



Approche multi-taxonomique des communautés aquatiques dans le lac de Lacanau

Aurélien Jamoneau, Vincent Bertrin, Brigitte Delest, Mélissa Eon, Kewin Gery,
Gwilherm Jan, Christophe Laplace-Treytore, Nicolas Mazzella, Aurélie Moreira,
Sylvia Moreira, et al.

► To cite this version:

Aurélien Jamoneau, Vincent Bertrin, Brigitte Delest, Mélissa Eon, Kewin Gery, et al.. Approche multi-taxonomique des communautés aquatiques dans le lac de Lacanau. [Rapport de recherche] Irstea. 2019, pp.167. <hal-02609713>

HAL Id: hal-02609713

<https://hal.inrae.fr/hal-02609713v1>

Submitted on 2 Mar 2021

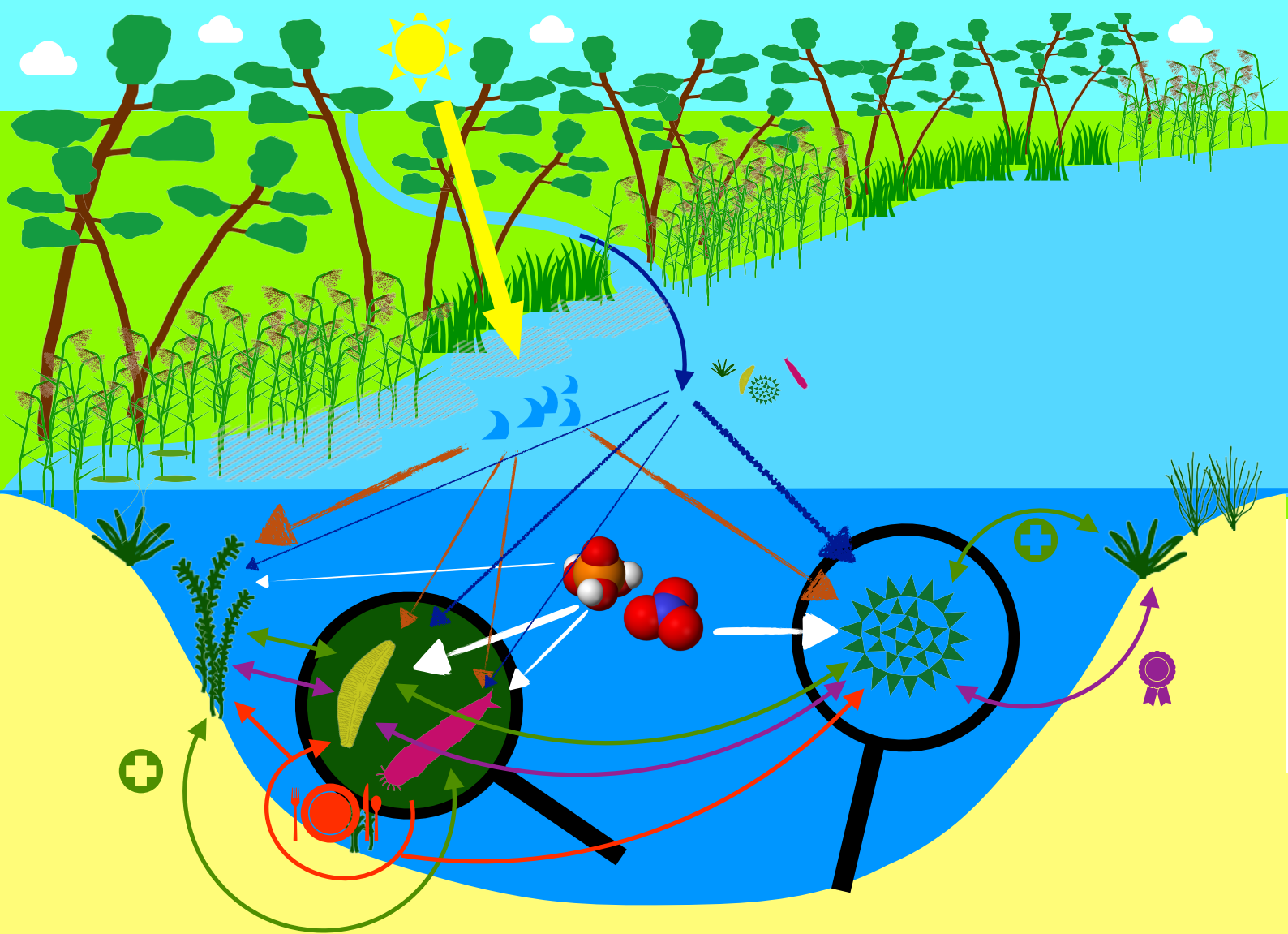
HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

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

Approche multi-taxonomique des communautés aquatiques dans le lac de Lacanau



Aurélien Jamoneau, Vincent Bertrin, Brigitte Delest, Mélissa Eon, Kewin Gery, Gwilherm Jan, Christophe Laplace-Treytore, Nicolas Mazzella, Aurélie Moreira, Sylvia Moreira, Soizic Morin, Julie Neury-Ormanni, Cristina Ribaud, Jacky Vedrenne et Juliette Rosebery.



IRSTEA - Centre de Bordeaux

Equipe Ecologie des communautés végétales
aquatiques et impact des pressions multiples
(ECOVEA)

Unité Ecosystèmes Aquatiques et Changements
Globaux (EABX)

50 avenue de Verdun

33612 Cestas Cedex



Cette étude a été réalisée avec le soutien financier de l'agence de l'eau Adour-Garonne, le soutien moral du Syndicat Intercommunal d'Aménagement des Eaux du Bassin Versant et Etangs du Littoral Girondin (SIAEBVELG) et le soutien technique de terrain de Claire Assailly, Thibault Leboucher et Louise Percaille.

Jamoneau, A., Bertrin, V., Delest, B., Eon, M., Gery, K., Jan, G., Laplace-Treytore, C., Mazzella, N., Moreira, A., Moreira, S., Morin, S., Neury-Ormanni, J., Ribaud, C., Vedrenne, J. et Tison-Rosebery, J. **2019**. Approche multitaxonomique des communautés aquatiques dans le lac de Lacanau. *Irstea, Groupement de Bordeaux, Unité de recherche Ecosystèmes Aquatiques et Changements Globaux (EABX)*. Rapport d'étude.

Résumé

Dans les écosystèmes lacustres, les différents maillons biologiques sont souvent étudiés via le réseau trophique de l'écosystème ou alors de manière complètement indépendante. La réponse des communautés aux différents facteurs abiotiques est alors le principal objectif de ces études mais les interactions biotiques sont très rarement considérées dans l'analyse des assemblages d'espèces. C'est l'objectif de cette étude qui vise à étudier de manière synchrone différents taxons biologiques au sein du lac de Lacanau. Plus précisément, l'influence de la saison, de la variabilité spatiale, de la physico-chimie de l'eau et des facteurs physiques (e.g. vent, pente) seront testés sur les communautés de macrophytes, de phytoplancton, de diatomées épiphytes et sur la micro-méiofaune épiphyte. L'objectif est également de construire des modèles d'interaction entre ces différentes communautés biologiques et les paramètres environnementaux mesurés. Parallèlement, un autre objectif est aussi de dresser pour la première fois la liste des taxons de la micro-méiofaune présent dans le lac de Lacanau. Nous avons pour ceci étudié 6 stations réparties autour de ce lac et échantillonné pendant les 4 saisons. Des quadrats fixes (24 par stations) ont été placés pour quantifier la composition en macrophytes et la biomasse phytoplanctonique. Des prélèvements d'eaux (3 par stations) ont été effectués sur chaque station pour mesurer la composition de plus de 20 paramètres physico-chimiques. Cinq espèces de macrophytes ont également été prélevées sur chaque station afin de quantifier la composition et la biomasse de la flore et de la faune épiphyte. Les résultats ont montré une forte variation saisonnière de la composition physico-chimique de l'eau. Les différents taxons ne montrent pas une réponse synchrone au cours du temps, et au sein de chaque groupe taxonomique, la réponse de la diversité et de la biomasse est elle aussi rarement similaire au cours du temps. Les organismes microscopiques se révèlent être fortement dépendants des variations saisonnières mais il est difficile déconvoluer la part lié aux paramètres physico-chimiques de celle lié à la succession saisonnière. Les macrophytes apparaissent en revanche être peu influencés par les paramètres physico-chimiques/saison (à l'exception de leur biomasse) mais dépendent surtout des conditions hydrodynamiques et hydromorphologiques. Les facteurs physiques se révèlent être particulièrement structurants pour la diversité et la biomasse phytoplanctonique. La nature et l'architecture de la plante hôte semble aussi jouer un rôle majeur sur la diversité et la biomasse de la faune et de la flore épiphyte. Des processus de compétition avec les macrophytes semblent structurer la communauté phytoplanctonique et la micro-méiofaune apparaît être particulièrement dépendante des fluctuations de la micro-flore épiphyte. L'ensemble de ces processus sont modélisés dans les modèles globaux qui permettent de synthétiser et de mieux tester l'influence relative des facteurs chimiques saisonniers, physiques et biologiques. Cette étude, essentiellement fondamentale, apporte des connaissances nouvelles sur le fonctionnement des communautés biologiques au sein du lac de Lacanau et permet de mieux comprendre son fonctionnement et son organisation. Elle offre cependant quelques perspectives de gestion mais nécessite aussi des études complémentaires pour mieux comprendre les principaux mécanismes structurant les communautés biologiques.

Abstract

In lake ecosystems, biological taxa are usually studied either through trophic relationships (without considering environmental factors) or distinctly for each taxonomical group. In the last case, studying the response of communities to environmental abiotic factors is usually the main objective and biotic interactions are therefore rarely considered. This is the objective of the present study which aims to investigate, synchronously, the response of different biological taxa in the Lacanau's lake (South-West of France) to abiotic and biotic factors. More precisely, the effect of season, spatial variation, physico-chemical parameters and physical factors (e.g. wind, slope) on macrophytes, phytoplankton, epiphytic diatoms and micro-meiofauna communities and biomass will be tested. The aim is also to construct global models of the ecosystem to determine the relative effect of environmental factors and biotic relationships. At the same time, another goal is to investigate, for the first time, epiphytic micro-meiofauna taxa living in Lacanau's lake. We thus studied 6 stations located around the littoral shoreline that were sampled during the four temperate seasons. Permanent plots (24 per station) were installed to study macrophyte composition and phytoplankton biomass. Water samples were taken (3 per station) and water composition was analyzed through more than 20 parameters. Five macrophytes species were also sampled in each station to measure the composition and biomass of the epiphytic flora and fauna. Results revealed a strong seasonal variation of water composition. Taxa did not exhibit a synchronic response through time and, within taxa group, we often evidenced different variation of diversity and biomass with time. Microscopic organisms appeared to be strongly dependent of seasonal variation but it was almost impossible to separate the influence of physico-chemical parameters from those of seasonal succession. Weak influence of physico-chemical parameters on macrophytes communities was found (except for biomass) but these communities strongly depends on hydrodynamical and hydromorphological conditions. Physical factors also appeared to strongly impact phytoplankton diversity and biomass. Nature and architecture of plant host was found to greatly influence the biomass and diversity of diatoms and micro-meiofauna epiphytic communities. Considering biotic relationships, competition processes with macrophytes species seems to structure phytoplankton communities and the micro-meiofauna biomass and diversity appeared to be controlled by epiphytic diatoms. All these processes were correctly modeled in final models which allowed to test the relative influence of chemical, physical and biological factors. This fundamental study bring better knowledge on processes patterning biological communities in the Lacanau's lake and also contribute to a better understanding of the whole functioning of this lacustrine ecosystem. Some scientific and management perspectives were drawn from these results, but supplementary studies are still needed to better understand mechanisms patterning these biological communities.

Sommaire

1	Introduction	1
2	Matériels et Méthodes	3
2.1	Site et stations d'étude	3
2.2	Relevés physico-chimiques	3
2.3	Relevés phytoplanctoniques	5
2.4	Relevés macrophytes	5
2.5	Relevés de la flore et de la faune épiphytes	7
2.5.1	Méthode de prélèvement	7
2.5.2	Mesure de la biomasse et de la surface des macrophytes	8
2.5.3	Identification et quantification de la flore épiphyte	8
2.5.4	Détermination et dénombrement de la faune épiphyte	9
2.5.5	Estimation de l'indice d'autotrophie	9
3	Les facteurs abiotiques	11
3.1	Introduction	11
3.2	Matériels & Méthodes	12
3.2.1	Les données physico-chimiques	12
3.2.2	Analyses des données	12
3.2.3	Les données météorologiques et hydromorphologiques	12
3.3	Résultats	12
3.3.1	Variation des paramètres physico-chimiques	12
3.3.2	La fraction biodisponible du phosphore	13
3.3.3	Variation de la température	13
3.3.4	Données météorologiques et hydromorphologiques	13
3.4	Discussion	22
4	Macrophytes	26
4.1	Introduction	26
4.2	Matériels et Méthodes	27
4.2.1	Les mesures de diversité	27
4.2.2	Variation de la diversité en fonction des variables abiotiques	27
4.2.3	Estimation et variation de la biomasse des espèces les plus fréquentes	28
4.2.3.1	Liens entre la biomasse et la hauteur totale des individus	28
4.2.3.2	Variation des traits d'histoire de vie des plantes	28
4.2.3.3	Variation de la biomasse en fonction des saisons, des stations et des zones de profondeur	29
4.3	Résultats	30
4.3.1	Les indices/mesures de diversité	31

4.3.2	La composition spécifique	31
4.3.3	La biomasse des espèces les plus fréquentes / abondantes	34
4.3.3.1	Liens entre la biomasse et la hauteur totale des individus	34
4.3.3.2	Variation des traits d'histoire de vie des plantes	34
4.3.3.3	Variation de la biomasse en fonction des saisons, des stations et des zones de profondeur	36
4.4	Discussion	39
5	Le phytoplancton	48
5.1	Introduction	48
5.2	Matériels & Méthodes	49
5.2.1	Analyse de la distribution des principaux groupes algaux	49
5.2.2	Analyse de la structure de la diversité phytoplanctonique	49
5.2.3	Effet de la composition en macrophytes sur la diversité phytoplanctonique	50
5.2.3.1	Variation de biomasse algale en fonction de la composition des macrophytes	50
5.2.3.2	Influence de la composition des macrophytes sur la composition phytoplanctonique	50
5.2.3.3	Evaluation des interactions entre les espèces de macrophytes et de phytoplancton	50
5.3	Résultats	51
5.3.1	Distribution des principaux groupes algaux	51
5.3.2	La structure de la diversité	53
5.3.3	Relations entre la composition du phytoplancton et des macrophytes	55
5.3.3.1	Variation de la biomasse du phytoplancton en fonction de la composition en macrophytes	55
5.3.3.2	Influence de la composition des macrophytes sur la composition phytoplanctonique	58
5.3.3.3	Evaluation des interactions entre les espèces de macrophytes et de phytoplancton	58
5.4	Discussion	61
6	Flore épiphyte	66
6.1	Introduction	66
6.2	Matériels et Méthodes	67
6.2.1	Variation de la quantité de biomasse algale	67
6.2.2	Variation de la survie et de la densité	68
6.2.3	Variation de la diversité taxonomique	69
6.2.4	La composition taxonomique	69
6.2.5	Relations entre la composition du phytoplancton et la diversité du phytobenthos	70
6.3	Résultats	71
6.3.1	Variation de la quantité de biomasse algale	71
6.3.2	Variation de la survie et de la densité	73
6.3.3	Variation de la diversité taxonomique	73
6.3.4	La composition taxonomique	76
6.3.5	Relations entre la composition planctonique et benthique	77
6.4	Discussion	83
7	La micro-méiofaune	89
7.1	Introduction	89
7.2	Matériels & Méthodes	90
7.2.1	Variation de la masse de matière organique épiphyte	90
7.2.2	Quantification de l'hétérotrophie	90
7.2.3	Structure de la diversité	91
7.2.4	Réseau trophique avec les diatomées épiphytes	92

7.3	Résultats	92
7.3.1	Variation de la masse de matière organique épiphyte	92
7.3.2	Quantification de l'hétérotrophie	92
7.3.3	Structure de la diversité	93
7.3.4	Structure du réseau trophique	102
7.4	Discussion	106
8	Synthèse et fonctionnement global du lac de Lacanau	113
8.1	Introduction	113
8.2	Matériels et Méthodes	114
8.2.1	Construction du modèle <i>a priori</i>	114
8.2.2	Variables utilisées pour la modélisation	115
8.2.3	Modélisation et validation des modèles	119
8.3	Résultats	119
8.4	Discussion	120
9	Conclusions, applications et perspectives	127
10	Références	130
11	Annexes	144
11.1	Annexe : Coordonnées GPS des points d'échantillonnage permanents utilisés (WGS84, EPSG:4326).	145
11.2	Annexe : Codes des espèces de phytoplancton identifiées et noms scientifiques correspondants.	147
11.3	Annexe : Codes des espèces de diatomées identifiées et noms scientifiques correspondants.	153

Chapitre 1

Introduction

Les écosystèmes aquatiques sont reconnus comme les milieux les plus menacés par les activités humaines (Dudgeon *et al.*, 2006; Reid *et al.*, 2018) et constituent un enjeu majeur pour les politiques publiques. En conséquence, de nombreux indicateurs ont été développés au cours des dernières années pour caractériser l'état écologique de ces milieux (Afnor, 2007; Haury *et al.*, 2006; Laplace-Treytore & Feret, 2016). Parmi ces indicateurs, une place importante est occupée par les maillons végétaux : phytoplancton, macrophytes et diatomées. Ces indicateurs sont reconnus comme répondant à des pressions et des forçages différents (Hering *et al.*, 2006) en raison de l'écologie générale des principaux maillons. En effet, la nature des facteurs environnementaux qui contrôlent l'assemblage des espèces végétales varie en fonction des maillons étudiés. Les organismes microscopiques, i.e. la flore épiphyte et le phytoplancton, répondent principalement à des forçages d'ordre physico-chimique tel que la teneur en phosphore, la température ou le pH (van Dam *et al.*, 1994; Reynolds, 2006). Bien que les macrophytes soient également reconnus comme sensibles aux paramètres physico-chimiques (Lougheed *et al.*, 2001; Bini *et al.*, 1999; Heegaard *et al.*, 2001), les facteurs physiques tels que le batillage, l'exposition, la pente ou la remise en suspension sont également d'une grande importance dans la structuration de leur diversité (Bornette & Puijalon, 2011; Thomaz *et al.*, 2003; Duarte *et al.*, 1986; Duarte & Kalff, 1986). Mais le développement de ces indicateurs biologiques repose uniquement sur la sensibilité de ces différents taxons aux caractéristiques environnementales, en ignorant les autres facteurs responsables des patrons d'organisation, tels que les phénomènes de dispersion et les relations biotiques, inter et intra-spécifiques.

Les relations interspécifiques comme la compéti-

tion (Tilman & Pacala, 1993; Tilman, 1994), la prédation (Paine, 1966) et la facilitation (Michalet *et al.*, 2006) sont pourtant reconnues comme ayant un rôle important sur les assemblages d'espèces. Dans les milieux aquatiques les relations de compétition et de prédation ont été largement étudiées (Asaeda *et al.*, 2004; Birtel & Matthews, 2016; Cyr & Downing, 1988a; Declerck *et al.*, 2005; Johnson *et al.*, 2007; Sand-Jensen & Borum, 1984, 1991; Sayer *et al.*, 2010b; Stansfield *et al.*, 1997; Timms & Moss, 1984; van Donk & van de Bund, 2002) mais souvent en conditions contrôlées avec un nombre limité de maillons biologiques.

Pour les végétaux, la lumière est une ressource importante pour laquelle les espèces entrent fréquemment en compétition. Par exemple, le développement du phytoplancton diminue la quantité de lumière disponible pour les macrophytes et les diatomées épiphytes (Sand-Jensen, 1990) et le développement des diatomées épiphytes est lui-même limité par le développement des macrophytes (Kairesalo, 1984). Pour limiter cette compétition pour les ressources ou la lumière les végétaux peuvent émettre des substances "toxiques" qui limitent le développement des autres communautés végétales : c'est l'allélopathie. De nombreuses relations allélopathiques ont également été mises en évidence entre les macrophytes (notamment les characées) et les algues microscopiques (diatomées épiphytes et phytoplancton) (Wium-Andersen *et al.*, 1982; Jasser, 1995; van Donk & van de Bund, 2002; Erhard & Gross, 2006; Vanderstukken *et al.*, 2011). Ces phénomènes sont responsables d'associations spécifiques entre certaines espèces de macrophytes et les algues microscopiques et contribuent à l'organisation des patrons d'assemblages (Blindow, 1987; Laugaste & Reunanen, 2005; Hinojosa-Garro *et al.*, 2010).

Les prédateurs brouteurs des micro-organismes

végétaux (micro-méiofaune) sont un maillon supplémentaire dans ce système et peuvent permettre de le réguler ou d'éviter les dysfonctionnements (Timms & Moss, 1984). En limitant la prolifération du phytoplancton et du phytobenthos, les prédateurs-brouteurs peuvent avoir un effet positif sur la diversité des communautés de macrophytes en diminuant la pression de compétition. Inversement, les communautés de macrophytes offrent un habitat et portent la ressource de ces communautés prédatrices. Ces relations peuvent être caractérisées comme des relations de facilitation (Michalet & Pugnaire, 2016) et vont avoir un effet positif sur la diversité des deux communautés concernées.

Ainsi, et comme la plupart des écosystèmes naturels, les lacs constituent des écosystèmes complexes au sein desquelles agissent de nombreux mécanismes, liés aux facteurs environnementaux abiotiques et aux relations inter- et intra-spécifiques, qui conditionnent les assemblages d'espèces. Pourtant la biodiversité animale et végétale est souvent étudiée uniquement sous le prisme des filtres environnementaux et pour des groupes taxonomiques distincts. Ou alors, les études se focalisent sur un type de relation biotique sans considérer l'influence des paramètres environnementaux. Pourtant, pour mieux gérer ces écosystèmes fortement impactés par les activités humaines, il est nécessaire d'avoir une vision globale de ce fonctionnement, d'intégrer des approches multitaxonomiques (Seibold *et al.*, 2018), multidimensionnelles (Naeem *et al.*, 2016) et de considérer simultanément non seulement les filtres environnementaux abiotiques mais aussi les différentes interactions entre les espèces (Heino, 2013b).

C'est l'objectif de ce projet de recherche qui vise à la fois à comprendre l'organisation des communautés des différents maillons biologiques en fonction des paramètres physiques, chimiques et régionaux, mais aussi de mesurer l'importance des relations biotiques entre les différents maillons du système. Plus précisément il s'agit d'étudier au cours d'une même campagne de terrain différents maillons biologiques du lac de Lacanau (macrophytes, phytoplancton, diatomées épiphytes et micro-méiofaune épiphyte) avec les objectifs généraux de tester sur chacun d'entre eux l'influence de la localisation spatiale autour du lac, de la saison et des variables physio-chimiques de l'eau, mais aussi l'influence des relations biotiques, positives ou négatives, avec les autres maillons bio-

logiques.

Dans ce cadre nous présenterons dans un premier chapitre le protocole d'échantillonnage pour la physico-chimie et les différents maillons biologiques. Ensuite nous évaluerons la variation saisonnière et stationnaire des conditions environnementales, et plus précisément celle de la qualité physico-chimique de l'eau. Puis, un chapitre spécifique sera consacré à chaque maillon biologique : macrophytes, phytoplancton, diatomées épiphytes et micro-méiofaune épiphyte. Les principaux résultats seront ensuite repris dans un chapitre de synthèse qui visera à construire des modèles globaux multitaxonomique de la richesse et de la biomasse des différents maillons étudiés. Enfin un chapitre de conclusion permettra de résumer les principales informations, de discuter des pistes de gestion apportées par ces résultats et de dresser les perspectives engendrées par ce travail.

Chapitre 2

Matériels et Méthodes

2.1 Site et stations d'étude

Le site d'étude choisi est le lac de Lacanau, car il a déjà fait l'objet de plusieurs autres études au sein de notre équipe de recherche ayant permis l'accumulation d'une certaine quantité de connaissances. C'est un lac naturel formé par l'accumulation d'eau à l'arrière des dunes du littoral aquitain (Fig. 2.1), d'une superficie de 20 km^2 et d'une profondeur moyenne de 2.6 m avec une profondeur maximale de 8 m. Le climat est de type océanique caractérisé par une température de l'air et une pluviométrie moyenne annuelle de 13,8°C et 944 mm respectivement. C'est un lac considéré comme mésotrophe selon les critères de l'OCDE (Cellamare, 2009) et suivi dans le cadre de la Directive Cadre sur l'Eau (DCE).

Un ensemble de 6 stations a été choisi sur le lac pour mener cette étude (Fig. 2.1). Plusieurs critères sont intervenus dans le choix de ces stations :

- stations connues dans le cadre de plusieurs études réalisées par notre équipe et sur lesquelles un ensemble de variables biologiques et environnementales a déjà été récolté (Ribaud et al., 2017b; Bertrin, 2018),
- stations réparties de manière homogène sur l'ensemble du lac,
- stations abritant dans la mesure du possible l'ensemble des espèces de macrophytes nécessaires pour mener à bien le protocole.

Sur chacune de ces stations, 3 zones ont été définies en avril 2015 en fonction de la hauteur de l'eau (Fig. 2.2) :

- Zone A : profondeur entre 0 et 30 cm,

- Zone B : profondeur entre 30 et 60 cm,

- Zone C : profondeur entre 60 cm et 100 cm.

Sur chacune des zones de profondeur, et pour chaque station, 4 points de relevé ont été définis en fonction de la composition végétale des macrophytes (déterminée visuellement sur le terrain) de manière à représenter le plus exhaustivement possible les différentes communautés. Afin d'avoir un suivi annuel sur chacun de ces points de relevés, des corps morts en béton ont été immergés (points de relevé permanent) et leurs positions GPS relevées avec précision (tous les corps morts ont été récupérés à la fin de l'étude, Annexe 11.1). Les différents relevés physico-chimiques et biologiques ont été réalisés en avril 2015 (T1), juillet 2015 (T2), octobre 2015 (T3) et janvier 2016 (T4).

2.2 Relevés physico-chimiques

Des prélèvements d'eau ont été effectués pour chacune des zones de profondeur, sur chacune des stations d'étude. Pour ceci, un échantillon intégré, i.e. provenant du mélange de prélèvements réalisés sur chaque point de relevé (1L sur chaque point), a été réalisé et 25 paramètres ont été analysés (Tableau 2.1, hors pH, conductivité, oxygène dissous et température réalisés directement sur le terrain avec une sonde multiparamètre WTW).

En plus de ces prélèvements ponctuels, des dispositifs à gradient de concentration ("Diffusive Gradients in Thin films", DGT) ont été installés sur un point de prélèvement de la zone B de chaque station, accompagné d'une sonde de mesure de la température avec une acquisition horaire (Gemini Tinytag Aquatic 2, Fig. 2.3). Ces dispositifs ont été déposés

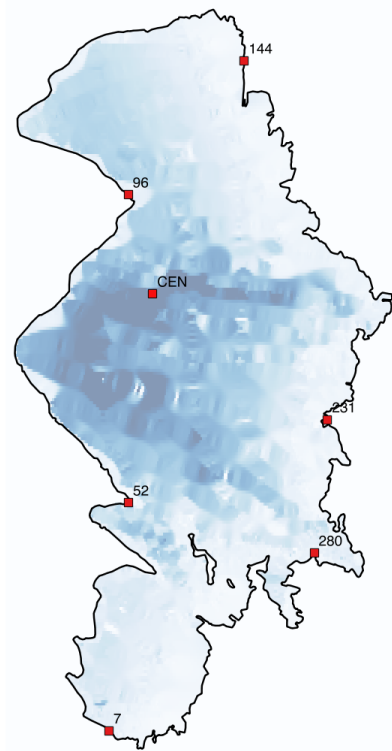
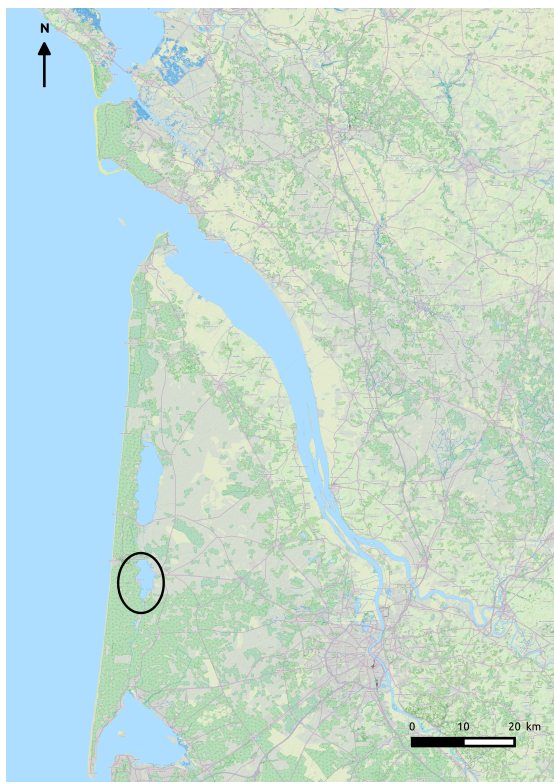


Figure 2.1: Localisation du lac de Lacanau (en haut, cercle noir) et des différentes stations d'étude sur le lac (en bas).

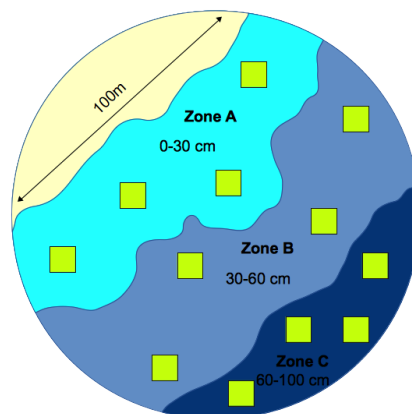


Figure 2.2: Représentation schématique d'une station d'étude, avec les différentes zones de profondeur et les différents points de relevés.

une semaine (T1 et T2) à quinze jours (T3 et T4) avant la date du prélèvement ponctuel et constituaient un premier test du développement de cet outil. Les DGT avaient pour objectif de mesurer la concentration intégrée, sur la durée d'immersion, en phosphore biodisponible. L'intérêt des DGT est également de pouvoir détecter des concentrations en orthophosphates en dessous des seuils de quantification des méthodes habituellement utilisées (voir Tableau 2.1). Des prélèvements d'eau ponctuels, associés à la mise en place de ces DGT et à leur récupération, ont en plus été effectués pour une analyse de la composition chimique et physico-chimique (pH, conductivité, température, oxygène dissous) avec une sonde multi-paramètres WTW. Dans le cadre de cette étude nous avons considéré les valeurs physico-chimiques mesurées lors du dépôt et de la reprise des DGT comme une seule et même date de prélèvement (variation de 15j).

Dans le même temps, des échantillons d'eau ont aussi été prélevés au centre du lac sur l'ensemble de la zone euphotique et 1 m au dessus du fond du lac et analysés pour l'ensemble des 25 composés (Tableau 2.1), hors pH, conductivité, oxygène dissous et température qui ont été mesurés directement *in situ* à une profondeur de 2 m (sonde multi-paramètres WTW). Des DGT et des sondes de mesure de la température ont aussi été installés au centre du lac (-2 m) pendant la même période.

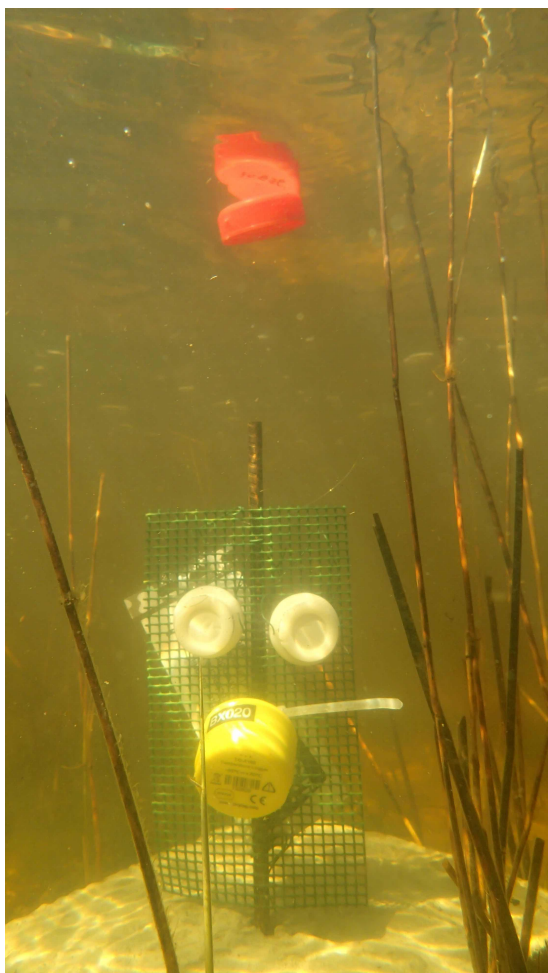


Figure 2.3: Photographie représentant le dispositif à gradient de concentration (DGT, objets blancs) accompagné de la sonde de température (objet jaune) dans le milieu naturel.

Pour chaque station, des données hydromorphologiques (pente) et hydrodynamiques (indice de Keddy), issues de Grigoletto (2014), Boudier (2016) et Bertrin (2018) ont aussi été utilisées. Les pentes des rives, exprimées en degré, ont été calculées à partir de mesures réalisées *in situ*, en utilisant la distance entre la berge et les isobathes de profondeur (30 cm, 60 cm et 100 cm). Les indices de Keddy (Keddy, 1982) ont été calculés à une résolution de 17m en utilisant les vents mesurées à la station météorologique de Vendays-Montalivet entre février 2013 et janvier 2014 (Grigoletto, 2014).

2.3 Relevés phytoplanctoniques

Les différentes espèces de phytoplancton ont été identifiées à partir d'un prélèvement intégré sur l'ensemble de la zone de profondeur B (1L sur chaque point de relevé puis prélèvement de 50ml sur ces 4L), aussitôt complété de 5 gouttes d'une solution de Lugol (0,5% v/v). Les espèces présentes au centre du lac ont également été identifiées par un prélèvement effectué en zone euphotique au niveau du point de plus grande profondeur. La préparation des échantillons a ensuite été effectuée en suivant la norme Afnor (Afnor 2006). La détermination est, dans la mesure du possible, effectuée au niveau spécifique, avec les principaux ouvrages appropriés à la zone d'étude (Ettl, 1978; Komarek *et al.*, 1983; Starmach, 1985; Krammer & Lange Bertalot, 1991; Komarek & Anagnostidis, 1999, 2005; John *et al.*, 2011; Komarek, 2013; Wehr *et al.*, 2015; Moestrup & Calado, 2018)). L'abondance des espèces mesurée en nombre de cellules par millilitre et en biomasse ($mg.ml^{-1}$) avec le logiciel "Phytobs" (Hadoux *et al.*, 2015).

Des échantillons d'eau ont également été prélevés au niveau de chaque point de relevé (en limitant au maximum la remise en suspension du sédiment) ainsi qu'au niveau de la zone la plus profonde du lac (prélèvement à 2m de profondeur), puis conservés au frais afin d'être analysés le lendemain en laboratoire avec la fluoroprobeTM (Moldaenke, Kiel, Allemagne). Cette sonde permet de déterminer les concentrations en chlorophylle des principaux groupes algaux : algues vertes, diatomées, cyanobactéries, cryptophytes ainsi que la concentration totale de l'ensemble des groupes algaux ($\mu g.l^{-1}$).

2.4 Relevés macrophytes

Sur chacun des points de relevé (12 par station soit 4 relevés par zone de profondeur), des quadrats permanents de 50 cm de coté (eux-mêmes subdivisés en 4 sous-quadrats) ont été positionnés pour mesurer l'abondance des différentes espèces de macrophytes. Pour chaque espèce, le recouvrement (en %) a été évalué, la hauteur maximum mesurée et le nombre d'individus a été compté (uniquement pour les espèces dont la forme de vie permettait ce comptage comme par exemple *Schoenoplectus pungens*, *Phragmites australis*, *Lobelia dortmanna*). La profondeur

Tableau 2.1: Liste des 30 paramètres chimiques et physico-chimiques analysés/calculés dans l'eau et méthode d'analyse correspondante.

Paramètres chimiques	Méthodes de mesure	Unités
Azote amoniacal (NH ₄)	Méthode interne cations ¹	mg.l ⁻¹
Azote amoniacal (N)	Méthode interne ¹	mg.l ⁻¹
Azote minéral soluble (N)	Méthode interne ¹	mg.l ⁻¹
Azote Kjeldahl (N)	NF EN 25663 01/94 ²	mg.l ⁻¹
Azote organique (N)	Méthode interne ¹	mg.l ⁻¹
Orthophosphate (PO ₄)	NF EN ISO 6878 ¹	mg.l ⁻¹
Orthophosphate (P)	Méthode interne anions ¹	mg.l ⁻¹
Phosphore total (PO ₄)	NF T90-023 09/82 ³	mg.l ⁻¹
Phosphore total (P)	NF T90-023 09/82 ³	mg.l ⁻¹
Silice	NF T 90-007 02/01 ³	mg.l ⁻¹
Calcium	Méthode interne cations ¹	mg.l ⁻¹
Chlorure	Méthode interne anions ¹	mg.l ⁻¹
Potassium	Méthode interne cations ¹	mg.l ⁻¹
Sodium	Méthode interne cations ¹	mg.l ⁻¹
Sulfate	Méthode interne anions ¹	mg.l ⁻¹
Magnésium	Méthode interne cations ¹	mg.l ⁻¹
Matières en suspension (MES)	NF EN 872 04/96 ⁴	mg.l ⁻¹
Fraction minérale des MES	méthode interne (calcination 550°C°, 60 minutes) ⁵	% MES
Fraction organique des MES	méthode interne (calcination 550°C°, 60 minutes) ⁵	% MES
Nitrate (NO ₃)	NF EN ISO 10304 ¹	mg.l ⁻¹
Nitrate (N)	Méthode interne anions ¹	mg.l ⁻¹
Nitrite (NO ₂)	NF EN 26777 ¹	mg.l ⁻¹
Nitrite (N)	Méthode interne anions ¹	mg.l ⁻¹
Carbone organique total	NF EN 1484 07/97 ⁶	mg.l ⁻¹
Carbone organique dissous	NF EN 1484 07/97 ⁶	mg.l ⁻¹
pH	sonde multi-paramètres WTW	
Conductivité	sonde multi-paramètres WTW	μS.cm ⁻¹
Concentration en O ₂	sonde multi-paramètres WTW	mg.l ⁻¹
Saturation en O ₂	sonde multi-paramètres WTW	%
Température	sonde multi-paramètres WTW	°C

Equipement utilisé : ¹ Chromatographie ionique - methohm 881 compact IC pro ; ² Minéralisateur et Distillateur BUCCHI ; ³ Spectrophotomètre Shimadzu UV 1800 ; ⁴ Pompe à vide + appareil à filtration ; ⁵ Four à mouffles ; ⁶ COTmètre Shimadzu.



Figure 2.4: Photographie représentant le quadrat utilisé pour effectuer les relevés de végétation de macrophytes.

d'eau au niveau de chaque sous-quadrats a également été relevée. Comme l'objectif de cette étude est d'étudier les relations entre les différents mailons biologiques, la hauteur et le nombre de tiges des individus morts ou sénescents des espèces annuelles comme *P. australis* et *S. pungens* ont également été relevés.

2.5 Relevés de la flore et de la faune épiphytes

2.5.1 Méthode de prélèvement

Sur chacune des 6 stations, 5 espèces de macrophytes ont été prélevées en dehors des quadrats permanents : *Juncus bulbosus*, *Chara fragifera*, *Lobelia dortmanna*, *Phragmites australis* et *Lagarosiphon major*. Ces espèces ont été choisies de manière à représentatives des communautés végétales du lac, en termes de fréquence et de forme de vie : espèce commune hydrophyte vasculaire pour *J. bulbosus*, espèce commune algale pour *C. fragifera*, espèce rare d'isoétide pour *L. dortmanna*, espèce commune héliophyte pour *P. australis*, et espèce exotique envahissante pour *L. major*.

A chaque fois, 3 individus de chaque espèce ont été échantillonnés, mais l'échantillon était dépendant de l'architecture de la plante : plusieurs feuilles pour *J. bulbosus*, plusieurs tiges pour *C. fragifera*, la partie immergée de la tige pour *P. australis*, une tige

pour *L. major* et une feuille pour *L. dortmanna*. Cette dernière espèce étant menacée et protégée, nous avons obtenu une autorisation ministérielle pour cette étude, et nous avons pris soin, sur le terrain, d'avoir le minimum d'impact sur les populations. La plupart des espèces étaient présentes à chaque station à l'exception de *J. bulbosus* (absente de la station 96, Fig. 2.1) et de *L. major* (absente des stations 52 et 231, et prélevés une seule fois au mois de juillet sur les stations 144 et 280).

Chaque échantillon de macrophyte était tout d'abord légèrement rincé à l'eau déminéralisée afin d'éliminer le phyto- et zooplancton, puis placé dans un tube contenant 30 ml d'eau de Volvic (100 ml pour les prélèvements du mois d'avril 2015) et agité vigoureusement pendant 2 minutes afin de détacher la faune et la flore épiphyte (Fig. 2.5). Cette méthode permet normalement de récupérer 90% des diatomées épiphytes (Zimba & Hopson, 1997; Cejudo-Figueiras *et al.*, 2010). Les échantillons de macrophytes étaient ensuite retirés et stockés dans un autre tube (d'eau déminéralisée) pour mesurer en laboratoire la surface foliaire et la biomasse (section 2.5.2). Les 30 ml d'eau contenant les épiphytes étaient ensuite divisés en plusieurs fractions pour l'identification de la flore et de la faune (Fig. 2.5). Cette identification taxonomique étant extrêmement chronophage, des échantillons intégrés par espèce de macrophyte ont été constitués :

1. pour l'estimation quantitative des densités de cellules vivantes et mortes, et l'identification des diatomées, 2,45 ml ont été prélevés dans chaque échantillon (x3) de manière à obtenir un échantillon final de 7,35 ml pour chaque espèce de macrophyte. Quelques gouttes de formol étaient ensuite ajoutées à cet échantillon.
2. pour l'identification de la micro-méiofaune, 5 ml (10 ml pour le mois d'avril 2015) ont été prélevés dans chaque échantillon de manière à obtenir un échantillon final de 15 ml (30 ml pour le mois d'avril 2015) pour chaque espèce de macrophyte.
3. le reste de chacun des échantillons (22,55 ml) était ensuite conservé pour une analyse de la chlorophylle-*a* et de la teneur en matière organique.

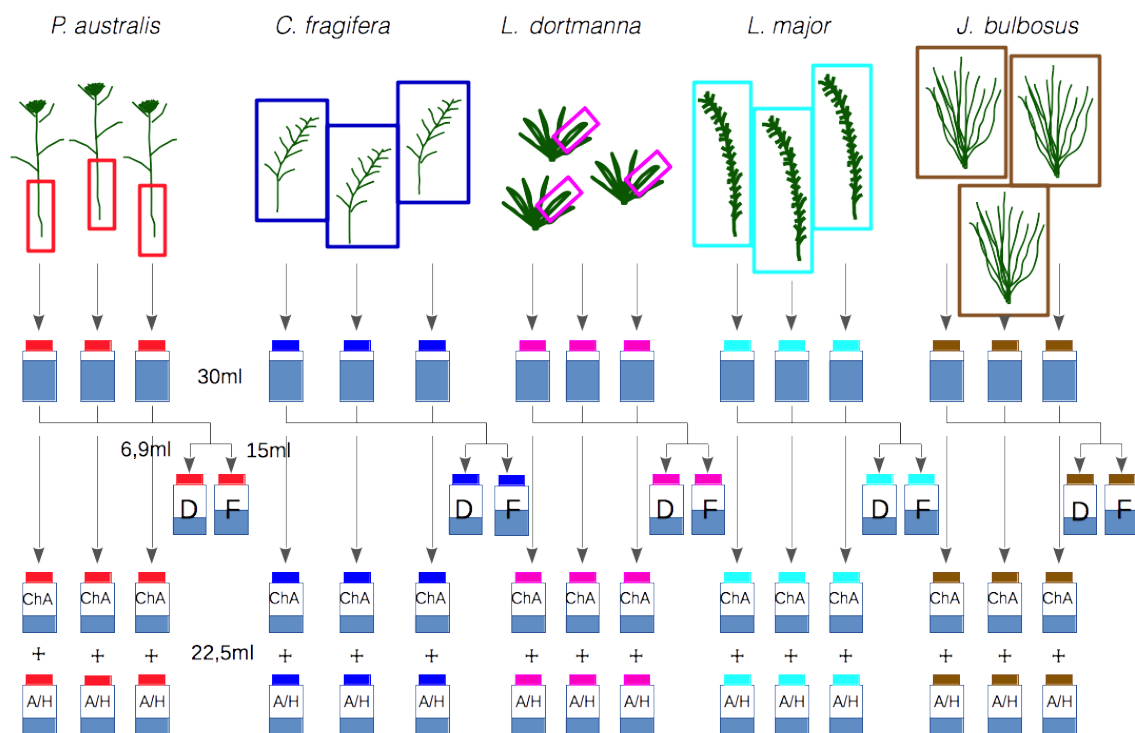


Figure 2.5: Schéma méthodologique du mode de prélèvement de la flore et de la faune épiphytes. D : diatomées, F : micro-méiofaune ; ChA : chlorophylle A ; A/H : autotrophe / hétérotrophe.

