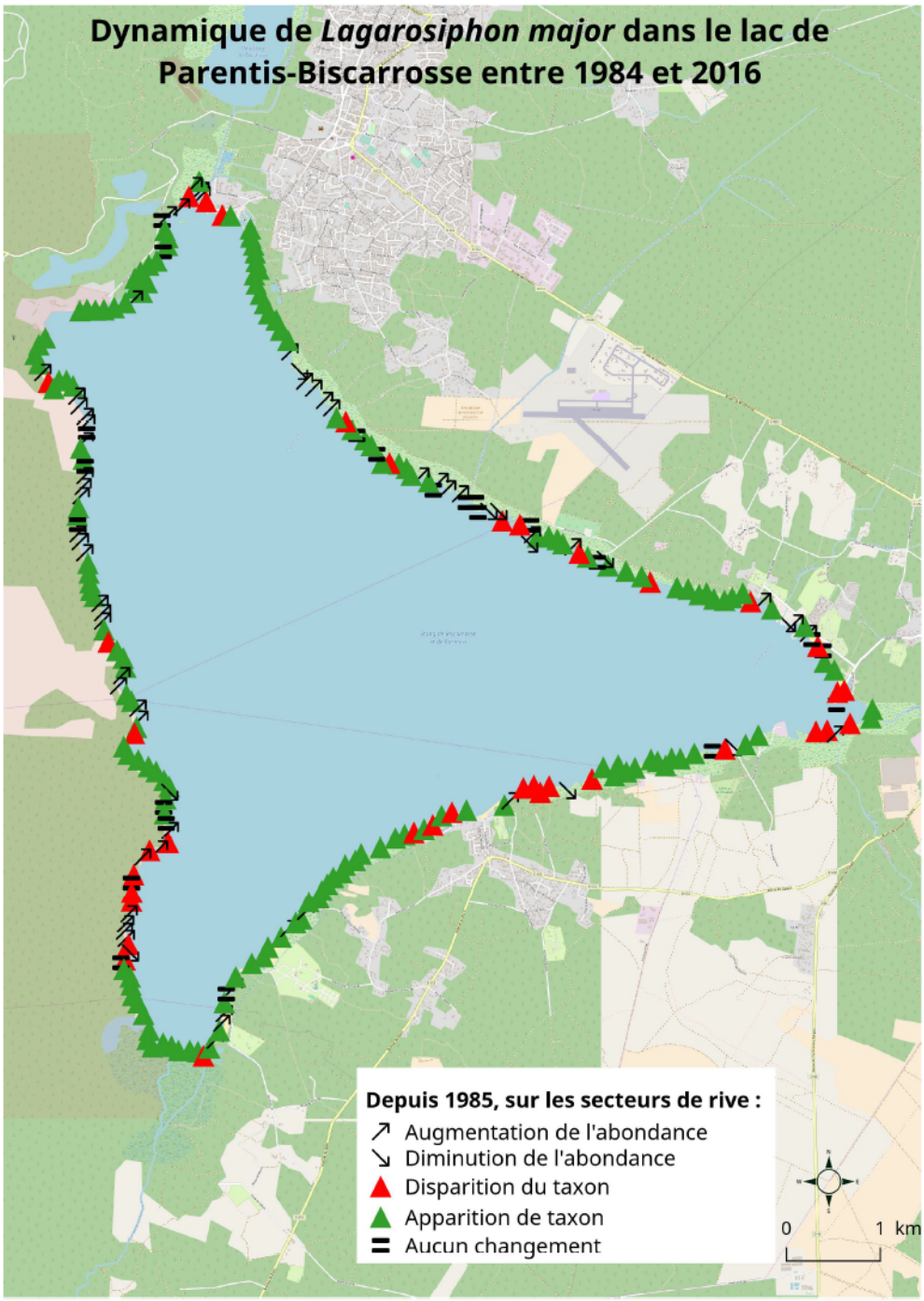
Annexe AD

Dynamique de *Lagarosiphon major* dans le lac de Cazaux-Sanguinet entre 1985 et 2016 (Base Aérienne 120 exclue)



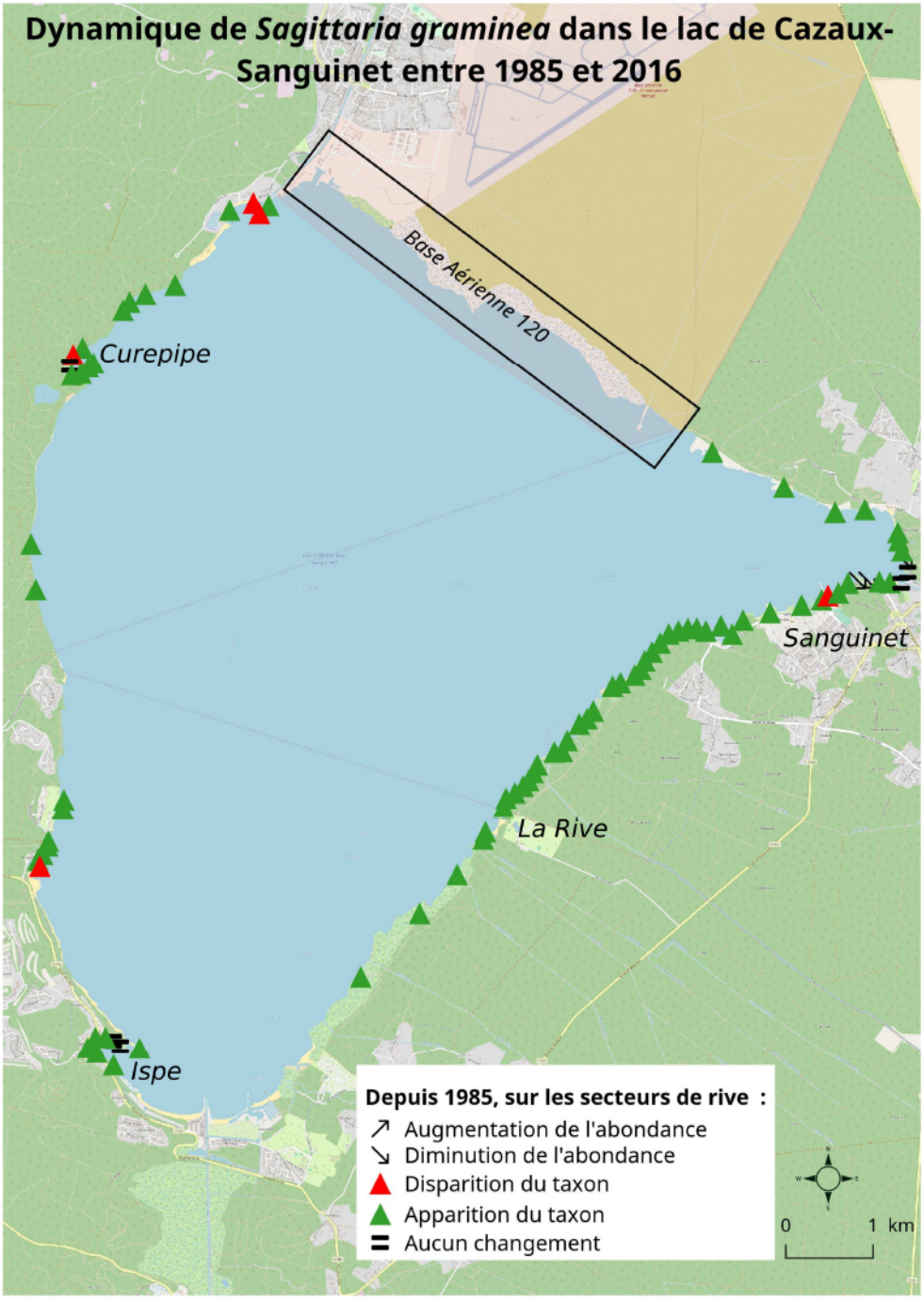
Annexe AE

Dynamique de *Lagarosiphon major* dans le lac de Parentis-Biscarrosse entre 1984 et 2016