2.5.2 Mesure de la biomasse et de la surface des macrophytes

Chaque individu de macrophyte a été scanné (300 dpi) et mesuré avec le logiciel ImageJ. La méthode pour la mesure de la surface foliaire varie en fonction de la morphologie du macrophyte :

- pour *L. dortmanna* et *J. bulbosus* la surface de la feuille a été mesurée et multipliée par 2 (pour les deux faces de la feuille),
- pour *P. australis* et *C. fragifera* la longueur et la largeur de chaque tige et de chaque verticille (pour *C. fragifera*) a été mesurée, et la formule de la surface latérale d'un cylindre utilisée pour déterminer la surface ($Surface = 2 \times \pi \times longueur \times \frac{largeur}{2}$). A noter que pour *C. fragifera* la largeur a été mesurée à 10 positions différentes et la moyenne utilisée pour le calcul de la surface,
- pour *L. major* les deux méthodes précédentes ont été utilisées: surface de chaque feuille multiplié par 2 et mesure de la surface de la tige avec la formule du cylindre.

La biomasse de matière sèche a ensuite été mesurée après avoir laissé sécher les individus pendant 3 jours dans une étuve (©Mettler ULE 600) à 60°C.

2.5.3 Identification et quantification de la flore épiphyte

Quantification des densités de diatomées et de la mortalité

Les échantillons intégrés par espèce de macrophyte ont été observés sur cellule de Nageotte en microscopie optique x400 (Olympus IX51) pour quantifier les densités de diatomées et la proportion de cellules mortes (suivant le protocole décrit dans Morin *et al.*, 2010a), avant leur préparation pour identification. Pour ceci, une série de 10 champs de la cellule de comptage a été observée pour chaque échantillon, et le nombre d'individus morts et vivants a été compté.

Préparation des échantillons

Pour permettre l'identification et le comptage des différents taxons de diatomées, les échantillons ont été préparés selon la norme NF T90-354 : attaque au peroxyde d'hydrogène (H_2O_2) à chaud de

l'échantillon, montage entre lame et lamelle avec une résine réfringente (Naphrax), puis observation sur photo-microscope Leitz DMRB à contraste Nomarski et sous objectif 100 à immersion.

Identification des espèces

Les numérations ont porté sur un minimum de 200 individus. L'analyse floristique a été réalisée à partir des flores européennes classiques (Krammer & Lange-Bertalot, 1986) et de divers ouvrages récents parus dans les collections « Diatoms of Europe » et « Iconographia Diatomologica ». Des informations complémentaires ont pu être obtenues à partir de nombreuses publications sur les flores algales européennes.

2.5.4 Détermination et dénombrement de la faune épiphyte

Fixation des échantillons

En préambule, il est nécessaire de préciser qu'aucun fixateur universel de la microméiofaune ne permet de bloquer l'évolution des échantillons tout en conservant les critères d'identification nécessaires sur l'ensemble des microinvertébrés et protozoaires. Les protozoaires sont habituellement observés tout d'abord à l'état frais avant fixation, ce qui n'était pas envisageable lors de ce suivi compte tenu du nombre important d'échantillons. Les échantillons ont donc été fixés avec du lugol, car des comparaisons effectuées au laboratoire nous ont permis de valider cette fixation pour la plupart des microinvertébrés rencontrés sur les épiphytes de macrophytes, en accord avec la littérature (Pourriot & Francez, 1986; Van Wichele *et al.*, 2013). Le lugol ne permet cependant pas de garantir le maintien en bon état de l'ensemble des protozoaires initialement présents (notamment des amibes), ni de certains rotifères qui se rétractent (Pourriot & Francez, 1986) et deviennent non identifiables (quel que soit d'ailleurs le fixateur utilisé).

Par conséquent, chaque échantillon a été fixé sur site au lugol basique à différentes concentrations (de 4% à 0,5% v/v) en fonction de l'expérience de l'observateur, des individus, des délais d'observations et du souhait d'améliorer certains critères d'identification. Tous les échantillons fixés ont été stockés à 4°C, à l'obscurité jusqu'à observation.

Préparation des échantillons

Chaque sous-échantillon a été sédimenté selon la méthode d'Uthermöhl (1958) normalisée (Afnor, 2006). Il est nécessaire d'ajuster le volume à décanter en fonction de la densité de particules (fragments de macrophytes, amas de matières organiques et minérales, algues) observée dans chaque échantillon au laboratoire. De 5 à 15mL d'échantillon dilué ou non ont été décantés, ceci nécessitant un temps de sédimentation minimum allant de 5 à 16 heures, mais largement dépassé ici.

Détermination et dénombrement des taxons

Les identifications et comptages ont été réalisés à l'aide d'un microscope inversé (Olympus IX70). Les plus gros individus (principalement les microinvertébrés mais aussi les macroinvertébrés) ont été comptés à l'aide d'un objectif x10 en balayant toute la surface de la chambre de sédimentation (correspondant au volume total d'échantillon décanté). Puis des observations complémentaires à l'objectif x40 ont été réalisées pour l'identification et le comptage des plus petits individus (protozoaires principalement). Au moins 30 champs, judicieusement répartis sur l'ensemble de la chambre, ont été observés. L'identification a parfois nécessité d'utiliser un objectif x60.

Un inventaire taxonomique le plus précis possible a été réalisé en tenant compte des contraintes liées à la méthode de sédimentation décrite ci-dessus. En effet, il n'était pas concevable d'essayer d'identifier à l'espèce ou genre l'ensemble des individus (les individus n'étant pas forcément orientés dans une configuration permettant une identification précise).

2.5.5 Estimation de l'indice d'autotrophie

Afin d'évaluer la quantité d'organismes autotrophes et hétérotrophes présents dans les échantillon, la concentration en chlorophylle-*a* et la quantité de matière organique des matières en suspension ont été déterminés pour tous les échantillons prélevés sur chaque individu de macrophyte. La concentration totale en chlorophylle-*a* a été déterminée avec le Phytopam© (Heinz Walz GmbH, Allemagne) qui se base sur l'intensité de la fluorescence des organismes photosynthétiques. Les proportions de matière organique

et minérale de l'échantillon ont été quantifiées suivant la norme NF EN 872. Après filtration des échantillons et séchage des filtres à l'étuve (105°C), le poids sec total a été déterminé, puis la fraction minérale quantifiée après passage au four à moufle (550°C). Les filtrats étaient pesés avant et après passage au four à moufle afin de déterminer la quantité de matière organique. A partir des estimations de biomasse autotrophe (au travers de la mesure de la chlorophylle) et de la biomasse organique totale (poids sec - fraction minérale) a été calculé un indice d'hétérotrophie qui traduit la proportion relative d'organismes hétérotrophes dans la biomasse vivante totale (voir Chapitre 7).

Chapitre 3

Les facteurs abiotiques

3.1 Introduction

Les végétaux aquatiques, en tant que producteurs primaires, sont fortement dépendants des paramètres physico-chimiques du milieu. Dans le cadre du suivi de la qualité écologique des lacs, les mesures physico-chimiques sont effectuées au niveau de la zone la plus profonde de chaque masse d'eau. Cependant, la nature de la rive, les interactions locales, la présence de certaines espèces de macrophytes sont autant de facteurs susceptibles de modifier localement la composition de l'eau. Alors que les usages se concentrent principalement sur les rives des lacs, la variation physico-chimique entre les rives et le centre (i.e. le point le plus profond où sont effectuées les mesures réglementaires) n'a, à notre connaissance, pourtant jamais été vérifiée dans l'eau libre des lacs du littoral aquitain. Seule Cellamare (2009) compare les concentrations en nutriments dans les sédiments entre les rives et le centre, et montre des concentrations en nutriments bien plus importantes au centre du lac.

La nature des rives (composition paysagère) est cependant reconnue comme ayant un rôle important sur la composition physico-chimique de l'eau et sur la structure de la diversité (Soininen & Luoto, 2012; Joniak *et al.*, 2017; Rimet *et al.*, 2016). Dans le lac de Lacanau, les rives ouest sont occupées par les dunes recouvertes d'une forêt de pins, alors qu'à l'est, les marais représentent l'occupation du sol majoritaire à proximité immédiate des rives. Ainsi, les rives ouest sont plus ombragées que les rives est, et présentent de surcroît, une pente généralement plus importante. A l'est, en s'éloignant des rives, la sylviculture de pins représente la grande majorité du bassin versant, même si ces dernières années, les champs cultivés et les régions urbaines occupent de plus en plus d'espace (Percaille, 2015). C'est également le long de cette

côte est que se jettent tous les tributaires du bassin versant. La pente, l'ombrage, l'apport de matières organiques et de litière, et la nature du bassin versant sont ainsi autant de facteurs qui peuvent influencer directement la composition physico-chimique de l'eau.

A ces différents facteurs, se rajoutent également ceux responsables des processus hydrodynamiques locaux. Par exemple, le vent et les courants sont reconnus comme favorisant les échanges avec l'atmosphère et peuvent donc influencer localement les concentrations en oxygène dissous (Ribaud *et al.*, 2017b; McNair *et al.*, 2013). Le vent et les courants, en agitant la masse d'eau, sont également susceptibles d'entraîner une accumulation et/ou une resuspension de certaines substances des rives du lac et ainsi d'influencer la structure spatiale des composés chimiques (Håkanson, 1977; Gons *et al.*, 1986; Penning *et al.*, 2013).

Les processus écologiques agissant à l'échelle d'une masse d'eau sont également fortement dépendants de la saison, en raison notamment des conditions climatiques, de l'activité photosynthétique et de l'activité biologique (photosynthèse, respiration, prédation, décomposition ..., Gaillard, 1995). Ainsi, la composition physico-chimique de l'eau varie également en fonction des saisons (Gaillard, 1995). Un exemple simple est la variation saisonnière de température de l'eau, qui influence directement les échanges d'oxygène entre le milieu aquatique et l'atmosphère. De même, pendant les saisons les plus pluvieuses, les apports du bassin versant par lessivage des sols sont susceptibles d'être plus importants et de modifier saisonnièrement la composition de l'eau. De manière indirecte, la production primaire associée à cette variation saisonnière de la composition physico-chimique de l'eau va être modifiée, et par consé-

quent, le fonctionnement global de l'ensemble de l'écosystème. Ainsi, pour mieux comprendre le fonctionnement des différents maillons biologiques lacustres au cours de l'année, il est indispensable d'avoir une meilleure connaissance de la variation saisonnière des paramètres physico-chimiques du milieu.

Nos objectifs sont donc ici de i) tester si la composition de l'eau à proximité des berges est similaire à celle relevée au centre du lac, ii) quantifier la variation saisonnière de la composition physico-chimique de l'eau et iii) tester si la profondeur a un effet sur la composition physico-chimique de l'eau.

3.2 Matériels & Méthodes

3.2.1 Les données physico-chimiques

Les données de chimie des rives sont obtenues par analyses des échantillons collectés ou des mesures effectuées *in situ* sur chaque station (N=6), pour chaque zone de profondeur (N=3, notés A, B et C voir Ch. 2) et pour chaque saison (N=4). Les données du centre du lac sont les données prises à la fois sur la colonne d'eau correspondant à la zone euphotique (noté ABCDE, Laplace-Treytore *et al.* 2009), à 2 m de profondeur (noté D) et environ 1 m au dessus du fond du lac (noté E, voir Ch. 2). Au total, 30 variables ont ainsi été mesurées/quantifiées sur l'ensemble des stations, zones de profondeur et saisons. En outre, des données de température, mesurées en continu par un système d'acquisition autonome de la température (1 mesure ponctuelle toutes les heures), ont été acquises sur une période de 7 jours (printemps, été) et de 15 jours (automne, hiver) pour les différentes stations (y compris le centre du lac, voir Ch. 2).

3.2.2 Analyses des données

Des tests de Kruskal-Wallis ont été réalisés pour tester si les valeurs étaient significativement différentes entre les stations, les saisons et les différentes zones de profondeur. Des tests de corrélation de Pearson ont aussi été effectués pour identifier les variables fortement corrélées entre elles et réduire le nombre de variables pour la réalisation d'une analyse en composantes principales (ACP), afin d'isoler les principales tendances de variation.

Afin d'intégrer à l'ACP les valeurs de conductivité,

de température de l'eau, de pH, de concentration et de saturation en oxygène qui ont été mesurées uniquement au niveau de la zone de profondeur B (30-60 cm) de chaque station de rive, nous avons attribué des valeurs identiques aux zones de profondeur A et C. Les variations de ces paramètres ne seront donc pas étudiées entre classes de profondeur.

Les variations des mesures en continu de température en fonction des saisons et des stations ont aussi été analysées, en calculant i) le coefficient de variation de la température ainsi que ii) l'amplitude journalière de température (différence entre les valeurs maximale et minimale dans une journée). Afin de tester la différence d'amplitude journalière de température entre les sites, une analyse de variance (ANOVA à 1 facteur) a été réalisée (après transformation logarithmique des données) suivi d'un test *post-hoc* de Tukey.

3.2.3 Les données météorologiques et hydromorphologiques

Afin de mieux comprendre la variation des données physico-chimiques, les données météorologiques mensuelles de l'année 2015 et de janvier 2016 ont été téléchargées depuis le site de Météo-France (chroniques mensuelles disponibles gratuitement). Les valeurs de température moyennes de l'air ambiant (°C) et de pluviométrie totale (mm) de la station de Mérignac-aéroport (station la plus proche du lac de Lacanau) ont été sélectionnées pour la construction d'un diagramme ombrothermique.

3.3 Résultats

3.3.1 Variation des paramètres physico-chimiques

Pour l'ensemble des paramètres mesurés, les résultats ne montrent pas de différences significatives en fonction des stations (Tableau 3.1) alors que toutes les valeurs varient significativement en fonction des saisons (Tableau 3.2). Les matières en suspension et sa fraction minérale sont les deux seules variables qui varient significativement avec la zone de profondeur (Tableau 3.3), en raison de concentrations nettement supérieures dans la zone la moins profonde, i.e. à proximité immédiate de la berge.

Parmi les variables quantifiées, beaucoup montrent de fortes corrélations entre elles (Fig. 3.1). Par conséquent, nous n'avons conservé que 20 variables pour le calcul de l'ACP (voir Fig. 3.2). Les deux premiers axes de l'ACP expliquent 57% de la variance totale et l'ordination des variables montre que ces dernières sont principalement dépendantes de l'effet saisonnier (Fig. 3.2). La saison estivale se caractérise essentiellement par des valeurs de pH et de température plus élevées. La teneur en oxygène de l'eau semble aussi être supérieure au printemps et en été par rapport à la saison automnale et hivernale (voir aussi Tableau 3.2). La saison automnale se caractérise principalement par une plus forte conductivité et des concentrations en sulfates et chlorures plus importantes. C'est également en automne et en hiver que les concentrations en azote organique, en phosphore total et en nitrite sont les plus importantes. En hiver, les concentrations en calcium et magnésium sont les plus fortes alors que le printemps est principalement associé à de fortes concentrations en silice et en nitrates (Fig. 3.2). En accord avec les tests de Kruskal-Wallis (Tableaux 3.1 et 3.3), l'ACP ne permet pas de mettre en évidence une variation en fonction des stations et des zones de profondeur.

3.3.2 La fraction biodisponible du phosphore

Les capteurs passifs (DGT) pour la mesure de la fraction biodisponible du phosphore avaient été installés de manière expérimentale dans le but de (i) développer cette technique et (ii) mesurer des concentrations en orthophosphates inférieures au seuil de détection des outils habituellement utilisés (chromatographie ionique). Par conséquent les résultats sont issus d'une méthodologie non finalisée, et sont donc à interpréter avec prudence. En effet, les valeurs du mois d'avril sont non utilisables en raison de valeurs plus importantes retrouvées dans les témoins que dans les dispositifs installés sur le terrain (la résine utilisée

s'est avérée comme étant déjà contaminée en phosphore, Géry *et al.*, 2017). Pour l'ensemble des autres campagnes, les DGT n'ont pas permis de mesurer la concentration en orthophosphates dans le lac car toutes les valeurs se situaient en dessous du seuil de quantification de 0.042 mg.l^{-1} . Le lac de Lacanau apparaît donc comme ayant des concentrations en orthophosphates extrêmement faibles, confirmant les résultats précédents (Tableaux 3.1, 3.2 et 3.3).

3.3.3 Variation de la température

Bien que les profondeurs de mesures soient relativement identiques entre les stations en fonction des saisons (à l'exception des données mesurées au centre à une profondeur de 2 m), les valeurs de température, acquises en continu, semblent varier avec une intensité différente en fonction des stations (Fig. 3.3). En particulier, la station 144 présente des fluctuations de température beaucoup plus importantes que les autres stations (mais non significatif au printemps pour la variation journalière de température, Fig. 3.4) alors que la station du centre (CEN) montre des variations de températures significativement moins importantes que les stations des rives quelle que soit la saison (Tableau 3.4, Fig. 3.4).

3.3.4 Données météorologiques et hydromorphologiques

Les données météorologiques se caractérisent essentiellement par un mois d'août 2015 particulièrement pluvieux (90 mm alors que la normale saisonnière pour ce mois est de 56 mm), et surtout, par un mois de janvier 2016 totalisant 234 mm de précipitations alors que la normale saisonnière pour ce mois est de 87 mm (Fig. 3.5). Le nombre de jours où la vitesse du vent était supérieure à 10m/s tend à être légèrement supérieur pendant la période hivernale et printanière.

Ce sont les stations 231 et 280 qui possèdent l'indice de Keddy (mesurant l'intensité du vent et

Tableau 3.1: Valeurs moyennes (erreur standard) des paramètres physico-chimiques en fonction des stations (CEN pour le point de prélèvement situé au niveau de la zone la plus profonde du lac). KW indique la valeur du test de Kruskal-Wallis ($p > 0.05$ dans tous les cas).

Paramètre chimique	Stations							
	7	52	96	144	231	280	CEN	KW
Azote ammoniacal (NH_4 , $mg.l^{-1}$)	0.033 (0.049)	0.029 (0.035)	0.023 (0.031)	0.035 (0.032)	0.026 (0.031)	0.027 (0.032)	0.031 (0.035)	1.868
Azote ammoniacal (N , $mg.l^{-1}$)	0.042 (0.063)	0.037 (0.045)	0.030 (0.039)	0.045 (0.041)	0.033 (0.040)	0.034 (0.041)	0.040 (0.045)	1.899
Azote minéral soluble (N , $mg.l^{-1}$)	0.061 (0.073)	0.097 (0.150)	0.188 (0.223)	0.239 (0.261)	0.169 (0.224)	0.166 (0.227)	0.063 (0.042)	2.496
Azote Kjeldahl (N , $mg.l^{-1}$)	0.953 (0.490)	0.813 (0.302)	0.862 (0.532)	0.878 (0.344)	0.716 (0.264)	0.754 (0.285)	0.856 (0.143)	4.256
Azote organique (N , $mg.l^{-1}$)	0.889 (0.469)	0.753 (0.309)	0.840 (0.570)	0.834 (0.374)	0.698 (0.290)	0.737 (0.313)	0.836 (0.154)	2.975
Orthophosphate (PO_4 , $mg.l^{-1}$)	0.000 (0.000)	0.000 (0.000)	0.000 (0.000)	0.000 (0.000)	0.000 (0.000)	0.000 (0.000)	0.000 (0.000)	
Orthophosphate (P , $mg.l^{-1}$)	0.000 (0.000)	0.000 (0.000)	0.000 (0.000)	0.000 (0.000)	0.000 (0.000)	0.000 (0.000)	0.000 (0.000)	
Phosphore total (PO_4 , $mg.l^{-1}$)	0.137 (0.136)	0.111 (0.083)	0.127 (0.108)	0.113 (0.123)	0.082 (0.036)	0.069 (0.036)	0.126 (0.114)	6.908
Phosphore total (P , $mg.l^{-1}$)	0.045 (0.044)	0.036 (0.027)	0.042 (0.035)	0.037 (0.040)	0.027 (0.012)	0.023 (0.012)	0.041 (0.037)	6.908
Phosphore total (P , $mg.l^{-1}$)	0.045 (0.044)	0.036 (0.027)	0.042 (0.035)	0.037 (0.040)	0.027 (0.012)	0.023 (0.012)	0.041 (0.037)	6.908
Silice ($mg.l^{-1}$)	2.891 (2.607)	1.893 (1.679)	2.194 (1.746)	2.131 (1.463)	1.926 (1.674)	2.269 (1.646)	1.968 (1.668)	2.001
Calcium ($mg.l^{-1}$)	5.966 (2.220)	6.307 (2.342)	6.464 (2.214)	6.507 (2.372)	6.598 (1.832)	6.503 (2.126)	6.742 (2.126)	2.726
Chlorure ($mg.l^{-1}$)	45.761 (4.546)	46.333 (4.364)	46.807 (4.848)	46.148 (4.371)	45.807 (4.465)	46.700 (4.316)	45.896 (4.733)	1.176
Potassium ($mg.l^{-1}$)	2.618 (0.389)	2.736 (0.198)	2.722 (0.199)	2.881 (0.156)	2.707 (0.192)	2.674 (0.251)	2.697 (0.217)	2.229
Sodium ($mg.l^{-1}$)	26.680 (2.292)	26.851 (1.768)	27.034 (1.877)	27.088 (1.666)	26.941 (1.687)	27.042 (1.808)	26.586 (1.900)	0.661
Sulfate ($mg.l^{-1}$)	16.606 (1.485)	17.550 (0.998)	17.842 (0.892)	18.210 (2.079)	17.044 (1.160)	17.019 (1.029)	17.652 (1.147)	11.497
Magnésium ($mg.l^{-1}$)	4.299 (1.573)	4.457 (1.616)	4.587 (1.516)	4.652 (1.647)	4.689 (1.298)	4.517 (1.417)	5.083 (0.698)	2.714
Matières en suspension ($mg.l^{-1}$)	6.092 (11.639)	3.500 (2.795)	6.569 (12.963)	8.439 (11.286)	4.406 (3.888)	4.435 (5.036)	1.910 (1.580)	12.293
Fraction minérale des MES (%)	7.926 (11.331)	3.225 (6.351)	7.429 (16.204)	12.455 (13.543)	7.481 (11.877)	5.943 (11.295)	1.042 (4.167)	12.149
Fraction organique des MES (%)	92.074 (11.331)	96.775 (6.351)	92.571 (16.204)	87.545 (13.543)	82.519 (30.511)	94.057 (11.295)	92.708 (25.069)	10.155
Nitrate (NO_3 , $mg.l^{-1}$)	0.227 (0.537)	0.367 (0.713)	0.763 (0.881)	0.890 (1.013)	0.648 (0.890)	0.635 (0.902)	0.137 (0.100)	6.250
Nitrate (N , $mg.l^{-1}$)	0.051 (0.121)	0.083 (0.161)	0.172 (0.199)	0.201 (0.229)	0.146 (0.201)	0.143 (0.204)	0.0381 (0.023)	6.250
Nitrite (NO_2 , $mg.l^{-1}$)	0.024 (0.046)	0.031 (0.053)	0.022 (0.045)	0.033 (0.054)	0.030 (0.051)	0.031 (0.052)	0.003 (0.006)	1.748
Nitrite (N , $mg.l^{-1}$)	0.007 (0.014)	0.010 (0.016)	0.007 (0.014)	0.010 (0.016)	0.009 (0.016)	0.009 (0.016)	0.001 (0.002)	1.748
COD ($mg.l^{-1}$)	13.451 (1.419)	13.190 (1.184)	13.313 (1.327)	13.644 (0.840)	12.915 (1.044)	13.195 (1.224)	12.858 (0.850)	9.534
Conductivité ($\mu S.cm^{-1}$)	250.625 (19.108)	254.000 (17.688)	251.250 (17.589)	259.714 (15.777)	260.125 (15.842)	250.625 (16.457)	247.500 (14.928)	4.217
COT ($mg.l^{-1}$)	13.953 (1.996)	13.414 (1.170)	13.653 (1.327)	14.073 (0.991)	13.130 (1.138)	13.370 (1.140)	13.142 (0.916)	10.092
O_2 (%)	104.400 (9.364)	105.900 (13.623)	108.300 (7.878)	106.312 (5.652)	108.338 (10.810)	104.286 (5.040)	107.275 (21.098)	3.576
O_2 ($mg.l^{-1}$)	9.893 (0.857)	10.059 (1.025)	10.311 (2.340)	10.080 (1.088)	10.180 (1.053)	10.075 (0.989)	10.631 (2.340)	1.162
pH	7.509 (0.451)	7.628 (0.805)	7.864 (0.695)	7.570 (0.640)	7.570 (0.391)	7.596 (0.433)	7.602 (0.323)	4.129
Température ($^{\circ}C$)	18.475 (7.210)	18.200 (7.292)	18.087 (6.287)	18.663 (6.562)	18.750 (6.971)	18.275 (6.820)	17.238 (6.881)	0.429

Tableau 3.2: Valeurs moyennes (erreur standard) des paramètres physico-chimiques en fonction des saisons. T1 : printemps, T2 : été, T3 : automne, T4 : hiver. KW indique la valeur du test de Kruskal-Wallis (*** p < 0.001, ** p < 0.01, * p < 0.05).

Paramètre chimique	Saisons				KW
	T1	T2	T3	T4	
Azote ammoniacal (NH_4 , $mg.l^{-1}$)	0.072 (0.013)	0.001 (0.003)	0.003 (0.011)	0.039 (0.033)	64.334 ***
Azote ammoniacal (N , $mg.l^{-1}$)	0.092 (0.016)	0.002 (0.004)	0.004 (0.015)	0.051 (0.042)	64.563 ***
Azote minéral soluble (N , $mg.l^{-1}$)	0.380 (0.221)	0.020 (0.016)	0.011 (0.013)	0.167 (0.130)	61.721 ***
Azote Kjeldahl (N , $mg.l^{-1}$)	0.640 (0.235)	0.592 (0.092)	1.236 (0.332)	0.928 (0.323)	52.960 ***
Azote organique (N , $mg.l^{-1}$)	0.474 (0.126)	0.590 (0.091)	1.232 (0.332)	0.888 (0.294)	62.018 ***
Orthophosphate (PO_4 , $mg.l^{-1}$)	0.000 (0.000)	0.000 (0.000)	0.000 (0.000)	0.000 (0.000)	
Orthophosphate (P , $mg.l^{-1}$)	0.000 (0.000)	0.000 (0.000)	0.000 (0.000)	0.000 (0.000)	
Phosphore total (PO_4 , $mg.l^{-1}$)	0.067 (0.039)	0.070 (0.023)	0.184 (0.138)	0.114 (0.096)	34.498 ***
Phosphore total (P , $mg.l^{-1}$)	0.022 (0.013)	0.023 (0.008)	0.060 (0.045)	0.037 (0.031)	34.498 ***
Silice ($mg.l^{-1}$)	4.264 (0.366)	1.527 (0.329)	0.092 (0.109)	2.887 (1.683)	63.526 ***
Calcium ($mg.l^{-1}$)	6.854 (0.161)	2.836 (0.430)	8.371 (0.470)	7.259 (0.781)	65.015 ***
Chlorure ($mg.l^{-1}$)	40.746 (0.707)	45.857 (1.513)	52.238 (0.441)	48.083 (2.367)	81.257 ***
Potassium ($mg.l^{-1}$)	2.558 (0.089)	2.844 (0.051)	2.983 (0.089)	2.497 (0.244)	55.618 ***
Sodium ($mg.l^{-1}$)	24.712 (0.365)	27.843 (0.405)	29.089 (0.206)	25.973 (1.105)	66.577 ***
Sulfate ($mg.l^{-1}$)	16.396 (0.875)	17.206 (0.714)	18.698 (0.541)	17.669 (1.977)	45.830 ***
Magnésium ($mg.l^{-1}$)	5.300 (0.163)	2.093 (0.449)	5.654 (0.164)	5.029 (0.382)	61.038 ***
Matières en suspension ($mg.l^{-1}$)	2.555 (2.144)	5.948 (6.162)	8.808 (11.786)	3.259 (9.283)	56.407 ***
Fraction minérale des MES (%)	5.334 (12.936)	8.165 (11.537)	10.347 (12.601)	2.797 (8.282)	16.827 **
Fraction organique des MES (%)	94.666 (12.936)	91.835 (11.537)	89.653 (12.601)	88.380 (29.097)	10.154 *
Nitrate (NO_3 , $mg.l^{-1}$)	1.511 (0.884)	0.097 (0.075)	0.007 (0.005)	0.429 (0.530)	58.043 ***
Nitrate (N , $mg.l^{-1}$)	0.341 (0.200)	0.022 (0.017)	0.002 (0.001)	0.097 (0.120)	58.043 ***
Nitrite (NO_2 , $mg.l^{-1}$)	0.000 (0.000)	0.000 (0.000)	0.019 (0.013)	0.101 (0.052)	67.755 ***
Nitrite (N , $mg.l^{-1}$)	0.000 (0.000)	0.000 (0.000)	0.006 (0.004)	0.031 (0.016)	67.755 ***
COD ($mg.l^{-1}$)	13.895 (0.518)	13.586 (0.486)	13.520 (0.431)	11.982 (1.602)	47.468 ***
Conductivité ($\mu S.cm^{-1}$)	238.286 (15.662)	254.571 (9.605)	269.786 (6.002)	250.308 (15.118)	28.688 ***
COT ($mg.l^{-1}$)	13.988 (0.701)	14.114 (0.565)	13.923 (1.126)	12.204 (1.582)	43.873 ***
O_2 (%)	113.000 (14.613)	113.377 (8.994)	101.221 (4.721)	98.657 (4.751)	28.869 ***
O_2 ($mg.l^{-1}$)	10.974 (1.454)	9.066 (0.484)	9.486 (0.372)	11.176 (0.290)	43.657 ***
pH	7.404 (0.228)	8.388 (0.482)	7.439 (0.223)	7.248 (0.151)	32.056 ***
Température ($^{\circ}C$)	17.307 (3.307)	27.229 (1.577)	18.421 (0.824)	10.007 (1.913)	46.154 ***

Tableau 3.3: Valeurs moyennes (erreur standard) des paramètres physico-chimiques en fonction des zones de profondeur. KW indique la valeur du test de Kruskal-Wallis (* p < 0.05).

Paramètre chimique	Zone de profondeur						
	A	B	C	D	ABCDE	E	KW
Azote ammoniacal (NH_4 , $mg.l^{-1}$)	0.033 (0.042)	0.027 (0.031)	0.026 (0.030)		0.026 (0.033)	0.035 (0.041)	0.492
Azote ammoniacal (N , $mg.l^{-1}$)	0.042 (0.055)	0.035 (0.040)	0.034 (0.039)		0.034 (0.043)	0.046 (0.053)	0.528
Azote minéral soluble (N , $mg.l^{-1}$)	0.153 (0.207)	0.154 (0.208)	0.153 (0.207)		0.058 (0.042)	0.067 (0.047)	0.883
Azote Kjeldahl (N , $mg.l^{-1}$)	0.904 (0.513)	0.824 (0.288)	0.761 (0.322)		0.805 (0.146)	0.928 (0.144)	3.133
Azote organique (N , $mg.l^{-1}$)	0.872 (0.509)	0.769 (0.300)	0.735 (0.338)		0.779 (0.147)	0.892 (0.160)	2.921
Orthophosphate (PO_4 , $mg.l^{-1}$)	0.000 (0.000)	0.000 (0.000)	0.000 (0.000)		0.000 (0.000)	0.000 (0.000)	
Orthophosphate (P , $mg.l^{-1}$)	0.000 (0.000)	0.000 (0.000)	0.000 (0.000)		0.000 (0.000)	0.000 (0.000)	
Phosphore total (PO_4 , $mg.l^{-1}$)	0.0171 (0.176)	0.089 (0.052)	0.094 (0.058)		0.074 (0.057)	0.156 (0.095)	6.713
Phosphore total (P , $mg.l^{-1}$)	0.056 (0.058)	0.029 (0.017)	0.031 (0.019)		0.024 (0.019)	0.051 (0.031)	6.713
Silice ($mg.l^{-1}$)	2.303 (2.135)	2.173 (1.685)	2.176 (1.627)	0.045 (0.046)	1.948 (1.758)	1.988 (1.844)	0.243
Calcium ($mg.l^{-1}$)	6.543 (2.257)	6.301 (2.143)	6.326 (2.066)		6.201 (2.782)	7.464 (0.758)	0.701
Chlorure ($mg.l^{-1}$)	47.199 (4.729)	45.469 (4.267)	46.506 (4.220)		46.595 (4.847)	46.753 (4.986)	4.479
Potassium ($mg.l^{-1}$)	2.731 (0.290)	2.728 (0.234)	2.711 (0.225)	2.688 (0.236)	2.707 (0.233)		0.452
Sodium ($mg.l^{-1}$)	27.158 (1.821)	26.851 (1.825)	26.810 (1.812)		26.640 (2.042)	26.531 (2.061)	0.864
Sulfate ($mg.l^{-1}$)	17.402 (1.616)	17.284 (1.435)	17.498 (1.169)		17.679 (1.224)	17.625 (1.253)	0.564
Magnésium ($mg.l^{-1}$)	4.657 (1.504)	4.460 (1.499)	4.482 (1.462)		4.920 (0.905)	5.031 (0.329)	0.792
Matières en suspension ($mg.l^{-1}$)	12.299 (17.420)	3.760 (2.828)	4.288 (4.770)	1.711 (0.886)	1.595 (1.657)	2.625 (2.644)	14.612 *
Fraction minérale des MES (%)	14.424 (14.479)	6.543 (12.074)	2.997 (5.956)	0.000 (0.000)	0.000 (0.000)	4.167 (8.333)	14.691 *
Fraction organique des MES (%)	85.576 (14.479)	92.068 (16.317)	92.836 (20.642)	100.000 (0.000)	75.000 (50.000)	95.833 (8.333)	10.734
Nitrate (NO_3 , $mg.l^{-1}$)	0.496 (0.807)	0.703 (0.891)	0.510 (0.818)		0.137 (0.110)	0.137 (0.106)	2.522
Nitrate (N , $mg.l^{-1}$)	0.112 (0.182)	0.159 (0.201)	0.115 (0.185)		0.031 (0.025)	0.031 (0.024)	2.522
Nitrite (NO_2 , $mg.l^{-1}$)	0.028 (0.048)	0.024 (0.048)	0.037 (0.052)		0.003 (0.006)	0.003 (0.006)	3.097
Nitrite (N , $mg.l^{-1}$)	0.009 (0.015)	0.007 (0.015)	0.011 (0.016)		0.001 (0.002)	0.001 (0.002)	3.097
COD ($mg.l^{-1}$)	13.904 (1.342)	13.140 (1.084)	13.101 (1.156)		12.874 (0.885)		9.890 *
Conductivité ($\mu S.cm^{-1}$)		254.277 (16.698)					1.234
COT ($mg.l^{-1}$)	14.099 (1.330)	13.485 (1.362)	13.440 (1.257)		13.067 (0.861)		6.454
O_2 (%)		106.298 (8.926)					2.018
O_2 ($mg.l^{-1}$)		10.100 (0.922)					0.011
pH		7.623 (0.569)					0.316
Température ($^{\circ}C$)		18.408 (6.495)					0.357

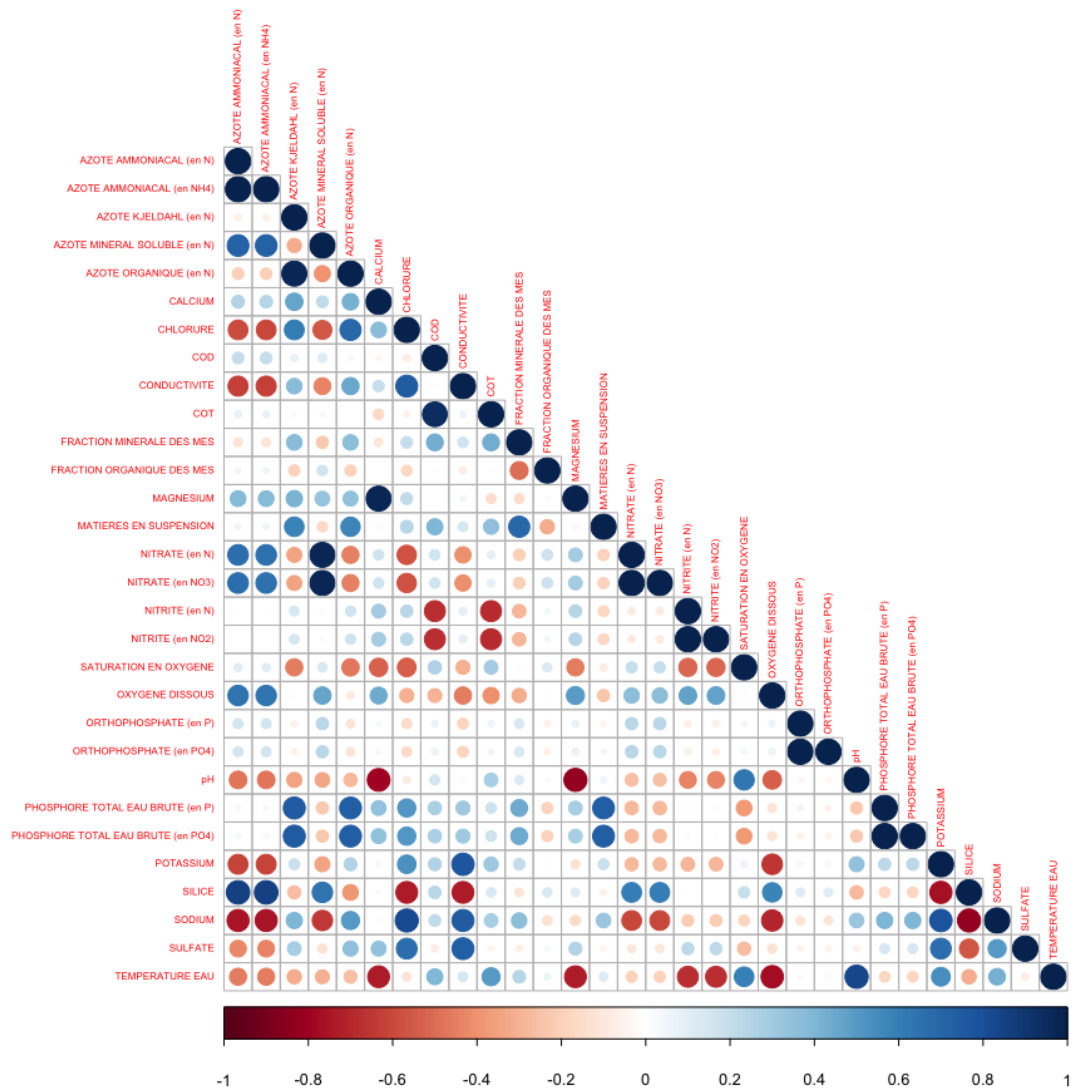


Figure 3.1: Graphique représentant les corrélations de Pearson entre les différentes variables environnementales. La taille et la couleur des points représentent le signe et l'intensité de la corrélation (-1 corrélation négative maximale et +1 corrélation positive maximale entre les deux variables).

Tableau 3.4: Valeurs des coefficients de variation (et variance) de la température en fonction des stations et des saisons.

Stations	Saisons			
	T1	T2	T3	T4
7	0.14 (4.73)	0.05 (1.83)	0.07 (1.54)	0.11 (0.83)
52	0.16 (6.16)	0.06 (2.15)	0.09 (2.36)	0.09 (0.60)
96	0.14 (4.46)	0.04 (0.93)	0.07 (1.38)	0.07 (0.37)
144	0.15 (6.37)	0.09 (6.28)	0.14 (6.26)	0.19 (2.48)
231	0.10 (2.12)	0.07 (3.49)	0.10 (3.28)	0.13 (1.14)
280	0.12 (3.12)	0.05 (1.83)	0.08 (2.06)	0.10 (0.72)
CEN	0.08 (1.24)	0.02 (0.27)	0.04 (0.53)	0.05 (0.15)

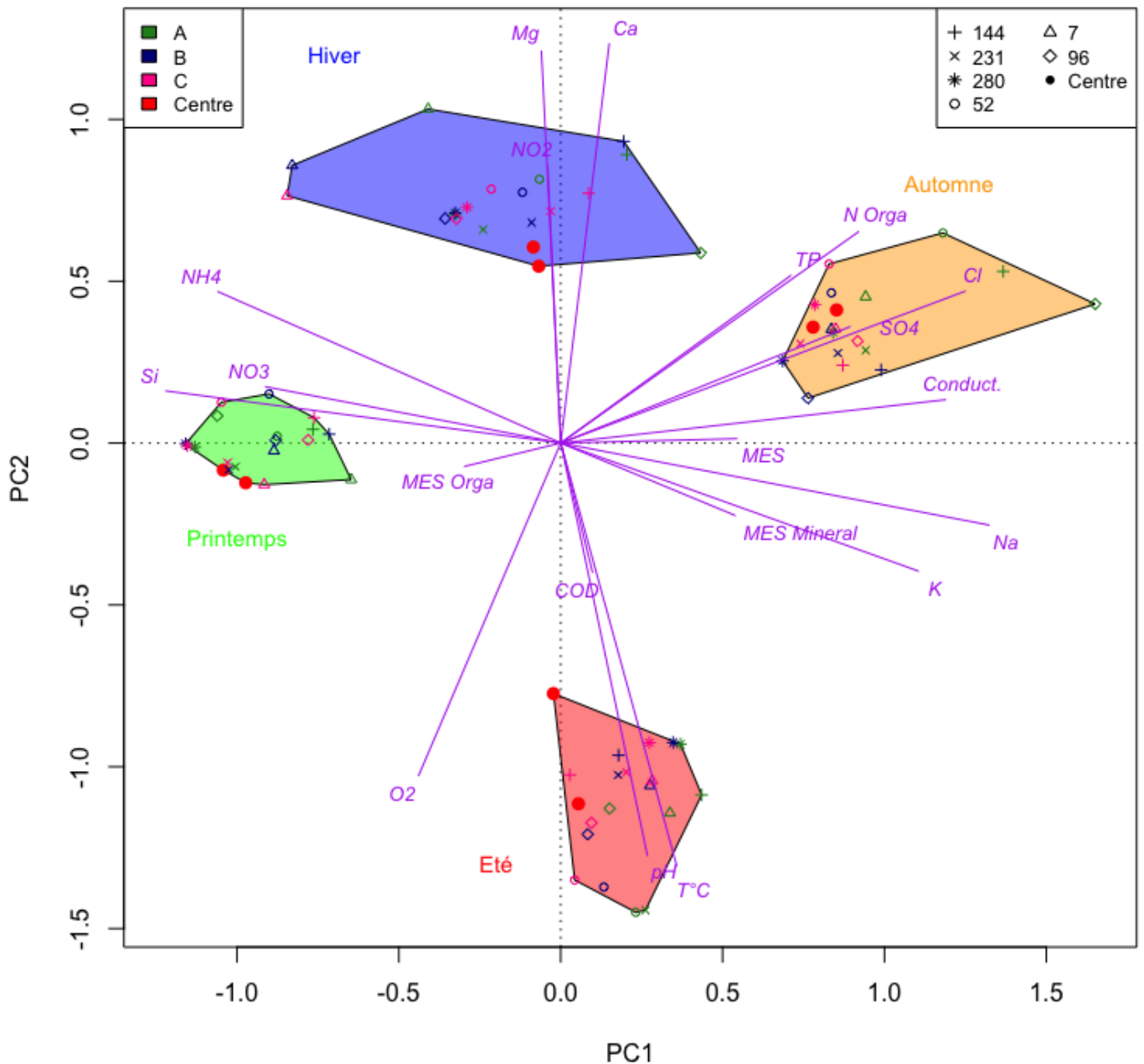


Figure 3.2: Représentation graphique de l'analyse en composantes principales sur les deux premiers axes de l'ordination. Les axes 1 et 2 expliquent respectivement 32 et 25% de la variance totale. Les sigles utilisés correspondent aux valeurs suivantes : TP - Phosphore total (en P , $mg.l^{-1}$) ; $N\ Orga$ - Azote organique (en N , $mg.l^{-1}$) ; NH_4 - azote ammoniacal (en N , $mg.l^{-1}$) ; NO_2 - Nitrite (en N , $mg.l^{-1}$) ; NO_3 - nitrates (en N , $mg.l^{-1}$) ; $Conduct.$ - conductivité ($\mu S.cm^{-1}$) ; MES - matières en suspension ($mg.l^{-1}$) ; $MES\ minéral$ - fraction minérale des MES (%) ; $MES\ Orga$ - fraction organique des MES (%) ; COD - Carbone organique dissous ($mg.l^{-1}$) ; O_2 - saturation en oxygène (%) ; $T^\circ C$ - température de l'eau ; Mg , Ca , Cl , SO_4 , Na , K et Si les concentrations ($mg.l^{-1}$) en ions magnésium, calcium, chlorures, sulfates, sodium, potassium et silice respectivement.