Annexe AF

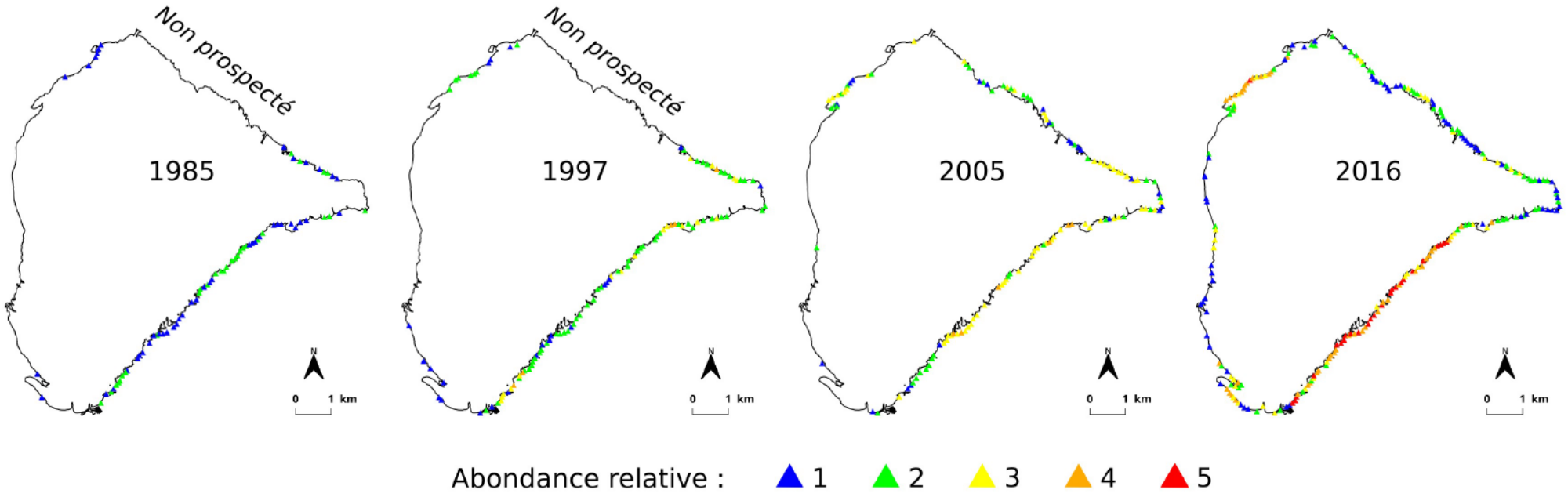
Dynamique de *Sagittaria graminea* dans le lac de Cazaux-Sanguinet entre 1985 et 2016 (Base Aérienne 120 exclue)



Annexe AG

Distribution de *Juncus bulbosus* dans le lac de Cazaux-Sanguinet en 1985, 1997, 2005 et 2016

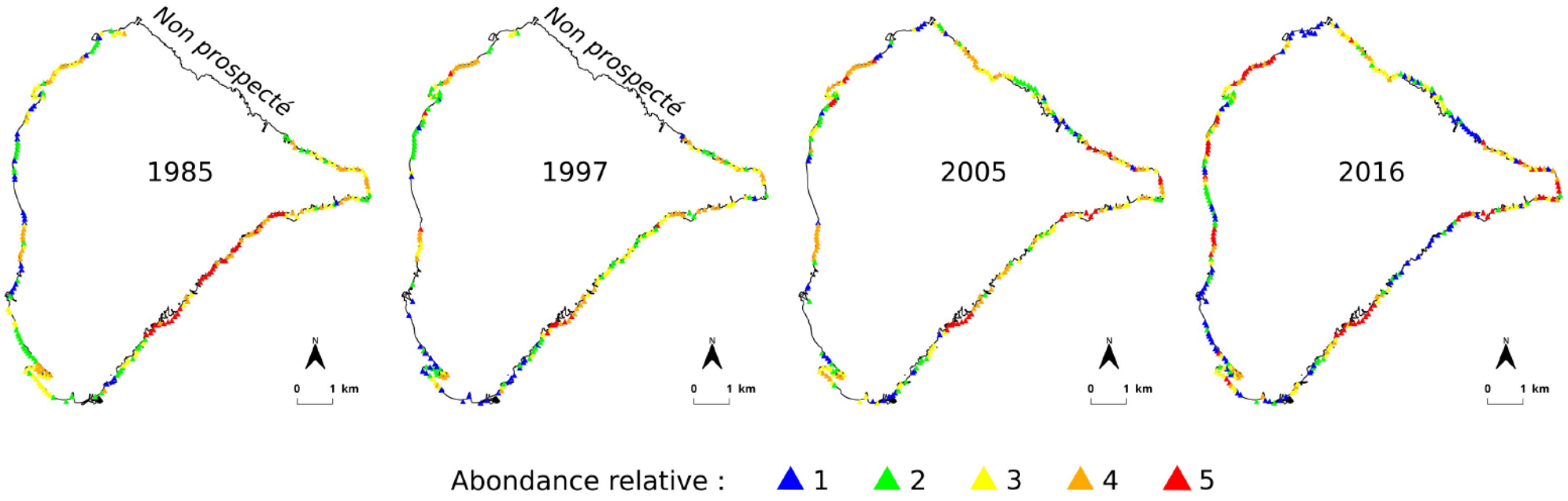
Juncus bulbosus



Annexe AH

Distribution de *Phragmites australis* dans le lac de Cazaux-Sanguinet en 1985, 1997, 2005 et 2016

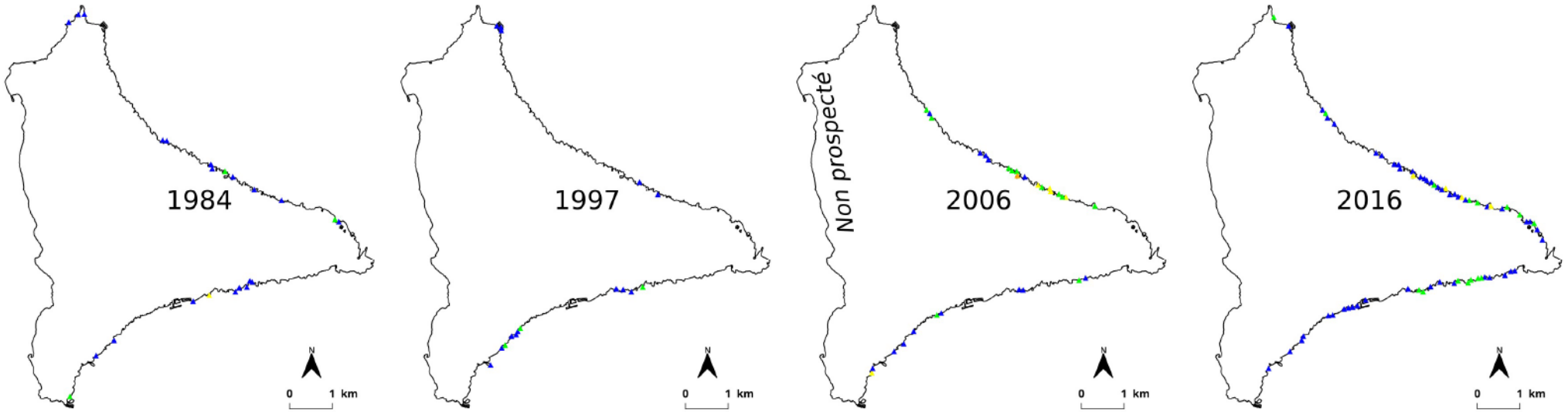
Phragmites australis



Annexe AI

Distribution de *Juncus bulbosus* dans le lac de Parentis-Biscarrosse en 1984, 1997, 2006 et 2016