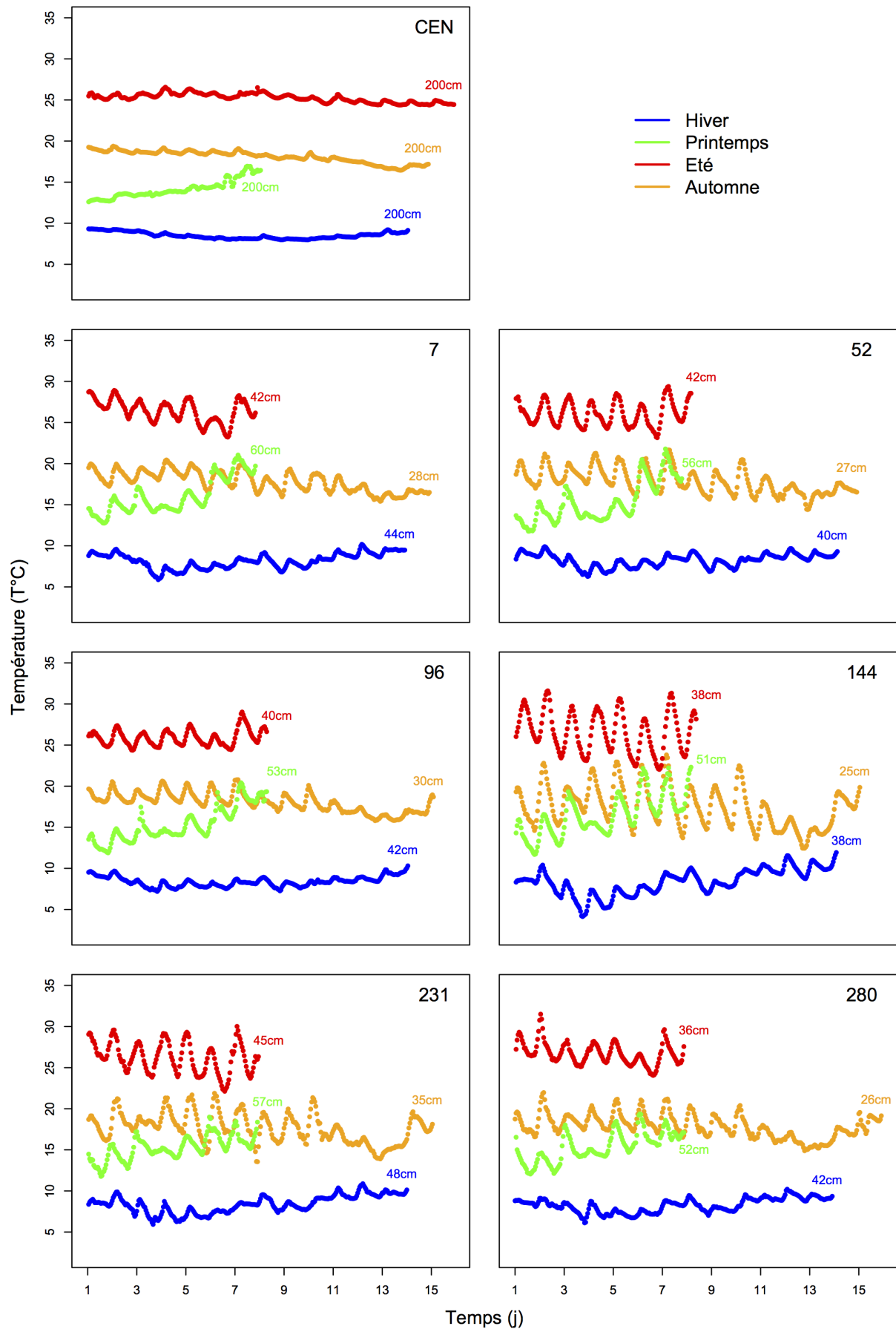


Figure 3.3: Variation de la température sur la période d'échantillonnage en fonction des stations et des saisons. Les valeurs indiquées (en cm) correspondent à la profondeur de l'eau au moment de la mesure (le capteur de température étant situé entre 5 et 10 cm au dessus du fond).

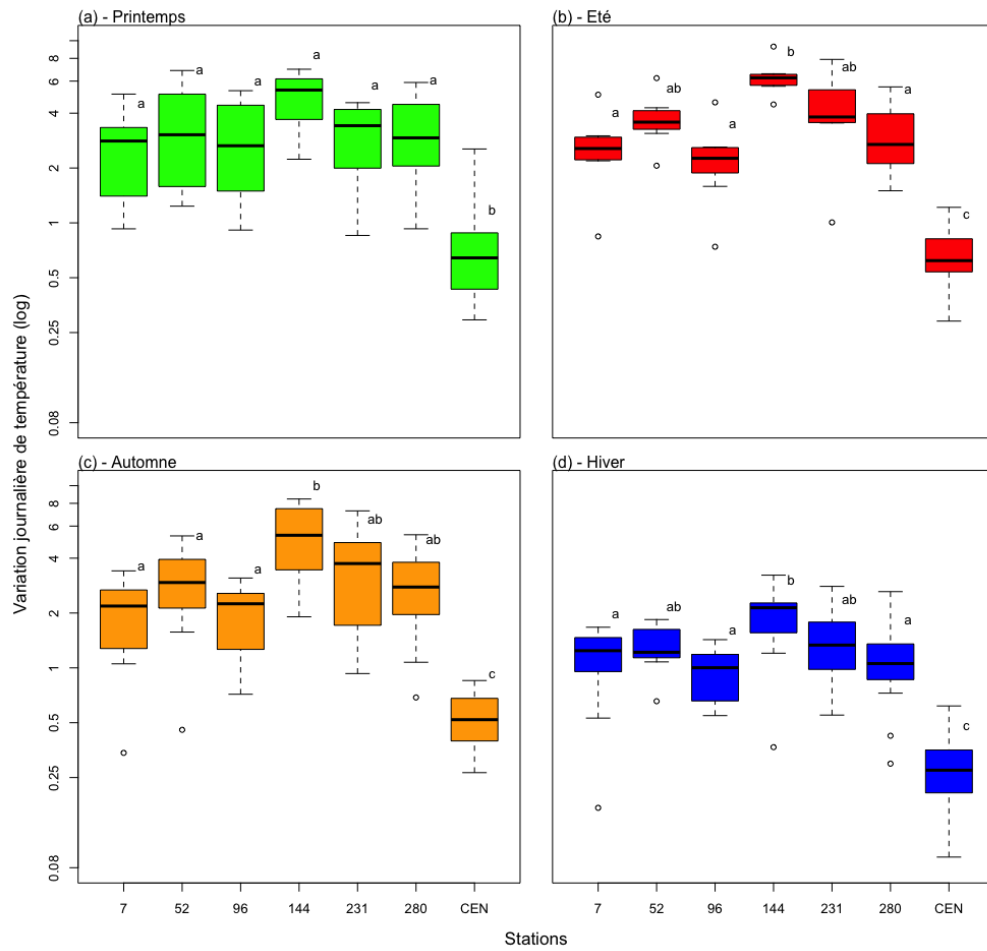


Figure 3.4: Variation journalière de la température (différence entre les valeurs maximales et minimales) en fonction des stations et des saisons (en log). Les lettres indiquent les différences significatives entre stations après une ANOVA suivi d'un test *post-hoc* de Tukey.

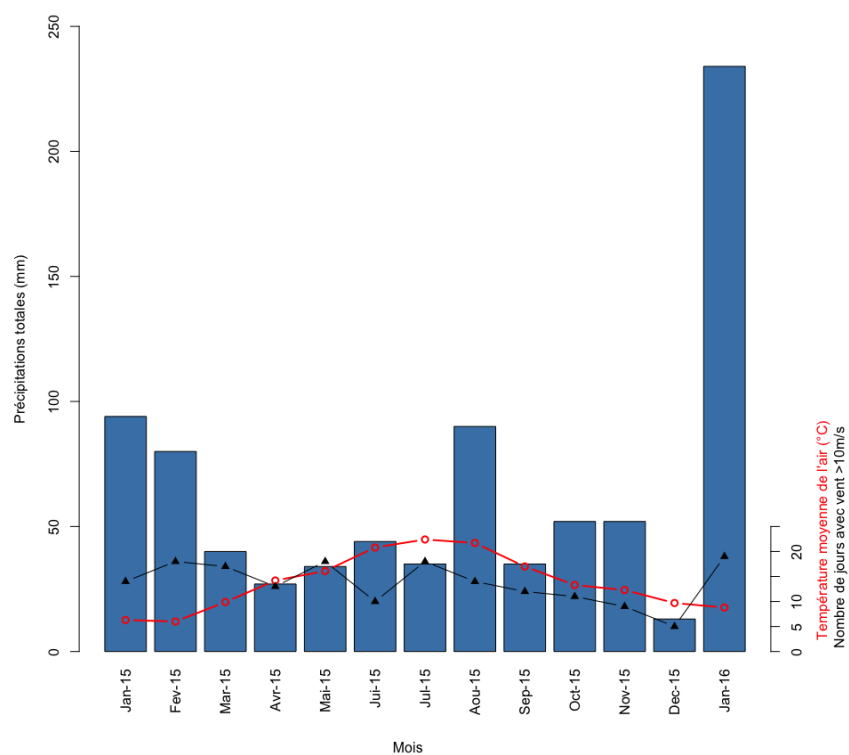


Figure 3.5: Diagramme ombrothermique de la station de Mérignac-aéroport pendant la période d'étude élargie (janvier 2015 - janvier 2016) accompagné du nombre de jours où la vitesse du vent était supérieure à 10m/s (triangles noirs).

Tableau 3.5: Valeurs des coefficients de Keddy et de la pente de la station en fonction des stations.

Stations	Keddy ($\cdot 10^5$)	Pente (en $^\circ$)
7	3,01	5,12
52	6,35	2,16
96	4,53	3,95
144	6,52	0,56
231	12,19	1,03
280	10,65	2,26

des vagues) le plus élevé alors que les stations apparaissant comme les plus abritées sont les stations 7 et 96 (Tableau 3.5). Ce sont sur ces stations que la pente est la plus forte alors qu'elle apparait beaucoup plus faible sur la station 144.

3.4 Discussion

Variation horizontale des facteurs physico-chimiques

Nos résultats ne permettent pas de mettre en avant une variation de la composition physico-chimique de la colonne d'eau en fonction des stations, suggérant que les analyses effectuées au centre du lac sont représentatives des valeurs de l'ensemble du lac. Ces résultats sont cohérents avec ceux de Gebrehwot *et al.* (2017), qui ont trouvé peu de différences significatives de la composition chimique entre différentes stations d'un même lac. Notre hypothèse selon laquelle des effets locaux dus aux caractéristiques des rives, à l'exposition au vent ne semble donc pas vérifiée. Cependant, Cellamare (2009) avait mis en évidence une variation entre la composition chimique des sédiments entre le centre et les rives, suggérant que les activités microbiennes présentes dans le sédiment varient en fonction de la localisation spatiale mais ne modifient pas la composition de la colonne d'eau.

Mais alors que les paramètres plutôt chimiques se révèlent être relativement homogènes sur l'ensemble du lac, les paramètres physiques semblent quant à eux être beaucoup plus dépendants de la localisation des stations. En effet, nos résultats montrent que la variation de la température de l'eau est beaucoup plus importante sur certaines stations, et notamment sur la station 144. Cette station correspond à la station qui possède la plus faible pente (Tableau

3.5), et une grande probabilité de remise en suspension (Boudier, 2016). C'est donc une station avec une eau davantage brassée, ce qui permet d'expliquer cette plus grande variation journalière de température. La présence d'une strate arborée sur les rives des stations de 7 et 96 de la rive ouest permet en partie d'expliquer les plus faibles variations journalières observées sur ces stations, en particulier en été et en automne (Fig. 3.4).

De même la profondeur de l'eau (dans la gamme mesurée) n'influence pas la composition physico-chimique de l'eau à l'exception des matières en suspension et du carbone organique dissous plus élevés dans les zones les moins profondes. L'effet des vagues, plus intense sur les zones les moins profondes, permet d'expliquer ce résultat en accord avec les travaux de (Gons *et al.*, 1986) qui montraient une forte remobilisation du carbone organique pendant les périodes de vent. On pourrait aussi envisager le fait que ce résultat soit aussi la conséquence du protocole de prélèvement, et de la difficulté (avec les moyens utilisés) de prélever un échantillon d'eau sans remettre en suspension le sédiment dans la zone comprise entre 0 et 30 cm. Cependant aucun autre paramètre physico-chimique ne varie avec la profondeur, et en particulier la fraction organique des matières en suspension, ce qui suggère que l'effet opérateur doit rester assez faible.

Variation saisonnière de la composition physico-chimique de l'eau

Contrairement à la faible variation horizontale observée, l'effet saison semble particulièrement important sur la composition physico-chimique de l'eau du lac de Lacanau. En effet, toutes les variables mesurées (à l'exception des orthophosphates pour lesquelles les concentrations étaient inférieures à la limite de quantification) montrent des valeurs significativement différentes en fonction des saisons (Tableau 3.2).

La période estivale se caractérise, logiquement, par une température de l'eau plus élevée, mais également par des valeurs de pH et d'oxygène dissous plus importantes. Ces résultats s'expliquent très vraisemblablement par la forte activité photosynthétique des organismes végétaux pendant cette période, qui produisent de l'oxygène (mesures toujours réalisées en journée) et consomment simultanément le dioxyde

de carbone, réduisant ainsi l'acidité du milieu (*i.e.* augmentant le pH).

La période automnale se caractérise principalement par de plus fortes conductivités, qui s'expliquent notamment par une augmentation des concentrations en ions chlorures, sulfates et sodium pendant cette période. Les plus fortes concentrations de ces ions pendant la saison automnale est probablement la conséquence des conditions météorologiques lors des relevés de cette saison, puisque les jours de prélèvement, il pleuvait fortement et le vent était soutenu. Or l'ensemble de ces ions (sulfates, chlorures, sodium et potassium) sont reconnus comme étant particulièrement abondants dans l'eau de pluie (Hutchinson, 1957b; Stumm, 2004) ou dans les embruns (Buquet, 2017), et en particulier les sulfates et les chlorures (les ions les plus associés à la période automnale, Fig. 3.2). La remise en suspension consécutive au vent et vagues produites pendant les journées de prélèvement pourrait également expliquer ces concentrations mais son importance est probablement relativement moindre puisqu'aucune variation n'est observée entre les stations (*i.e.* les concentrations ne sont pas plus faibles sur les stations les plus abritées, résultats non affichés).

Les conditions météorologiques lors des prélèvements de la saison automnale expliquent aussi potentiellement les plus fortes concentrations en phosphore total et en azote organique qui serait issu de la remise en suspension de la matière organique, vivante ou morte, déposé au fond. Mais étant donné que i) les fortes concentrations de ces éléments sont retrouvées entre l'automne et l'hiver, ii) que la remise en suspension n'a probablement qu'un effet limité (voir § précédent) et iii) que la fraction organique des MES n'apparaît pas être la plus importante à cette période les conditions météorologiques seules ne peuvent expliquer ces fortes concentrations. Comme les fortes teneurs en MES organiques sont associées au printemps et à l'été (ce qui est logique puisque correspondant au pic de biomasse phytoplanctonique), les fortes concentrations en azote organique et en phosphore totale correspondent vraisemblablement à des composés dissous dans le milieu (étant donné que les concentrations en orthophosphates sont nulles). Ces fortes concentrations peuvent donc être attribuées soit à de la matière végétale (ou animale)

morte, en attente de dégradation et d'assimilation par les micro-organismes hétérotrophes, et/ou à de la matière organique d'origine bactérienne. On ne retrouve pas le carbone organique dissous comme un composant associé à cette période car le COD est estimé suite à une filtration sur des filtres avec des pores beaucoup plus fins que pour les MES (0,45 *vs.* 1-2 μm), éliminant ainsi la quasi totalité de la communauté bactérienne, alors que la porosité des filtres à MES ne filtre que très grossièrement les bactéries du milieu. Ces résultats suggèrent donc une plus forte activité hétérotrophe pendant la période automnale résultant de l'accumulation de biomasse organique morte et confirme ainsi les résultats de la littérature (Scavia & Laird, 1987; Lavandier, 1990), qui montraient un déséquilibre saisonnier entre la production primaire et bactérienne. Ainsi au printemps la production primaire est en excès par rapport à la production bactérienne, et en automne, la matière organique accumulée et les produits de lyse cellulaire sont consommés par la communauté bactérienne (Servais *et al.*, 1995). Aussi, la biomasse bactérienne plus importante en automne a également été associée à la période de sénescence des macrophytes et le dépôt des feuilles mortes des forêts/arbres à proximité de la rive (Andersson, 1983; Johansson, 1983; Servais *et al.*, 1995).

La forte activité bactérienne observée en automne semble être fortement limitée par les faibles températures de la saison hivernale. Les températures basses ($<10^{\circ}C$) réduisent l'activité métabolique et la nitrification (transformation de l'ammonium en nitrate) par les bactéries nitrifiantes (Randall & Buth, 1984; Shammass, 1986). La nitrification comporte 2 phases successives que sont la transformation de l'ammonium en nitrites par des bactéries du genre *Nitrosomonas* (c'est la nitritation) puis la transformation des nitrites en nitrates par les bactéries du genre *Nitrobacter* (c'est la nitratisation). Or Randall & Buth (1984) ont montré que la nitratisation était plus fortement inhibée par les basses température que ne l'était la nitritation). Ces observations semblent refléter les processus observés dans le lac de Lacanau, puisque de fortes concentrations de nitrites apparaissent être caractéristiques de la saison hivernale (Fig. 3.2). Le processus de nitrification semble ainsi être "bloqué" avant de reprendre au printemps.

C'est en effet au printemps que l'on retrouve les concentrations en nitrates les plus importantes (con-

firmant notamment le rôle de la reprise de la nitrata-tion à cette période), mais aussi les concentrations en silice et ammonium les plus fortes. Les fortes concentrations en silice observées peuvent être la conséquence de la dissolution des frustules de diatomées accumulées depuis la fin de la saison végétative, et les faibles concentrations observées pendant la saison estivale à la remobilisation du silice dissous par ces organismes pendant leur pic de biomasse. Mais les apports principaux de la silice viennent en général du bassin versant (Hutchinson, 1957b) et les fortes concentrations en silice pendant cette période sont probablement essentiellement la conséquence des précipitations plus importantes pendant l’hiver (Fig. 3.5) qui lessivent les sols du bassin versant (essentiellement composés de sables acides) et charient ces éléments dans le lac (Buquet, 2017).

Le rôle important du lessivage des sols et des apports par le bassin versant explique également les plus fortes concentrations en ammonium et en nitrates observées. En effet, c’est aussi à cette saison, au début de la saison végétative, que les apports en fertilisants (formes azotés ammonium et nitrates) dans les champs cultivés sont les plus importants. Bien que plus de 60% du bassin versant du lac de Lacanau soit composé de surface forestière, et que les champs cultivés ne représentent qu’environ 12% de l’occupation du sol (Percaille, 2015), leur influence semble pourtant être significative à cette échelle (il y a aussi sûrement de la fertilisation sur les parcelles forestières mais probablement d’une intensité moindre). La surface occupée par les champs a été presque multipliée par 4 depuis la fin de la seconde guerre mondiale (Percaille, 2015), et si cette dynamique temporelle se poursuit, on peut donc craindre des concentrations en nitrates encore plus importantes dans les années à venir. Ce pic de nitrates et de silice au printemps s’explique aussi par le fait que le printemps soit à la fois le début et la fin d’un cycle saisonnier végétatif. Ainsi, pendant les fortes saisons de production primaire (i.e. surtout en été), le phytoplancton assimile fortement toute l’azote et la silice présents dans le milieu, diminuant ainsi leur concentration dans la colonne d’eau (Gaillard, 1995).

Bien que l’ammonium doivent provenir essentiellement du lessivage du bassin versant, sa forte concentration au printemps est probablement aussi accentuée par l’ammonification de la matière organique qui est probablement largement ”excédentaire” en

Tableau 3.6: Valeurs des paramètres physico-chimiques moyens ($\pm$ écart type) relevés pendant la même période dans l’étude de Ribaud *et al.* (2017b). Uniquement les mesures effectuées le jour, en surface et sur les stations non choisies dans la présente étude ont été synthétisées dans ce tableau. Les valeurs de nitrates (NO_3), d’ammonium (NH_4), nitrites (NO_2) et d’orthophosphates (PO_4) sont exprimées en mg.l^{-1} et l’ O_2 en %.

Variables	Saisons		
	Printemps	Été	Automne
pH	6.88 (0.40)	8.31 (0.76)	7.27 (0.738)
$T^\circ\text{C}$	15.07 (2.71)	25.30 (3.00)	16.83 (3.10)
O_2	88.65 (12.96)	104.81 (11.39)	85.00 (13.82)
NO_3	11.96 (7.16)	2.03 (1.72)	0.39 (0.31)
NH_4	0.63 (0.41)	0.25 (0.33)	0.33 (0.29)
NO_2	0.00 (0.00)	0.01 (0.02)	0.00 (0.00)
PO_4	0.14 (0.10)	3.29 (6.11)	18.36 (17.93)

hiver et au début du printemps (période de plus faible productivité primaire), conduisant à une accumulation dans le milieu et expliquant les fortes concentrations observées au printemps. En effet, la transformation de l’azote organique, dont les concentrations sont maximales en automne, en azote minéral (ammonification) nécessite un certain temps et est ralentie par les faibles températures (Labroue *et al.*, 1995), ce qui explique probablement en partie les fortes concentrations printanières. De même, la formation de cet azote ammoniacal au printemps permet aux bactéries nitrifiantes de métaboliser cet ammonium en nitrates, augmentant ainsi les concentrations à cette saison (en lien avec le lessivage des sols).

L’ensemble de ces résultats est cohérent avec ceux d’une autre étude réalisée sur le même lac, la même année, mais sur d’autres secteurs de rives (Ribaud *et al.*, 2017b). Conformément à nos résultats, ces auteurs trouvent également un pH et des saturations en oxygène (et des températures) plus importantes pendant l’été, un pic de nitrate et d’ammonium au printemps et des concentrations en phosphore plus importantes en automne (Tableau 3.6).

Conclusions

Nos résultats montrent que les facteurs physico-chimiques sont extrêmement dépendants de la saison

mais spatialement homogène sur l'ensemble du lac. Les cycles biologiques des différents organismes expliquent fortement la composition physico-chimique de l'eau. La forte production primaire au printemps et en été assimile fortement les nutriments et augmente la quantité d'oxygène et le pH du milieu. La biomasse végétale meure ensuite résultant en une accumulation de matière organique et de lyse cellulaire pendant la période automnale. Cette augmentation de la matière organique induit un déséquilibre entre la production primaire et la production hétérotrophe qui se retrouve particulièrement intense pendant cette période. En hiver, les faibles températures semblent bloquer l'activité microbienne et la nitrification, résultant en une accumulation de nitrites dans les eaux. Cette nitrification reprend au printemps suivant, générant une forte concentration de nitrates accentuée par les apports du bassin versant (nitrate et ammonium) particulièrement importants pendant cette période. A titre plus marginal, nous avons également pu observer l'influence des précipitations sur la composition de l'eau, et notamment par l'apport d'ions sulfates et chlorures responsables d'une légère augmentation de la conductivité.

Chapitre 4

Macrophytes

4.1 Introduction

Les macrophytes sont des éléments structurant majeurs des écosystèmes aquatiques et contribuent notamment, en tant que producteurs primaires, aux processus écologiques fondamentaux (*e.g.* cycle des nutriments). Ils offrent également une source de nourriture et des refuges pour les populations piscicoles (Hatzenbeler *et al.*, 2000) et représentent le support physique de nombreux organismes épiphytes, tels que les diatomées ou la micro-méiofaune (Blinow, 1987; Cyr & Downing, 1988a; Laugaste & Reunanen, 2005).

En tant que producteurs primaires, les macrophytes sont reconnus comme étant directement influencés par la composition chimique de l'eau et par sa trophie (Bini *et al.*, 1999; Heegaard *et al.*, 2001; Loughheed *et al.*, 2001; Thomaz *et al.*, 2003). Les réponses à ces facteurs apparaissent cependant dépendre des formes de vie des espèces (*e.g.* héliophytes, hydrophytes à feuilles flottantes ou immergées ..., Baattrup-Pedersen *et al.*, 2016). En effet, les espèces à feuilles flottantes semblent répondre particulièrement à l'augmentation des nutriments (Bini *et al.*, 1999; Thomaz *et al.*, 2003) alors que les héliophytes semblent être plus sensibles aux paramètres hydromorphologiques comme l'exposition au vent, la pente ou l'aménagement des berges (Duarte & Kalff, 1986; Penning *et al.*, 2008; Alahuhta *et al.*, 2012, mais voir Bertrin *et al.*, 2017).

Dans le lac de Lacanau, les macrophytes ont, dans le passé, rarement été étudiés et/ou de manière assez ponctuelle (Vanden Berghen, 1968, 1969; Cellamare, 2009) mais grâce au soutien de l'Agence de l'Eau Adour Garonne, ils ont fait l'objet d'études plus intenses au cours de ces dernières années (Bertrin *et al.*, 2013, 2012a; Ribauda *et al.*, 2017a,b; Bertrin

et al., 2017). Ces études ont notamment mis en évidence une composition spécifique différente entre les rives ouest et est (Bertrin *et al.*, 2012a, 2017). Les rives ouest, caractérisées par de fortes pentes et à l'abri des vents dominants, sont occupées majoritairement par des roselières (*Phragmites australis*) et par des herbiers d'*Egeria densa* dans les anses les plus abritées, alors que les rives est, avec des pentes douces directement exposées aux vents dominants, sont essentiellement occupées par des végétations moins denses dominées par le scirpe piquant (*Schoenoplectus pungens*). Les espèces patrimoniales (*Littorella uniflora* et *Lobelia dortmanna*) sont davantage représentées en rive est, même si de fortes densités d'individus peuvent localement être retrouvées en rive ouest (Bertrin *et al.*, 2012a).

Les macrophytes étant des végétaux, leur croissance et leur cycle de développement est généralement dépendant des saisons (température, apport de lumière). Certaines espèces étant annuelles et d'autres pérennes, certaines possédant un appareil végétatif aérien continuellement présent alors que d'autres ont un organe de conservation souterrain, la composition spécifique observée localement est donc susceptible de varier dans le temps. Dans les milieux tempérés, la biomasse des macrophytes est généralement considérée comme augmentant du printemps à l'été avant de diminuer à la fin de l'été et à l'automne (Sayer *et al.*, 2010b). La variation saisonnière de biomasse des macrophytes a fait l'objet de nombreuses études, *in-* ou *ex-situ* en s'intéressant généralement au comportement individuel des espèces (Albert *et al.*, 2013; Andersen & Andersen, 2006; Asaeda *et al.*, 2007; Best & Visser, 1987; Luu *et al.*, 1990; Madsen, 1997; Wersal *et al.*, 2013). A l'échelle des lacs la variation saisonnière de biomasse a aussi souvent été quantifiée avec l'objectif

de mesurer la productivité du milieu (Hatzenbeler *et al.*, 2000; Sayer *et al.*, 2010b) mais peu d'études se sont intéressées à la variation de la diversité et de la composition en fonction des saisons (mais voir Mor-mul *et al.*, 2015). Sur les lacs du littoral aquitain, la variation saisonnière de la diversité, de biomasse et de la composition spécifique des espèces de macrophytes n'a, à notre connaissance, encore jamais été étudiée.

L'objectif de cette étude est donc de i) tester localement et à petite échelle la réponse des patrons de diversité des macrophytes aux facteurs environnementaux, ii) quantifier la biomasse présente en fonction de la localisation autour du lac et iii) tester si la diversité, la biomasse et la composition spécifique des macrophytes varient avec la saison. Pour tester ces objectifs, nous chercherons à estimer la biomasse des principales espèces de macrophytes par des méthodes indirectes. Dans le cadre de cette étude multimaillon, la finalité étant d'étudier la réponse des différents maillons biologiques et de tester d'éventuelles relations entre eux, les objectifs précédents sont aussi développés dans le but d'utiliser les résultats pour l'analyse des autres maillons.

4.2 Matériels et Méthodes

4.2.1 Les mesures de diversité

Afin de mesurer la diversité des macrophytes, nous avons calculé la richesse spécifique (S), l'indice de Shannon (H) et l'indice de Piélou (J) pour chaque quadrat et pour chaque saison. La richesse spécifique correspond au nombre d'espèces présentes sur un échantillon, l'indice de Shannon est un indice de diversité qui permet de prendre en compte l'abondance des espèces (en donnant davantage d'importance aux espèces rares) et l'indice de Piélou est un indice de diversité qui permet de quantifier l'équitabilité dans l'abondance des espèces (une forte valeur indique que toutes les espèces ont une abondance similaire alors qu'un indice faible indique que seulement quelques espèces de la communautés représentent la majorité de l'abondance). Pour le calcul de H et J , la moyenne d'abondance des 4 sous-quadrats a été utilisée comme mesure d'abondance du quadrat.

La composition en espèces a été analysée avec une NMS (Non-metrical Muldimensional Scaling) après

avoir transformé la matrice des communautés par une transformation de Hellinger. Afin de choisir le nombre de dimensions optimal décrivant au mieux la structure des données, des NMS ont été calculées pour 1 à 10 dimensions. La distribution des valeurs de stress a été ensuite analysée afin de choisir le nombre de dimensions (faible diminution de stress entre la dimension et la suivante).

4.2.2 Variation de la diversité en fonction des variables abiotiques

Des ANOVA à un facteur ont été utilisées pour tester la différence des indices de richesse (S , H et J) en fonction des stations, de l'orientation (est-ouest), des saisons et de la zone de profondeur. Dans le but d'améliorer la distribution des données et l'homocédasticité, le logarithme de S a été utilisé. A noter que 3 distributions ne remplissaient pas le critère d'homocédasticité (test de Bartlett) : H en fonction de la profondeur ($p\text{-value} = 0.008$), J en fonction de la station ($p\text{-value} = 0.04$) et de la saison ($p\text{-value} = 0.02$). Cependant, les $p\text{-values}$ sont assez proche du seuil de 0,05 et les tests de Kruskal-Wallis effectuées montrent des résultats identiques à ceux de l'ANOVA. Par conséquent, uniquement les résultats de l'ANOVA seront reportés. En raison de l'auto-corrélation temporelle et spatiale dans les données :

- la saison et le quadrat ont été intégrés comme termes d'erreur pour tester l'effet station ;
- la saison a été intégrée comme terme d'erreur pour tester l'effet orientation (impossible d'intégrer également la station en raison d'un nombre de degrés de liberté insuffisant) ;
- la station a été intégrée comme terme d'erreur pour tester l'effet saison ;
- la saison et la station ont été intégrées comme termes d'erreur pour tester l'effet profondeur.

Des tests *post-hoc* de Tukey ont ensuite été calculés afin de tester la différence entre les différents groupes (basés sur l'ANOVA sans termes d'erreur).

Afin de confirmer les tendances observées sur la NMS, la distribution des valeurs des coordonnées de chacun des axes en fonction des stations, de l'orientation, de la saison et de la zone de profondeur a été testée avec un test de Kruskal-Wallis, et une

MRPP (Multi Response Permutation Procedure) a été utilisée pour tester si la composition variait significativement en fonction de ces différents groupes (basée sur la dissimilarité de Sørensen).

Les corrélations entre les variables physico-chimiques et les indices de richesse spécifique, de Shannon, de Piélou ainsi que pour les coordonnées des quadrats sur les 3 premiers axes de la NMS ont été testées avec des tests de corrélations de Spearman. Les variables physico-chimiques utilisées sont les 20 variables physico-chimiques les plus représentatives (cf. Chapitre 3) ainsi que les variables de température relevées les jours précédents les relevés (cf. Chapitre 2 et 3), incluant la température moyenne de l'eau (T°C moy), sa variance (T°C var), le coefficient de variation (T°C CV) et la variation journalière (T°C var. journ.). Pour chaque station, la pente observée et l'indice de Keddy (Keddy, 1982), permettant de quantifier l'exposition au vent, ont également été utilisés comme variables environnementales (valeurs issues du travail de Boudier, 2016).

4.2.3 Estimation et variation de la biomasse des espèces les plus fréquentes

4.2.3.1 Liens entre la biomasse et la hauteur totale des individus

Afin de tester si la hauteur des individus peut être utilisée comme un indicateur de biomasse, nous avons utilisé les mesures effectuées sur les prélèvements de macrophytes (*Chara fragifera*, *Phragmites australis*, *Juncus bulbosus* et *Lagarosiphon major*) destinés à l'étude de la faune et la flore épiphyte. Sur les individus prélevés, la hauteur totale des individus a été mesurée (voir Chapitre 2) et mise en corrélation avec leur biomasse par des modèles linéaires (après transformation puissance des valeurs afin d'améliorer leur normalité et la linéarité de la réponse). Des analyses de covariance (ANCOVA) ont été réalisées pour chacune des espèces afin de tester si la pente variait significativement en fonction des saisons, en utilisant la biomasse comme variable dépendante, la hauteur comme covariable et la saison comme facteur.

4.2.3.2 Variation des traits d'histoire de vie des plantes

A partir de la relation entre biomasse et hauteur des individus précédemment définie et en supposant que la hauteur maximale des plantes mesurée sur le terrain soit directement liée à une hauteur moyenne des individus, la hauteur maximale des plantes peut être envisagée comme un estimateur de la biomasse végétale de l'espèce.

Pour les 6 espèces les plus fréquentes et abondantes pour lesquelles la forme de vie a permis de mesurer la hauteur maximale (*Chara fragifera*, *Phragmites australis*, *Scirpus pungens*, *Juncus bulbosus*, *Nitella spp* et *Littorella uniflora*), la variation de hauteur en fonction des saisons, des stations et de la zone de profondeur a été testée par des ANOVA. A noter que pendant la saison hivernale et printanière, la hauteur maximale des espèces annuelles (*P. australis* et *S. pungens*) est représentée majoritairement par des individus morts ou sénescents (voir Ch. 2).

Les ANOVA réalisées pour tester l'effet station ont été réalisées en utilisant la saison comme terme d'erreur, les ANOVA réalisées pour tester l'effet saison ont été réalisées en utilisant la station comme terme d'erreur et les ANOVA réalisées pour tester l'effet profondeur ont été réalisées en utilisant la saison et station comme termes d'erreur. Si la distribution des données ne vérifiait pas la condition d'homocédasticité, un test de Kruskal-Wallis a été réalisé à la place de l'ANOVA. Cependant, afin de prendre en compte la pseudoréplication des données, l'ANOVA a quand même été réalisée afin de tester si le résultat obtenu était similaire.

Pour *Lobelia dortmanna* (autre espèce fréquente mais dont la mesure de la hauteur était impossible car formant une rosette) le nombre de pieds de chaque sous-quadrats a été étudié de manière similaire. L'ensemble des valeurs a préalablement été transformé par une transformation puissance. La variation en fonction de la zone de profondeur a également été testée de manière continue avec la profondeur relevée sur le terrain pour chaque sous-quadrat.

Des régressions linéaires entre la hauteur maximale ou nombre de pieds et la hauteur d'eau mesurée ont été effectuées, mais peu des modèles remplissaient les conditions d'application (distribution normale des résidus, testé avec un test de Shapiro). Afin néan-

moins d'évaluer la tendance, un lissage des données (coefficient de lissage de 2) a été effectué.

4.2.3.3 Variation de la biomasse en fonction des saisons, des stations et des zones de profondeur

La biomasse de chacune des 7 espèces les plus fréquentes a été estimée pour chaque quadrat. L'estimation de cette biomasse varie en fonction des espèces et a été calculée, dans tous les cas, à partir de mesures de poids sec des individus.

Pour *C. fragifera*, la biomasse a été estimée en utilisant les coefficients de régression définis au paragraphe 4.2.3.1 en utilisant, pour chaque quadrat, la hauteur maximale moyenne mesurée sur chacun des sous-quadrats. Cette biomasse estimée pour une tige a ensuite été divisée par la surface d'occupation d'une tige (mesurée à partir de la longueur médiane de l'ensemble des feuilles mesurées sur tous les échantillons prélevés pour toutes les saisons $N = 10163$) puis multipliée par le recouvrement moyen estimé pour chaque quadrat (moyenne du recouvrement de chaque sous-quadrat) .

$$B_{CHAFRA} = \frac{\hat{B}}{\pi \times 0,67^2 \cdot 10^{-4}} \times \text{recouvr} \quad (4.1)$$

avec $\hat{B}$ la biomasse (g) estimée à partir de la hauteur maximale moyenne (en cm) pour une tige recouvrant approximativement 1.41 cm^2 ($\pi \times 0,67^2 \cdot 10^{-4} \text{ m}^2$), et recouvr le recouvrement moyen de l'espèce sur le quadrat (en m^2).

Pour *S. pungens*, la biomasse a été calculée en s'appuyant sur les données bibliographiques (Albert *et al.*, 2013; Giroux & Bédard, 1988) qui évaluaient une biomasse par unité de surface d'environ $250 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$, et le diamètre moyen d'une tige de 6 mm. Le recouvrement de l'espèce a été calculé à partir du nombre de pieds comptés sur le terrain et de la surface d'une tige calculée à partir de son rayon (3 mm). Aucune correction n'a été appliquée en fonction de la saison ce qui surestime probablement légèrement la biomasse des saisons hivernale et printanière.

$$B_{SCNPUN} = 250 \times (\text{nbpds} \times \pi \times 0,003^2) \quad (4.2)$$

avec nbpds le nombre de pieds total de chaque quadrat.

Pour *P. australis*, la biomasse a été estimée en utilisant les coefficients de régression définis au paragraphe 4.2.3.1 en utilisant, pour chaque quadrat, la hauteur moyenne de l'eau mesurée sur chacun des sous-quadrats. La hauteur d'eau moyenne a été utilisée car nous sommes intéressés à regarder uniquement la biomasse immergée, et le modèle défini au paragraphe 4.2.3.1 considèrerait la hauteur immergée de chacun des individus. Cette biomasse estimée (pour une tige) a ensuite été multipliée par le nombre total de tiges sur chaque quadrat. Les individus de la saison hivernale et printanière étant essentiellement morts ou sénescents, la biomasse de ces saisons est probablement légèrement surestimée (essentiellement pour la saison printanière, voir Jamoneau *et al.*, 2017).

$$B_{PHRAUS} = \hat{B} \times \text{nbpds} \quad (4.3)$$

avec $\hat{B}$ la biomasse estimée à partir de la hauteur d'eau moyenne (en cm) et nbpds le nombre de pieds total de chaque quadrat.

Pour *L. dortmanna*, la biomasse a été estimée en utilisant le poids moyen d'un individu (0,181 g pour la partie aérienne) mesuré en juin-juillet 2017 dans le lac de Cazaux-Sanguinet sur 32 individus (Benelli, S. *comm. pers.*). Ce poids moyen a ensuite été multiplié par le nombre de pieds de chaque quadrat.

$$B_{LOBDOR} = 0,181 \times \text{nbpds} \quad (4.4)$$

avec nbpds le nombre de pieds total de chaque quadrat.

Pour *J. bulbosus*, la biomasse a été calculée à partir de mesures effectuées par Ribaud (unpublished) sur 6 individus de *J. bulbosus* en 2013. Le poids moyen mesuré était de 780 mg. La biomasse a été calculée en multipliant cette valeur par le nombre de pieds observés dans

chaque quadrat. A noter que pour quelques rares relevés, le nombre de pieds n'avait pas été compté sur le terrain. Dans la plupart des cas, et en comparant avec les mêmes relevés à des dates différentes, le nombre de pieds est de 1. Par conséquent toutes les valeurs manquantes ont été utilisées comme représentant 1 pied.

$$B_{JUNBUL} = 0,78 \times nbpds \quad (4.5)$$

avec $nbpds$ le nombre de pieds total de chaque quadrat.

Pour *L. uniflora* et *Nitella spp.* la biomasse a été calculée en se basant sur les données bibliographiques, la biomasse n'ayant pas été directement mesurée sur le terrain. Ainsi, nous avons arbitrairement utilisé une biomasse de 50 g.m^{-2} pour *L. uniflora* (Andersen & Andersen, 2006; Boston & Adams, 1987; Adema & Grootjans, 2003; Sand-Jensen & Søndergaard, 1979; Holmera *et al.*, 1998) comme la biomasse de la partie végétative au dessus du sol, et une biomasse de 30 g.m^{-2} pour *Nitella spp.* (Garcia *et al.*, 2009; Asaeda *et al.*, 2007; Sanderson *et al.*, 2008; Espinar *et al.*, 2002). Pour chaque quadrat, la biomasse a ensuite été calculée en fonction de la surface occupée par chacune des espèces mesurée sur le terrain.

$$B_{LITUNI} = 50 \times recouvr \quad (4.6)$$

$$B_{NITSPP} = 30 \times recouvr \quad (4.7)$$

avec $recouvr$ le recouvrement moyen de l'espèce sur le quadrat (en m^2).

La variation de biomasse en fonction des saisons, des stations et des zones de profondeur pour chaque espèce a ensuite été analysée de la même manière que pour la variation de la hauteur maximale : une ANOVA ou un test de Kruskal-Wallis si les données

ne vérifiaient pas la condition d'homocédasticité. L'ensemble des valeurs a préalablement été transformé par une transformation puissance. La variation en fonction de la zone de profondeur a également été estimée de manière continue avec la profondeur relevée sur le terrain, pour chaque sous-quadrat, grâce un lissage des données (coefficient de lissage de 2). Les ANOVA utilisées pour tester l'effet station ont été réalisées en utilisant la saison comme terme d'erreur, les ANOVA utilisées pour tester l'effet saison ont été réalisées en utilisant la station comme terme d'erreur et les ANOVA réalisées pour tester l'effet profondeur ont été réalisées en utilisant la saison et station comme termes d'erreur. De plus, les corrélations entre les mesures de biomasse estimée pour chaque quadrat et les différentes variables environnementales physico-chimiques (voir § 4.2.2) ont été testées avec des corrélations de Spearman pour chaque espèce de macrophyte.

Afin de mesurer la variation de composition des principales espèces, une NMS a été réalisée en utilisant la biomasse par quadrat de ces 7 principales espèces. Pour tester si la composition en biomasse des quadrats variait en fonction de la saison, des stations et de la zone de profondeur, des MRPP ont été utilisées. Des tests de corrélations de Spearman entre les variables environnementales et les scores des quadrats sur les deux premiers axes ont également été effectués afin d'identifier d'éventuels gradients environnementaux.

4.3 Résultats

Tous les quadrats n'ont pas pu être échantillonnés au printemps en raison du manque de visibilité dû au dépôt de pollen de pin à la surface de l'eau (64 quadrats ont été inventoriés au lieu des 72). Au total 17 espèces ont été identifiées, et les 6 espèces les plus fréquentes sont *Chara fragifera* (CHAFRA), *Schoenoplectus pungens* (SCNPUN), *Phragmites australis* (PHRAUS), *Lobelia dortmanna* (LOBDOR), *Littorella uniflora* (LITUNI), *Juncus bulbosus* (JUNBUL), *Nitella spp* (NITSPP) présentes dans respectivement 75, 30, 23, 15, 11, 8 et 8% des sous-quadrats. Les autres espèces inventoriées apparaissent dans moins de 5% des sous-quadrats.

4.3.1 Les indices/mesures de diversité

L'ensemble des indices de diversité varie significativement en fonction des stations (Tableau 4.1, Fig. 4.1a-c). En particulier, les stations 52, 96 et 144 (stations situées au nord de l'étang) possèdent une richesse spécifique et un indice de Shannon supérieurs à celles des autres stations. L'indice de Piélou est significativement plus important sur la station 144 que sur la station 7, mais reste similaire entre les autres stations.

On observe également une richesse et une diversité (H) significativement plus importantes sur les stations situées à l'ouest que sur les stations situées à l'est, alors qu'aucune différence significative n'est observée pour les valeurs de l'indice de Piélou (Tableau 4.1, Fig. 4.1d-f).

L'indice de Piélou est le seul des indices de diversité qui varie significativement en fonction de la saison, avec des valeurs significativement plus importantes à l'automne qu'au printemps (Fig. 4.1g-i).

La diversité semble également être influencée par la zone de profondeur (Tableau 4.1) : la zone située entre 30 et 60 cm (zone B) affiche une richesse spécifique et un indice de Shannon plus important. L'indice de Piélou est quand à lui plus faible dans la zone la plus proche du littoral (Fig. 4.1j-l).

La richesse spécifique n'est pas significativement corrélée aux variables physico-chimiques de l'eau, alors que l'indice de Shannon se révèle être corrélé (bien que faiblement) à la concentration en phosphore et en sulfates (de manière positive, Tableau 4.2). C'est l'indice de Piélou qui varie significativement le plus en fonction des variables physico-chimiques. Il est en effet positivement corrélé à l'azote organique, au calcium, aux chlorures, au magnésium et aux sulfates.