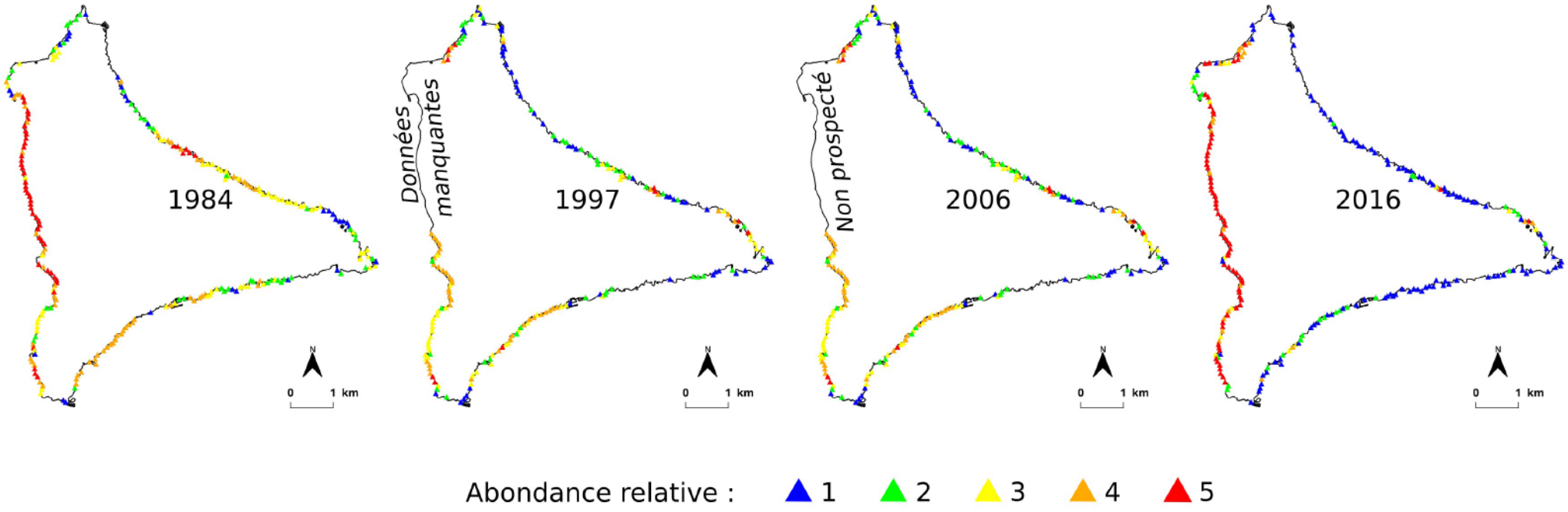
Juncus bulbosus



Annexe AJ

Distribution de *Phragmites australis* dans le lac de Parentis-Biscarrosse en 1984, 1997, 2006 et 2016

Phragmites australis



Annexe AK

Article : Dissolved gas and nutrient dynamics within an *Egeria densa* Planch. bed

Acta Botanica Gallica: Botany Letters, 2014
http://dx.doi.org/10.1080/12538078.2014.932703

Dissolved gas and nutrient dynamics within an *Egeria densa* Planch. bed

Cristina Ribaudo*, Vincent Bertrin and Alain Dutartre

EABX, Irstea Bordeaux, 50 avenue du Verdun - Gazinet, 33612 Cestas, France

Abstract: Submerged aquatic weeds may colonize freshwater shallow lakes by forming dense mats: when this occurs, their invasion interferes with human activities and generates several impacts on aquatic processes. In this paper, we present the preliminary results of an investigation concerning the dissolved gas and nutrient dynamics within a bed of *Egeria densa* Planch. in a bay of Lacanau Lake (southwestern France). Two 24-h cycles were carried out during summer and autumn 2013, for the measurement of dissolved oxygen (O_2), carbon dioxide (CO_2), methane (CH_4) and dissolved inorganic nitrogen (DIN). Our results show that *Egeria densa* seasonal dynamics might strongly influence the colonized area: during summer, steady levels of O_2 ($O_2 > 0.15$ mM) were coupled to the macrophyte photosynthetic activity, while during autumn respiration processes were mostly pronounced (0.02 mM < O_2 < 0.25 mM). High concentrations of CH_4 (0.6–53.9 μM) and CO_2 (0.03–0.83 mM) were measured within the bed during both sampling campaigns, that indicating a potential contribution to greenhouse gas emissions towards the atmosphere. This study suggests that a shallow environment colonized by an elevated biomass of submerged aquatic weeds is most likely subjected to water hypoxia and nutrient mobilization.

Keywords: hypoxia; exotic aquatic weeds; methane; carbon dioxide; greenhouse gas emissions; organic enrichment; shallow lake

*Corresponding author. Email: cristina.ribaudo@irstea.fr

Annexe AL

Article : Benthic production, respiration and methane oxidation in *Lobelia dortmanna* lawns

Hydrobiologia
DOI 10.1007/s10750-016-2848-x

Benthic production, respiration and methane oxidation in *Lobelia dortmanna* lawns

Cristina Ribaudo · Vincent Bertrin · Gwilherm Jan · Pierre Anschutz · Gwenaël Abril

Abstract Isoetid macrophytes such as *Lobelia dortmanna* and *Littorella uniflora* are engineering species with an extensive root system and high radial oxygen loss. Despite several studies on these macrophytes, the effect of their oxygenation on methane dynamics has never been investigated. In this study, we hypothesise that isoetids promote dissolved inorganic carbon fixation and methane oxidation in sandy sediments. Our whole-ecosystem approach study lasted 2 years (2013–2014) on two oligo-mesotrophic shallow lakes. Benthic chamber incubations confirmed that, as a result of primary production and methanotrophy, isoetid lawns had consistently lower benthic carbon fluxes than bare sediments. On a daily basis, vegetated areas acted as a carbon sink (-0.7 ± 0.4 g C m^{-2} - $days^{-1}$, as DIC + CH_4), whereas bare sediments acted as a net source (0.6 ± 0.5 g C m^{-2} $days^{-1}$, as DIC + CH_4). Photosynthetic quotients of <1 indicated that photosynthetically produced oxygen was not released into the water column, but accumulated in leaf lacunae or was transferred to the rhizosphere, that contributing to the alteration of net benthic fluxes at the sediment–water interface. This preliminary study highlights the necessity of further investigating the role that isoetids play in mitigating greenhouse gas emissions from temperate shallow lakes.

Keywords Submerged aquatic vegetation · Isoetid · Radial oxygen loss · Shallow lakes · Greenhouse gas emissions · Net ecosystem metabolism

C. Ribaudo (✉) · V. Bertrin · G. Jan
Irstea, UR EABX - 50 avenue de Verdun, 33612 Cestas, France
e-mail: cristina.ribaudo@irstea.fr

C. Ribaudo · P. Anschutz · G. Abril
Université de Bordeaux, CNRS UMR 5805 Environnements et Paléoenvironnements Océaniques et Continentaux (EPOC), 33405 Talence, France

Annexe AM

Valorisation scientifique et technique

Publications scientifiques

Bertrin, V., Boutry, S., Alard, D., Haury, J., Jan, G., Moreira, S., Ribaudo, C., 2018. Prediction of macrophyte distribution : The role of natural versus anthropogenic physical disturbances. *Applied Vegetation Science* 21.3, p. 395-410

Ribaudo, C., Tison-Rosebery, J., Buquet, D., Jan, G., Jamoneau, A., Abril, G., Anschutz, P., Bertrin, V., 2018. Quantifying nutrient regeneration and carbon fixation by invasive aquatic plants in an oligo-mesotrophic shallow lake. *Frontiers in Plant Science* **(accepté)**

Bertrin, V., Boutry, S., Jan, G., Ducasse, G., Grigoletto, F., Ribaudo, C., 2017. Effects of wind-induced sediment resuspension on distribution and morphological traits of aquatic weeds in shallow lakes. *Journal of Limnology*, 76, p. 84–96

Ribaudo, C., Bertrin, V., Jan, G., Anschutz, P., Abril, G., 2017. Benthic production, respiration and methane oxidation in Lobelia dortmanna lawns. *Hydrobiologia*, 784, p. 21–34