4.3.2 La composition spécifique

La composition taxonomique varie significativement en fonction de la station, de la saison, de la zone de profondeur et de l'orientation (toutes les analyses MRPP sont significatives). L'analyse du stress sur des NMS réalisées entre 1 et 10 dimensions révèle

que le nombre de dimensions permettant de décrire au mieux les données est de 3 (résultats non présentés ; stress pour 3 dimensions = 0,11). La représentation des sites et des espèces sur ces 3 dimensions montre que l'axe 1 représente principalement un gradient géographique est / ouest (Tableau 4.3) et est de manière logique principalement associée négativement à la variation de température (Tableau 4.2). On retrouve en effet sur les valeurs positives le long de cet axe les relevés correspondant aux sites 7, 96 et 52 (sites des rives ouest qui se caractérisent par de plus faibles variations de température) et sur les valeurs négatives les sites 144, 231 et 280 correspondant aux sites des rives est (Fig. 4.2-a). Les rives ouest apparaissent être essentiellement caractérisées par *Iris pseudacorus*, *Lagarosiphon major* et *Phragmites australis* alors que *Juncus bulbosus* semble être plutôt caractéristique des rives est (Fig. 4.2-b). L'axe 2 de la NMS semble être principalement associé à un gradient négatif de richesse spécifique (Tableau 4.3, Fig. 4.2-a) et n'est corrélé à aucune variable physico-chimique (Tableau 4.2). On retrouve sur les valeurs négatives de cet axe, *i.e.* associé à une forte richesse spécifique, le groupe des espèces patrimoniales : *Lobelia dortmanna*, *Littorella uniflora* et *Caropsis verticillato-inundata*. L'axe 3 apparaît être essentiellement associé positivement au gradient de profondeur, principalement caractérisé par *Lagarosiphon major* dans ses valeurs positives, alors que *Schoenus nigricans* et *Schoenoplectus lacustris* apparaissent être davantage associés aux faibles profondeurs. L'effet de la saison apparaît comme influençant très légèrement la composition des espèces de macrophytes le long de l'axe 3, les valeurs positives étant associées aux relevés printaniers et les valeurs négatives aux relevés hivernaux, en cohérence avec les corrélations significatives retrouvées avec les variables environnementales chimiques pour cet axe (Tableau 4.2).

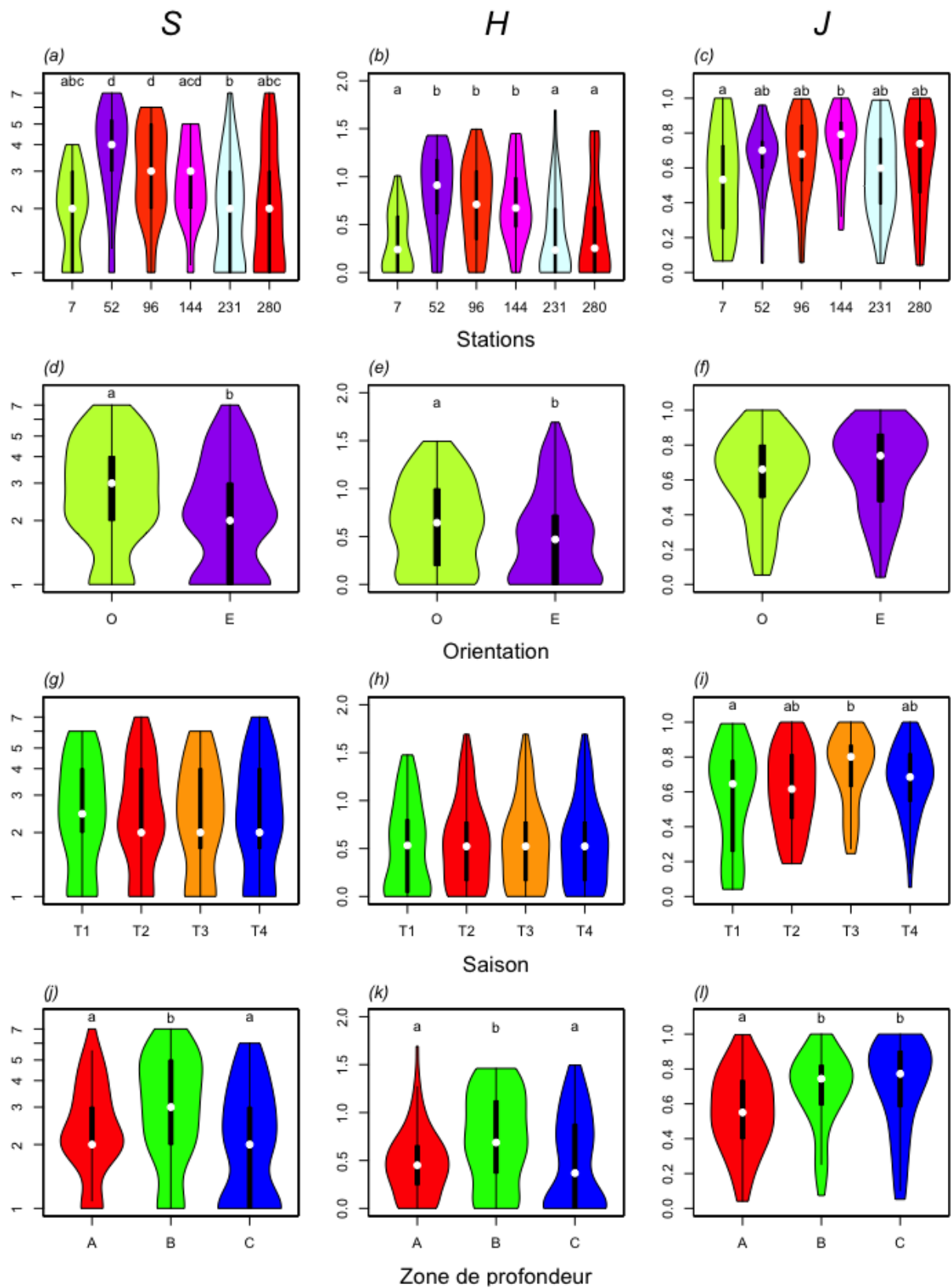


Figure 4.1: Variation de la richesse spécifique (S en log, a, d, g, j), de l'indice de Shannon (H , b, e, h, k) et de l'indice de Pielou (J , c, f, i, l) en fonction des stations (a-c), de l'orientation (d-f), de la saison (g-i) et de la zone de profondeur (j-l). Les lettres représentent la différence significative entre les groupes (ANOVA suivie d'un test *post-hoc* de Tukey).

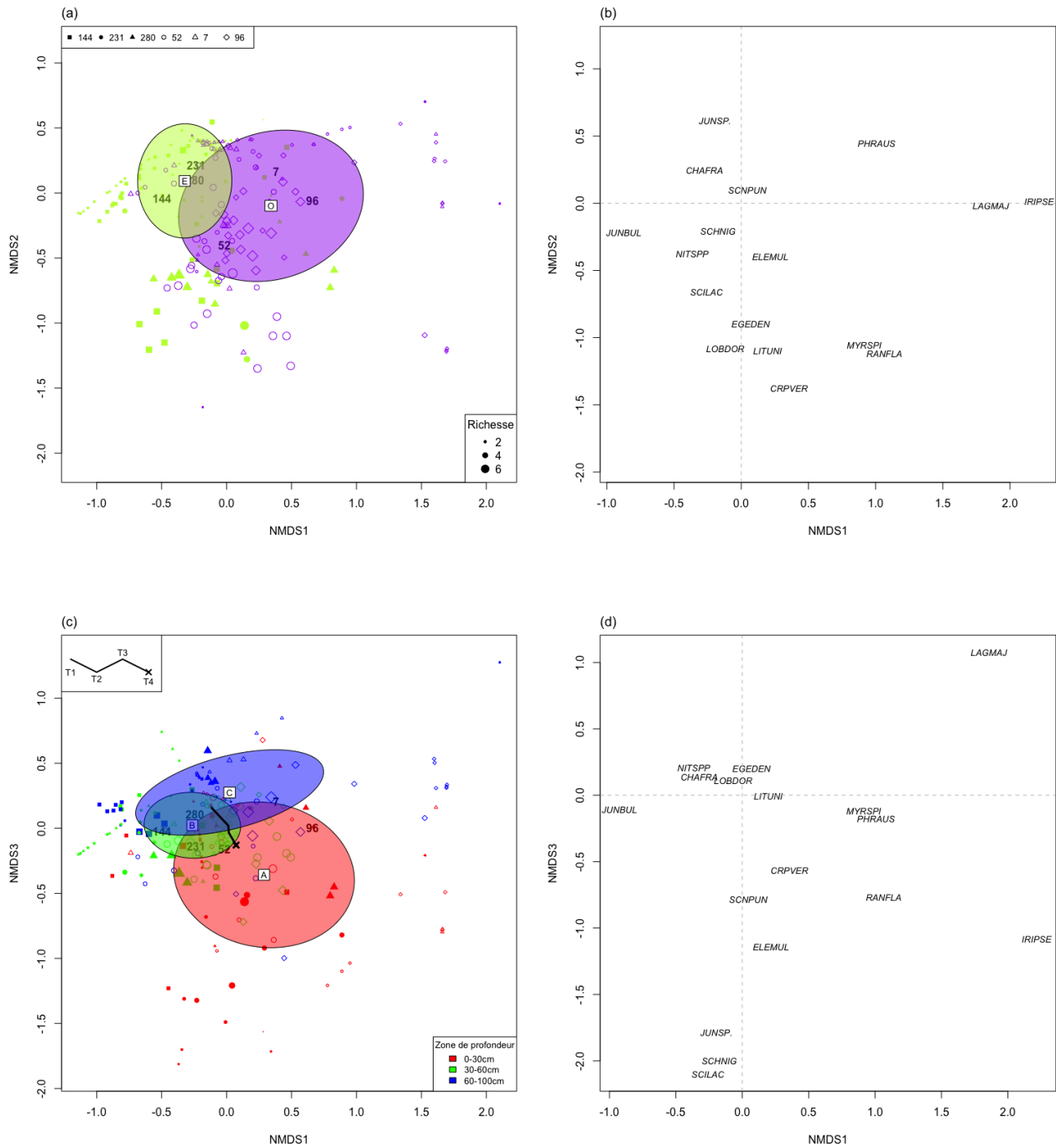


Figure 4.2: Représentation des sites (a, c) et des espèces (b, d) sur les trois axes de la NMS (a, b : axes 1 et 2 ; c, d : axes 1 et 3). La taille des symboles varie en fonction de la richesse. Les ellipses représentent l'écart type autour du centroïde de chaque groupe (a : orientation E/O ; c : zone de profondeur, A : 0-30 cm, B : 30-60 cm et C : 60-100 cm). Les numéros des stations sont indiqués au niveau du centroïde des valeurs. Les centroïdes correspondant aux relevés pour chaque saison (T1 : printemps ; T2 : été ; T3 : automne ; T4 : hiver) sont représentés par une ligne (c). Les symboles des espèces sont : *CHAFRA* - *Chara fragifera* ; *EGEDEN* - *Egeria densa* ; *ELEMUL* - *Eleocharis multicolis* ; *IRIPSE* - *Iris pseudacorus* ; *JUNBUL* - *Juncus bulbosus* ; *JUNSP.* - *Juncus sp.* ; *LAGMAJ* - *Lagarosiphon major* ; *LITUNI* - *Littorella uniflora* ; *LOBDOR* - *Lobelia dortmanna* ; *MYRSPI* - *Myriophyllum spicatum* ; *NITSPP* - *Nitella spp.* ; *PHRAUS* - *Phragmites australis* ; *RANFLA* - *Ranunculus flammula* ; *SCHNIG* - *Schoenus nigricans* ; *SCILAC* - *Schoenoplectus lacustris* ; *SCNPUN* - *Schoenoplectus pungens* ; *CRPVER* - *Caropsis verticillato-inundata*.

Tableau 4.1: Coefficients F des ANOVA à 1 facteur réalisées sur la richesse spécifique (S), l'indice de Shannon (H) et l'indice de Pielou (J) en fonction de la station ($N=6$), de l'orientation ($N=2$), de la saison ($N=4$) et de la zone de profondeur ($N=3$). Pour tester l'effet station, les tests ont été réalisés avec la saison et le quadrat comme termes d'erreur. Pour tester l'effet profondeur, les tests ont été réalisés avec la saison comme terme d'erreur. Pour tester l'effet saison, les tests ont été réalisés avec l'effet station comme terme d'erreur. Pour tester l'effet profondeur, les tests ont été réalisés avec l'effet saison et station comme termes d'erreur.

	S (log)	H	J
Station	$F_{5,219} = 13,56^{***}$	$F_{5,219} = 12,07^{***}$	$F_{5,155} = 3,69^{**}$
Orientation	$F_{1,267} = 13,65^{***}$	$F_{1,267} = 5,06^*$	$F_{1,203} = 2,40$
Saison	$F_{3,263} = 1,19$	$F_{3,263} = 0,76$	$F_{3,199} = 4,56^{**}$
Profondeur	$F_{2,246} = 11,75^{***}$	$F_{2,246} = 10,74^{***}$	$F_{2,182} = 7,30^{***}$

4.3.3 La biomasse des espèces les plus fréquentes / abondantes

4.3.3.1 Liens entre la biomasse et la hauteur totale des individus

Les régressions entre la biomasse des échantillons de macrophytes prélevés et la hauteur totale montrent de bonnes corrélations entre ces deux valeurs, en particulier pour *C. fragifera* et *J. bulbosus* (Tableau 4.4 et Fig. 4.3). Bien que significative, la corrélation est légèrement moins bonne pour *P. australis* ($R_{aj}^2 = 0.36$). Les ANCOVA réalisées pour tester une variation de la pente en fonction des saisons ne montrent aucun effet significatif de la saison sur la régression quelle que soit l'espèce considérée.

4.3.3.2 Variation des traits d'histoire de vie des plantes

Pour 4 des 6 espèces analysées, la hauteur maximale de la plante varie significativement en fonction des saisons (Tableau 4.5 et Fig. 4.4). Pour *C. fragifera* la hauteur maximale est significativement plus faible en automne et en hiver et pour *P. australis* la hauteur tend à être plus importante en été et en automne. Pour *S. pungens*, la hauteur maximale est significativement différente entre toutes les saisons, avec des valeurs minimales au printemps, maximales en été et qui diminuent ensuite progressivement en automne et en hiver (Fig. 4.4). Pour *J. bulbosus* c'est au printemps que la hauteur maximale est significativement supérieure, et tend à diminuer ensuite en été et en automne avant de remonter en hiver. Pour *L. uniflora*, *Nitella spp.* et *L. dortmanna* nous n'avons pas observé de variation significative de la hauteur

maximale ou du nombre de pieds en fonction de la saison (Tableau 4.5).

La hauteur maximale des espèces varie également significativement en fonction des stations à l'exception de *L. uniflora* (Tableau 4.5 et Fig. 4.4). Pour *C. fragifera*, *S. pungens* et *P. australis*, les hauteurs tendent à être significativement plus importantes sur la station 96. Pour *C. fragifera* et *P. australis* la hauteur est également particulièrement élevée sur la station 7 (pas de différence significative avec la station 96) alors que pour *S. pungens*, c'est sur la station 52 que les valeurs sont similaires à celles de la station 96. Par contre, c'est sur cette station 52 que les valeurs tendent à être les plus faibles pour *C. fragifera*, *P. australis* et *Nitella spp.* Concernant *J. bulbosus*, cette espèce est moins présente sur les rives ouest que sur les rives est (Fig. 4.2) et c'est sur ces rives est que l'on retrouve les hauteurs maximales les plus importantes (Fig. 4.4). Le nombre de pieds de *L. dortmanna* varie également significativement en fonction de la station, avec des densités significativement inférieures pour la station 96 comparativement aux stations 7 et 52 (Tableau 4.5 et Fig. 4.5).

Pour *C. fragifera*, *S. pungens*, *Nitella spp.*, *L. uniflora* et *L. dortmanna* la hauteur maximale/nombre de pieds varie également significativement en fonction de la zone de profondeur (Tableau 4.5, Figs. 4.4 et 4.5), et apparaît être significativement plus basse dans les faibles profondeurs (mais le lissage des données montre une diminution dans les profondeurs les plus importantes pour *S. pungens*). Bien que la différence entre les zones de profondeur ne soit pas significative pour *P. australis*, le lissage des données montre une diminution progressive de la hauteur maximale des plantes avec l'augmentation de la profondeur de l'eau (Fig. 4.4). En revanche, les hau-

Tableau 4.2: Coefficients de corrélation de Spearman entre les différentes variables environnementales et les mesures de diversité structurale (richesse taxonomique estimée, indice de Shannon, indice de Pielou et les 3 premiers axes de la NMS) et la biomasse estimée par quadrat pour chaque espèce de macrophyte, la biomasse totale par quadrat (TOTAL) et les scores des quadrats sur les deux premiers axes de la NMS réalisée avec les valeurs de biomasse (NMS1 et 2). Voir chapitre 3 pour la définition des variables. Seules les coefficients des corrélations significatives ($\alpha = 0,05$) sont affichées.

Variable	Diversité					Biomasse										
	s	H	r	NMS1	NMS2	NMS3	CHAFRA	SCNPUN	PHRAUS	LOBDOR	LITUNI	JUNBUL	NITSP	TOTAL	NMS1	NMS2
NH4						0,12		-0,26	0,34							
N Orga			0,17			-0,23	-0,35		-0,28					-0,31		0,15
Ca			0,21				-0,40							-0,28		
Cl			0,18			-0,20	-0,35		-0,34					-0,33		0,14
COD							0,20							0,16		
Conduct.			0,18				-0,16		-0,36			0,30		-0,18	-0,18	
MES Minéral						-0,16										0,14
MES Orga																
Mg			0,14				-0,27	-0,19						-0,19		0,12
MES							0,16	-0,25	-0,22					0,18	0,13	
NO3						-0,14	-0,38		0,45					-0,31	-0,17	
NO2				-0,17			0,30							0,22		-0,15
O2							0,28							0,17		
pH							0,28							-0,21		0,37
TP		0,14		0,29		-0,25	-0,35							-0,13	-0,14	
K									-0,29					0,20	0,13	
Si						0,15	0,21	-0,28	0,32					-0,22		
Na						-0,14	-0,19		-0,33					-0,19	-0,15	0,13
SO4		0,17	0,18			-0,16	-0,25	0,18	-0,29					-0,19		-0,17
T°C				-0,14			0,36							0,23		
T°C moy							0,20		-0,19							
T°C var				-0,39			0,13	-0,20							-0,19	-0,27
T°C CV				-0,31				-0,32	0,21				-0,33		-0,13	-0,17
T°C var. journ.				-0,38					-0,20						-0,20	-0,26
Keddy	-0,15			-0,51	0,16		-0,14	-0,22	-0,42		0,52	0,48		-0,29	-0,14	-0,36
Pente		-0,17		0,60			0,18	0,27	0,43	-0,46	-0,34			0,30	0,30	0,41

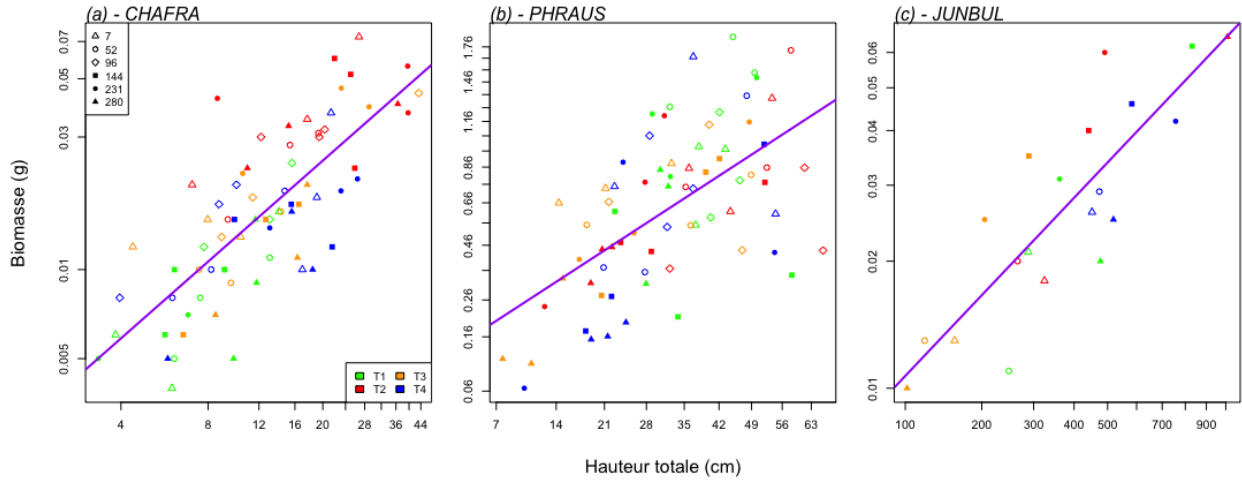


Figure 4.3: Relation entre la biomasse (en g, transformée en fonction puissance, voir Tableau 4.4) et la hauteur totale des individus prélevés (en cm, transformée en fonction puissance, voir Tableau 4.4) pour *Chara fragifera* (a- CHAFRA), *Phragmites australis* (b - PHRAUS) et *Juncus bulbosus* (c - JUNBUL). Les droites représentent les droites de régression ($p\text{-value} < 0,001$). Les symboles représentent les différentes stations et la couleur varie en fonction de la saison.

Tableau 4.3: Coefficients χ^2 des tests de Kruskal-Wallis réalisés sur les coordonnées des points le long des axes 1, 2 et 3 de la NMS en fonction des sites, de l'orientation (E/O), de la saison, de la profondeur et de la richesse spécifique (utilisée comme facteur, variant de 1 à 7).

	Axe 1	Axe 2	Axe 3
Stations	123,59***	39,69***	18,29**
Orientation	98,48***	10,97***	1,25
Saison	2,77	0,23	11,40**
Profondeur	27,92***	19,99***	92,48***
Richesse	15,12*	142,6***	55,41***

Tableau 4.4: Valeurs des coefficients de transformation puissance des de la biomasse et de la hauteur (λ) et coefficients des régressions linéaires (ordonnée à l'origine, pente, R^2_{aj} et $p\text{-value}$) effectuées entre la biomasse et la hauteur totale des échantillons prélevés.

	CHAFRA	PHRAUS	JUNBUL
λ Biomasse	-0,07	0,44	0,04
λ Hauteur	-0,007	0,59	0,27
Ordonnée	-7,90	-1,50	-5,43
Pente	1,23	0,09	0,14
R^2_{aj}	0,59	0,36	0,70
$p\text{-value}$	< 0,001	< 0,001	< 0,001

teurs maximales de *J. bulbosus* ne montrent aucune tendance particulière en fonction de la profondeur de l'eau.

4.3.3.3 Variation de la biomasse en fonction des saisons, des stations et des zones de profondeur

De manière générale, la biomasse totale sur chacun des quadrats est significativement plus importante au printemps et en été par rapport à l'automne et l'hiver (Fig. 4.6a) et est significativement plus faible à proximité du rivage (Fig. 4.6c). La biomasse de macrophyte apparaît être également significativement plus importante sur les quadrats situés sur la station 7 par rapport à ceux des stations 52, 144 et 231 qui présentent les biomasses les plus faibles (Fig. 4.6b). Parmi les espèces étudiées, c'est *P. australis* qui représente la biomasse la plus importante (7,0 g en moyenne) suivi de *C. fragifera* (moyenne de 5,3 g), puis de *J. bulbosus*, *L. dortmanna* et *L. uniflora* (2,7, 2,2 et 2,0 g respectivement, Fig. 4.6). *Nitella spp.* et *S. pungens* sont en revanche représentées par une biomasse bien plus faible (0,1 et 0,3 g respectivement).

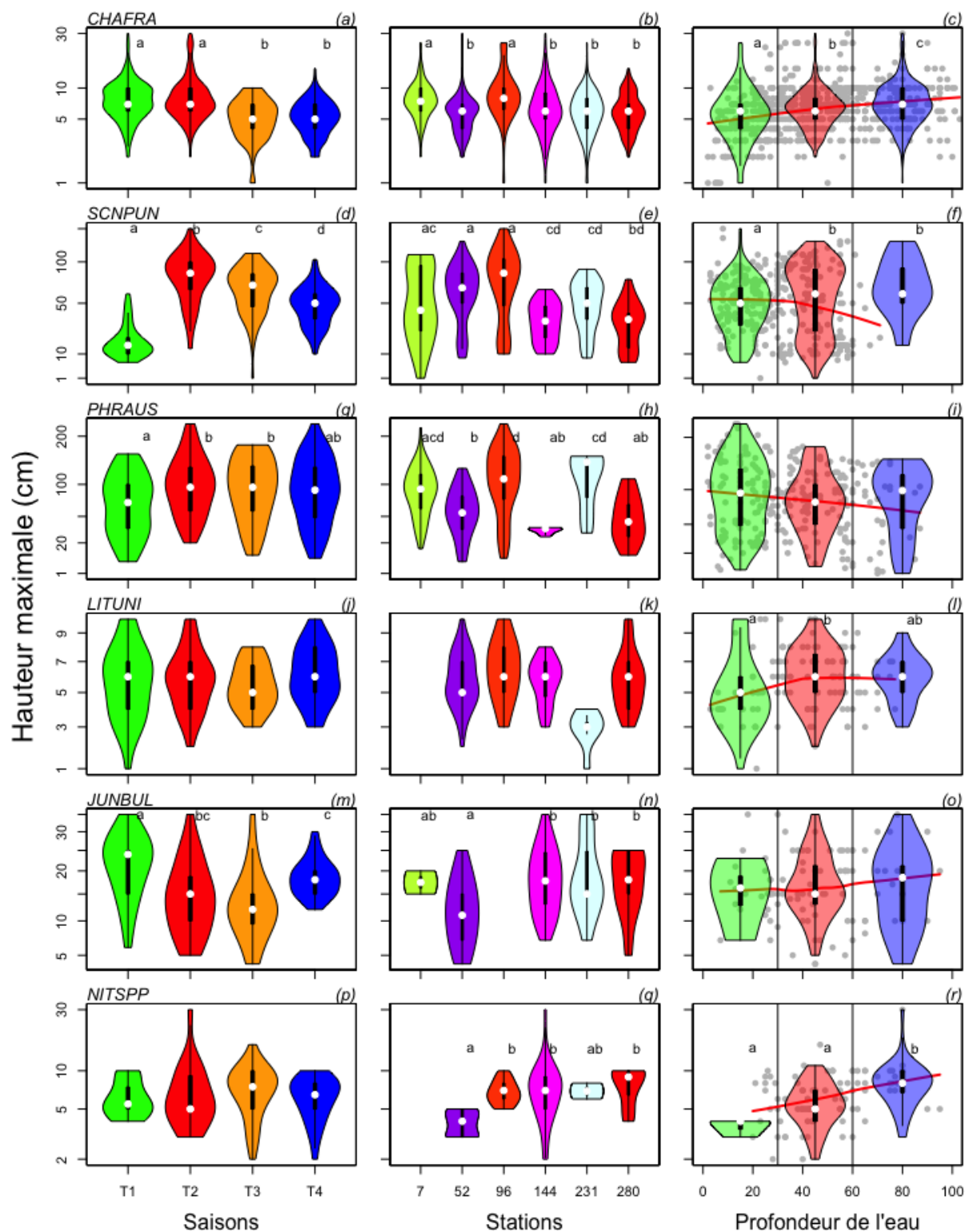


Figure 4.4: Hauteur maximale des plantes (cm, transformée en fonction puissance voir Tableau 4.5) en fonction des saisons, des stations et de la profondeur de l'eau dans chaque sous-quadrat. Les lettres indiquent les différences significatives entre groupes (ANOVA ou Kruskal-Wallis, voir Tableau 4.5). Pour la profondeur de l'eau, les points représentent la profondeur réellement mesurée au niveau de chaque sous-quadrat, la ligne rouge un lissage des données alors que les violons sont calculés en fonction de chaque classe de profondeur. Les symboles des espèces sont : CHAFRA - *Chara fragifera* ; PHRAUS - *Phragmites australis* ; JUNBUL - *Juncus bulbosus* ; SCNPUN - *Schoenoplectus pungens* ; NITSPP - *Nitella spp.* ; LITUNI - *Littorella uniflora*.

Tableau 4.5: Valeurs des coefficients de transformation puissance des données (λ) et des tests de comparaison réalisés entre la hauteur maximale et le nombre de pieds en fonction des saisons, des stations et des zones de profondeur (ANOVA - F et Kruskal-Wallis - H). *** p -value < 0,001 ; ** p -value < 0,01 ; * p -value < 0,05 ; (*) p -value = 0,06. (a) indique que les résultats de l'ANOVA donnent une conclusion identique et (b) indique au contraire que l'ANOVA donne des résultats différents.

	λ	Saisons	Stations	Profondeurs
Hauteur maximale				
<i>CHAFRA</i>	0,11	$F_{3,864} = 68,81^{***}$	$H = 93,93^{***(a)}$	$H = 30,13^{***(a)}$
<i>SCNPUN</i>	0,58	$H = 185,11^{***(a)}$	$H = 67,66^{***(a)}$	$H = 12,02^{** (a)}$
<i>PHRAUS</i>	0,59	$F_{3,257} = 5,00^{**}$	$H = 54,14^{***(b)}$	$F_{2,252} = 0,30$
<i>LITUNI</i>	0,74	$F_{3,125} = 0,71$	$F_{1,125} = 1,98$	$H = 7,31^{*(b)}$
<i>JUNBUL</i>	0,54	$H = 21,97^{***(a)}$	$F_{1,91} = 6,86^*$	$F_{2,86} = 0,84$
<i>NITCON</i>	0,01	$F_{3,83} = 0,63$	$H = 25,54^{***(a)}$	$F_{2,78} = 5,47^{**}$
Nombre de pieds				
<i>LOBDOR</i>	0,05	$F_{3,163} = 0,18$	$F_{1,163} = 3,47^{(*)}$	$F_{2,158} = 7,33^{***}$

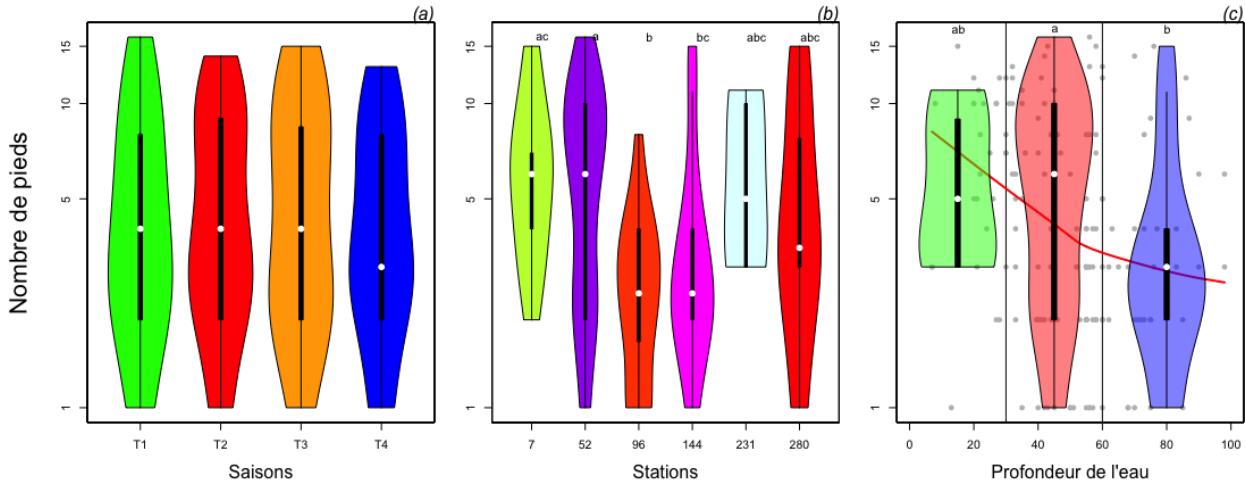


Figure 4.5: Nombre de pieds de *L. dortmanni* dans chaque sous-quadrat (transformé en fonction puissance voir Tableau 4.5) en fonction des saisons (a), des stations (b) et de la profondeur de l'eau (c). Les lettres indiquent les différences significatives entre groupes (ANOVA, voir Tableau 4.5). Pour la profondeur de l'eau, les points représentent la profondeur réellement mesurée au niveau de chaque sous-quadrat, la ligne rouge un lissage des données alors que les violons sont calculés en fonction de chaque classe de profondeur.

D'après nos résultats seuls *C. fragifera*, *S. pungens* et *P. australis* ont une biomasse qui semble significativement varier avec la saison (Tab. 4.6), avec une biomasse plus importante au printemps et/ou en été (Fig. 4.7). En cohérence avec ces résultats, des corrélations significatives entre la biomasse mesurée par quadrat et les variables physico-chimiques sont observées quasiment exclusivement pour ces 3 espèces (Tableau 4.2). Et comme *C. fragifera* et *P. australis* représentent les espèces portant l'essentielle de la biomasse, la biomasse totale est significativement corrélée aux mêmes variables environnementales que ces deux espèces. Parmi les principales variables corrélées à ces biomasses, on retrouve une corrélation négative avec les variables associées à la période automnale et hivernale (azote organique, calcium, chlorures, magnésium, nitrites, phosphore total et sulfates) et une corrélation positive avec les variables associées à la saison printanière (nitrates, silice) mais surtout à la saison estivale (pH, saturation en oxygène et température). La biomasse semble également diminuer significativement avec l'indice de Keddy mais augmente avec l'intensité de la pente (Tableau 4.2).

Un effet station est observé pour l'ensemble des biomasses estimées sur les espèces de macrophytes, mais cet effet semble variable en fonction des espèces (Fig. 4.7). La biomasse varie également en fonction de la profondeur de l'eau pour 5 des 7 espèces (Tab. 4.6). La biomasse apparaît significativement plus faible dans la zone la plus profonde pour *S. pungens* et *L. uniflora* et plus importante dans la zone la plus profonde pour *J. bulbosus* et *P. australis*. Pour *P. australis* cette relation (quasi-linéaire) est cependant uniquement due à la méthode de calcul de sa biomasse (eqn. 4.3) qui ne considérerait que la partie immergée de la plante. La biomasse maximale semble être observée pour la zone de profondeur intermédiaire pour *C. fragifera*. Étrangement, la profondeur de l'eau n'apparaît pas avoir d'influence sur la biomasse estimée de *L. dortmanna* (calculée directement à partir du nombre de pieds présents) alors qu'un nombre de pieds significativement plus important avait été observé dans la zone la plus profonde (Fig. 4.5). Aucun effet significatif de la profondeur de l'eau n'est observé sur la biomasse de *Nitella spp.*, même si le lissage des points semble montrer une augmentation de la biomasse avec la profondeur.

La NMS réalisée avec les données de biomasse per-

met clairement d'identifier une variation de la composition en fonction des stations (MRPP, $A=0,10$, $p\text{-value}=0,001$) et de la zone de profondeur (MRPP, $A=0,03$, $p\text{-value}=0,001$, Fig. 4.8). Bien que la variation de biomasse varie significativement avec la saison (MRPP, $A=0,01$, $p\text{-value}=0,001$) la position des sites sur les deux axes ne permet pas d'identifier un tel gradient. L'axe 1 semble être essentiellement associé à une pente plus forte dans les valeurs positives (stations 7 et 96) alors que l'axe 2 apparaît être principalement associé à la pente (positivement) et à l'indice de Keddy (négativement) (Tableau 4.2). Les variables mesurant la variation de température et la saturation en oxygène sont aussi assez fortement associées, négativement, à ces deux axes.

4.4 Discussion

La structure de la diversité

Dans le cadre de cette étude, la structure de la diversité de la flore macrophyte semble principalement influencée par la position des stations autour du lac du Lacanau. Bien que notre méthodologie n'ait pas été définie pour étudier exhaustivement la distribution des communautés de macrophytes (choix des sites en fonction de la présence de certaines espèces, cf. Ch. 2), nos résultats restent cependant en accord avec ceux des précédentes études réalisées sur ce lac et sur les autres grands lacs du sud-ouest de la France (Bertrin *et al.*, 2012a; Boudier, 2016; Bertrin *et al.*, 2017). En particulier les rives est et ouest présentent une composition taxonomique différente, avec *Iris pseudacorus*, *Lagarosiphon major* et *Phragmites australis* plus abondants sur les rives ouest et *Juncus bulbosus* caractérisant essentiellement les rives est (Fig. 4.2). La plus grande abondance et occurrence de *L. major* sur les rives ouest peut être associée à son intense développement dans les anses, zones plus calmes avec beaucoup de sédiments, essentiellement présentes en rive ouest (Bertrin *et al.*, 2012a, 2017; Bertrin, 2018). Dans notre étude, nous n'avons pas précisément étudié la végétation dans ces anses où

Tableau 4.6: Valeurs des coefficients de transformation puissance des données (λ) et des tests de comparaison réalisés sur la biomasse estimée en fonction des saisons, des stations et des zones de profondeur (ANOVA - F et Kruskal-Wallis - H). *** p -value < 0,001 ; ** p -value < 0,01 ; * p -value < 0,05 ; (*) p -value < 0,08.

	λ	Saisons	Stations	Profondeurs
<i>CHAFRA</i>	0,25	$F_{3,226} = 18,81^{***}$	$F_{5,226} = 5,96^{***}$	$H = 7,93^*$
<i>SCNPUN</i>	0,09	$F_{3,111} = 2,49^{(*)}$	$F_{5,111} = 4,09^{**}$	$H = 21,66^{***}$
<i>PHRAUS</i>	0,04	$F_{3,100} = 11,42^{***}$	$F_{5,100} = 13,29^{***}$	$F_{2,84} = 9,01^{***}$
<i>LOBDOR</i>	0,10	$F_{3,62} = 0,80$	$H = 16,17^{**}$	$F_{2,47} = 1,77$
<i>LITUNI</i>	0,29	$F_{3,30} = 0,34$	$H = 11,5^*$	$F_{2,18} = 5,44^*$
<i>JUNBUL</i>	–	$H = 0,74$	$H = 16,46^{**}$	$H = 6,58^*$
<i>NITCON</i>	0,08	$F_{3,34} = 0,72$	$F_{4,34} = 2,39^{(*)}$	$F_{2,23} = 1,82$

la biomasse de cette espèce est particulièrement importante, mais nos résultats semblent indiquer que leur proximité géographique influence directement la composition des stations proches. En revanche et en raison de notre méthodologie sur le choix des stations étudiées, les isoétides (*L. dortmanna*, *L. uniflora* et *C. verticillato-inundata*) ne semblent pas associées à l'orientation est-ouest, contrairement aux observations effectuées par Bertrin *et al.* (2012a).

A une échelle spatiale plus fine, la présence des isoétides est en revanche associée à une richesse taxonomique locale plus importante. Cette corrélation s'explique principalement par le fait que la richesse spécifique mesurée sur nos quadrats est relativement faible (richesse maximum de 7 espèces) et que les 3 espèces d'isoétides sont généralement retrouvées en co-occurrence sur les quadrats, ce qui augmente significativement la richesse locale. Cependant ces résultats montrent que les communautés à isoétides sont généralement plus riches que les autres communautés. Les espèces d'isoétides sont reconnues comme étant des espèces tolérantes au stress (Farmer & Spence, 1986) et en particulier dans les milieux fortement perturbés par le vent et les vagues (Szmeja, 1994b). On pourrait ainsi émettre l'hypothèse que la co-occurrence locale de ces trois espèces est le résultat de processus de facilitation, qui leur permettrait d'avoir physiquement une meilleure résistance aux vagues (*e.g.* meilleur ancrage dans le substrat).

Nos résultats montrent également que la richesse spécifique et l'indice de Shannon sont significativement plus importants sur les stations situées à l'ouest que sur celle de l'est (Fig. 4.1). Ce résultat s'oppose aux résultats de Bertrin *et al.* (2012a) qui montraient une diversité plus importante sur les rives est, mais encore une fois, cette différence

s'explique principalement par notre méthodologie. Dans notre étude, la diversité plus forte sur les rives ouest est due aux stations 52 et 96 qui affichent une diversité significativement plus importante que celle des autres stations. Cette richesse plus importante s'explique difficilement par les caractéristiques environnementales des stations (quasiment aucune corrélation de la richesse et de l'indice de Shannon avec les variables environnementales). En terme de caractéristiques physiques, ces deux stations sont généralement situées à une position intermédiaire entre la station 7 et les autres stations (matière organique du sédiment, granulométrie, pente, exposition au vent, Boudier, 2016). Ces résultats suggéreraient que la diversité serait plus importante dans une gamme de variations physico-chimiques intermédiaires, répondant ainsi de façon unimodale à ces caractéristiques, en accord avec de nombreuses réponses biologiques dans les écosystèmes (Connell, 1978). Ces deux stations sont également celles qui sont le plus influencées par les activités humaines, la station 96 étant à proximité d'un camping et la station 52 sur la pointe de Longarisse, soit deux zones très fréquentées pendant la saison estivale. En écologie, les perturbations relativement limitées sont reconnues pour avoir un effet favorable sur la diversité, en réduisant l'importance des mécanismes d'exclusion compétitive, alors que des perturbations trop importantes ont un effet néfaste sur cette même diversité (théorie des perturbations intermédiaires, Connell, 1978). On pourrait émettre l'hypothèse que les perturbations humaines à proximité seraient suffisamment modérées pour permettre une augmentation de la diversité en réduisant les interactions biotiques. En termes de gestion, ces zones constitueraient des lieux où une attention particulière devrait être portée afin de limiter l'augmentation de cette pression an-

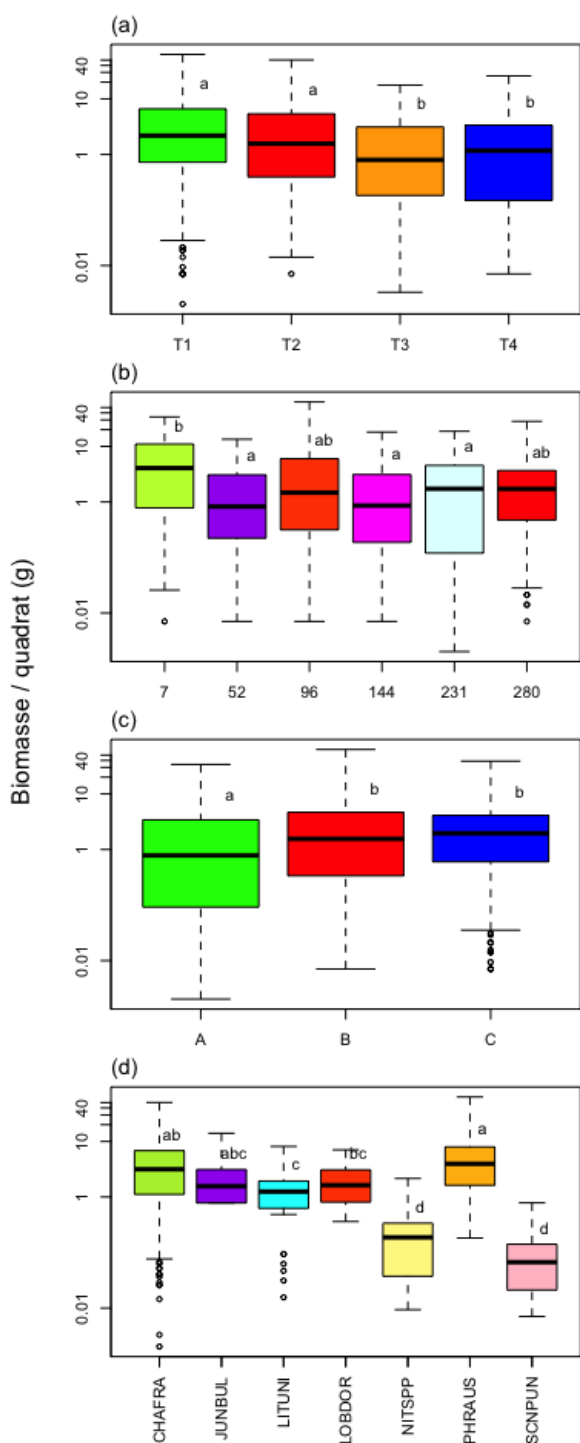


Figure 4.6: Variation de la biomasse par quadrat en fonction des saisons (a), des stations (b), de la zone de profondeur (c) et de l'espèce de macrophyte (d). Les lettres différentes représentent les différences significatives entre les différents groupes suite à une ANOVA suivi d'un test *post-hoc* de Tukey (a-c) et d'un test de Kruskal-Wallis suivi d'un test *post-hoc* de Nemenyi (d).

thropic. La diversité de la station 144 tend également à être (avec celle des stations 52 et 96) plus importante que sur les autres stations. La présence du principal tributaire du lac de Lacanau à proximité de la station 144, provenant directement du lac d'Hourtin, laisse suggérer la présence d'un effet du pool régional d'espèces : l'arrivée de propagules permettant d'augmenter la diversité. À l'inverse, on peut aussi noter que la diversité est la plus faible sur la station 7, positionnée à proximité de l'exutoire du lac. Cette station présente cependant la biomasse la plus importante, suggérant que la présence d'espèces dominantes sur cette station (*i.e.* produisant une forte biomasse) limite l'installation des autres espèces et diminue ainsi la diversité locale.

La composition et la diversité des macrophytes varie également en fonction de la zone de profondeur (Figs. 4.1 et 4.2). On retrouve les héliophytes comme *Schoenus nigricans*, *Schoenoplectus lacustris*, *Eleocharis multicolis* et *Schoenoplectus pungens* plutôt associées aux quadrats situés dans les zones les moins profondes, et les hydrophytes comme *Lagarosiphon major*, *Egeria densa* et les deux taxons appartenant à la famille des characées plutôt associées aux zones plus profondes (en particulier *Nitella spp.* Bertrin *et al.*, 2013). La zone de profondeur intermédiaire se retrouve donc comme une zone de transition, un écotone, entre la zone peu profonde à proximité immédiate de la berge, caractérisée surtout par des héliophytes, et la zone plus profonde caractérisée par les hydrophytes. C'est probablement pour cette raison que la diversité maximum est retrouvée dans cette zone (richesse spécifique et indice de Shannon). De plus, cet effet écotone est probablement accentué par un effet lumière. En effet, au niveau des zones de plus faible profondeur, 2 des 6 stations possédaient une végétation riveraine forestière qui diminuait la quantité de lumière incidente disponible et apportait une plus grande quantité de matière organique. Ces deux stations contribuent à la faible diversité observée dans la zone la moins profonde. Dans les zones les plus profondes, la plus faible diversité pourrait s'expliquer par une plus faible quantité de lumière disponible, limitant le développement des espèces les plus sensibles à cette ressource (Spence *et al.*, 1973; Bornette & Puijalon, 2011).

Les saisons semblent en revanche avoir un effet assez limité sur la composition et la diversité des macrophytes. En effet, parmi les espèces relevées sur

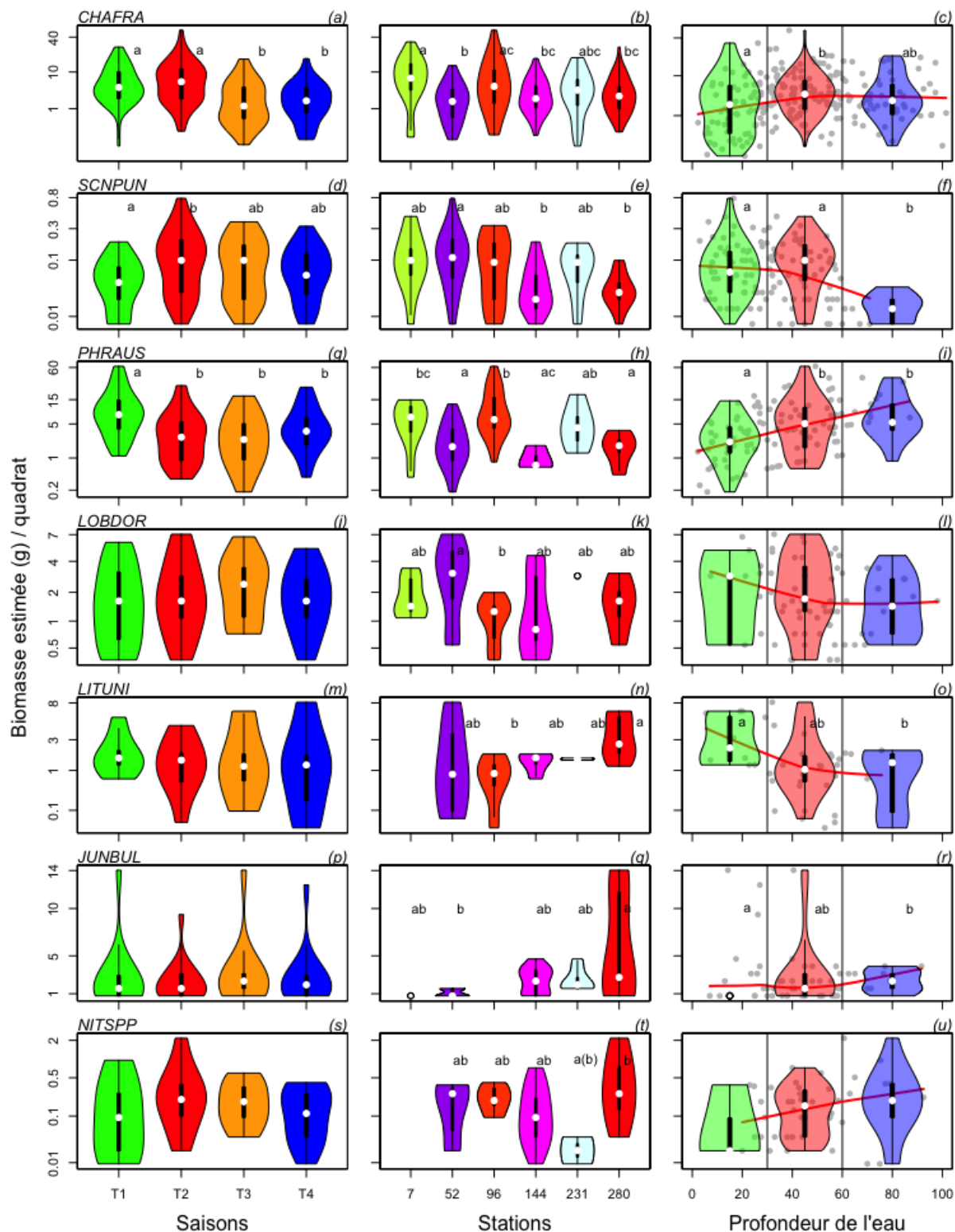


Figure 4.7: Biomasse estimée des plantes pour chaque sous-quadrat (g, transformée en fonction puissance voir Tableau 4.6, sauf pour JUNBUL) en fonction des saisons, des stations et de la profondeur de l'eau. Les lettres indiquent les différences significatives entre groupes (ANOVA ou Kruskal-Wallis, voir Tableau 4.6). Pour la profondeur de l'eau, les points représentent la profondeur réellement mesurée au niveau de chaque sous-quadrat, la ligne rouge un lissage des données alors que les violons sont calculées en fonction de chaque classe de profondeur. Les symboles des espèces sont : CHAFRA - *Chara fragifera* ; SCNPUN - *Schoenoplectus pungens* ; PHRAUS - *Phragmites australis* ; LOBDOR - *Lobelia dortmanna* ; LITUNI - *Littorella uniflora* ; JUNBUL - *Juncus bulbosus* et NITSPP - *Nitella spp.*

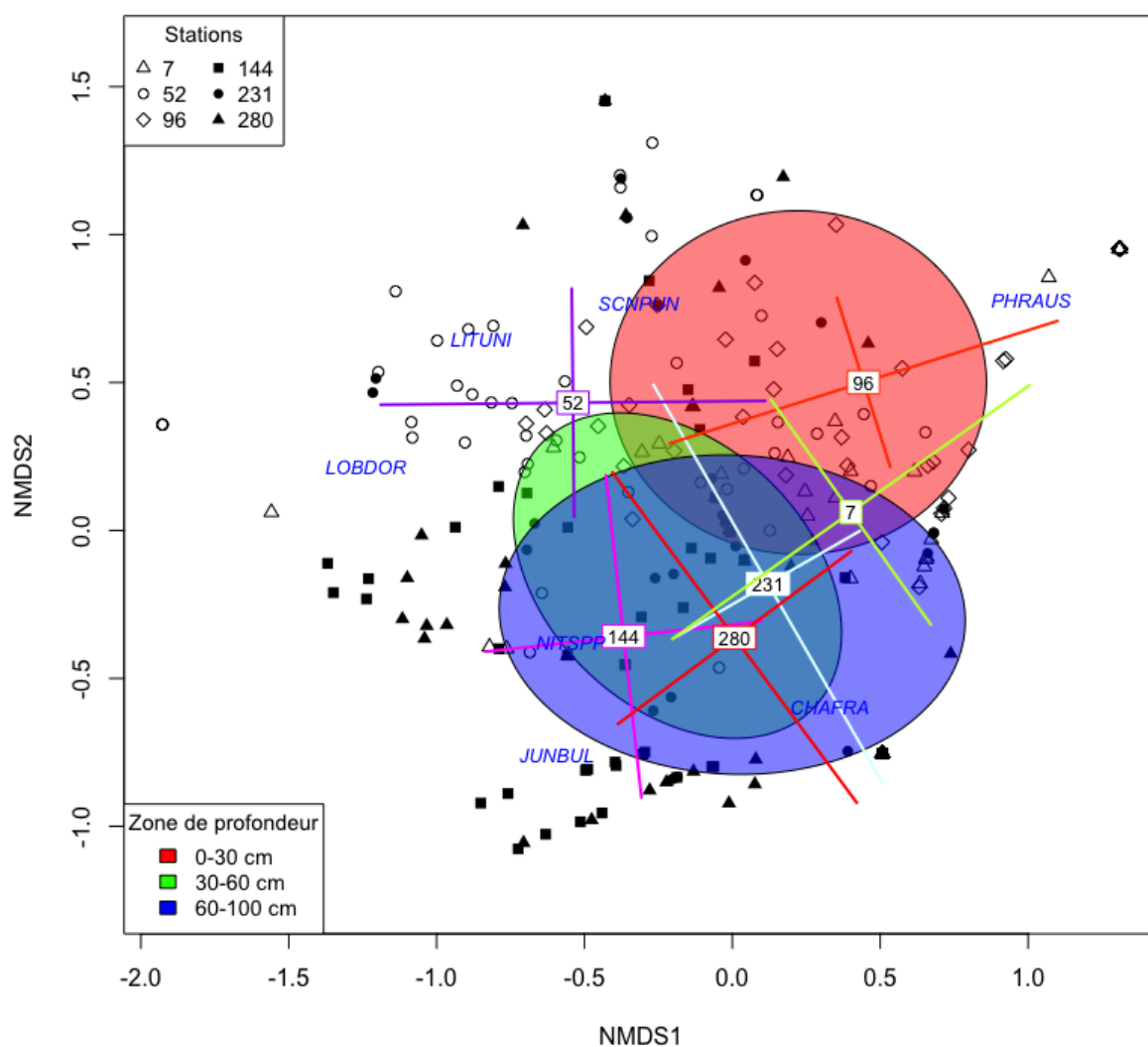


Figure 4.8: Représentation des stations et des espèces sur les deux premiers axes de la NMS (stress = 0,19) réalisée avec les données de biomasse par quadrat. Les différents symboles représentent les différentes stations, les barres représentent l'écart type autour du centroïde de chacune de ces stations, et les ellipses représentent l'écart type autour du centroïde des zones de profondeurs. Les symboles des espèces sont : *CHAFRA* - *Chara fragifera* ; *SCNPUN* - *Schoenoplectus pungens* ; *PHRAUS* - *Phragmites australis* ; *LOBDOR* - *Lobelia dortmanna* ; *LITUNI* - *Littorella uniflora* ; *JUNBUL* - *Juncus bulbosus* et *NITSPP* - *Nitella spp.*

le terrain seules 2 d'entre elles (*Iris pseudacorus* et *Ranunculus flammula*), soit 12% des espèces, présentent un cycle annuel avec disparition totale des parties aériennes des individus pendant certaines saisons (d'autres espèces annuelles comme *Schoenoplectus lacustris* ou *P. australis* sont néanmoins toujours visibles et présentes, dans un état plus ou moins sénescents à chaque saison). De fait, la composition ou la richesse spécifique ne sont pas influencées par les saisons, ni par les conditions physico-chimiques qui sont strictement dépendantes des saisons (voir Ch. 3). En revanche, la variation saisonnière semble davantage agir sur l'abondance relative de chacune des espèces, et donc sur l'indice de Pielou. Cet indice est maximal en automne et en hiver (et est par conséquent positivement corrélé aux variables chimiques associées à ces saisons) et minimal au printemps et en été. Ainsi, pendant la saison végétative le plus fort développement de certaines espèces (comme les characées ou les scirpes, Fig. 4.4) tend à déséquilibrer l'abondance relative entre les espèces.

La biomasse de macrophytes

Influence de la saison sur la biomasse des macrophytes

Les espèces qui représentent la biomasse la plus importante à l'échelle de nos quadrats sont *C. fragifera* et *P. australis*. Pour *P. australis* cette biomasse est probablement légèrement surestimée par le fait que les individus mesurés sont majoritairement des individus sénescents pour certaines périodes de l'année. Jamoneau *et al.* (2017) ont en effet montré que la relation entre surface et biomasse était significativement plus faible au printemps pour *P. australis*. Cependant, les ANCOVA réalisées dans cette étude pour tester si la relation entre biomasse et hauteur (utilisé pour l'estimation de la biomasse) variait en fonction des saisons ne montrent pas d'effet significatif de la saison. La surestimation de la biomasse en fonction de la saison, si elle existe, semble donc relativement limitée.

En général, la hauteur maximale des individus et la biomasse estimée varient de manière similaire. Ce résultat est plutôt rassurant dans la mesure où les biomasses ont été estimées dans la plupart des cas grâce à des valeurs retrouvées dans la littérature. Il est cependant nécessaire de rester très prudent sur l'interprétation de ces mesures qui n'ont pas été

relevées directement sur le terrain.

La seule exception semble être *P. australis* qui affiche une biomasse maximale au printemps pour une hauteur maximale minimum à cette période (Fig. 4.4). Ce résultat s'explique par le mode de calcul de la biomasse, construit pour mesurer seulement la biomasse immergée. Comme cette estimation est basée sur la hauteur d'eau (avec le postulat que la hauteur d'eau était équivalente à la hauteur de l'individu) et que la hauteur d'eau est maximale au printemps, la biomasse immergée est par conséquent plus importante à cette période. Parallèlement, la hauteur maximale plus faible au printemps concorde vraisemblablement avec la reprise de végétation à cette période (individus n'ayant pas encore atteint leur hauteur maximale). Cette différence serait encore plus marquée si seules les nouvelles pousses de l'année avaient été considérées. Avec l'objectif d'utiliser ces valeurs dans la suite de l'étude pour étudier les liens éventuels entre les différents mailons biologiques, l'estimation de la biomasse est donc probablement plus pertinente que l'utilisation de la hauteur maximale pour les individus de *P. australis*.

Les deux autres espèces qui ont une biomasse (et une hauteur maximale) qui varie significativement en fonction des saisons sont *S. pungens* et *C. fragifera*. La biomasse est la plus faible au printemps avant d'atteindre son maximum en été, puis rediminue graduellement en automne et en hiver pour *S. pungens*. Cette variation semble bien refléter la biologie de cette espèce annuelle, même si quelques individus sénescents ont pu être quantifiés en hiver et au printemps. Pour *C. fragifera*, c'est au printemps et en été que la biomasse (et la hauteur maximale) apparaît être la plus importante. Ces résultats ne sont pas tout à fait en accord avec la littérature existante. Différents auteurs montrent en effet que c'est plutôt en été et en fin de saison végétative (automne) que la biomasse des characées est la plus importante (Fernández-Aláez *et al.*, 2002; Pukacz *et al.*, 2014; Jamoneau *et al.*, 2017). L'équation 4.1 utilisée pour estimer la biomasse de *C. fragifera* repose sur l'utilisation de la hauteur des plantes mesurées sur le terrain. Or, la hauteur des individus est significativement plus importante dans les zones les plus profondes, i.e. quand la hauteur d'eau est plus importante (Fig. 4.4). Les plus grandes hauteurs d'eau observées au printemps dans le cadre de cette étude peuvent ainsi expliquer cette observation.

D'ailleurs, Fernández-Aláez *et al.* (2002) concluent que la biomasse des characées est fortement dépendante des conditions hydrologiques et du climat.

La biomasse des quatre autres espèces (*L. dortmanna*, *J. bulbosus*, *L. uniflora* et *Nitella spp.*) ne semble pas varier en fonction des saisons, ce qui peut paraître cohérent au regard de l'écologie de ces espèces (présentes toute l'année) et du mode de calcul de leur biomasse. Pour *L. dortmanna* et *J. bulbosus* le nombre de pieds a été utilisé et multiplié par le poids moyen d'un individu qui ne prenait pas en compte la variation saisonnière. Or dans notre étude le nombre de pieds ne variait pas - ou peu - en fonction de la saison (hormis un éventuel biais opérateur), ce qui explique pourquoi la biomasse reste stable. Ces résultats sont probablement cohérents pour *J. bulbosus*, car les relations surface foliaires - biomasse étudiées dans le cadre de cette étude ne montraient pas de variation saisonnière (Jamoneau *et al.*, 2017). En revanche, *L. dortmanna* est reconnue pour avoir une biomasse par unité de surface plus faible en été et en automne (Jamoneau *et al.*, 2017), en cohérence avec un stockage de réserves pendant la période hivernale (Moeller, 1978). Comme le poids moyen d'un individu utilisé pour estimer la biomasse de cette espèce est issu de mesures effectuées pendant l'été, la biomasse de Lobélie de la période hivernale et printanière est probablement ici légèrement sous-estimée. L'absence de variation saisonnière de biomasse pour *L. uniflora* et *Nitella spp.* s'explique également par le mode de calcul puisque le recouvrement à été multiplié par une masse par unité de surface issue de la littérature. Pour *L. uniflora* ces résultats restent cohérents puisque Sand-Jensen & Søndergaard (1979) et Boston & Adams (1987) montraient également que la biomasse et la quantité de nutriments dans les tissus des plantes variaient relativement peu en fonction des saisons (mais voir Robe & Griffiths, 1998). De même, pour *Nitella spp.* l'absence de variation de biomasse en fonction des saisons reste cohérent par rapport aux données de la littérature (Sanderson *et al.*, 2008; Asaeda *et al.*, 2007; Fernández-Aláez *et al.*, 2002).

La biomasse totale, à l'instar des deux principales espèces influençant cette variable (*P. australis* et *C. fragifera*), est maximale au printemps et en été et minimale en automne et en hiver. On retrouve par conséquent des corrélations positives entre ces valeurs de biomasses et les principales variables

physico-chimiques représentative de ces saisons. En particulier, on observe une relation positive entre la concentration en nitrates et la la biomasse totale, celle de *C. fragifera* et celle de *P. australis*. Bien que ces résultats soient vraisemblablement biaisés par les niveaux d'eaux pour *P. australis*, la relation entre la biomasse de *C. fragifera* et la concentration en nitrate (quoique beaucoup plus faible) apparaît quant à elle refléter un réel processus. La relation entre la biomasse de certains macrophytes et les concentrations en nutriments (et notamment en nitrates) est de nombreuses fois décrite dans la littérature (Goulder & Boatman, 1971; Feijoó *et al.*, 1996; Kennedy *et al.*, 2009; Dülger *et al.*, 2017). Les nitrates représentent en effet un nutriment essentiel à la croissance des végétaux et sont directement impliqués dans les phénomènes d'eutrophisation (Pinay *et al.*, 2017). Nos résultats semblent donc confirmer cette tendance mais montrent également que l'effet nitrates est espèce-dépendant (à l'image des résultats de Barker *et al.*, 2008) puisqu'aucune relation n'est observée avec la biomasse des isoétides (voir aussi Robe & Griffiths, 1994), *J. bulbosus* et *Nitella spp.* et qu'une relation négative est même observée avec *S. pungens*. L'effet des nitrates sur le développement des macrophytes n'est ainsi pas toujours positif puisque de trop fortes concentrations en nutriments sont également susceptibles de favoriser la croissance des algues filamenteuses, qui entrent en compétition pour la lumière avec les macrophytes et diminue ainsi leur biomasse et leur abondance (Phillips *et al.*, 1978a; Arts *et al.*, 1990).

Parmi les autres corrélations entre la biomasse des macrophytes et les facteurs physico-chimiques, seule la biomasse de *C. fragifera* apparaît être corrélée à la concentration en oxygène et au pH. Ces résultats suggèrent un rôle particulièrement important de cette espèce dans le fonctionnement de l'écosystème, en laissant supposer qu'il est le macrophyte le plus contributeur à l'oxygénation de l'eau. Ce résultat est cohérent avec le fait que ce soit l'une des espèces avec la plus forte biomasse et que ce soit une espèce hydrophyte, i.e. l'oxygène produit par la photosynthèse est entièrement libéré dans l'eau ce qui n'est pas le cas des espèces hélophytes. Les autres relations significatives observées entre la biomasse des macrophytes et les caractéristiques physico-chimiques de l'eau sont probablement davantage des corrélations indirectes (liées aux fluctuations saisonnières des macrophytes

et de la physico-chimie de l'eau) que de réels liens de causalité.

Influence de la profondeur sur la biomasse des macrophytes

La profondeur de l'eau apparaît avoir un effet sur les traits d'histoire de vie de l'ensemble des espèces étudiées (Fig. 4.4 et 4.5). Pour *C. fragifera*, on observe une augmentation de la hauteur maximale et de la biomasse dans les zones les plus profondes. La plus grande hauteur des individus de characées dans les zones les plus profondes est en accord avec les résultats de Asaeda *et al.* (2007), qui mettent en avant des inter-noeuds plus courts dans les zones les moins profondes qu'ils associent à des cycles de vie des tiges plus courts. En raison de l'équation utilisée pour le calcul de la biomasse de *C. fragifera* (directement basée sur la hauteur des individus mesurées, équation 4.1), la biomasse tend également à augmenter en fonction de la profondeur, alors qu'une relation inverse est plus usuellement décrite pour d'autres espèces de characées (Sanderson *et al.*, 2008; Fernández-Aláez *et al.*, 2002). Cependant, Asaeda *et al.* (2007) montrent que les biomasses de *C. fibrosa* ainsi que celles de *Nitella hyalina* varient plutôt de façon unimodale en fonction de la profondeur en atteignant un maximum entre 1 et 2,5 m de profondeur. Cette observation semble relativement conforme à nos résultats puisque nous observons une augmentation de la biomasse de *C. fragifera* entre la zone la moins profonde (0 - 30 cm) et la zone médiane (30 - 60 cm) alors que la biomasse ne varie pas significativement entre la zone médiane et la zone la plus profonde (60 - 100 cm). Ainsi, les résultats obtenus pour la hauteur et la biomasse de *C. fragifera* s'accordent parfaitement avec ceux de Asaeda *et al.* (2007), ce qui tend à valider l'utilisation de l'équation élaborée pour le calcul de la biomasse de cette espèce. Même si l'on n'observe pas d'augmentation significative de la biomasse en fonction de la zone de profondeur pour *Nitella spp.*, le lissage des données (Fig. 4.4 et 4.7) tend à montrer une augmentation en accord avec les résultats précédemment décrits de Asaeda *et al.* (2007) (relation unimodale). En revanche, on retrouve pour cette espèce une augmentation de la hauteur maximale en fonction de la hauteur d'eau en accord avec la littérature (Fernández-Aláez *et al.*, 2002; Asaeda *et al.*, 2007).

La biomasse de *L. dortmanna* ne varie pas significativement en fonction de la profondeur de l'eau contrairement à la densité de pieds par unité de surface (nombre de pieds par sous-quadrat, Fig. 4.5) qui diminue en fonction de la profondeur. Ce résultat peut paraître surprenant au regard du calcul utilisé pour l'estimation de la biomasse (équation 4.4), mais s'explique probablement par le fait que la biomasse est estimée à l'échelle du quadrat alors que la variation du nombre de pieds en fonction de la profondeur a été testée à l'échelle du sous-quadrat (afin de maximiser le nombre de réplicats). La diminution du nombre d'individus en fonction de la profondeur est en accord avec les données bibliographiques (Moeller, 1978; Kansanen & Niemi, 1974), mais les individus ont tendance à augmenter leur biomasse dans les zones les plus profondes en élargissant leurs feuilles (Moeller, 1978; Farmer & Spence, 1986). Cette variation n'a pas été prise en compte dans le calcul de la biomasse, mais puisque les profondeurs de notre zone d'étude restent relativement limitées (moins de 1 m), cette variation reste probablement négligeable.

Pour l'autre espèce d'isoétide, *L. uniflora*, la hauteur maximale des pelouses tend à augmenter avec la profondeur de l'eau alors que la biomasse, au contraire, diminue. La diminution de la biomasse en fonction de la profondeur semble logique par rapport aux observations de terrain, pour cette espèce essentiellement retrouvée à proximité des rives et reconnue pour bien tolérer l'exondation (Robe & Griffiths, 1998). En effet l'équation utilisée (équation 4.6) repose sur l'estimation du recouvrement de cette espèce, qui laisse présager d'un recouvrement bien plus important dans les zones les moins profondes, en accord avec les résultats de Sand-Jensen & Søndergaard (1979). Même si certains auteurs tendent à montrer une augmentation de la biomasse entre 0 et 1m à l'échelle individuelle (Sand-Jensen & Søndergaard, 1979), cette tendance reste très probablement minime à l'échelle populationnelle (au regard du recouvrement).

Pour *S. pungens* qui est une espèce plutôt associée aux rives peu profondes, la biomasse est significativement plus faible dans la zone la plus profonde. Ce résultat est cohérent avec le nombre de pieds beaucoup moins important dans la zone la plus profonde où l'espèce est quasiment absente. En revanche, la hauteur maximale des individus est significativement plus importante dans les zones les plus profondes

(Fig. 4.4) en accord avec les résultats de Albert *et al.* (2013). Cette espèce étant une espèce héliophyte, *i.e.* avec les parties florifères en dehors de l'eau, les individus des zones les plus profondes doivent donc physiquement atteindre une hauteur plus importante pour émerger. Cependant et même si la hauteur des individus tend à être plus importante dans la zone de profondeur médiane que dans la zone la moins profonde, la biomasse ne varie significativement pas entre ces deux zones de profondeur (mais est significativement beaucoup moins importante dans la zone la plus profonde). Cette différence (non cohérente avec l'équation 4.2) s'explique par le fait que la biomasse est calculée à l'échelle des quadrats alors que la variation de hauteur maximale avait été testée à l'échelle des sous-quadrats (il n'y a pas de différences significatives entre la hauteur maximale moyenne des zones de profondeur A et B). La biomasse est cependant beaucoup moins importante dans la zone la plus profonde en cohérence avec les résultats de Albert *et al.* (2013).

Conclusions

Nos résultats montrent que les espèces de macrophytes apparaissent être principalement influencées par leur localisation autour du lac et la profondeur de l'eau et donc aux facteurs physiques associées à ces stations (pente, exposition, ombrage). En revanche l'effet de la saison et de la composition physico-chimique de l'eau associée à cette saisonnalité, n'a que peu d'influence sur la composition et la structure de la biodiversité. Les gradients physico-chimiques sont probablement trop faibles pour avoir un effet marqué. De même, les biomasses estimées varient de manière assez modérées en fonction de la saison, suggérant une biomasse relativement stable au cours du temps pour les espèces étudiées (espèces principalement pérennes), mais ces résultats sont aussi en partie dûs aux modes de calcul utilisés pour leurs estimations.

Chapitre 5

Le phytoplancton

5.1 Introduction

Le phytoplancton est composé d'organismes végétaux microscopiques ($0,2 \mu m - 2 mm$) flottants librement dans la colonne d'eau. Le phytoplancton est reconnu comme étant très dépendant des conditions physico-chimiques du milieu dans lequel il vit, et particulièrement de la teneur des eaux en nutriments. Cette forte dépendance aux conditions trophiques, associée à un taux de reproduction élevé, permet au phytoplancton de réagir rapidement aux changements environnementaux. C'est pour cette raison qu'il constitue un excellent bioindicateur, et qu'il est, à ce titre, largement utilisé dans le cadre de la directive cadre européenne sur l'eau comme indicateur de la qualité biologique du milieu (Laplace-Treytore & Feret, 2016).

Dans le cadre du suivi réglementaire des masses d'eau, l'analyse de la composition phytoplanctonique en plan d'eau est réalisée au niveau du point le plus profond du lac ("centre"), alors que la plupart des activités anthropiques se concentrent sur les rives. La modification de l'environnement induite par ces activités est susceptible de modifier la composition du phytoplancton par la présence de polluants (e.g. pesticides), de molécules pharmaceutiques (e.g. résidus) et par l'apport de nutriments (e.g. effluents). Il est donc légitime de se demander si les données de composition du phytoplancton utilisées dans le cadre des suivis réglementaires sont représentatives de l'ensemble du lac (i.e. variabilité spatiale du phytoplancton). De plus, puisque les organismes phytoplanctoniques sont des organismes libres dans la colonne d'eau, d'autres facteurs physiques tels que les vents et les courants, peuvent aussi influencer spatialement leurs distributions en générant le déplacement de ces organismes (George & Heaney,

1978). Le phytoplancton étant composé pour partie de cyanobactéries (pouvant produire des composés toxiques pour l'homme), comprendre les processus responsables de sa répartition spatiale est donc d'un intérêt majeur, notamment dans le cadre du suivi sanitaire des eaux.

Les organismes phytoplanctoniques étant également des organismes photosynthétiques, ils sont par conséquent fortement dépendants de la saison, i.e. de la quantité de lumière disponible et de la température. La succession temporelle des principaux groupes algaux est à ce titre bien connue dans la littérature (Sommer *et al.*, 1986; Padisák, 2005) : les diatomées et les cryptophycées sont plus abondantes à la sortie de l'hiver, suivies par les algues vertes au printemps qui sont remplacées par les dinoflagellés et cyanobactéries pendant la saison estivale. C'est notamment en raison de cette succession saisonnière que l'indice réglementaire se base sur 3 prélèvements répartis entre le printemps (mai) et l'automne (octobre) (Laplace-Treytore & Feret, 2016).

Mais le phytoplancton interagit également avec les autres organismes du milieu. Il entre notamment en compétition pour la lumière et les nutriments avec les autres organismes végétaux tels que les macrophytes et le phytobenthos (Sand-Jensen & Borum, 1991). Ainsi, la disparition des macrophytes dans les milieux eutrophes, est en partie expliquée par l'intense développement de phytoplancton, qui réduit la quantité de lumière disponible pour les organismes épiphytes et encore davantage pour les macrophytes (Sand-Jensen, 1990). Mais en réponse à cette compétition, les macrophytes développent aussi des substances de défense qui peuvent limiter la prolifération des algues à proximité (Erhard & Gross, 2006; Jasser, 1995). Ainsi, la composition de la communauté de macrophytes peut significativement in-

fluencer la structure de la communauté phytoplanctonique (Takamura *et al.*, 2003; Søndergaard & Moss, 1998; Vanderstukken *et al.*, 2011).

Pour mieux comprendre le rôle du phytoplancton dans l'écosystème, et en particulier ses interactions avec les autres organismes végétaux et animaux, il est nécessaire de mieux comprendre son organisation spatiale et temporelle. Sur les lacs aquitains, seule Cellamare (2009) a déjà abordé cette question mais sur un nombre de station littoral limité (2 par lac). Les objectifs de la présente étude sont donc de i) vérifier la variation saisonnière de la composition du phytoplancton et son lien avec les paramètres environnementaux, ii) tester l'existence d'une répartition spatiale du phytoplancton et de l'influence des processus physiques, et iii) tester l'interaction entre la composition locale des macrophytes et la composition phytoplanctonique.

5.2 Matériels & Méthodes

5.2.1 Analyse de la distribution des principaux groupes algaux

Des échantillons d'eau ont été prélevés sur chaque quadrat de chaque zone de profondeur afin d'être analysés avec la fluoroprobeTM (Moldaenke, Kiel, Allemagne) (voir Ch. 2). Des tests de Kruskal-Wallis (suivis des tests *post-hoc* de Nemenyi) ont été utilisés pour tester la variation des concentrations mesurées pour chaque groupe algal (algues vertes, diatomées, cyanobactéries et cryptophycées) ainsi que la concentration totale en algue en fonction de la saison, de la localisation des stations et de la zone de profondeur. Afin d'identifier les principales variations en fonction des saisons, des stations et des zones de profondeur, une analyse en composante principale (ACP) a également été réalisée sur les concentrations de ces principaux groupes algaux.

Les corrélations entre la concentration algale totale et les concentrations des principaux groupes algaux (exprimée en équivalent de chlorophylle-*a*) avec les valeurs des différentes variables environnementales ont été testées avec des tests de Kruskal-Wallis. Les variables physico-chimiques utilisées sont les 20 variables physico-chimiques les plus représentatives (cf. Chapitre 3) ainsi que les variables de température relevées les jours précédents les relevés (cf. Chapitre 2 et 3), incluant la température moyenne

de l'eau (T°C moy), sa variance (T°C var), le coefficient de variation (T°C CV) et la variation journalière médiane (T°C var. journ.). Pour chaque station, la pente et l'indice de Keddy (Keddy, 1982), permettant de quantifier l'exposition liée au vent, ont également été utilisés comme variables environnementales (valeurs issues du travail de Boudier, 2016).

5.2.2 Analyse de la structure de la diversité phytoplanctonique

Un échantillon intégré sur la zone de profondeur médiane (zone B entre 30 et 60 cm de profondeur) a été prélevé pour l'identification et l'évaluation de la biomasse du phytoplancton au niveau taxonomique (voir Ch. 2). Dans le cadre de cette étude nous avons utilisé le biovolume (ou biomasse) comme un indicateur de l'abondance des taxons. Le biovolume est calculé à partir du nombre de cellules observées et est considéré comme plus représentatif de l'abondance des espèces car il tient compte de l'occupation de l'espace par les taxons ce qui illustre mieux la mobilisation de ressources nutritives.

La richesse taxonomique (*S*), l'indice de diversité de Shannon (*H*) et l'indice d'équitabilité de Pielou (*J*) ont été calculées, et une ANOVA à 2 facteurs a été utilisée sur chacune de ces variables de diversité pour tester l'effet station et l'effet saison. Un test *post-hoc* de Tukey a ensuite été utilisé pour identifier les principales différences inter-groupe. La composition taxonomique a été étudiée par une NMS ("Non-metric Multidimensional Scaling") en 2 dimensions (i.e. nombre de dimensions choisies après une analyse du stress jusqu'à 10 dimensions) en utilisant les données de biovolume transformées par une transformation de Hellinger. Une analyse des espèces indicatrices (De Cáceres *et al.*, 2010) de chaque saison et de chaque station a aussi été effectuée afin d'identifier les principales espèces caractéristiques de ces groupes (et aussi de plusieurs groupes).

Les différents indices de diversité (*S*, *H*, *J* ainsi que les coordonnées des échantillons sur les deux premiers axes de la NMS) ont ensuite été mis en corrélations avec les différentes variables environnementales précédemment décrites en utilisant un test de corrélation de Spearman. Les variables chimiques utilisées dans le cadre de ces tests correspondent aux valeurs observées sur la zone de profondeur médi-

ane (zone sur laquelle les prélèvements utilisés pour l'identification des taxons ont été effectués).

5.2.3 Effet de la composition en macrophytes sur la diversité phytoplanctonique

5.2.3.1 Variation de biomasse algale en fonction de la composition des macrophytes

La biomasse totale de macrophyte pour chaque quadrat (somme de la biomasse estimée des principales espèces de macrophytes, voir Ch. 4) a été calculée et corrélée à la biomasse totale de phytoplancton mesurée par la fluoroprobe sur chaque quadrat. Les corrélations ont été testées par des modèles linéaires sur les données préalablement transformées par une fonction puissance (transformation box-cox) afin d'améliorer la normalité et la linéarité. Un lissage des données (coefficient de lissage des données de 2) sur les valeurs moyennes de biomasse algale et de macrophytes par station a également été réalisé.

L'influence de la présence des principales espèces de macrophytes sur la concentration des principaux groupes algaux a aussi été testée par des modèles linéaires mixtes, en utilisant l'effet station comme effet aléatoire. Ces modèles permettent de tester si la concentration varie significativement en fonction de la présence-absence des macrophytes en prenant en considération un éventuel effet station.

5.2.3.2 Influence de la composition des macrophytes sur la composition phytoplanctonique

Afin de tester l'influence relative de la composition des macrophytes sur la composition du phytoplancton, nous avons utilisé une analyse des redondances (RDA) suivie d'une partition de variance, avec la communauté de phytoplancton (biovolumes transformés par Hellinger) comme variable de réponse, et la physico-chimie, la composition des macrophytes, la station et la saison comme variables explicatives.

Les variables physico-chimiques utilisées sont celles décrites au paragraphe 5.2.1, relevés uniquement sur la zone de profondeur B, et ont été intégrées dans une analyse en composante principale (ACP). Les deux premiers axes de l'ACP expliquent

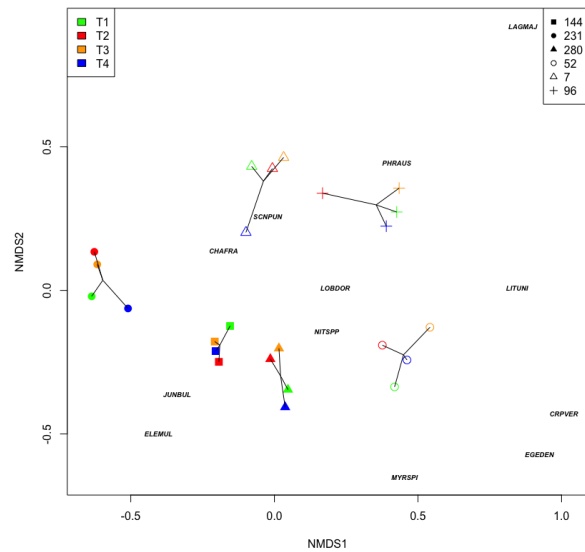


Figure 5.1: Représentation de la position des stations en fonction des saisons sur les deux premiers axes de la NMS réalisée sur la matrice de composition de macrophytes situés entre 30 et 60 cm de profondeur (basée sur les recouvrement moyen sur 4 quadrats). Les symboles représentent les stations et les couleurs les différentes saisons. La position des espèces sur les deux premiers axes est également indiquée. Pour la nomenclature, voir Fig. 4.2.

55% de la variance, et sont similaires à ceux observés au chapitre 3 (Fig. 3.2). Les coordonnées des stations x saisons sur ces deux premiers axes ont été utilisées pour la partition de variance.

L'abondance moyenne (recouvrement) des macrophytes présents sur la zone de profondeur B a été extraite pour chaque station et chaque saison et intégrés dans une NMS à deux dimensions, après avoir transformé les valeurs par une transformation de Hellinger ($stress = 0,11$, Fig. 5.1). Les coordonnées des stations x saisons sur ces deux premiers axes ont été utilisées pour la partition de variance. En accord avec les résultats observés au chapitre 4, la saison a relativement peu d'influence sur la composition des macrophytes contrairement aux stations (Fig. 5.1).

5.2.3.3 Evaluation des interactions entre les espèces de macrophytes et de phytoplancton

Afin de mesurer les interactions entre les taxons de macrophytes et de phytoplancton, nous avons effectué une analyse de réseau d'interactions (classique-

ment utilisé pour analyser les réseaux trophiques proies-prédateurs) en utilisant les indices développés par Blüthgen *et al.* (2006) : H_2 et d' . H_2 permet de quantifier la spécialisation de l'ensemble du réseau d'interactions, et varie entre 0 et 1, quantifiant respectivement l'extrême généralisation et l'extrême spécialisation des taxons. De même, d' est un indice qui permet de mesurer le degré de spécialisation de chacune des espèces du réseau (macrophytes et phytoplancton), et varie également entre 0 (spécialisation minimale) et 1 (spécialisation maximale). Ces deux indices ont l'avantage d'être indépendants de la taille du réseau.

Pour calculer ces indices, nous avons réalisé des matrices d'interactions (en lignes les taxons de phytoplancton et en colonnes les taxons de macrophytes) quantifiant le nombre de fois où le couple "taxon macrophyte x phytoplancton" était observé simultanément. Différentes matrices ont été créées en fonction des saisons et des stations, et les indices de spécialisation (H_2 et d') correspondants calculés dans chacun des cas. Nous avons également testé, pour chacun des taxons, si le coefficient de spécialisation était significativement différent de celui obtenu par des modèles nuls, *i.e.* en mélangeant aléatoirement la matrice d'interactions (99 fois en conservant le nombre total d'interactions). La valeur observée sur les stations a ensuite été comparée à la distribution des valeurs des modèles nuls avec un test- t . La variation des valeurs des indices de spécialisation d' pour les taxons de macrophytes et de phytoplancton en fonction des saisons et des stations a ensuite été testée avec un test de Kruskal-Wallis, suivi d'un test *post-hoc* de Nemenyi quand une différence significative était observée entre les groupes.

5.3 Résultats

5.3.1 Distribution des principaux groupes algaux

D'une manière générale, la composition totale du phytoplancton, mesurée par la Fluoroprobe, est essentiellement représentée par les algues vertes et les diatomées quelque soit la saison, la localisation des stations ou la zone de profondeur (Fig. 5.2, Tableau 5.1). Cependant, les tests de Kruskal-Wallis révèlent des différences significatives de concentrations de tous les groupes algaux en fonction des saisons et

des stations mais aucune variation significative des concentrations en fonction des zones de profondeur (Tableau 5.1). En revanche on observe que la proportion de cyanobactéries tend à suivre un gradient de profondeur : les valeurs sont plus importantes à proximité immédiate des berges et diminuent vers le large pour être minimales au centre du lac (Fig. 5.2c).

Les concentrations en algues sont significativement plus fortes en été et en automne, et les concentrations les plus faibles sont observées en hiver (Fig. 5.2). C'est cependant à cette saison que la répartition dans les différents groupes algaux est la plus équitable. Les algues vertes représentent le groupe algal majoritaire au printemps et en été (50% du la composition du phytoplancton, Fig. 5.2), et c'est en été que l'on observe les concentrations les plus importantes (Fig. 5.2, Tableau 5.1). Les concentrations en diatomées sont significativement plus importantes en été et en automne (Tableau 5.1) mais c'est en automne qu'elles représentent le groupe algal majoritaire (48%). Les concentrations en cyanobactéries sont quant à elle plus importantes en automne (Tableau 5.1) mais leur proportion dans le phytoplancton est la plus importante en hiver (Fig. 5.2). Les cryptophycées sont également mieux représentées en hiver (Fig. 5.2), mais leur concentration est significativement plus importante en été et en automne (Tableau 5.1). L'analyse en composante principale confirme les précédents résultats et montre que globalement la composition des principaux groupes algaux dépend essentiellement de la saison et que les périodes estivales et automnales ont des compositions algales relativement proches, caractérisées par de fortes concentrations en algues vertes et diatomées (Fig. 5.3).

Les variations de concentration en fonction des stations suggèrent une hétérogénéité spatiale dans la composition du phytoplancton. Ainsi, les stations 144 et 231 affichent les concentrations totales, en algues vertes et en diatomées les plus importantes, contrairement à la station 7 qui présente les concentrations les plus faibles. La concentration en cyanobactéries se révèle être significativement plus faible sur les stations 52 et 280 alors que les cryptophycées tendent à être significativement plus importantes sur les stations situées à l'ouest (7, 52 et 96). Les concentrations en algues vertes et diatomées (mais aussi concentration totale) observées au

centre sont assez représentatives des données prises sur les rives (les valeurs se situent dans la gamme des valeurs observées sur les rives). Par contre, les concentrations en cyanobactéries et cryptophycées du centre figurent parmi les plus faibles concentrations observées (Tableau 5.1).

La concentration des différents groupes algaux est significativement corrélée à de nombreuses variables environnementales (Tableau 5.2). Pour les algues vertes et les diatomées, les corrélations positives les plus fortes sont retrouvées avec les valeurs de température de l'eau, les valeurs moyennes de température de l'eau des jours précédents et la variation journalière de température de l'eau. Leurs concentrations sont également fortement et positivement associées aux valeurs de pH et à la concentration en matières en suspension, et négativement corrélée aux concentrations en ammonium, en nitrites et en nitrates. Les algues vertes et les diatomées étant les groupes algaux majoritaires dans la composition du phytoplancton (Fig. 5.2), la concentration phytoplanctonique totale est donc principalement corrélée aux mêmes variables environnementales que ces deux groupes.

Les corrélations entre la concentration en cyanobactéries et en cryptophytes avec les variables environnementales sont un peu moins fortes que pour celles des algues vertes et des diatomées. Cependant, la concentration en cyanobactéries est positivement corrélée à la concentration en phosphore (ce qui n'est pas le cas pour les autres groupes algaux), en potassium et en sodium et négativement avec la concentration en ammonium, en nitrate et en silice. La concentration en cryptophytes apparaît être principalement corrélée négativement avec la concentration en ammonium, en silice et en nitrate, et corrélée positivement à la concentration en potassium. La concentration des principaux groupes algaux est faiblement corrélée aux variables hydromorphologiques, les algues vertes et les diatomées étant positivement corrélées à l'indice de Keddy et négativement à la pente de la berge.

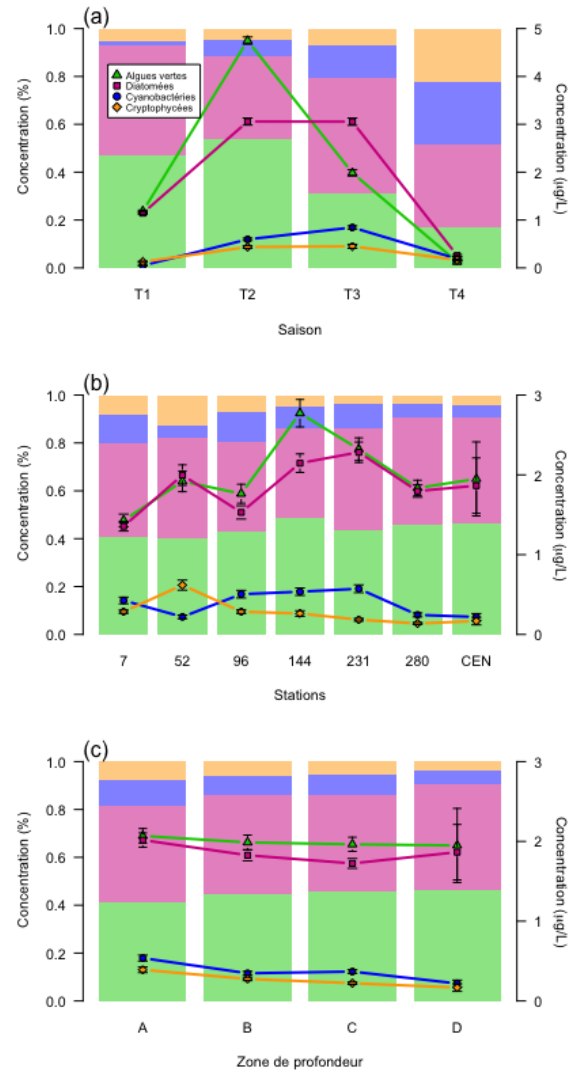


Figure 5.2: Concentrations moyennes ($\mu\text{g/L}$) relatives (histogrammes) et absolues (points) des principaux groupes algaux mesurées par la Fluoroprobe en fonction de la saison (a), des stations (b) et de la zone de profondeur (c). Les barres d'erreur affichées sur les points représentent l'erreur standard. Pour la nomenclature des saisons et de la zone de profondeur, cf. Ch. 2.