Chauvin, C., Bertrin, V., Boutry, S., Feret, T., Loriot, S., Dutartre, A., 2014. Des méthodes basées sur les peuplements de macrophytes pour évaluer l'état écologique des milieux aquatiques. *Sciences Eaux et Territoires*, n° 15, p. 54–59

Kolada, A., Willby, N., Dudley, B., Noges, P., Sondergaard, M., Hellsten, S., Mjelde, M., Penning, E., Van Geest, G., Bertrin, V., Ecke, F., Maemets, H., Karus, K., 2014. The applicability of macrophyte compositional metrics for assessing eutrophication in European lakes. *Ecological Indicators*, 45, p. 407–415

Ribaudo, C., Bertrin, V., Dutartre, A., 2014. Dissolved gas and nutrient dynamics within an Egeria densa Planch. bed. *Botany Letters*, 161.3, p. 233–241

Bertrin, V., Boutry, S, Dutartre, A., Lambert, E., 2013. Communautés de Characées des lacs médocains (Sud-Ouest de la France). Eléments d'écologie et de distribution. Botany Letters, 160, p. 131–140

Rapports d'études

Bertrin, V., Dutartre, A., Boutry, S., Moreira, S., Arthaud, F., Chauvin, C., Legeay, L., Martinet, F., Miceli, J., Simon, J., 2017. Guide d'application T90-728 : aide à l'application de la norme XP T90-328 :2010. 50 p.

Ribaudo, C., Jan, G., Bertrin, V., 2016. Distribution spatiale des herbiers d'hydrophytes exotiques dans les grands lacs aquitains. 35 p.

Ribaudo, C., Jan, G., Bertrin, V., 2015. Interactions entre macrophytes et qualité de l'eau : le cas des isoétides et des exotiques dans les lacs aquitains. 40 p.

Dutartre, A., Bertrin, V., Jan, G., Labrousse, B., Lagrola, M., Laplace-Treyture, C., Mazzella, N., Moreira, S., 2014. Système d'évaluation de la qualité (SEQ) Plans d'eau littoraux landais (2009-2010) : Synthèse globale des résultats. 120 p. Pall, K., Bertrin, V., Buzzi, F., Boutry, S.,

Dutartre, A., Germ, M., Oggioni, A., Schaumburg, J., Urbanic, G., Poikane, S., 2014. Water Framework Directive Intercalibration Technical Report : Alpine Lake Macrophyte ecological assessment methods. Publications Office of the European Union, Luxembourg, LUX, Scientific and Technical Research series, 128 p.

Portielje, R., Bertrin, V., Denys, L., Grinberga, L., Karottki, I., Kolada, A., Krasovskiene, J., Leipute, G., Maemets H., Ott, I., Phillips, G., Pot, R., Schaumburg, J., Schranz, C., Soszka, H., Stelzer, D., Sondergaard, M., Willby, N., Poikane, S., 2014. Water Framework Directive Intercalibration Technical Report : Central Baltic Lake Macrophyte ecological assessment methods. Publications Office of the European Union, Luxembourg, LUX, Scientific and Technical Research series, 131 p.

Reyjol, Y., Spyratos, V., Basilico, L, Archaimbault, V., Argillier, C., Bertrin, V., Boutry, S., Chauvin, C., Delaigue, O., Delmas, F., Dutartre, A., Gevrey, M., Laplace-Treyture, C., Menay, M., Morin, S., Pont, D., Tison Rosebery, J., Usseglio-Poletera, P., Mondy, C., Bouchez, A., Caquet, T., Rimet, F., Roucaute, M., Monnier, O., Stroffek, S., Genin, B., 2013. Bioindication : des outils pour évaluer l'état écologique des milieux aquatiques - Perspectives en vue du 2e cycle DCE - Eaux de surface continentales. Onema, France, 56 p.