Tableau 5.1: Valeurs moyennes (erreur standard) des concentrations ($\mu\text{g/L}$) des principaux groupes algaux en fonction des saisons, des stations et des zones de profondeurs. Les valeurs de χ^2 des tests de Kruskal-Wallis sont également renseignées (***) $p\text{-value} < 0,001$). Pour chaque groupe algal les concentrations avec les mêmes lettres indiquent qu'elles ne sont pas significativement différentes en fonction des saisons ou des stations (test *post-hoc* de Nemenyi).

	Algues vertes	Diatomées	Cyanobactéries	Cryptophycées	Total
Saisons					
T1	1,18 (0,02) ^a	1,14 (0,03) ^a	0,05 (0,01) ^a	0,13 (0,01) ^a	2,50 (0,06) ^a
T2	4,75 (0,08) ^b	3,06 (0,07) ^b	0,60 (0,03) ^b	0,44 (0,03) ^b	8,84 (0,15) ^b
T3	1,99 (0,06) ^c	3,05 (0,08) ^b	0,85 (0,04) ^c	0,45 (0,04) ^c	6,34 (0,16) ^c
T4	0,13 (0,02) ^d	0,26 (0,02) ^c	0,19 (0,04) ^d	0,17 (0,01) ^d	0,74 (0,07) ^d
χ^2	1181 ***	1049 ***	856 ***	195 ***	1144 ***
Stations					
7	1,43 (0,08) ^a	1,36 (0,06) ^a	0,43 (0,04) ^b	0,29 (0,02) ^{bc}	3,50 (0,16) ^a
52	1,92 (0,13) ^{ab}	2,00 (0,13) ^{abc}	0,22 (0,02) ^a	0,62 (0,06) ^c	4,75 (0,28) ^{ab}
96	1,76 (0,12) ^{ab}	1,53 (0,08) ^{ab}	0,50 (0,05) ^b	0,29 (0,02) ^{bc}	4,08 (0,22) ^{ab}
144	2,77 (0,17) ^c	2,15 (0,12) ^c	0,54 (0,05) ^b	0,26(0,04) ^{ab}	5,72 (0,32) ^c
231	2,32 (0,14) ^{bc}	2,28 (0,13) ^c	0,57 (0,05) ^b	0,18 (0,02) ^a	5,36 (0,29) ^{bc}
280	1,84 (0,10) ^{abc}	1,80 (0,08) ^{bc}	0,25 (0,03) ^a	0,14 (0,01) ^a	4,02 (0,18) ^{abc}
CEN	1,95 (0,46) ^{abc}	1,86 (0,35) ^{abc}	0,22 (0,04) ^{ab}	0,17 (0,05) ^{abc}	4,20 (0,78) ^{abc}
χ^2	32 ***	30 ***	51 ***	67 ***	27 ***
Profondeur					
0-30	2,07 (0,09)	2,02 (0,09)	0,54 (0,04)	0,39 (0,03)	5,01 (0,21)
30-60	1,99 (0,09)	1,83 (0,07)	0,35 (0,02)	0,28 (0,02)	4,44 (0,17)
60-100	1,963 (0,09)	1,72 (0,06)	0,37 (0,02)	0,22 (0,02)	4,28 (0,16)
200	1,95 (0,46)	1,86 (0,35)	0,22 (0,04)	0,17 (0,05)	4,20 (0,78)
χ^2	1,92	1,97	6,90	7,24	3,29

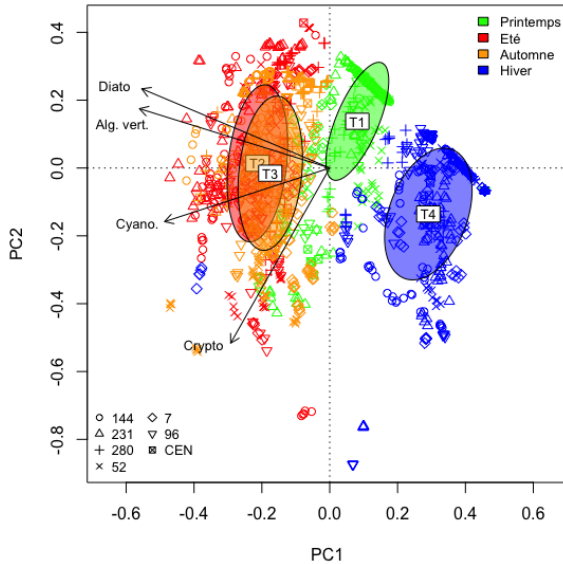


Figure 5.3: Analyse en composante principale des concentrations en algues vertes (Alg. vert.), diatomées (Diat.), cyanobactéries (Cyano.) et cryptophycées (Crypto.). Les couleurs représentent les différentes saisons et les symboles les différentes stations. Les axes 1 et 2 expliquent respectivement 61 et 24 % de la variance.

5.3.2 La structure de la diversité

Un total de 243 taxons a été identifié sur l'ensemble des stations au cours de la période d'étude. L'ANOVA réalisée sur la richesse taxonomique montre un effet station ($F_{6,18} = 5,7, p = 0,02$), et un effet saison ($F_{3,18} = 40,2, p < 0,001$) significatif, alors qu'aucun effet station ni saison n'est observé pour la diversité calculée avec l'indice de Shannon ni avec l'indice d'équitabilité de Pielou (Fig. 5.4). Les tests *post-hoc* montrent que l'effet station est uniquement dû à la station 144 qui possède une richesse taxonomique forte et significativement plus importante que celle des stations 231 et 280 (Fig. 5.4). La richesse taxonomique est significativement plus forte et été, puis en automne mais les tests *post-hoc* ne montrent pas de différences significatives de richesse entre le printemps et l'hiver.

L'analyse de la composition montre qu'elle varie principalement en fonction des saisons, avec une composition taxonomique très proche entre l'automne et l'été (Fig. 5.5), en cohérence avec les résultats obtenus pour les différents groupe algaux (Fig. 5.3). L'axe 1 différencie clairement l'été et l'automne (valeurs positives) du printemps

Tableau 5.2: Coefficients ρ de Spearman des tests de corrélations entre les variables environnementales et la concentration phytoplanctonique totale et les concentrations des principaux groupes algaux ainsi qu'avec les différents indices de diversité structurelle (S - richesse spécifique, H - indice de Shannon, J - indice de Pielou, NMS1 et 2 - coordonnées sur l'axe 1 et 2 de la NMS respectivement). Les valeurs NMS1-3 correspondent aux coordonnées des échantillons sur la NMS effectuée sur la composition en macrophyte. Pour les corrélations avec les indices de diversité structurelle, les barycentres des sites/saison pour la zone de profondeur médiane (30-60 cm) ont été calculés. Seuls les coefficients des tests significatifs (p -value $< 0,05$) sont affichés. Les valeurs en gras montrent les coefficients les plus forts ($\rho \geq 0,5$).

Variables	Concentration en équivalent de chlorophylle- <i>a</i>					Diversité structurelle			
	Algues vertes	Diatomées	Cyanobactéries	Cryptophycées	Totale	S	H	J	NMS1 NMS2
NH4	-0,56	-0,59	-0,67	-0,36	-0,64	-0,64			-0,85 0,62
N Orga	-0,15		0,41	0,16			-0,59	-0,62	0,56 0,51
Ca	-0,44				-0,27		-0,41		
Cl		0,12	0,43	0,16				-0,55	0,76 0,46
COD	0,30	0,25			0,25	0,42			0,75 -0,70
Conduct.	0,39	0,53	0,52	0,20	0,49	0,61			
MES Min.	0,47	0,49	0,38		0,50	0,51			-0,50
MES Orga.	-0,36	-0,35	-0,32		-0,39				
Mg	-0,30				-0,18				
MES	0,65	0,69	0,53	0,16	0,69	0,73			0,59 -0,45
NO3	-0,38	-0,50	-0,64	-0,32	-0,50	-0,45		0,59	-0,85 0,74
NO2	-0,59	-0,41			-0,46		-0,52	-0,40	-0,55 -0,55
O2	0,30		-0,26		0,13		0,40	0,44	
pH	0,74	0,57	0,44	0,18	0,68	0,71			0,39 -0,59
TP	-0,19		0,35	0,14					
K	0,49	0,60	0,62	0,35	0,60	0,64			0,74
Si	-0,33	-0,47	-0,67	-0,34	-0,47	-0,38		0,56	-0,82
Na	0,40	0,55	0,65	0,28	0,53	0,61		-0,50	0,90
SO4		0,15	0,33	0,20					0,71
T°C	0,82	0,60	0,24	0,14	0,71	0,68	0,50		-0,79
T°C moy	0,87	0,78	0,57	0,31	0,86	0,80			-0,62
T°C var	0,43	0,41			0,39				-0,51
T°C CV	-0,44	-0,38	-0,45	-0,33	-0,47				
T°C var.jour.	0,66	0,63	0,23		0,62	0,41		-0,48	-0,53
Keddy	0,12	0,13		-0,16					
Pente	-0,14	-0,13			-0,14				
NMS1									
NMS2									
NMS3									

et de l'hiver (valeurs négatives), alors que l'axe 2 tend à isoler les périodes les plus froides (hiver et automne) dans les valeurs positives et les périodes les plus chaudes (été et printemps) dans les valeurs négatives. La représentation des espèces montre que la saison estivale et la saison automnale apparaissent être surtout caractérisées par la présence d'euglénophytes, de cyanobactéries et de cryptophytes (Fig. 5.5). Les dynophytes sont principalement présents au printemps alors que les hétérokontophytes (algues dorées essentiellement) semblent être davantage caractéristiques de la saison hivernale (Fig. 5.5).

L'axe 1 de la NMS est principalement associé à un gradient négatif d'ammonium, de nitrate et de silice et à un gradient positif de chlore, de sodium et de conductivité (Tableau 5.2). L'axe 2 de la NMS est principalement associé à un gradient positif de nitrite et d'azote organique et à un gradient négatif de carbone organique dissous, de température moyenne de l'eau. En accord avec les résultats de la NMS, l'analyse des espèces indicatrices révèle que la saison printanière et hivernale sont surtout représentées par des chrysophytes, *i.e.* taxons appartenant à l'embranchement des hétérokontophytes (Tableau 5.3 et 5.4) alors que la saison estivale et automnale montrent une diversité de groupes dans les espèces indicatrices (diatomées, cryptophytes, euglénophytes) avec un nombre important de taxons appartenant aux algues vertes et aux cyanobactéries.

5.3.3 Relations entre la composition du phytoplancton et des macrophytes

5.3.3.1 Variation de la biomasse du phytoplancton en fonction de la composition en macrophytes

Les modèles linéaires réalisées entre la biomasse totale mesurée par la Fluoroprobe de phytoplancton et la biomasse de macrophytes par quadrat montrent seulement une relation négative tendancielle pour la

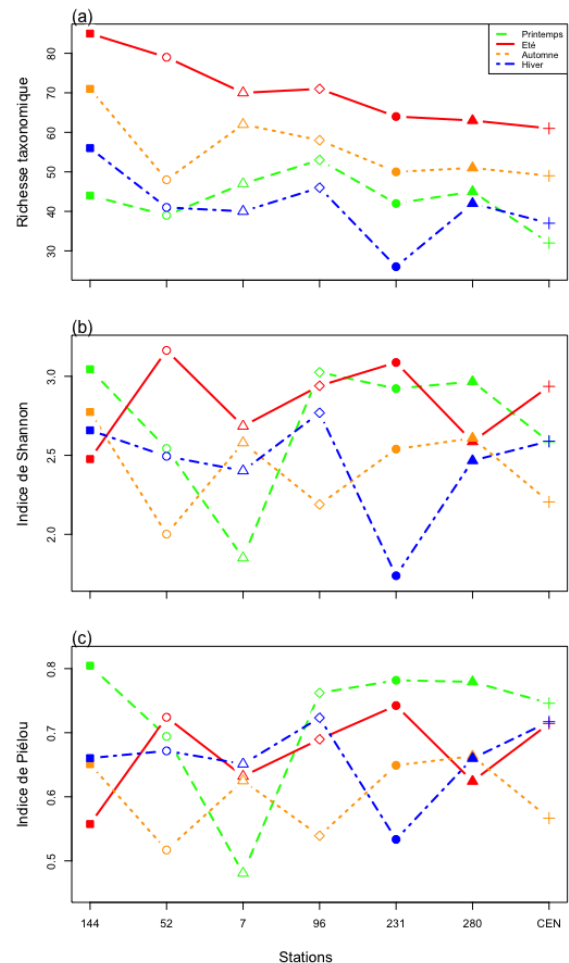


Figure 5.4: Variation de la richesse taxonomique (a), de l'indice de diversité de Shannon (b) et de l'indice d'équitabilité de Pielou (c) en fonction des stations et des saisons.

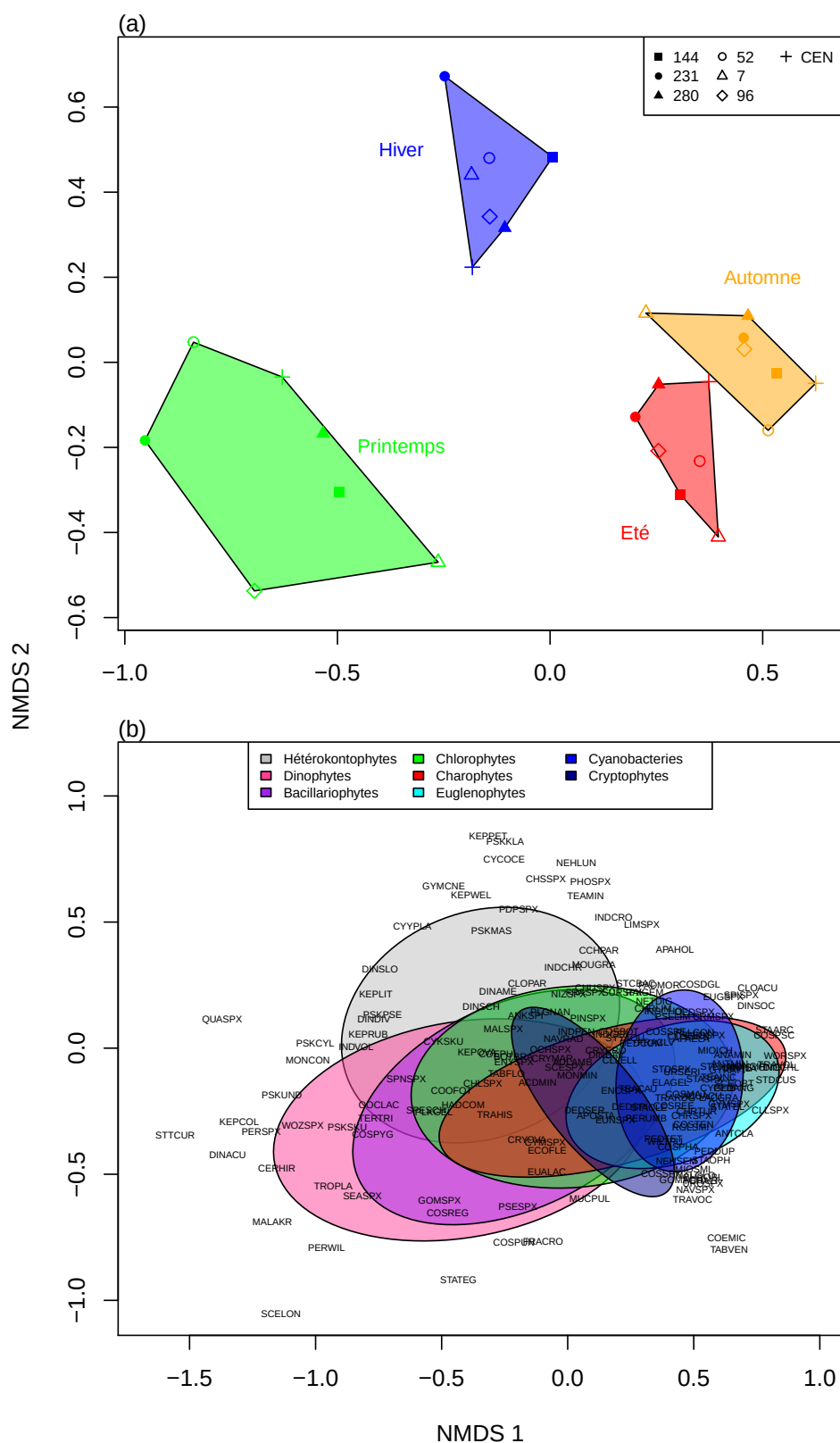


Figure 5.5: Représentation des sites (a) et des espèces (b) sur les deux premiers axes de la NMS (stress = 0.17). Les symboles représentent les différentes stations, et les ellipses colorées (b) représentent l'écart type autour de chaque embranchement taxonomique. Pour des raisons de clarté toutes les espèces ne sont pas affichées. Pour la nomenclature voir Annexe 11.2.

Tableau 5.3: Liste des taxons significativement associés ($\alpha = 0,05$) à chacune des saisons suite à l'analyse des espèces indicatrices selon De Cáceres *et al.* (2010). T1 : printemps, T2 : été, T3 : automne et T4 : hiver. Les couleurs des espèces représentent : rouge - chrysophytes, pourpre - dynophytes, vert - algues vertes, marron - diatomées, orange - cryptophytes, bleu - cyanobactéries et rose - euglénophytes. Les codes espèces sont détaillés dans l'annexe 11.2.

Taxons	T1	T2	T3	T4
WOZSPX	x			
DINACU	x			
KEPCOL	x			
MALAKR	x			
TROPLA	x			
COSTEN		x		
COSMAJ		x		
CYMSPX		x		
RGLSMI		x		
GOMACU		x		
CRYOVA		x		
TRARUG		x		
COSPHA		x		
CSOMIN		x		
UROSPX		x		
CLOINC		x		
COOFOT		x		
MIOSMI		x		
APAELA		x		
COSPSC			x	
CRMSPX			x	
DICCHL			x	
EUGSPX			x	
STDCUS			x	
GYRATT			x	
PSKKLA				x
CYYPLA				x
KEPWEL				x
GYMCNE				x
KEPPET				x
SYRELA				x

Tableau 5.4: Liste des taxons significativement associés ($\alpha = 0,05$) à plusieurs saisons suite à l'analyse des espèces indicatrices selon De Cáceres *et al.* (2010). T1 : printemps, T2 : été, T3 : automne et T4 : hiver. rouge - chrysophytes, pourpre - dynophytes, vert - algues vertes, marron - diatomées, orange - cryptophytes, bleu - cyanobactéries et rose - euglénophytes, cyan - xanthophytes. Les codes espèces sont détaillés dans l'annexe 11.2.

Taxons	T1	T2	T3	T4
TERTRI	x	x		
OOCLAC	x	x		
MONGRI	x	x		
GOMSPX	x	x		
TRAHIS	x	x		
CYGLIB		x	x	
ANTMIN		x	x	
STATET		x	x	
STASMI		x	x	
FRACLV		x	x	
TEACAU		x	x	
DINBAV		x	x	
COSREE		x	x	
DEDSER		x	x	
PLLCON		x	x	
CRYERO		x	x	
LACGRA		x	x	
ELAGEL		x	x	
ANAMIN		x	x	
ANTCLA		x	x	
TEAINC		x	x	
GYMSPX		x	x	
COSBOT		x	x	
ACUACU		x	x	
COSORN		x	x	
DEDSPI		x	x	
PDPSPX			x	x
PSKPSE	x			x
DINDIV	x			x
DINSLO	x			x
KEPLIT	x			x
KEPRUB	x			x
PSKCYL	x			x
BOTBRA	x	x	x	
HADCOM	x	x	x	
AULAMB	x	x	x	
MOUGRA		x	x	x
FRASPX		x	x	x
PSELIM		x	x	x
INDCHO		x	x	x
RAIGEM		x	x	x
OCHSPX		x		x

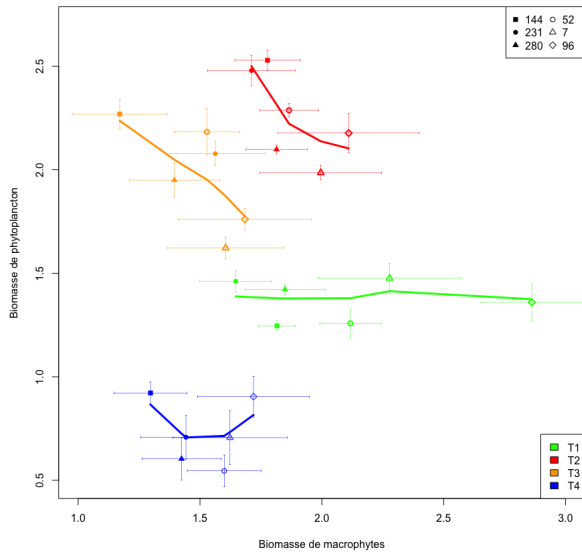


Figure 5.6: Variation moyenne de la biomasse phytoplanctonique totale mesurée par la Fluoroprobe ($\mu\text{g/L}$) et de la biomasse estimée de macrophyte moyenne (g) par quadrat en fonction des saisons. Les valeurs ont été transformées par une transformation puissance box-cox ($\lambda = 0,38$ pour la biomasse phytoplanctonique et $\lambda = 0,32$ pour la biomasse de macrophytes). Les symboles représentent les différentes stations et les barres d'erreur l'erreur standard autour de la moyenne. Les lignes correspondent à un lissage des données.

saison estivale ($R_{aj}^2 = 0,02$, p-value = 0,10, Fig. 5.6) et automnale ($R_{aj}^2 = 0,04$, p-value = 0,055, Fig. 5.6). En revanche, pour la saison hivernale et printanière, aucune relation ne semble exister entre la biomasse du phytoplancton et la biomasse de macrophytes.

La concentration des principaux groupes algaux varie relativement peu en fonction de la présence ou absence des espèces de macrophytes les plus communes (modèles linéaires mixtes avec la station comme effet aléatoire, Fig. 5.7). Au printemps, la concentration en algues vertes et en diatomées est significativement plus importante en présence de *Eleocharis multicaulis*, mais c'est surtout en été que la concentration en diatomées (et par conséquent la biomasse totale) est largement plus importante en présence de cette espèce de macrophyte. En revanche, en été, la concentration en cyanobactéries est significativement plus importante en l'absence de *Juncus bulbosus*. De même on retrouve en automne une concentration de cyanobactéries beaucoup moins

importante en présence de *L. uniflora*. La présence de *L. uniflora*, ainsi que celle de *C. fragifera*, sont également associées à une plus faible concentration en algues vertes, et la présence de *L. dortmanna* est aussi associée à une plus faible concentration totale en algues. En ce qui concerne la concentration en algues vertes, on observe en hiver, une relation inverse à celle de la saison automnale, car la concentration est significativement plus importante en présence de *L. uniflora*. La concentration en cyanobactéries et en diatomées tend également à être plus importante en présence de *S. pungens* et de *P. australis* respectivement. En revanche, la concentration en diatomées est significativement plus faible en présence de *C. fragifera*. On peut cependant noter que les concentrations mesurées inférieures à $1 \mu\text{g.l}^{-1}$ (au printemps pour les cyanobactéries et les cryptophytes et en hiver pour tous les groupes algaux) sont trop faibles pour pouvoir être interprétées correctement.

5.3.3.2 Influence de la composition des macrophytes sur la composition phytoplanctonique

Les résultats de la partition de variance (RDA, ANOVA, $F=1,49$, p-value=0,001, 999 permutations) montrent que les variables utilisées expliquent 36% de la variance et que la composition phytoplanctonique est essentiellement expliquée par l'interaction de la physico-chimie avec la saison (Fig. 5.8). La part expliquée par la composition macrophytique est très faible et toujours en interaction avec soit la saison, soit la physico-chimie. L'effet station est lui aussi très faible et s'observe uniquement en interaction avec la saison et la physico-chimie.

5.3.3.3 Evaluation des interactions entre les espèces de macrophytes et de phytoplancton

Les valeurs des indices de spécialisation (d') en fonction des saisons et des stations sont significativement différentes de celles obtenues avec des modèles nuls,

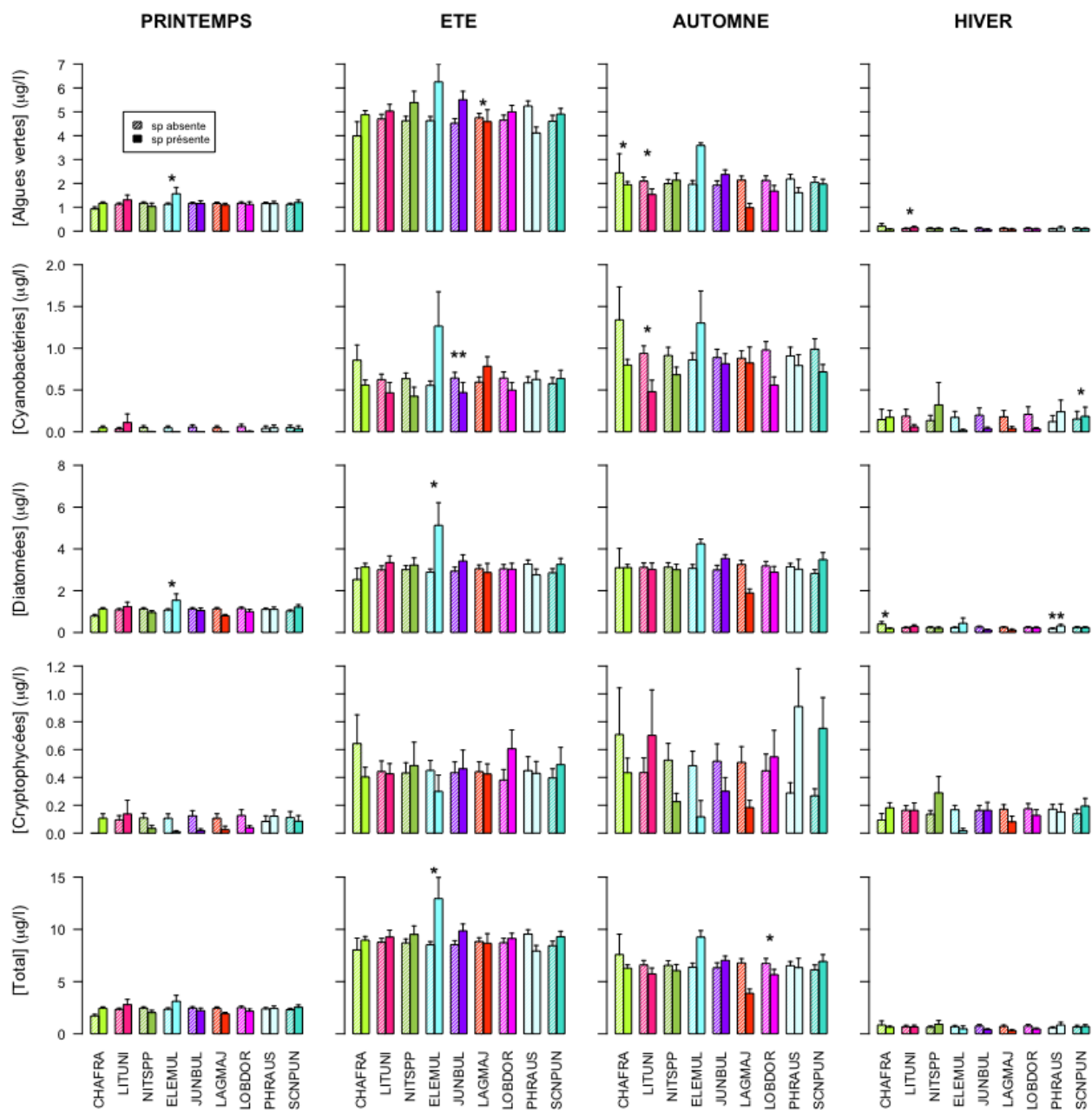


Figure 5.7: Concentrations des principaux groupes algaux par saison en fonction de la présence (barres pleines) ou non (barres hachurées) des espèces de macrophytes les plus fréquentes. Les différences significatives (modèles mixtes avec la station comme effet aléatoire) sont représentées par des astérisques (* p-value < 0,05 et ** p-value < 0,01).

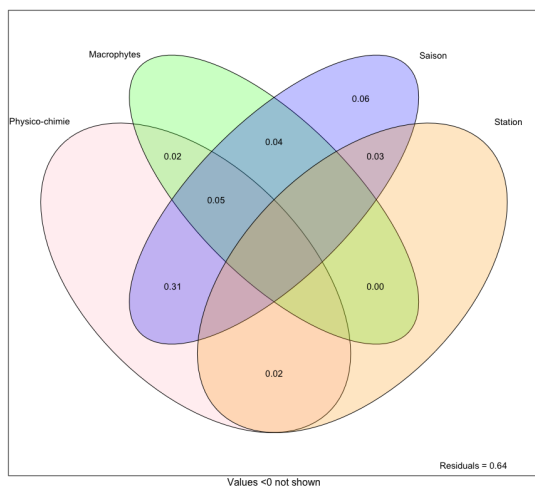


Figure 5.8: Diagramme de Venn de la partition de variance réalisée sur la composition phytoplantonique.

pour tous les taxons de macrophytes et de phytoplancton. Les valeurs obtenues pour la quantification de la spécialisation à l'échelle de l'ensemble du réseau d'interactions ou pour chacun des taxons restent cependant extrêmement faibles (valeur maximale de $H_2 = 0,04$ et valeur maximale de $d' = 0,05$), suggérant une très faible spécialisation de l'ensemble des taxons. Cependant, on observe une variation de ces indices en fonction des saisons, la saison estivale montrant une spécialisation du réseau d'interactions plus faible, et une spécialisation moyenne des taxons de phytoplancton significativement plus faible en été (Fig. 5.9). En revanche, la spécialisation des espèces de macrophytes ne varie pas significativement en fonction des saisons. La spécialisation totale de l'ensemble du réseau semble être plus importante sur la station 231, mais on ne retrouve pas de différences significatives pour la spécialisation des macrophytes en fonction des stations, et pour le phytoplancton, les valeurs observées de spécialisation sur cette station ne sont pas significativement différentes de celles observées sur les autres stations. La variation des valeurs de spécialisation des taxons du phytoplancton étant relativement importante pour chacune des stations, aucune différence significative n'est observée entre les stations à l'exception de la station 144 et 280.

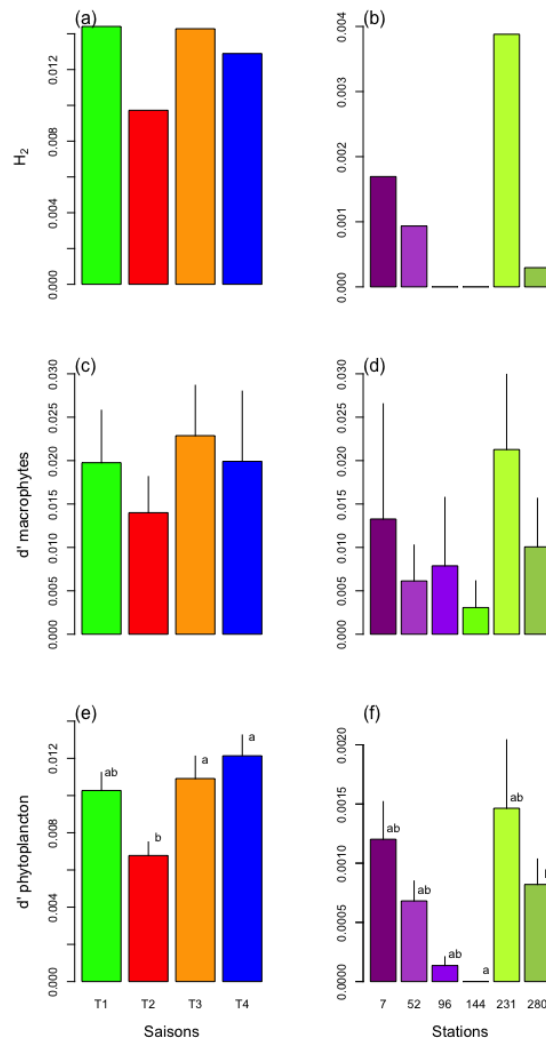


Figure 5.9: Valeurs des coefficients H_2 représentant le réseau d'interaction en fonction des saisons (a) et des stations (b) et valeurs moyennes des coefficients d' de spécialisation des taxons de macrophytes (c-d) et de phytoplancton (e-f) en fonction des saisons (c, e) et des stations (d, f). Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard autour de la moyenne et les lettres différentes représentent les différences significatives entre les groupes suite à un test de Kruskal-Wallis suivi d'un test *post-hoc* de Nemenyi.

5.4 Discussion

Le rôle des saisons et de la physico-chimie des eaux sur la communauté phytoplanctonique

La communauté phytoplanctonique du lac de Lacanau est essentiellement influencée par les variations saisonnières. La composition de l'ensemble des groupes algaux, la richesse et la composition taxonomique varie en effet significativement en fonction des saisons. C'est en été, en pleine saison de végétation, que l'on retrouve une richesse et une biomasse beaucoup plus importantes que pour les autres saisons. Même si ce pic estival de biomasse et de richesse peut apparaître logique car correspondant à la pleine saison de végétation, il est loin d'être aussi évident au regard des années passées et surtout des autres grands lacs à proximité (Laplace-Treytore & Moreira, 2016; Moreira *et al.*, 2016; Laplace-Treytore *et al.*, 2017; Cellamare, 2009). En effet, en fonction du lac étudié et des années, les pics de biomasse peuvent également être observés au printemps (Parentis-Biscarosse en 2014 et 2015, Carcans-Hourtin en 2014, Cazaux-Sanguinet en 2006 et 2016, Cellamare, 2009; Laplace-Treytore & Moreira, 2016; Moreira *et al.*, 2016; Laplace-Treytore *et al.*, 2017) et en automne (Cazaux-Sanguinet en 2006, 2007 et 2014 et Carcans-Hourtin en 2014, Cellamare, 2009; Laplace-Treytore & Moreira, 2016) en accord avec certaines données de la littérature (Boney, 1975).

Cependant nos résultats semblent cohérents avec le modèle de succession proposé par Sommer *et al.* (1986). La composition du phytoplancton au printemps et en hiver est en effet fortement représentée par les cryptophytes et les diatomées. Cette période est aussi associée dans notre étude à la présence de nombreuses espèces de chrysophytes, espèces des eaux fraîches, caractéristiques de cette période (Wehr *et al.*, 2015). En été, la biomasse et la richesse atteignent leur niveau maximal avec une communauté majoritairement représentée par les algues vertes (Sommer *et al.*, 1986; Boney, 1975). Entre l'été et l'automne, la biomasse d'algues vertes se réduit pour être progressivement remplacée par celle des diatomées, et les cyanobactéries deviennent également de plus en plus importantes (et caractéristiques de cette période). En automne, les diatomées

représentent une forte proportion de la composition phytoplanctonique. En hiver, la biomasse est minimale en raison de la moindre quantité d'énergie lumineuse mais les différents groupes paraissent être plus équitablement répartis.

La composition physico-chimique variant très fortement en fonction des saisons (voir Ch. 3), la concentration des différents groupes algaux et les indices de diversité structurelle apparaissent logiquement fortement corrélés aux variables physico-chimiques. Il semble cependant très difficile de déconvoluer l'influence relative de la saison, des variables physico-chimiques et des variables biotiques phytoplanctoniques (Fig. 5.8). Les variables physico-chimiques varient, en effet, en fonction de la saison en raison de différents facteurs tels que les apports du bassin versant (voir Ch. 3), mais la consommation des nutriments par la communauté phytoplanctonique modifie également la composition chimique de l'eau, en diminuant la concentration de certains éléments et en augmentant la concentration de certains autres (Scheffer, 2004).

L'azote ammoniacal représente l'une des variables environnementales fortement et négativement associée à la composition du phytoplancton (i.e. concentrations des différents groupes algaux, richesse spécifique et composition taxonomique) ce qui suggère fortement une consommation de ce nutriment par la communauté algale. On peut cependant noter que la concentration d'azote ammoniacal est la plus importante au printemps alors que c'est en hiver que les concentrations des différents groupes algaux et la richesse taxonomique sont les plus faibles, suggérant une réelle relation entre ces variables indépendamment d'un effet saison. L'azote ammoniacal est le premier élément azoté consommé par le phytoplancton car directement assimilable par les organismes (Boney, 1975; Reynolds, 2006) contrairement aux nitrates ou à l'azote atmosphérique qui nécessitent des transformations préalables et/ou la présence de structures fonctionnelles spécifiques. La relation négative entre la concentration en azote ammoniacal et celle des différents groupes algaux s'explique probablement par le fait que la production d'azote ammoniacal (par l'ammonification de la matière organique) est probablement largement "excédentaire" pendant la saison hivernale (période de plus faible productivité primaire), conduisant à une accumulation dans le milieu et expliquant les fortes concen-

trations observées au printemps. Au printemps, le fort développement du phytoplancton utilisant principalement cette ressource d'azote diminue sa concentration dans le milieu qui est minimale en été (voir Ch. 3) alors que la concentration des différents groupes algaux est maximale. En revanche, la concentration en azote ammoniacal est positivement associée à l'indice d'équitabilité de Pielou, puisque c'est au printemps que les valeurs de cet indice tendent à être maximales (Fig. 5.4, mais non significativement), laissant suggérer une plus faible compétition pour cette ressource quand elle est abondante.

Le pH et la température de l'eau sont également des variables environnementales fortement corrélées à la composition du phytoplancton. Une augmentation du pH et de la température de l'eau est en effet associée avec des concentrations en algues (tous les groupes algaux) plus importantes ainsi qu'avec une richesse taxonomique plus importante. La relation entre l'augmentation du pH et celle de la biomasse des différents groupes algaux s'explique probablement par l'activité photosynthétique du phytoplancton qui consomme le dioxyde de carbone de l'eau pendant la journée (moment des prélèvements) alors que celui-ci a tendance à acidifier le milieu en formant dans l'eau des ions carbonates. La relation de causalité entre l'augmentation de la température de l'eau et l'augmentation de la biomasse et de la richesse est plus délicate à interpréter. D'un côté, l'activité photosynthétique est favorisée en été par un plus grand apport d'énergie lumineuse permettant une plus forte croissance et une biomasse plus importante. Or une plus forte intensité lumineuse s'accompagne nécessairement d'une augmentation de la température de l'eau. La corrélation entre la température et la composition phytoplanctonique est alors indirecte. Mais d'un autre côté, la température apparaît avoir un effet positif sur la croissance des algues en conditions de luminosité contrôlées (Striebel *et al.*, 2016) car l'augmentation de la température est aussi associée à une augmentation de l'activité métabolique (Yvon-Durocher & Allen, 2012). Il existe donc aussi une relation de causalité directe entre la température et la production primaire qui pourrait expliquer la corrélation observée. On peut cependant noter que la corrélation entre le pH et la température de l'eau avec la concentration en cryptophytes est beaucoup moins marquée que pour les autres groupes al-

gaux, en lien avec la plus grande représentativité de ce groupe pendant la saison hivernale et reflétant les caractéristiques écologiques des espèces de ce groupe, plutôt associé à de faibles températures de l'eau (Wehr *et al.*, 2015).

Influence des facteurs spatiaux et hydromorphologiques

Bien qu'étant fortement influencées par les saisons (et la physico-chimie des eaux), les communautés phytoplanctoniques montrent également une structuration spatiale hétérogène. Dans un premier temps on observe une différence importante entre la station 144 située au nord du lac à proximité du principal tributaire provenant du lac de Carcans-Hourtin, la station 231 située à proximité du tributaire du canal de la Berle et la station 7 située à l'extrême sud du lac à proximité de l'exutoire. Les stations 144 et 231 présentent des concentrations algales totales, en algues vertes et en diatomées les plus importantes et la richesse taxonomique la plus forte (pour la station 144) alors que la station 7 affiche les concentrations les plus faibles pour ces mêmes groupes algaux. Ces résultats semblent fortement suggérer un effet important des tributaires dans la composition phytoplanctonique, et l'existence d'un effet de masse structurant la communauté. L'effet de masse permet à certaines espèces de persister dans un milieu où les conditions écologiques ne correspondent pas à leurs exigences autoécologiques uniquement grâce à un apport constant, en masse, de ces espèces (Shmida & Wilson, 1985; Leibold *et al.*, 2004). La présence d'un effet de masse structurant les communautés phytoplanctoniques a rarement été démontré dans la littérature. Seuls Bergström *et al.* (2008) suggèrent la présence d'un tel effet tout en émettant quelques réserves sur leurs conclusions (voir aussi Lindström *et al.*, 2006; Nelson *et al.*, 2009 pour des communautés bactériennes planctoniques). Des analyses complémentaires seraient cependant nécessaires pour confirmer ce potentiel effet de masse, et de tester notamment si l'autoécologie des taxons est moins dépendante des conditions environnementales de la station que celles des taxons présents sur les autres stations étudiées.

Deuxièmement, on observe aussi des concentrations en cryptophytes plus importantes sur les stations de la rive ouest par rapport à celles de la rive est. Contrairement aux stations situées sur la rive

est, celles de la rive ouest possèdent une ripisylve arborée et sont plus abritées du vent. Les cryptophytes sont des algues qui possèdent des flagelles et sont donc capables de se mouvoir (Klaveness, 1989; Wehr *et al.*, 2015). Comme mentionné précédemment, ces espèces affectionnent les eaux plus fraîches et sont davantage adaptées aux faibles quantités de lumière (Wehr *et al.*, 2015). Au regard de leurs préférences écologiques, il apparaît donc légitime de les retrouver en plus grande abondance sur les stations arborées de la rive ouest. De plus les cryptophytes sont également des hétérotrophes facultatifs, *i.e.* ils sont capables d'utiliser la matière organique comme ressource supplémentaire. Or c'est dans les stations de la rive ouest que les concentrations en matière organiques sont les plus fortes (Tableau 3.1) en raison de la litière apportée par la ripisylve. En particulier, la station 52 est celle possédant la plus forte quantité de matière organique, mais est aussi la station où les concentrations en cryptophytes sont les plus importantes, suggérant un avantage compétitif de ces taxons grâce à l'utilisation de cette matière organique (mais voir Klaveness (1989) qui suggère que l'ingestion de ces particules n'est que marginal et n'engendre aucun avantage sélectif).

Enfin, les cryptophytes sont les seuls taxons dont la concentration est négativement influencée par le vent. Il peut s'agir d'un effet indirect puisque les stations de l'ouest sont les stations à l'abri du vent, mais un effet plus direct peut également être envisagé. Le vent agit non seulement en modifiant la distribution spatiale des communautés (George & Heaney, 1978) mais modifie également la biomasse phytoplanctonique (Schelske *et al.*, 1995). En effet, une relation positive a été observée entre la concentration en chlorophylle-*a* et l'intensité du vent (Schelske *et al.*, 1995), qui s'explique par une remise en suspension des nutriments et des espèces sédimentées les plus grosses et incapables de se mouvoir dans la colonne d'eau (Schelske *et al.*, 1995; Scheffer, 2004). Ces résultats sont en accord avec les observations de cette étude puisque i) une relation significative et positive est observée entre la concentration d'algues vertes et de diatomées (équivalent en chlorophylle-*a*, Tableau 5.2) et l'indice de Keddy confirmant la relation positive entre biomasse et intensité du vent, et ii) une relation négative est observée entre la concentration en cryptophytes et l'indice de Keddy suggérant une sédimentation des espèces de grande taille

et le développement des plus petites espèces mobiles comme les cryptophytes.

Cependant nos résultats ne permettent pas de montrer une plus grande concentration en cyanobactéries (colonies de petite taille) dans les zones calmes (absence de relation significative entre l'indice de Keddy et la concentration en cyanobactéries, Tableau 5.2) contrairement aux résultats obtenus par Schelske *et al.* (1995). Notamment la station 52 qui possède la plus grande concentration de cryptophytes possède également la plus faible concentration de cyanobactéries (avec la station 280). Ces organismes réagissant fortement à la concentration en nutriments (les cyanobactéries représentent le seul groupe algal montrant une corrélation positive avec la concentration en phosphore), d'autres mécanismes locaux comme les teneurs en nutriments ou les relations interspécifiques modifient vraisemblablement leur distribution.

Les relations biotiques entre le phyto-plancton et les macrophytes

Nos résultats suggèrent l'existence de relations biotiques entre la composition de la flore macrophyte et celle de la flore phytoplanctonique. Ainsi les plus faibles concentrations en cyanobactéries observées sur les stations 52 et 280 pourrait être lié à la présence sur ces stations de *Littorella uniflora*. C'est en effet sur ces deux stations que la biomasse estimée de cette espèce est la plus importante (Fig. 4.7) et une relation négative est observée en automne (période où la concentration de cyanobactéries est la plus importante) entre la concentration en cyanobactéries et la présence de cette espèce de macrophyte. Ces résultats suggèrent soit une compétition pour les nutriments entre *L. uniflora* et les cyanobactéries, soit la présence de phénomènes allélopathiques, inhibant le développement des cyanobactéries. Dans la mesure où les isoétides (comme *L. uniflora*) sont reconnues pour être adaptées à assimiler leurs nutriments par le système racinaire (Pulido *et al.*, 2011) alors que les cyanobactéries captent les nutriments dans l'eau et peuvent aussi utiliser l'azote atmosphérique, l'action de processus allélopathiques semble plus vraisemblable que ceux de compétition. On peut noter également que la concentration en cyanobactéries est bien plus faible en présence d'une autre isoétide *Lobelia dortmanna* (mais non signifi-

catif) et qu'en présence de cette espèce, la concentration totale en chlorophylle-*a* est significativement moindre. La présence de *L. uniflora* n'a pas seulement un effet négatif sur la biomasse de cyanobactéries, mais également sur celle des algues vertes à la même saison (quoique dans une moindre mesure, Fig. 5.7) et un effet visiblement positif pendant la saison hivernale (mais les valeurs sont trop faibles pour conclure sur cette période). Il semble donc exister une interaction entre les isoétides et les communautés phytoplanctoniques, et bien que les relations allélopathiques entre les macrophytes et le phytoplancton ont fait l'objet de nombreuses études (Gross, 2003; Jasser, 1995), la production de substances allélopathiques par les isoétides n'a, à notre connaissance, encore jamais été mentionnée.

Les espèces de macrophytes considérées comme ayant des effets allélopathiques importants sur la composition phytoplanctonique sont généralement les espèces de characées, de myriophylles ou de cératophylles (Jasser, 1995; van Donk & van de Bund, 2002; Gross, 2003; Mulderij *et al.*, 2003; Pakdel *et al.*, 2013; Waters *et al.*, 2015). L'odeur caractéristique émise par les characées est notamment à l'origine de nombreuses études sur le sujet (Scheffer, 2004). Dans notre cas, les characées, qui représentent les espèces les plus abondantes sur nos stations, semblent avoir un effet allélopathique assez limité, mais une relation significative est cependant observée entre la présence de *Chara fragifera* et la concentration en algues vertes (en automne). Ces résultats tendent à confirmer le pouvoir allélopathique des characées, en accord avec les connaissances de la littérature sur le sujet (van Donk & van de Bund, 2002; Gross, 2003; Mulderij *et al.*, 2003). Cependant, dans notre étude, cet effet n'est observé qu'en automne alors que van Donk & van de Bund (2002) mentionnent que l'excrétion de substances allélopathiques par les characées est moins forte en automne qu'en été. Les phénomènes allélopathiques sont néanmoins reconnus pour être extrêmement dépendant de l'espèce, que ce soit celle des macrophytes ou celle du phytoplancton (van Donk & van de Bund, 2002; Gross, 2003; Mulderij *et al.*, 2003). Cette extrême dépendance entre couple d'espèces explique probablement pourquoi seulement une relation significative a été observée entre la présence de characées et la concentration en algues vertes en automne (et à la marge avec les diatomées en hiver).

Nos résultats montrent également un effet important de *Juncus bulbosus* sur la quantité de cyanobactéries, sa présence tendant à faire diminuer la concentration de ce groupe algal. Cet effet est probablement dû aux observations effectuées sur la station 280 qui présente une biomasse de *J. bulbosus* très importante et une faible concentration de cyanobactéries. L'effet allélopathique des *Juncus* a déjà été rapporté dans la littérature sur d'autres espèces de joncs (en particulier l'hélophyte *J. effusus* et *J. acutus*, Della Greca *et al.*, 1996, 2002) mais d'après Gross (2003), les composants produits par ces espèces sont généralisables à l'ensemble du genre. Cependant ces effets ont été mis en évidence sur une espèce d'algue verte alors que nos résultats ne montrent aucun effet significatif sur ce groupe. En revanche, à notre connaissance, aucune étude ne s'est intéressée à l'effet des substances émises par les joncs sur les cyanobactéries.

Enfin une relation positive semble exister entre la présence d'*Eleocharis multicaulis* et la concentration en diatomées. Les relations positives entre macrophytes et phytoplancton, de type facilitation, sont assez peu documentées dans la littérature. *E. multicaulis* est une espèce que l'on retrouve exclusivement sur les stations de la rive est, généralement à proximité immédiate de la rive. Or c'est sur les stations 144 et 231 que les concentrations en diatomées sont les plus importantes, ce qui s'explique vraisemblablement par un effet de masse provenant des tributaires (voir §5.4). La plus grande concentration de diatomées en présence d'*E. multicaulis* est donc sûrement plus une corrélation indirecte qu'un réel lien de causalité (mais l'effet station était intégré comme facteur aléatoire dans les modèles mixtes).

Bien que les effets allélopathiques soient généralement étudiés à une échelle très locale et le plus souvent *ex-situ*, l'extrapolation à une échelle plus large, tant spatiale que biologique, s'avère plus compliquée et les relations beaucoup moins marquées (Gross, 2003; Scheffer, 2004). C'est probablement ce qui explique les relations assez faibles observées dans cette étude. Cependant les phénomènes allélopathiques entre macrophytes et phytoplancton ont souvent été abordés sous l'angle de la clarté des eaux soulignant que l'abondance des macrophytes, et notamment ceux émettant des substances allélopathiques, contribue à améliorer la clarté des eaux des lacs (Hilt & Gross, 2008). Assez peu d'études s'intéressent cepen-

dant à ce problème, en raison notamment des nombreuses autres interactions possibles avec les autres variables environnementales (*e.g.* concentrations en nutriments, Gross, 2003; Scheffer, 2004). Cependant, une relation négative entre la présence de macrophytes et la concentration en chlorophylle-*a* semble réellement exister (Scheffer, 2004), et confirme la tendance de nos résultats, observés à une échelle locale, dans le lac de Lacanau. Les stations où la biomasse de macrophyte est la plus forte tendent à avoir une concentration phytoplanctonique plus faible (Fig. 5.6) suggérant une réelle interaction entre la végétation macrophyte et phytoplanctonique.

Conclusions & Perspectives

Les fluctuations saisonnières restent la principale source de variation des communautés phytoplanctoniques dans cette étude, en lien étroit avec les conditions environnementales du milieu et en particulier la physico-chimie des eaux. Cependant, d'autres facteurs viennent interagir et moduler les patrons d'assemblage des espèces. Les facteurs spatiaux, lié à la position des stations ont également un effet important. Notamment, il semble exister un effet de masse dû à l'arrivée des principaux tributaires, responsable d'une biomasse et d'une richesse phytoplanctonique plus importante. Egaleme nt, le vent et l'ombrage sur certaines stations modifient la composition du phytoplancton en favorisant la présence des taxons appartenant aux cryptophycées. Enfin, des relations interspécifiques viennent vraisemblablement modifier les patrons d'assemblage des taxons. Notamment, les isoétides et les joncs apparaissent dans notre étude comme ayant un effet allélopathique potentiel, en particulier sur les cyanobactéries. C'est un résultat nouveau, pas encore décrit dans la littérature, qui est cependant à prendre avec d'extrêmes précautions et nécessiterait des investigations précises supplémentaires. L'échelle d'analyse utilisée dans le cadre de cette étude n'est en effet probablement pas suffisante pour permettre de mettre correctement en évidence ces relations et l'importance des relations biotiques est donc peut être sous-estimée.

Chapitre 6

Flore épiphyte

6.1 Introduction

Les organismes végétaux aquatiques microscopiques occupent un rôle fondamental dans les écosystèmes lacustres, puisqu'en tant que producteurs primaires, ils constituent la base de la chaîne alimentaire pour de très nombreux organismes. À l'image du phytoplancton qui occupe les eaux libres, la composition taxonomique du phytobenthos réagit fortement aux fluctuations des paramètres environnementaux et en particulier à la composition physico-chimique de l'eau. C'est pourquoi ces organismes sont largement utilisés comme bioindicateurs pour évaluer la qualité biologique des rivières (Prygiel *et al.*, 2002; Afnor, 2007; Kelly *et al.*, 2008b) et le développement d'un indice pour les milieux lacustres est actuellement étudié (Morin *et al.*, 2010b; King *et al.*, 2006; Kelly *et al.*, 2014; Boutry *et al.*, 2019).

Parmi les variables environnementales influençant fortement la composition du phytobenthos, le pH, la concentration en nutriments et en particulier en phosphore et la conductivité occupent une place prépondérante (Celewicz-Góldyn & Kuczyńska-Kippen, 2017). Sur le lac de Lacanau, les conditions chimiques varient spatialement assez peu mais sont en revanche fortement dépendantes des saisons (voir Chapitre 3). À ces variations chimiques saisonnières, s'associent les variations de paramètres physiques (lumière, température) dont sont fortement dépendants l'ensemble des organismes photosynthétiques (Godwin & Carrick, 2008), et qui présentent quant à eux une variation spatiale et temporelle beaucoup plus importante. Ainsi, même si la composition des algues microscopiques benthiques est reconnue comme étant fortement associée à la composition chimique de l'eau, des études montrent que certains facteurs physiques comme le vent ou la

température peuvent jouer un rôle important (Stoermer, 2006). Par conséquent, la composition taxonomique du phytobenthos est susceptible de varier dans l'espace et dans le temps en lien avec les conditions environnementales.

La variation temporelle des communautés de phytobenthos peut être envisagée à plusieurs échelles. À une échelle courte (de quelques heures à quelques semaines) plusieurs auteurs se sont intéressés à la succession des différentes espèces, de manière analogue à celle documentée pour les plantes supérieures (King *et al.*, 2006; Hoagland *et al.*, 1982). En début de colonisation ce sont essentiellement des espèces opportunistes qui colonisent les nouveaux substrats (King *et al.*, 2006; Hamilton & Duthie, 1984). Puis arrivent les espèces possédant un pédoncule ou s'organisant sous forme de rosette. La constitution de ce biofilm qui s'épaissit petit à petit permet ensuite à des espèces motiles de venir s'installer et cette succession se termine avec l'installation des espèces filamenteuses, formant de longues chaînes. Cet épais biofilm pourrait ensuite retenir les espèces planctoniques en jouant un rôle de filtre (filet), venant ainsi compléter cette communauté (Ács *et al.*, 2000). Cette succession apparaît cependant dépendante des conditions trophiques du milieu (King *et al.*, 2006). À une échelle de temps plus longue (saisonnière), la composition du phytobenthos semble également varier temporellement (McCormick *et al.*, 1997; Vymazal & Richardson, 1995; King *et al.*, 2006; Eulin & Le Cohu, 1998; Castenholz, 1960; Stockner & Armstrong, 1971), même si certains auteurs n'ont pas pu mettre en évidence une telle variation dans un lac du nord de l'Europe (Nygaard, 1994). Les conditions environnementales étant intimement liées aux saisons, la composition taxonomique peut ainsi varier de manière saisonnière, en fonction des capacités des

espèces à utiliser les ressources et à tolérer certains stress comme le froid, la prédation ou la compétition.

Même si la composition taxonomique des organismes phytobenthiques est principalement dépendante des conditions environnementales, plusieurs études montrent également un rôle non négligeable des relations biotiques (Eminson & Moss, 1980; Cejudo-Figueiras *et al.*, 2010). Les organismes périphytiques colonisent aussi bien les substrats minéraux que les organismes végétaux macroscopiques, mais la composition taxonomique du phytobenthos peut varier en fonction de la nature de ce substrat et de sa rugosité (Sekar *et al.*, 2004; Morin *et al.*, 2007). En particulier, certains taxons semblent plus ou moins fortement associés à certaines espèces de macrophytes (Blindow, 1987; Laugaste & Reunanen, 2005; Hinojosa-Garro *et al.*, 2010; Eminson & Moss, 1980), suggérant que ces dernières ne constituent pas un substrat inerte (mais voir Cattaneo & Kalff, 1978). En effet, des relations biotiques entre les macrophytes et le phytobenthos sont susceptibles de générer différents patrons de co-occurrence entre les espèces, notamment parce que les différentes espèces de macrophytes i) offrent un substrat d'une rugosité différente, ii) ont une complexité architecturale différente, et iii) peuvent produire des composés chimiques inhibant le développement de certaines algues. De telles relations allélopathiques sur la flore planctonique et épiphytes ont notamment été démontrées pour les macrophytes appartenant à la famille des characées (Wium-Andersen *et al.*, 1982; van Donk & van de Bund, 2002), pour *Ceratophyllum demersum* (Jasser, 1995), chez les élodées (Erhard & Gross, 2006) et pour *Egeria densa* ou *Potamogeton illionensis* (Vanderstukken *et al.*, 2011).

De même, les différents organismes autotrophes peuvent entrer en compétition pour les ressources communes qu'ils utilisent, comme la lumière ou les nutriments (Sand-Jensen & Borum, 1991). En raison de caractéristiques biologiques relativement proches, les communautés de diatomées épiphytes interagissent plus ou moins fortement, et de manière plus ou moins positive, avec les communautés phytoplanctoniques. Les deux communautés entrent notamment en compétition pour la lumière, et la communauté phytoplanctonique, de part sa position libre dans l'eau, est en position favorable pour l'utilisation de cette ressource (Sand-Jensen & Borum, 1991). A l'inverse, la communauté épiphyte pourrait être

avantagée par l'utilisation des nutriments relâchés par leurs hôtes, même si cette utilisation reste relativement limitée (Sand-Jensen & Borum, 1991).

Mais l'interaction entre la communauté planctonique et benthique peut aussi être positive, chacune pouvant contribuer au pool d'espèces de l'autre. En effet, les espèces planctoniques peuvent se déposer ou être captées par les substrats (Ács *et al.*, 2000) et alimenter ainsi la communauté benthique ; et la communauté benthique peut être remise en suspension par des phénomènes physiques (*e.g.* vents, vagues) pouvant à son tour alimenter la communauté planctonique (Lund, 1942). Ainsi, plusieurs auteurs ont comparé les deux communautés afin de tester leur similarité, que ce soit en milieu marin (Patil & Anil, 2005), en rivière (Ács *et al.*, 2000) ou dans les mares, étangs et lacs (Moss, 1981; Lund, 1942; Kanavillil *et al.*, 2016). Globalement les communautés planctoniques et benthiques restent relativement différentes même si de nombreuses espèces apparaissent être communes. Quelques rares espèces semblent même alterner les deux phases de vie, planctonique et benthique, en fonction de la saison (Moss, 1981; Stockner & Armstrong, 1971).

Dans le cadre de cette étude, notre objectif est d'évaluer l'influence relative des paramètres biotiques et abiotiques sur la structure de la communauté. Ainsi, nous chercherons plus particulièrement i) à tester si les patrons de diversité des organismes photosynthétiques épiphytes varient en fonction de la saison, de la station et des conditions physico-chimiques locales, ii) à quantifier l'influence de l'espèce de macrophyte support sur les principaux groupes algaux épiphytes et sur la composition taxonomique des diatomées et iii) à évaluer l'importance de la contribution du pool d'espèces phytoplanctoniques sur la composition des diatomées épiphytes.

6.2 Matériels et Méthodes

6.2.1 Variation de la quantité de biomasse algale

Dans le cadre de ce volet visant à étudier la quantité de biomasse algale en fonction de la saison, de la station et de l'espèce de macrophyte support, nous nous sommes intéressés à la concentration totale de Chl-a ($\mu\text{g.l}^{-1}$), l'outil utilisé (Phytopam©) ne permettant pas de discriminer avec précision les prin-

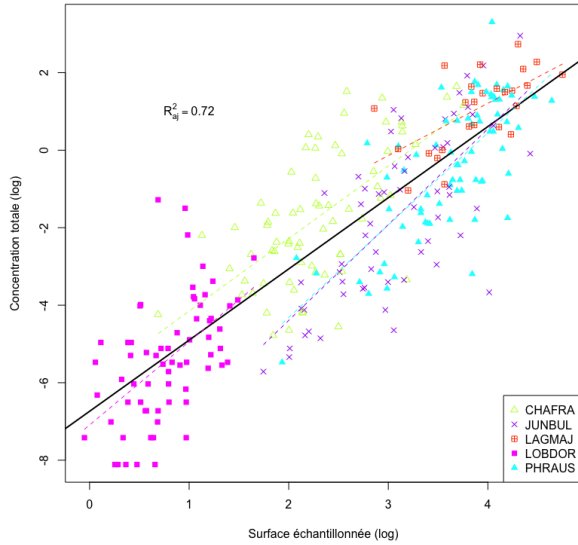


Figure 6.1: Relation entre la concentration totale mesurée sur les échantillons et la surface de macrophyte échantillonnée. La régression linéaire totale est affichée en trait plein noir, et les régressions linéaires de chaque espèce en pointillées. Toutes les régressions sont significativement différentes d'une pente nulle ($p < 0.001$). Les différentes espèces de macrophytes sont représentées par des symboles et des couleurs différentes. CHAFRA - *Chara fragifera*, JUNBUL - *Juncus bulbosus*, LAGMAJ - *Lagarosiphon major*, LOBDOR - *Lobelia dortmanna* et PHRAUS - *Phragmites australis*.

cipaux groupes algaux. Des analyses préliminaires ont de plus montré que les variations sont identiques entre les concentrations totales en chlorophylle-*a* et celles des principaux groupes algaux.

Sachant qu'il existe une relation très importante entre la concentration en algues mesurée et la surface du macrophyte échantillonnée (Fig. 6.1), toutes les analyses seront effectuées en utilisant la concentration de chlorophylle-*a* par unité de surface de substrat.

La variation de concentration totale de biomasse algale ($\mu\text{g.l}^{-1}.\text{cm}^{-2}$) en fonction des saisons a été testée par une ANOVA à un facteur avec la station utilisée comme terme d'erreur. Les différences entre les groupes ont ensuite été testées par des tests *post-hoc* de Tukey. La variation de la concentration totale en fonction de la station et de l'espèce de macrophyte support a été testée avec un test de Kruskal-Wallis suivi d'un test *post-hoc* de Nemenyi puisque le critère d'homogénéité des variances n'était pas respecté.

Les corrélations entre la biomasse et les 20 variables physico-chimiques les plus représentatives (cf. Chapitre 3) ont ensuite été testées par des modèles linéaires. Nous avons également inclus les variables de température relevées les jours précédents les relevés (cf. Chapitre 2 et 3), incluant la température moyenne de l'eau ($^{\circ}\text{C moy}$), sa variance ($^{\circ}\text{C var}$), le coefficient de variation ($^{\circ}\text{C CV}$) et la variation journalière ($^{\circ}\text{C var. journ.}$). Nous avons ensuite testé si la biomasse algale variait en fonction de la composition taxonomique de la flore macrophyte pour chaque station/saison. Pour ceci, nous avons utilisé les résultats issus de la NMS réalisée sur la composition des macrophytes (Fig. 4.2), en prenant le barycentre des points correspondant au couple saison/station ($N = 24$) sur les 3 axes. Les transformations logarithmiques n'améliorant les modèles que dans de rares cas et de manière assez faible, les variables explicatives n'ont pas été transformées. Les résidus des modèles linéaires ne répondant cependant pas à une distribution normale un lissage des données a également été effectué afin d'évaluer les tendances.

6.2.2 Variation de la survie et de la densité

Le nombre de cellules vivantes comptées étant fortement dépendant de la surface de macrophytes échantillonnée (régression log-log, $R_{aj}^2 = 0.78, p < 0,001$), nous avons utilisé la densité de cellules vivantes (i.e. nombre de cellules par cm^2 de substrat) pour la suite des analyses. Afin de vérifier la fiabilité de nos données, une corrélation entre la densité de cellules vivantes et la concentration totale en chlorophylle-*a* moyenne échantillonnée sur les différents individus de macrophytes prélevés a été effectuée.

La densité de cellules a ensuite été analysée en fonction des saisons, des stations et de l'espèce support de macrophyte par des ANOVA à 1 facteur ou des tests de Kruskal-Wallis en fonction de l'homocédasticité des données. Pour chaque saison, nous avons également comparé la densité de cellules en fonction de la station et de l'espèce support de macrophyte et utilisé des tests de Kruskal-Wallis suivis des tests *post-hoc* de Nemenyi pour tester la différence entre les groupes.

De même que pour la concentration en chlorophylle-*a*, la corrélation entre la densité

de cellules et les variables physico-chimiques et biologiques a ensuite été testée par des modèles linéaires. Dans le but d'améliorer la linéarité des données, les modèles ont été réalisés après une transformation logarithmique de la densité de cellules.

6.2.3 Variation de la diversité taxonomique

La diversité taxonomique a été étudiée grâce aux valeurs de richesse taxonomique (S, nombre de taxons), à l'indice de Shannon (H) qui est un indice de diversité prenant en considération l'abondance des espèces (plus l'indice est fort et plus la diversité est importante) et l'indice de Pielou (J) permettant de considérer l'équitabilité entre les espèces (plus les espèces auront une abondance similaire et plus l'indice sera fort).

L'indice de Pielou et l'indice de Shannon ne sont pas dépendants de la surface de macrophyte échantillonnée (modèles linéaires, $R_{aj}^2 = 0,56$ et $R_{aj}^2 = 0,01$, $p = 0,13$ respectivement), ce qui n'est pas le cas de la richesse taxonomique (Fig. 6.2) qui suit l'empirique relation aire-espèce. Afin de pouvoir comparer les valeurs de richesse taxonomique, nous avons construit des courbes d'accumulation d'espèces, en prenant les échantillons dans un ordre aléatoire et en calculant le nombre de nouvelles espèces en fonction de l'augmentation de la surface de macrophytes échantillonnée. Cette opération a été répétée 999 fois pour chaque espèce de macrophyte de manière à obtenir une moyenne de richesse et de surface, qui a ensuite servi à construire une courbe d'accumulation. La richesse taxonomique correspondant à une surface de macrophyte de 100 cm^2 a ensuite été estimée pour chacune des 999 simulations afin de pouvoir être analysée (les mesures prises à 100 cm^2 apparaissent être plus représentatives que l'ordonnée à l'origine car i) nous n'avons pas imposé une ordonnée à l'origine nulle pour les modèles et ii) cette valeur correspond à une valeur commune entre toutes les espèces de macrophytes support). Ces valeurs (de même que les pentes des courbes d'accumulation log-log) ont ensuite été comparées en fonction de l'espèce de macrophyte support, de la saison et de la station d'échantillonnage avec des tests de Cliff (Cliff, 1993), qui permettent de tester la différence entre groupes sans être biaisés par le

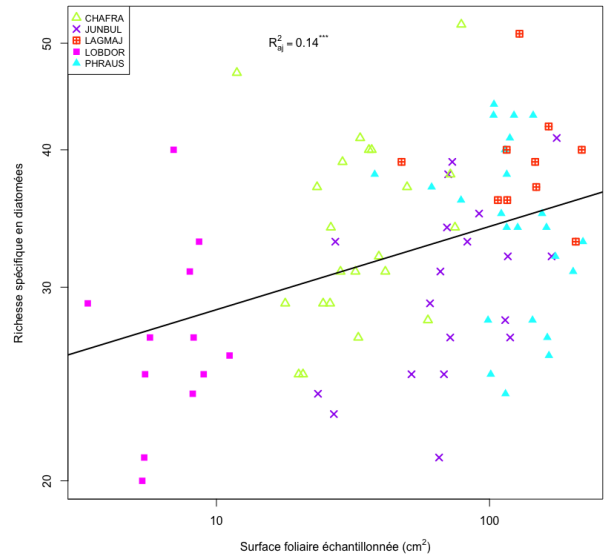


Figure 6.2: Relation entre le nombre d'espèces de diatomées identifiées et la surface foliaire de macrophyte support. La droite représente la droite d'ajustement du modèle linéaire (log-log).

nombre de valeurs (*i.e.* plus le nombre de simulation est important et plus l'écart type autour de la moyenne est petit, générant des résultats significativement différents avec des tests comme l'ANOVA ou les Kruskal-Wallis). La variation des indices de Shannon et de Pielou en fonction de l'espèce de macrophyte ont, quant à eux, été testé par des ANOVA à 1 facteur.

Des courbes d'accumulation ont également été construites pour chaque station/saison (de la même manière que précédemment) en fusionnant les échantillons prélevés sur les différentes espèces de macrophytes afin de pouvoir tester la corrélation entre la richesse estimée et l'ensemble des variables environnementales précédemment utilisées. Cette corrélation a été testée par des modèles linéaires pour la richesse estimée, l'indice de Shannon et l'indice de Pielou en fonction de chaque variable environnementale.

6.2.4 La composition taxonomique

La composition taxonomique a été étudiée avec une NMS (Non-metrical Multidimensional Scaling), en 3 dimensions après avoir transformé les données en abondances relatives, suivi d'une deuxième transformation racine carrée (transformation de Hellinger, Legendre & Gallagher (2001a)) afin

de minimiser l'importance des taxons les plus abondants. Une ANOVA multiple avec permutations (PERMANOVA - 999 permutations) a ensuite été effectuée pour tester la différence de composition en fonction de l'espèce de macrophyte support, de la saison et de la localisation. Afin d'identifier les variables environnementales permettant d'expliquer la variation de composition taxonomique observée sur cette NMS, les variables environnementales (voir précédemment) ont été corrélées avec la position des échantillons sur les 3 axes de cette NMS par des tests de corrélation de Pearson. Une analyse de variance a également été effectuée afin de tester l'influence unique de l'environnement, de la saison, de la station et de la nature du macrophyte support. Une analyse des espèces indicatrices (9999 permutations, Dufrene & Legendre, 1997) a aussi été effectuée afin d'identifier les taxons de diatomées significativement associés à une espèce de macrophyte support, à une saison ou une station.

Afin de tester également le degré de spécialisation des espèces de macrophytes en fonction des espèces de diatomées, nous avons calculé l'indice de spécialisation d' proposé par Blüthgen *et al.* (2006). Cette valeur varie entre 0 et 1, 0 indiquant une extrême généralisation de l'espèce et 1 une extrême spécialisation. Cet indice est indépendant de la taille du réseau étudié et de l'effort d'échantillonnage (Blüthgen *et al.*, 2006) et repose sur le nombre de liens dans une matrice d'interactions, i.e. entre les espèces de macrophytes et les espèces de diatomées. Afin de minimiser l'effet effort d'échantillonnage dû aux différentes surfaces de macrophytes échantillonnées, nous avons construit des matrices d'interactions reposant sur le nombre de fois où l'espèce i de diatomée était retrouvée sur l'espèce j de macrophyte sans prendre en compte le nombre de valves comptées. En revanche, le nombre d'échantillonnages de macrophytes étant différent en fonction des espèces (tous les macrophytes n'étaient pas présents à chaque site ni à chaque saison, Tableau 6.3), le nombre maximum d'interactions (en théorie 24 - 6 stations x 4 saisons) était différent en fonction de l'espèce de macrophyte, avec un minimum de 10 interactions possibles pour *L. major*. En conséquence, nous avons choisi de tirer aléatoirement (99 fois) 9 échantillons pour chaque espèce de macrophyte et de calculer l'indice de spécialisation pour ces 9 échantillons. Les distributions des valeurs de d' des 99 permutations

ont ensuite été comparées avec un test de Cliff (Cliff, 1993).

6.2.5 Relations entre la composition du phytoplancton et la diversité du phytobenthos

Pour tester d'éventuelles relations de compétition entre le phytoplancton et le phytobenthos, nous avons testé la relation entre la concentration en chlorophylle-*a* totale mesurée sur les feuilles de macrophytes et la concentration en algue totale mesurée avec la fluoroprobeTM (Moldaenke, Kiel, Allemagne) au niveau des quadrats des différentes stations (voir Ch. 2). Pour ceci, nous avons calculé la moyenne par station x saison des valeurs de chlorophylle-*a* phytoplanctonique avant de les corrélérer aux valeurs mesurées sur chacun des individus de macrophytes. En raison de la forte variation saisonnière de biomasse épiphyte et phytoplanctonique, les corrélations ont été effectuées en fonction des différentes saisons. Les corrélations ont été testées avec des modèles linéaires avec une transformation logarithmique de la biomasse épiphyte et une transformation box-cox de la biomasse phytoplanctonique.

Afin de tester le rôle de la composition du phytoplancton, comme réservoir d'espèces, sur la diversité du phytobenthos, nous avons identifié les espèces communes entre les deux communautés. Nous avons ensuite testé la relation entre la présence de ces espèces dans le plancton et la présence de ces mêmes espèces dans le benthos, en associant les 2 listes d'espèces en fonction de la station et de la saison. Etant donné qu'un seul échantillon du phytoplancton a été identifié pour chaque station x saison, alors que plusieurs échantillons ont été prélevés pour le phytobenthos (sur les différentes espèces de macrophyte support), les échantillons du plancton ont été dupliqués pour cette mise en corrélation (en fonction du nombre d'échantillons du benthos correspondants). La variation de la proportion d'espèces communes en fonction des saisons, des stations et du macrophyte support a été testée avec un test de χ^2 , et la variation intra-groupes (e.g. entre les stations, saisons et macrophytes) avec un test de Kruskal-Wallis suivi par un test *post-hoc* de Nemenyi. Afin de tester la relation entre la composition du phytobenthos et celle du phytoplancton, nous avons également effectué une

Tableau 6.1: Nombre d'échantillons de macrophytes support prélevés en fonction de la station et de la saison (T1/T2/T3/T4).

Stations	CHAFRA	JUNBUL	LAGMAJ	LOBDOR	PHRAUS
7	3/3/3/3	3/3/3/3	3/3/3/3	3/3/3/3	3/3/3/3
52	3/3/3/3	3/3/3/3	0/0/0/0	3/3/3/3	3/3/3/3
96	3/3/3/3	0/0/0/0	3/3/3/3	3/3/3/3	3/3/3/3
144	3/3/3/3	3/3/3/3	0/1/0/0	3/3/3/3	3/3/3/3
231	3/3/3/3	3/3/3/3	0/0/0/0	3/0/0/3	3/3/3/3
280	3/3/3/3	3/3/3/3	0/1/0/0	3/3/3/3	3/3/3/3

NMS en prenant uniquement les espèces communes.

6.3 Résultats

6.3.1 Variation de la quantité de biomasse algale

Au total ce sont 100 échantillons qui ont été prélevés sur les différentes stations au cours des 4 saisons (Tableau 6.1). Sur l'ensemble de ces échantillons, la biomasse algale est significativement plus importante en été et plus faible en automne et en hiver, alors que la biomasse printanière présente un niveau intermédiaire (Fig. 6.3a). Les stations 280 et 52 sont les stations sur lesquelles la biomasse algale est globalement la plus faible (Fig. 6.3b), et significativement plus faible que les stations 7 et 96 qui possèdent la biomasse la plus importante. La biomasse algale est significativement plus importante sur *L. major* et la plus faible sur *L. dortmanna* (Fig. 6.3c).

La quantité totale de biomasse algale est significativement associée à plusieurs variables physico-chimiques et biologiques (Tab. 6.2, Fig. 6.4). En particulier, la quantité de biomasse algale est négativement corrélée à l'azote organique, au calcium et au magnésium, alors qu'elle est positivement corrélée au pH et à la température de l'eau (ponctuelle et moyennée). On observe également une relation significative (mais faible) entre la quantité de biomasse algale et la composition spécifique des macrophytes (Fig. 6.4). La quantité de biomasse semble en revanche répondre de manière non-linéaire à certaines variables explicatives comme la conductivité.

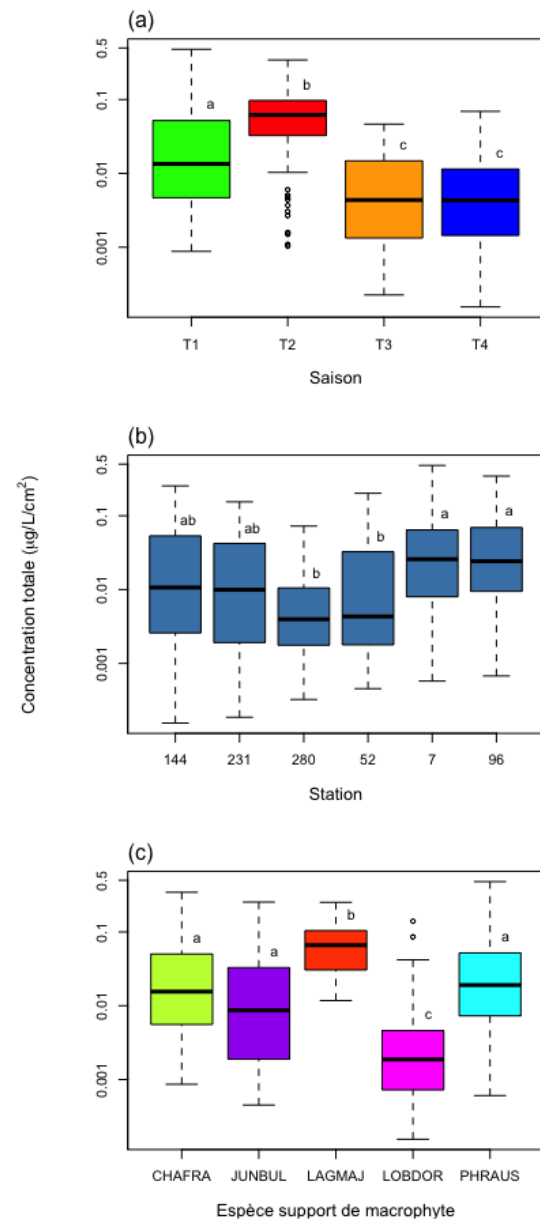


Figure 6.3: Variation de la quantité de biomasse algale (concentration totale en chlorophylle-*a*) en fonction des saisons (a), des stations (b) et de l'espèce de macrophyte support (c). Les lettres différentes indiquent les différences significatives de concentration entre les groupes. T1 - printemps, T2 - été, T3 - automne et T4 - hiver. CHAFRA - *Chara fragifera*, JUNBUL - *Juncus bulbosus*, LAGMAJ - *Lagarosiphon major*, LOBDOR - *Lobelia dortmanna* et PHRAUS - *Phragmites australis*.

Tableau 6.2: Coefficients des modèles linéaires entre la concentration totale en biomasse algale (Chlorophylle-*a*), la densité de cellules vivantes, la richesse taxonomique estimée, l'indice de Shannon, l'indice de Pielou et les différentes variables physico-chimiques et biologiques explicatives. Voir chapitre 3 pour la définition des variables. Les valeurs NMS1-3 correspondent aux coordonnées des barycentres des sites/saison sur la NMS effectuée sur les espèces de macrophytes. Seules les coefficients des régressions significatives ($\alpha = 0, 05$) sont affichées.

Variable	Chlorophylle- <i>a</i>			Densités de cellules			Richesse estimée			Indice de Shannon			Indice de Pielou		
	Ord. orig.	Pente	R2	Ord. orig.	Pente	R2	Ord. orig.	Pente	R2	Ord. orig.	Pente	R2	Ord. orig.	Pente	R2
NH4															
N Orga	-3,25	-1,71	0,10	4,62	-1,04	0,10	42,21	-198,87	0,58	2,53	-4,63	0,15	0,71	-0,73	0,07
Ca	-1,92	-0,43	0,26	5,42	-0,26	0,26	24,86	15,71	0,45	2,18	0,31	0,10	0,64	0,07	0,10
Cl	2,69	-0,16	0,14	7,68	-0,08	0,10	-28,89	1,42	0,60	1,11	0,02	0,13	0,43	0,01	0,11
COD	-10,76	0,47	0,08	0,12	0,28	0,06									
Conduct.							-28,75	0,26	0,23						
MES Minéral															
MES Orga	-7,26	0,03	0,03												
Mg	-2,16	-0,54	0,21	5,31	-0,34	0,21								0,01	0,04
MES										2,31	0,03	0,06	0,67		
NO3							40,70	-29,99	0,47	2,48	-0,58	0,08			
NO2	-4,15	-40,11	0,13	4,05	22,84	0,11									
O2	-13,25	0,08	0,11	-1,37	0,05	0,10	113,07	-0,71	0,44						
pH	-14,50	1,29	0,20	-2,57	0,83	0,22				1,60	0,11	0,04	0,66	1,05	0,09
TP	-3,89	-20,90	0,06	4,29	-14,74	0,07	29,77	221,39	0,30	2,25	5,14	0,11	0,66		
K										1,65	0,29	0,04			
Si	-5,00	0,19	0,03				44,45	-3,43	0,53	2,57	-0,07	0,12	0,72	-0,01	0,07
Na							-45,42	3,07	0,50	0,75	0,06	0,12	0,41	0,01	0,07
SO4	1,63	-0,36	0,07	6,70	-0,17	0,04									
T°C	-7,72	0,16	0,24	1,84	0,10	0,25									
T°C moy	-6,60	0,12	0,19	2,52	0,08	0,20									
T°C var	-4,94	0,14	0,02												
T°C CV	-3,53	-10,56	0,05	4,39	-5,84	0,03	45,72	-87,15	0,16	2,65	-2,35	0,07	0,74	-0,41	0,04
T°C var. journ.	-5,35	0,27	0,04	3,19	0,22	0,07									
Keddy	-3,62	0,00	0,06												
Pente	-5,23	0,25	0,05												
NMS1	-4,59	0,91	0,04							2,42	0,17	0,04			
NMS2	-4,57	1,29	0,02												
NMS3	-4,63	2,65	0,07	3,79	1,17	0,03									

6.3.2 Variation de la survie et de la densité

Le nombre de cellules vivantes observées sur les espèces de macrophytes est significativement plus important en été que pour les autres saisons (ANOVA, $F_{3,96} = 14,1, p < 0,001$, Fig. 6.5a-b). En revanche, aucune différence significative n'est observée en fonction de la localisation de la station autour du lac (ANOVA, $F_{5,94} = 0,89, p = 0,5$, Fig. 6.5a). Globalement et quelle que soit la saison, le nombre d'individus vivants comptés sur les espèces de *L. dortmanna* et *J. bulbosus* est plus faible que sur les 3 autres espèces de macrophytes (ANOVA, $F_{4,95} = 14,38, p < 0,001$, Fig. 6.5b). Le nombre de cellules vivantes est significativement plus faible sur *L. dortmanna* par rapport à i) *C. fragifera* au printemps et en été et ii) *L. major* en hiver (Fig. 6.5b). En automne, c'est le nombre de cellules observée sur *J. bulbosus* qui est significativement plus faible que celui de *P. australis*.

La mortalité est significativement plus faible au printemps et en hiver par rapport à l'été et à l'automne (ANOVA, $F_{3,96} = 21,35, p < 0,001$, Fig. 6.5c-d). Aucune différence dans le taux de mortalité n'est observée en fonction des stations (ANOVA, $F_{5,94} = 1,53, p = 0,19$, Fig. 6.5c) et de l'espèce de macrophyte support (Kruskal-Wallis, $W = 8,33, p = 0,08$) sauf pour la saison hivernale, où la mortalité observée est significativement plus élevée sur les espèces de *L. major* et *L. dortmanna* par rapport à celle observée sur *J. bulbosus* (Fig. 6.5d).

La densité de cellules étant fortement corrélée à la concentration moyenne de chlorophylle-*a* mesurée (Fig. 6.6), des relations identiques sont observées dans les tests de corrélation avec les variables physico-chimiques et biologiques (Tableau 6.2). En particulier, une corrélation négative significative est observée avec la concentration en azote organique, en calcium, en magnésium et en chlorure, et une corrélation positive avec le pH, l'oxygène dissous, la température de l'eau ponctuelle, moyenne et la concentration en nitrite.

Tableau 6.3: Nombre d'échantillons intégrés analysés sur chaque espèce de macrophytes support en fonction de la station et de la saison (T1/T2/T3/T4). Les valeurs en rouge représentent les échantillons qui n'ont pas pu être analysés en raison d'une densité de cellules trop faible.

Stations	CHAFRA	JUNBUL	LACMAJ	LOBDOR	PHRAUS
7	1/1/1/1	1/1/1/1	1/1/1/1	0/1/1/1	1/1/1/1
52	1/1/1/1	0/1/1/1	0/0/0/0	0/0/1/1	1/1/1/1
96	0/1/1/1	0/0/0/0	1/1/1/1	0/1/1/1	1/1/1/1
144	1/1/1/1	1/1/1/1	0/1/0/0	0/1/1/0	1/1/1/1
231	0/1/1/1	1/1/1/1	0/0/0/0	0/0/0/0	1/1/1/1
280	1/1/1/1	1/1/1/1	0/1/0/0	0/1/1/1	1/1/1/1

6.3.3 Variation de la diversité taxonomique

Sur les 100 échantillons intégrés prélevés sur les 5 espèces de macrophytes (Tableau 6.1), 12 échantillons n'ont pu être analysés en raison d'une densité de diatomées trop faible, en particulier ceux de la saison printanière (T1, Tableau 6.3). Un échantillon apparaissait également comme un "outlier" dans l'ensemble des analyses (144 T3 LOBDOR), et a donc été retiré pour le reste des analyses suivantes.

Toutes les régressions linéaires des courbes d'accumulation (log-log) sont significatives ($p < 0,05$) et présentent des coefficients de corrélation importants : entre 0,81 et 0,999 pour les modèles en fonction de l'espèce de macrophyte support, entre 0,63 et 0,998 en fonction de la station et entre 0,72 et 0,997 en fonction de la saison. Les courbes d'accumulation diffèrent en fonction des espèces de macrophytes support et dans une moindre mesure en fonction de la saison et des stations (Fig. 6.7). Les pentes des courbes d'accumulation (régressions log-log) sur *L. dortmanna* et *L. major* sont généralement les plus fortes et sont significativement plus importantes que les pentes observées sur *J. bulbosus* (Fig. 6.7a et 6.8a). Les courbes d'accumulation sont assez similaires en fonction des saisons à l'exception de la saison printanière (T1), où la pente se révèle être plus importante (Fig. 6.7b et 6.8b). Les pentes sont relativement similaires en fonction des stations même si les stations 52 et 280 tendent à avoir des pentes significativement plus faibles que la station 231 (Fig. 6.7c et 6.8c).

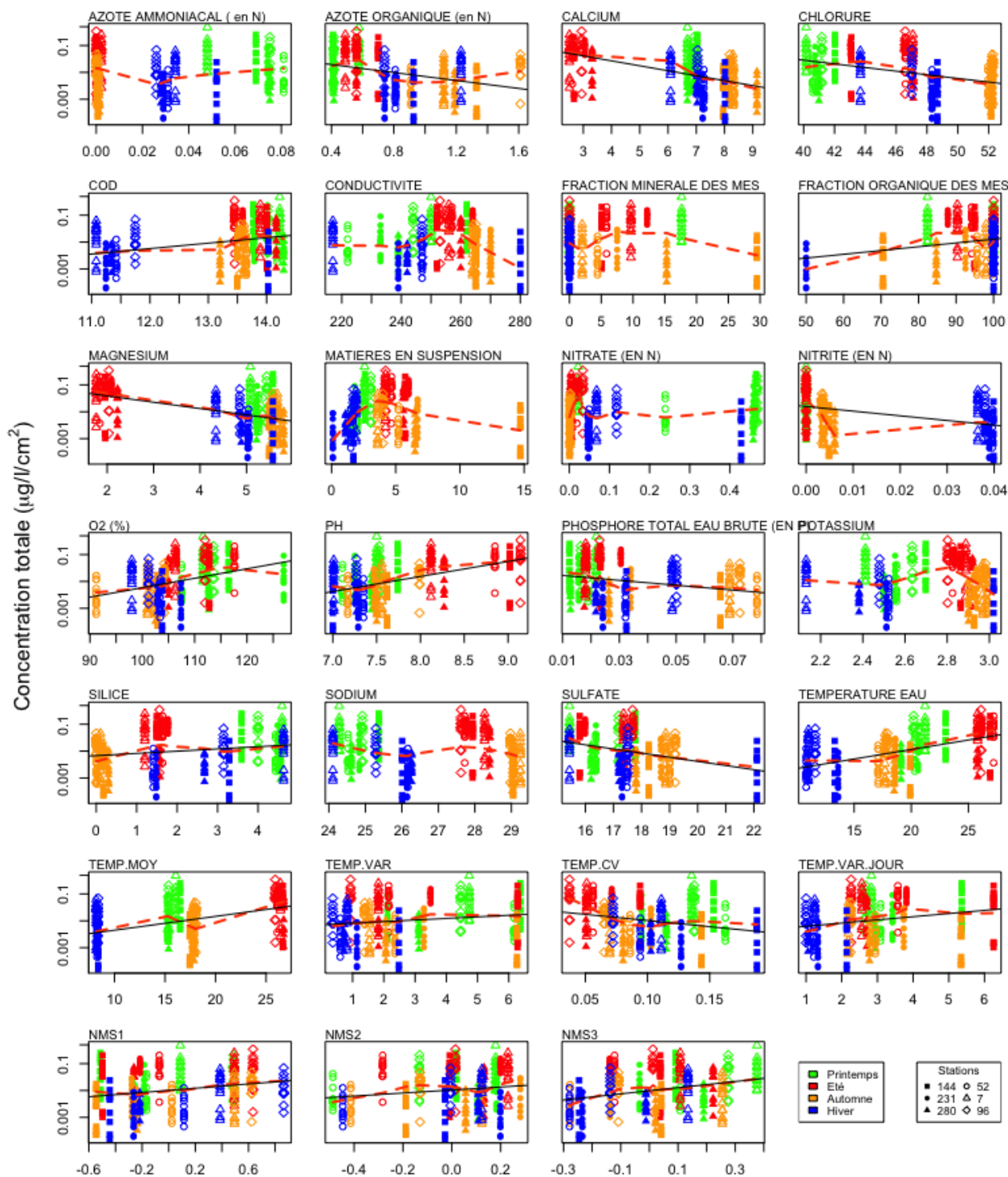


Figure 6.4: Variation de la quantité de biomasse algale (concentration totale en chlorophylle-*a*) en fonction des différentes variables environnementales. Tous les modèles linéaires sont significatifs (droite noire). Les courbes en pointillés oranges représentent le lissage des données.