Séminaires, colloques nationaux et internationaux

Bertrin, V., Quenault, F., Pickhahn, L., Bourguetou, G., 2017. Ecological status, functioning and management of Aquitaine great lakes (SW France). European congress on ecological status and enhancement od lowland lakes. 8-10/02/2017, Bouaye, FRA.

Bertrin, V., Boutry, S., Dutartre, A., Laplace-Treyture, C., Ribaudo, C., 2015. Les écosystèmes lacustres, dynamique naturelle au long cours et interactions avec les activités humaines. Séminaire du Conseil scientifique du comité de bassin Adour-Garonne, 09/06/2015, Toulouse, FRA.

Ribaudo, C., Jan, G., Eon, M., Bertrin, V., 2017. Dynamiques et bilan du carbone et des nutriments dans les herbiers d'hydrophytes exotiques du lac de Lacanau. 40 p. Ribaudo, C. , Rosebery, J., Bertrin, V., 2017. Aquatic weeds as ecosystem engineers of shallow lakes. Functional Ecology and Environment, 11-12/07/2017, Toulouse, FRA.

Bertrin, V., Boutry, S., Ribaudo, C., Alard, D., Haury, J., 2015. Effects of hydromorphological conditions on macrophytes in French shallow lakes. 14th International Symposium on Aquatic Plants, 16-19/09/2015, Edinburgh, SCO.

Jamoneau, A., Bertrin, V., Moreira, S., Laplace-Treyture, C., Jan, G., Dutartre, A., 2015. Temporal dynamic of macrophyte communities in shallow lake ecosystems : 30 years of vegetation survey. Aquatic Biodiversity and Ecosystems - Evolution, interactions and global change, 30/08-04/09/2015, Liverpool, GBR.

Jamoneau, A., Bertrin, V., Moreira, S., Laplace-Treyture, C., Jan, G., Dutartre, A., 2015. 30 years of vegetation survey in shallow-lake ecosystems : dynamics of macrophytes communities. International Association of Vegetation Science, 58th symposium, 19-24/07/2015, Brno, CZE.

Ribaudo, C., Dutartre, A., Abril, G., Anschutz, P., Bertrin, V., 2015. Carbon fixation and emission within dense aquatic weed mats of a temperate shallow lake. 14th International Symposium on Aquatic Plants, 16-19/09/2015, Edinburgh, GBR.

Ribaudo, C., Bertrin, V., Boutry, S., Lambert, E., 2015. Ecology and distribution of Characeae

communities in Lobelia lakes of South-West France. 20th Meeting of the Group of European Charophytologists (GEC), 02-04/07/2015, Genève, CHE.

Bertrin, V., Ribaudo, C., Boutry, S., Jan, G., Moreira, S., Dutartre, A., 2014. Recherches appliquées à la gestion : les macrophytes exotiques envahissants des lacs et étangs du littoral aquitain. Forum COTE 2014 - Vivre avec des invasions biologiques ? 19/09/2014, Bordeaux, FRA.

Ribaudo, C., Bertrin, V., Abril, G., Anschutz, P., Dutartre, A., 2014. In situ oxygen and methane benthic fluxes measurements within isoetids meadows. Joint Aquatic Science Meeting, 18-23/05/2014, Portland, USA.

Ribaudo, C., Ducasse, G., Grigoletto, F., Jan, G., Chabanne, J., Bertrin, V., Dutartre, A., Abril, G., Anschutz, P., 2014. Influence des hydrophytes envahissantes sur la biogéochimie des lacs peu profonds. Séminaire scientifique LabEx COTE, 10/07/2014, Bordeaux, FRA.

Bertrin, V., Boutry, S., Dutartre, A., Jan, G., Moreira, S., 2013. Structure et organisation spatiale des communautés de macrophytes aquatiques des lacs du littoral Aquitain. Colloque Macrophytes !, 28-30/05/2013, Pessac, FRA.

Dutartre, A., Rebillard, J.P., Seveno, G., Bertrin, V., 2013. Chronique des investigations sur les macrophytes et leurs communautés dans le bassin Adour-Garonne. Colloque Macrophytes !, 28-30/05/2013, Pessac, FRA.