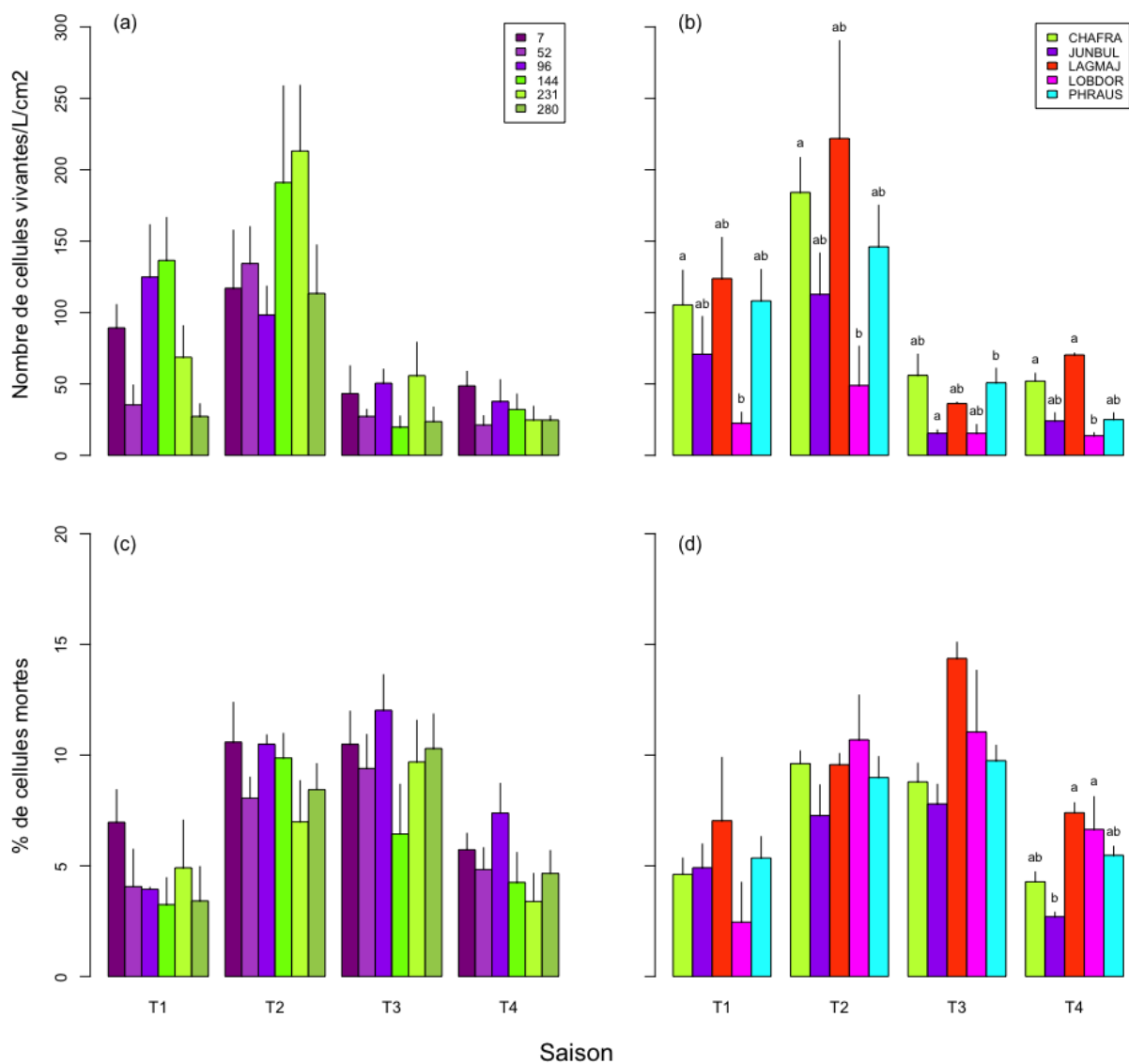


Figure 6.5: Variation saisonnière du nombre de cellules vivantes (par cm^2 de surface de macrophyte) en fonction des stations (a) et de l'espèce de macrophyte support (b) et du pourcentage de cellules mortes en fonction des stations (c) et de l'espèce de macrophyte support (d). Les barres d'erreur représentent l'erreur standard et les lettres différentes indiquent les différences significatives observées par saison suite à un test de Kruskal-Wallis suivi d'un test *post-hoc* de Nemenyi.

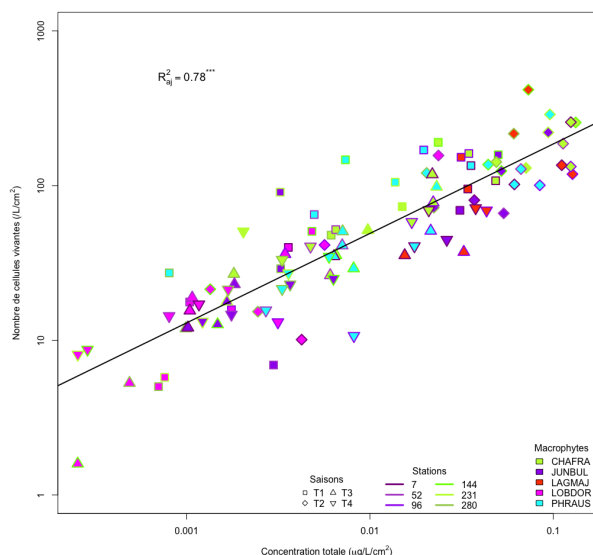


Figure 6.6: Relation entre le nombre de cellules vivantes (log) et la concentration en chlorophylle-*a* (log) observée. Les symboles différents représentent les différentes saisons de prélèvement, la couleur de la bordure des symboles les différentes stations et les couleurs de l'intérieur des symboles l'espèce support de macrophyte. Pour la nomenclature voir Fig. 6.1.

La richesse spécifique en diatomées estimée pour 100 cm^2 de macrophyte échantillonné est significativement plus importante sur les individus de *L. dortmanna* que sur les autres espèces de macrophytes support (Fig. 6.7a et 6.8d). La richesse spécifique en diatomées estimée sur *C. fragifera* est significativement plus faible que sur *L. dortmanna* mais est significativement plus importante que la richesse estimée sur les 3 autres espèces de macrophytes support. Cette richesse tend à augmenter en fonction des saisons pour atteindre un maximum en automne (Fig. 6.7b et 6.8e) et tendent à être similaires pour l'ensemble des stations (malgré une faible différence significative entre la station 231 et la station 280, Fig. 6.7c et 6.8f).

L'indice de diversité de Shannon et l'indice d'équitabilité de Pielou montrent des variations similaires, avec des valeurs significativement plus faibles sur *J. bulbosus* par rapport à *L. major* et *L. dortmanna* (uniquement pour Pielou, Fig. 6.8g et j). Les deux indices tendent à augmenter du printemps à l'hiver en atteignant un maximum pour la saison automnale (Fig. 6.8h et k), mais aucune différence significative n'est observée entre les différentes stations (Fig. 6.8i et l).

La richesse, l'indice de Shannon et l'indice de

Pielou apparaissent être significativement et positivement corrélés à l'azote organique, à la concentration en chlorures, au phosphore total et à la concentration en sodium, et négativement corrélés à l'azote ammoniacal, à la concentration en nitrates (non significatif pour Pielou), en silice et au coefficient de variation de la température de l'eau (Tableau 6.2). Ces corrélations sont particulièrement fortes pour la richesse taxonomique, à laquelle sont également fortement corrélées la conductivité (positivement) et l'oxygène dissous (négativement).

6.3.4 La composition taxonomique

La composition taxonomique semble être influencée par la nature de l'espèce de macrophyte support, les saisons et les stations (PERMANOVA, $F_{4,82} = 2,84^{***}$, $F_{3,83} = 1,35^{***}$ et $F_{5,81} = 2,46^{***}$ respectivement), mais la partition de variance indique que seul l'environnement et la nature du macrophyte support ont un effet propre, alors que l'effet de la saison et de la station est uniquement du à une covariation avec les variables environnementales (Fig. 6.9).

L'axe 1 semble être essentiellement associé à un gradient de saisonnalité (Fig. 6.10a) opposant la saison printanière (valeurs négatives) à la saison automnale (valeurs positives). L'analyse en composantes principales réalisée sur les paramètres physico-chimiques, sépare également les échantillons printaniers et automnaux le long de l'axe 1 (Fig. 3.2) et on retrouve par conséquent les mêmes variables associées à cet axe (Tableau 6.5) : essentiellement les concentrations en ammonium, nitrate et silice associées à la saison printanière (valeur négatives le long de l'axe 1) et les concentrations en azote organique, chlorure, sodium et phosphore total pour la saison automnale. L'axe 1 de la NMS tend également à différencier la composition taxonomique des diatomées présentes sur *P. australis* et *J. bulbosus* par rapport à celles présentes sur *L. major* et *L. dortmanna*. Ainsi, et étant donné que *J. bulbosus* est absent de la station 96 et que *L. major* est essentiellement retrouvé sur les stations 96 et 7, on retrouve logiquement les échantillons associés à ces points dans les valeurs positives le long de l'axe 1.

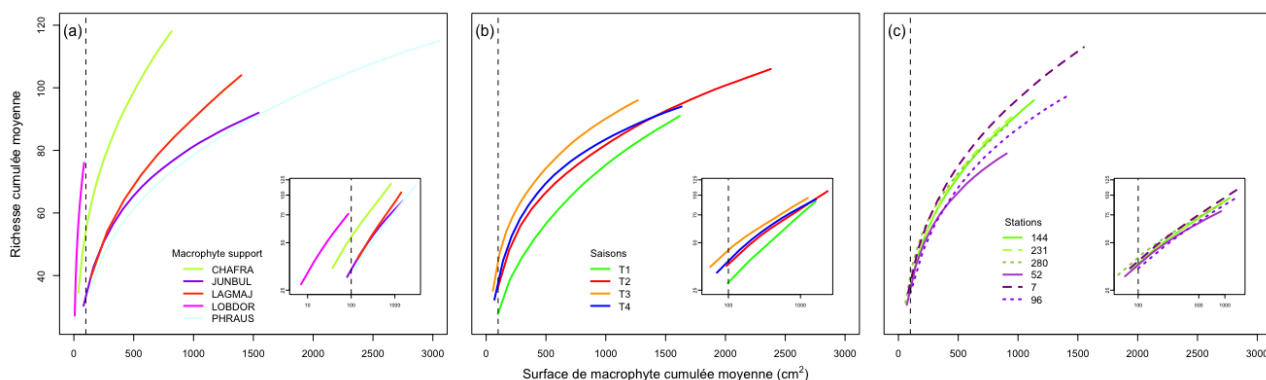


Figure 6.7: Relations entre la richesse moyenne cumulée et la surface de macrophytes moyenne cumulée à partir de 999 permutations pour chacune des espèces de macrophytes support (a), les différentes saisons (b) et les différentes stations (c). Les graphiques en encart représentent les mêmes relations avec des échelles logarithmiques. La droite en pointillée symbolise la surface pour laquelle la richesse a été estimée (100 cm^2). Voir Fig. 6.3 pour la nomenclature.

Cependant, au regard de la partition de variance (Fig. 6.9), ce gradient semble être principalement associé à un effet macrophyte plutôt qu'à un effet station.

L'axe 2 de la NMS ne semble pas être associé à une variation de composition en fonction de l'espèce de macrophyte support et de la localisation des stations, mais on retrouve les échantillons de la saison printanière dans ses valeurs négatives (Fig. 6.10a-b), et des corrélations avec les variables physico-chimiques caractéristiques de cette saison : par exemple corrélations positives avec les concentrations en ammonium, silice et nitrate, et corrélations négatives avec la concentration en chlorure, potassium et la conductivité (Tableau 6.5).

L'axe 3 semble quant à lui identifier une différence de composition entre les diatomées présentes sur *L. dortmanna* (valeurs positives) et celles présentes sur *L. major* (valeurs négatives). On retrouve logiquement dans les valeurs négatives de cet axe les stations 7 et 96 qui sont les seules stations sur lesquelles cette espèce de macrophyte a été échantillonnée (et également la station 280 en été, Tableau 6.1). Les échantillons semblent également associés aux mêmes variables physico-chimiques séparant l'hiver de l'été (Fig. 3.2, Tableau 6.5) : corrélations positives des valeurs le long de l'axe 3 avec principalement la concentration en calcium, en magnésium et corrélations négatives avec le pH et la température de l'eau.

L'analyse des espèces indicatrices montre que des taxons de diatomées sont associés à chacune des saisons et des stations et à chaque espèce de macrophyte support à l'exception de *L. dortmanna*

(Tableau. 6.4). C'est sur *L. major* que l'on retrouve le plus de taxons de diatomées caractéristiques, et 6 de ces 10 taxons sont des espèces planctoniques retrouvées également dans l'analyse de la composition du phytoplancton (voir § 6.3.5). C'est également sur la station 96 (1 des 2 stations où *L. major* était présente) que l'on retrouve fortement ces espèces planctoniques comme indicatrices de la station. Deux et quatre taxons sont significativement associés à *C. fragifera* et *P. australis* respectivement.

Bien qu'aucune espèce de diatomées ne soit significativement associée à *L. dortmanna*, l'indice de spécialisation pour cette espèce est cependant beaucoup plus élevé que pour les autres espèces de macrophytes (Fig. 6.11). Ceci indique que les relations dans le réseau d'interactions concernant cette espèce de macrophyte sont beaucoup plus spécifiques que pour les autres espèces.

6.3.5 Relations entre la composition planctonique et benthique

Une faible relation significative linéaire négative entre la biomasse d'épiphytes et de phytoplancton est observée pendant la saison automnale ($R_{aj}^2 =$

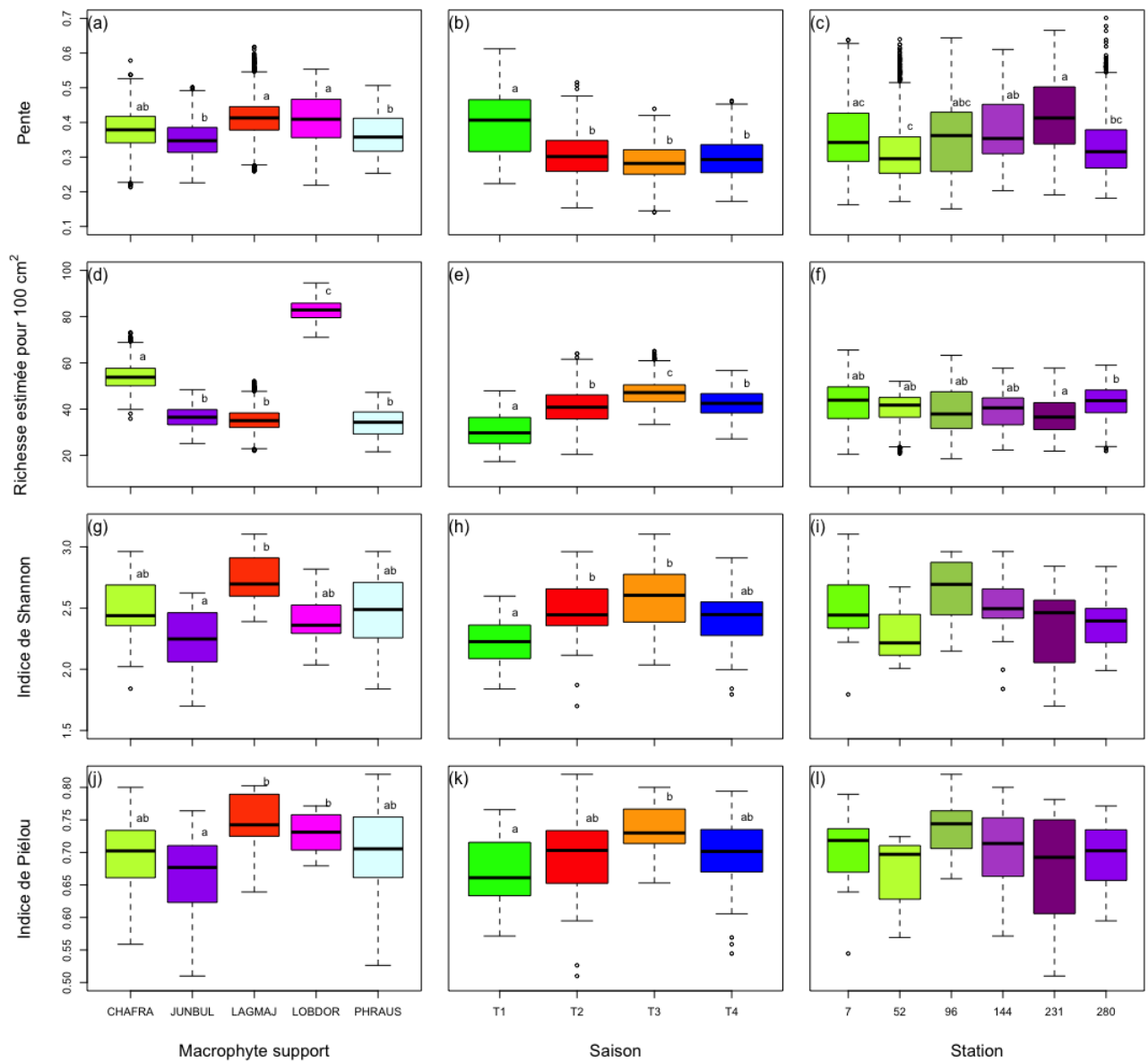


Figure 6.8: Variation de la pente des courbes d'accumulations (a-c) et de la richesse spécifique en diatomées estimée (d-f) à partir des modèles linéaires (log-log, 999 permutations), de l'indice de Shannon (g-i) et de l'indice de Piélu (j-l). Les lettres différentes représentent les différences significatives entre groupes testées avec des tests de Cliff pour la pente et la richesse spécifique et par des ANOVA pour l'indice de Shannon et de Piélu. Voir Fig. 6.3 pour la nomenclature.

Tableau 6.4: Liste des taxons de diatomées significativement associés à une espèce de macrophyte support, une saison ou une station. Les espèces en gras et italique représentent les espèces retrouvées à la fois dans la communauté épibenthique et dans la communauté planctonique. Les guildes écologiques des espèces (Passy, 2007) sont représentés par différentes couleurs : rouge - low profile, vert - high profile, bleu -motile, violet - planctonique et noir indéterminé. *** $p < 0,001$, ** $p < 0,01$ et * $p < 0,05$. Pour la nomenclature, cf. Annexe 11.3.

Sp de macrophytes	Taxons	Saisons	Taxons	Stations	Taxons
CHAFRA	ESUM ** NNAN *	T1	EUAL *** NAAN *** GGRA *** GLAT * BBRE * FAUT *	144	BVIT * CHEL ** CBNA *
JUNBUL	EUNS *			231	TFEN ** TFLO *
LAGMAJ	COCE *** ENNG *** PRAD *** ECES ** GACU ** CPLA ** PLFR ** EUFL * EOMI * CMEN *	T2	ANTU *** NDEN *** NPAL ** BVIT ** FVIR *** NACD * FGRA ** BNEO ** SGRL *** GAUR ** SSTM ** NIAN * ADEG * CUDS * FCRO *** AUGR *** SEXG *** AOLG *** RGIB *** MLAC *** EUFL ** NIAR * EARC * NCTE * GPAR ** CMEN * NNOT * LLAC ** EPUN * NEAP *	280	NWIL *
				52	UULN *
				7	STDE ** FGRA * EBIL * PMIC *
PHRAUS	GLAT * CHEL * TFLO ** TFEN *	T3	FCRO *** AUGR *** SEXG *** AOLG *** RGIB *** MLAC *** EUFL ** NIAR * EARC * NCTE * GPAR ** CMEN * NNOT * LLAC ** EPUN * NEAP *	96	CPLA *** NDEN *** PRAD *** FCRO * TVEN *
		T4	FCPE *** NRAD ** BPRO ** NDIS ** NCTO * EUNS * GADC * FRUM *		

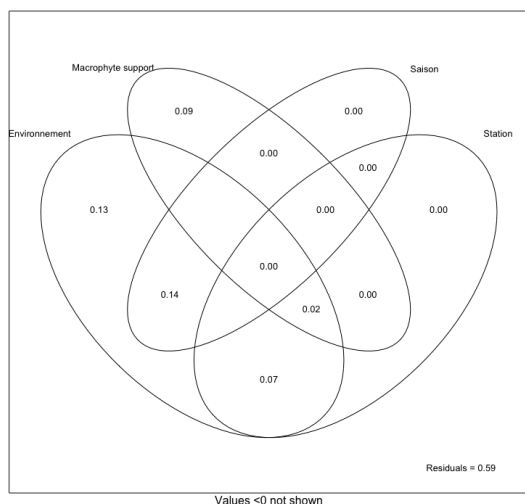


Figure 6.9: Diagramme de Venn représentant la variance expliquée par l'environnement, la nature du macrophyte support, la saison et la station.

Tableau 6.5: Coefficients de corrélation de Pearson entre les variables environnementales et la position des échantillons sur les 3 premiers axes de la NMS. Seules les relations significatives sont affichées. Voir chapitre 2 pour la dénomination des variables.

Variables	NMS1	NMS2	NMS3
NH4	-0.63	-0.49	
N Orga	0.53	0.26	0.28
Ca			0.53
Cl	0.55	0.40	0.36
COD			
Conduct.		0.49	
MES Minéral			
MES Orga			-0.26
Mg			0.49
MES	0.28	0.27	
NO3	-0.55	-0.31	
NO2			
O2	-0.39	-0.34	-0.31
pH	0.23		-0.45
TP	0.56	0.34	
K	0.29	0.42	
Si	-0.56	-0.47	-0.23
Na	0.53	0.47	
SO4		0.33	0.22
T°C			-0.34
T°C moy			-0.31
T°C var	-0.29		
T°C CV	-0.51	-0.28	0.27
T°C var. journ.			
NMS1	0.40		-0.32
NMS2			
NMS3		-0.33	-0.21

0,04, $p = 0,05$) alors qu'aucune relation significative n'est observée pour les autres saisons (Fig. 6.12).

Au total 22 taxons sont communs entre ceux retrouvés dans la communauté des diatomées épiphytes et ceux retrouvés dans le phytoplancton, correspondant à 12 et 9% de la communauté épiphyte et planctonique respectivement. Les espèces communes sont : *Achnantheidium minutissimum* (ADMI), *Aulacoseira ambigua* (AAMB), *Caloneis tenuis* (CATE), *Cyclotella meneghiniana* (CMEN), *Cyclotella ocellata* (COCE), *Cocconeis placentula* (CPLA), *Diploneis ovalis* (DOVA), *Encyonema gracile* (ENNG), *Eucocconeis flexella* (EUFL), *Eunotia implicata* (EIMP), *Eunotia sp.* (EUNS), *Fragilaria capucina* (FCAP), *Fragilaria crotonensis* (FCRO), *Fragilaria gracilis* (FGRA), *Gomphonema acuminatum* (GACU), *Gomphonema sp.* (GOMS), *Puncticulata radiosa* (PRAD), *Navicula radiosa* (NRAD), *Nitzschia sp.* (NITZ), *Stenoptero-bia curvula* (STCU), *Tabellaria flocculosa* (TFLO) et *Tabellaria ventricosa* (TVEN). Etant donné que les techniques pour l'identification des espèces diffèrent entre les échantillons phytoplanctoniques (matériel frais) et phytobenthiques (attaque au peroxyde d'hydrogène) les taxons non identifiés à l'espèce dans le phytoplancton (*Eunotia sp.*, *Gomphonema sp.* et *Nitzschia sp.*) l'ont peut-être été pour le phytobenthos. Par conséquent, ces 3 taxons ont été supprimés des analyses suivantes. De plus, deux de ces taxons ont été observés dans les échantillons planctoniques prélevés au centre du lac mais pas dans les échantillons prélevés en bordure (*C. placentula* et *E. gracile*) et ont donc également été retirés des analyses. En revanche *F. gracilis* n'a pas été identifiée à l'espèce dans les échantillons planctoniques mais reconnue comme espèce planctonique dans la littérature pour les espèces benthiques (Lecointe *et al.*, 1993). Cette espèce épiphyte a donc été associée à *Fragilaria sp.* du phytoplancton.

Globalement, il existe une très forte relation entre la présence d'une espèce dans la communauté planctonique et sa présence dans la communauté épiphyte (Fig. 6.13). Seule *A. ambigua* est retrouvée beaucoup plus fréquemment dans le phytoplancton que dans le phytobenthos. En revanche, en utilisant uniquement les espèces communes, la composition des communautés planctoniques est assez différente des communautés benthiques. On retrouve en effet les échantillons planctoniques dans les valeurs

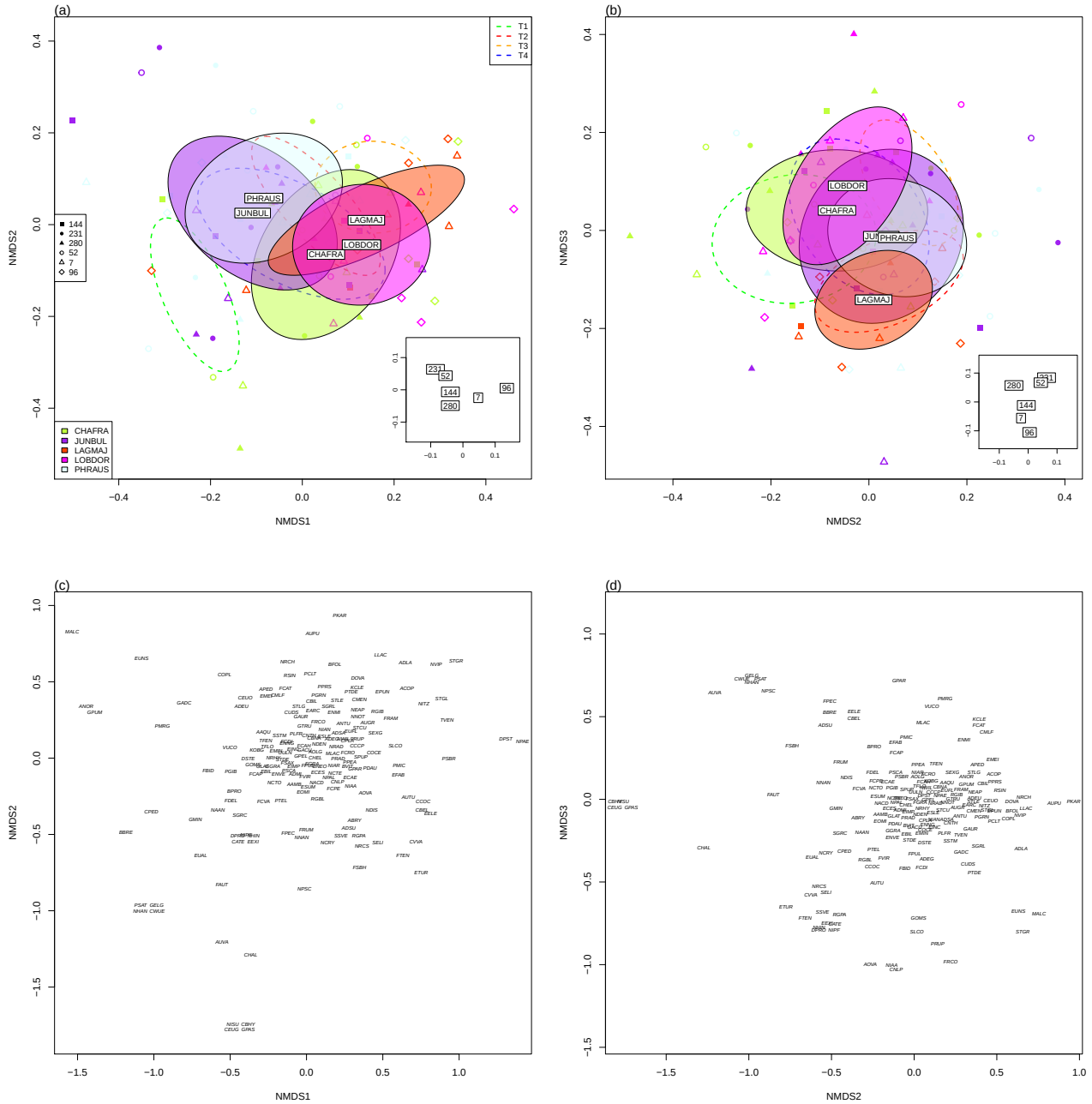


Figure 6.10: Représentation des échantillons sur les axes 1 et 2 de la NMS (a) et sur les axes 2 et 3 (b). Les symboles représentent la localisation des différentes stations d'échantillonnage (la position des barycentres est également représentée dans les encarts), les couleurs les différentes espèces de macrophytes support. Les ellipses représentant l'écartype autour du barycentre des groupes pour les espèces de macrophytes support (traits pleins et contenus colorés) ou pour la saison (traits pointillés). Les figures (c) et (d) représentent la localisation des espèces sur les 3 premiers axes de la NMS (stress = 0,18).

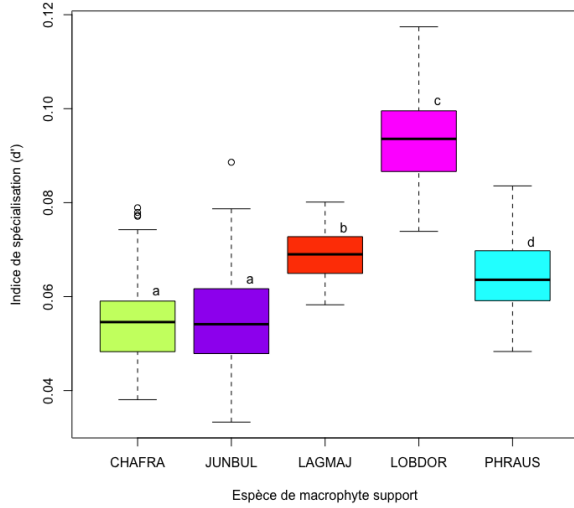


Figure 6.11: Variation de l'indice de spécialisation d' des espèces de macrophytes avec les espèces de diatomées. L'indice est calculé 99 fois en tirant aléatoirement 9 échantillons pour chaque espèce de macrophytes. Les lettres différentes représentent les différences significatives suite à un test de Cliff.

négatives le long de l'axe 1 alors que les échantillons benthiques sont essentiellement retrouvés dans les valeurs positives (Fig. 6.14a). Les deux autres axes de la NMS ne permettent pas non plus d'observer une similarité de composition entre les échantillons planctoniques et benthiques ; néanmoins ces compositions semblent plus proches pendant la saison estivale (Fig. 6.14a).

La proportion d'espèces communes par rapport au pool d'espèce commun varie cependant significativement en fonction des stations ($\chi^2 = 28,03$, $p < 0,001$), de la saison ($\chi^2 = 24,08$, $p < 0,001$) et de l'espèce de macrophyte support ($\chi^2 = 10,49$, $p = 0,03$). Ce sont les stations 7 et 96 qui présentent la plus grande proportion d'espèces communes et en ont significativement plus que les stations 231 et 280 (Fig. 6.15a). La proportion d'espèces communes est significativement plus importante en été qu'au cours des autres saisons (Fig. 6.15b), et est également significativement plus importante sur les individus de *L. major* que sur les individus de *L. dortmanna* (Fig. 6.15c).

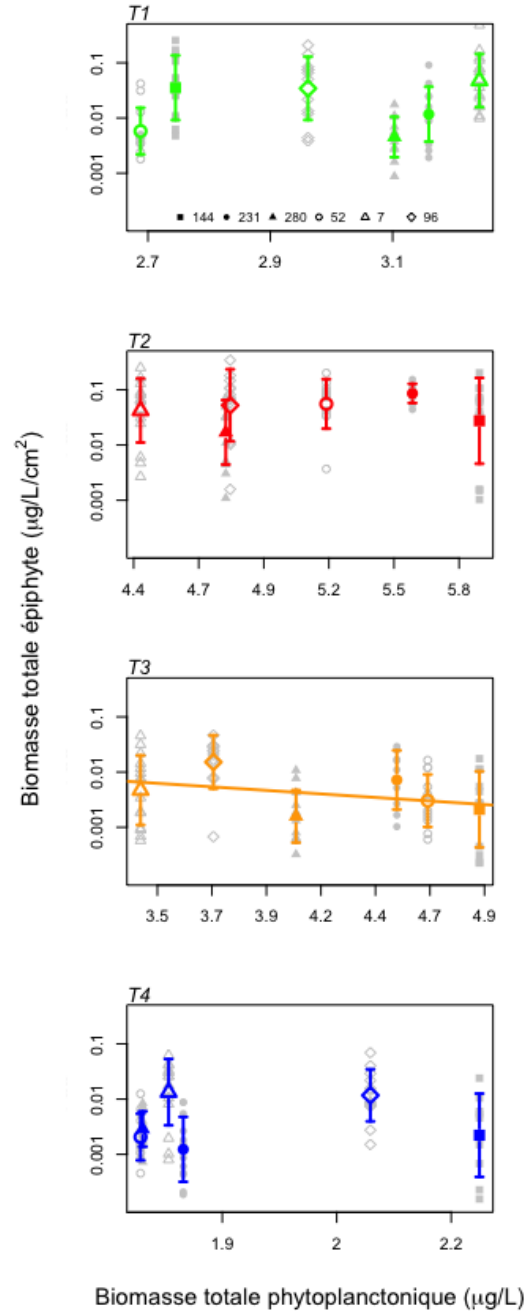


Figure 6.12: Relations entre la biomasse épiphyte ($\mu\text{g.l}^{-1}.\text{cm}^{-2}$, échelle logarithmique) et la biomasse phytoplanctonique ($\mu\text{g.l}^{-1}$, échelle puissance) en fonction des différentes saisons (T1 : printemps, T2 : été, T3 : automne et T4 : hiver). La droite représente la relation linéaire significative ($R_{aj}^2 = 0,04$, $p = 0,05$) entre la biomasse mesurée sur chaque individu de macrophyte à chaque station (points grisés) et la biomasse phytoplanctonique mesurée au niveau de chaque station (symboles différents). Les symboles colorés représentent la moyenne et les barres d'erreur l'écart type autour de la moyenne).

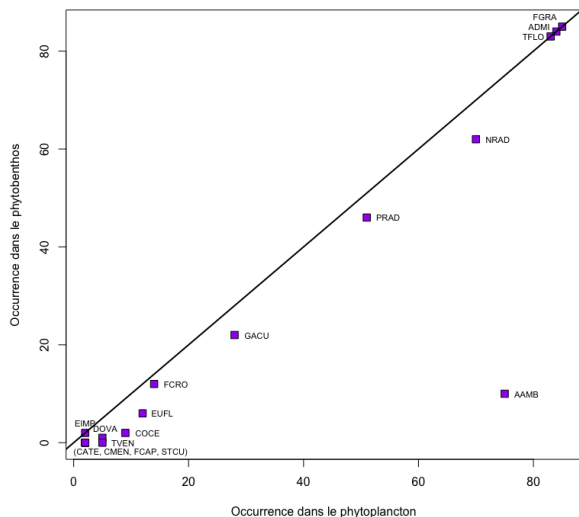


Figure 6.13: Corrélation entre le nombre d'échantillons (occurrence) où les espèces de diatomées ont été trouvées dans le phytoplancton et dans le phytobenthos. La droite représente la droite 1:1 (nombre d'échantillons dans phytoplancton = nombre d'échantillons dans phytobenthos).

6.4 Discussion

La saison, la principale source de variation de la flore épiphyte

Dans notre étude, la variation saisonnière apparaît être la source la plus importante de variation des communautés épiphytes. Ces résultats confirment l'importance de la saison dans l'organisation des assemblages des espèces épiphytes (Vymazal & Richardson, 1995; Tesolín & Tell, 1996; King *et al.*, 2006; Kelly *et al.*, 2009) bien que nos résultats diffèrent légèrement des études précédentes. En effet, dans notre étude, la biomasse algale et le nombre de cellules de diatomées vivantes sont maximales au printemps et en été, avec un pic de biomasse en été, alors que de nombreux auteurs concluent sur l'existence d'un pic de biomasse des diatomées au printemps et en automne (Castenholz, 1960; Moore, 1976; Cattaneo & Kalff, 1978; King *et al.*, 2006). Il faut cependant noter que peu d'études se sont intéressées à la variation saisonnière de la flore épiphyte dans les milieux lacustres (Castenholz, 1960; Kairesalo, 1984; King *et al.*, 2006; Kelly *et al.*, 2009), la plupart ayant été abordées dans les rivières (Moore, 1976; Rosemond, 1994; Boulèreau *et al.*, 2006; Godwin & Carrick, 2008). De plus les résultats

ne sont souvent pas convergents, puisque d'autres études n'ont pas mis en évidence d'effet saisonnier (Nygaard, 1994; Rosemond, 1994; Godwin & Carrick, 2008). L'effet saison apparaît donc relativement site-spécifique car dépendant fortement des conditions trophiques du milieu, et reste ainsi souvent difficile à déconvoluer des autres effets environnementaux (Kelly *et al.*, 2009).

Alors que les valeurs de biomasse et du nombre de cellules vivantes convergent toutes les deux vers des valeurs maximales en été, les valeurs des indices de diversité affichent un patron décalé dans le temps. La richesse taxonomique estimée, l'indice de Shannon et de Pielou atteignent en effet un maximum en automne. Ainsi, ces résultats tendent à s'opposer à l'hypothèse MIH (More Individuals Hypothesis) qui suggère que plus il y a d'individus et plus la richesse est importante (Srivastava & Lawton, 1998). Bien que cette hypothèse constitue une base solide des théories développées en écologie, elle reste cependant très largement controversée car de nombreuses études échouent à mettre en évidence ce phénomène (Storch *et al.*, 2018), ce qui semble être le cas de la présente étude.

Le décalage temporel observé entre le pic de biomasse et le pic de diversité suggère une dominance et un fort développement d'un petit nombre d'espèces au printemps et surtout en été (forte production de biomasse) avant la mise en place de processus de régulation et de l'apparition de nouveaux taxons formant une communauté plus diversifiée avec des taxons plus équitablement représentés dans la communauté. Le moteur de cette régulation pourrait être la prédation (broutage) qui permet de réguler les communautés et de favoriser la diversité en limitant les processus d'exclusion compétitive (Paine, 1966; Holt *et al.*, 1994; Leibold, 1996). Le rôle de la prédation sur le développement de la diversité tend à être confirmé dans notre étude puisque la quantité d'organismes hétérotrophes atteint son maximum en automne (cf. Ch. 7).

Le pic de biomasse estival (et dans une moindre mesure printanier) s'explique vraisemblablement par la quantité d'énergie disponible. En effet, l'une des principales variables corrélées à ces biomasses est la température de l'eau. Comme précisé dans le chapitre précédent (cf. Ch. 5), la température a un effet positif sur la croissance des algues (Striebel *et al.*, 2016) car l'augmentation de la

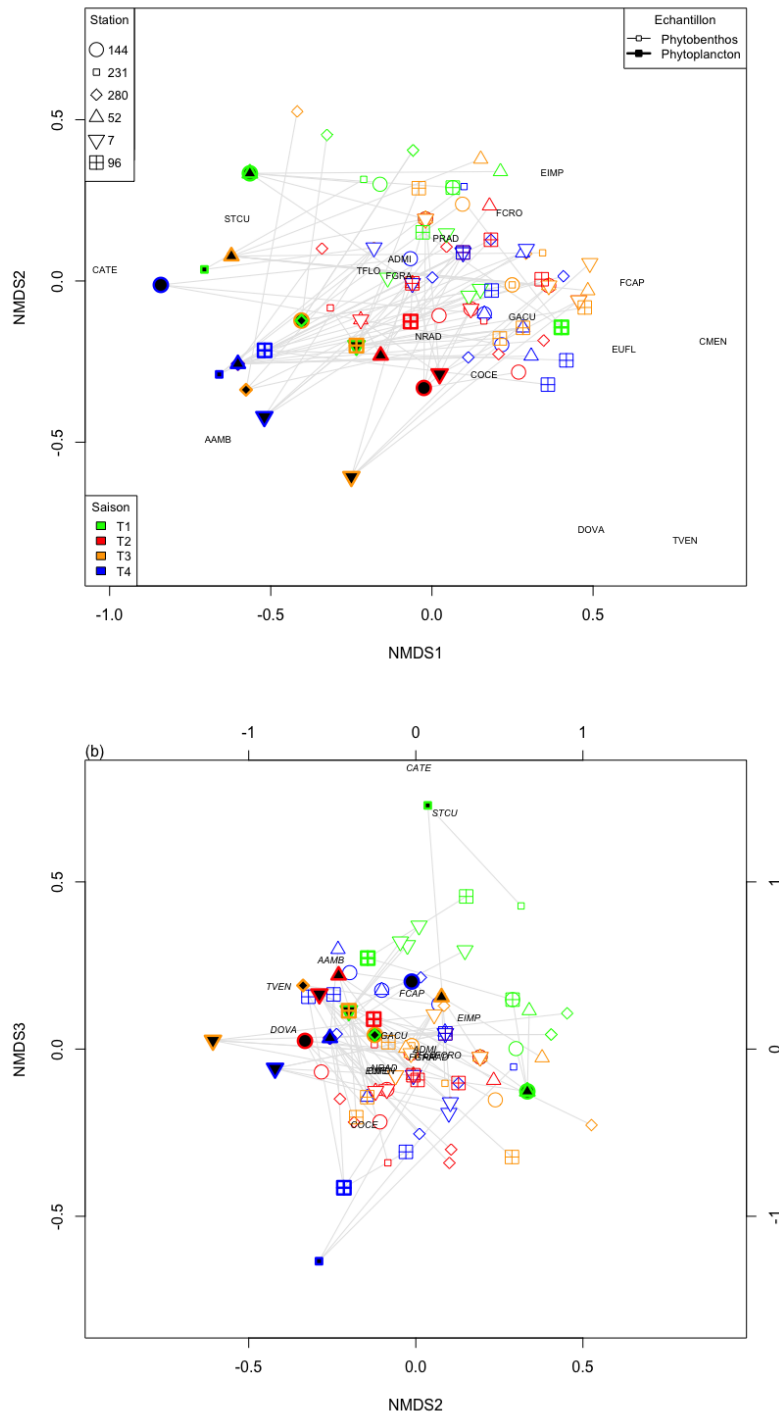


Figure 6.14: Représentation des échantillons et des espèces communes entre le phytoplancton et le phytobenthos sur les 3 premiers axes de la NMS (stress = 0,13). Les symboles représentent les différentes stations et les couleurs les différentes saisons. Les symboles avec le fond noir et/ou une large épaisseur de trait représentent les échantillons phytoplanctoniques alors que les autres représentent les échantillons du phytobenthos. Les lignes relient un échantillon phytoplanctonique prélevé sur une station à une saison avec les échantillons du phytobenthos prélevés sur la même station à la même saison. Les axes en haut et à droite sur la figure (b) représentent l'échelle des axes pour la position des espèces.

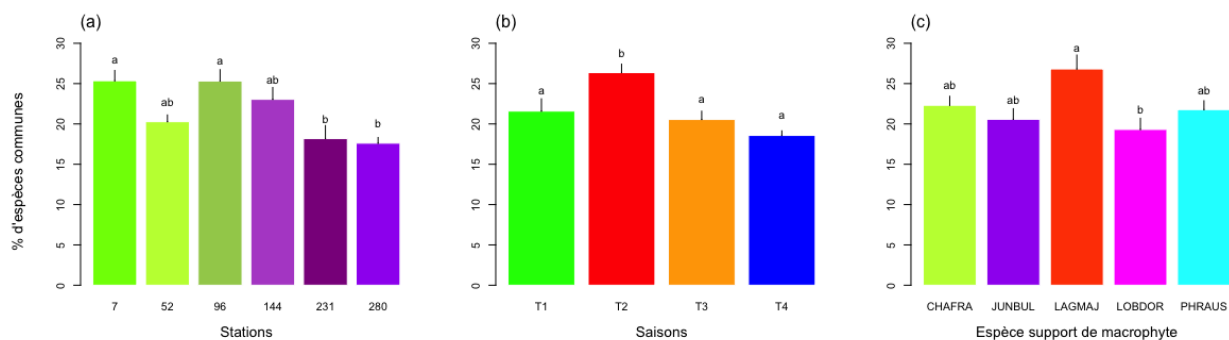


Figure 6.15: Proportion d'espèces communes par rapport au nombre total d'espèces communes en fonction de la station (a), de la saison (b) et de la nature de l'espèce de macrophyte support. Les barres d'erreur représentent les erreurs standards, et les lettres différentes indiquent les différences significatives observées suite à un test de Kruskal-Wallis suivi d'un test *post-hoc* de Nemenyi.

température est aussi associée à une augmentation de l'activité métabolique (Yvon-Durocher & Allen, 2012). Les températures plus importantes de l'été s'accompagnent aussi d'une durée d'ensoleillement plus longue (au printemps aussi) et d'une période de radiation photosynthétiquement active plus importante, permettant d'augmenter la durée et l'intensité de photosynthèse et favorisant la croissance des individus. La biomasse algale et le nombre de cellules ne sont en revanche que faiblement corrélés à la quantité de nutriments suggérant que la biomasse est principalement limitée par la quantité d'énergie disponible.

Parallèlement, les indices de diversité apparaissent être fortement corrélés à la quantité de nutriments dans le milieu, mais de manière contrastée. Une relation positive est observée entre la diversité et la concentration de phosphore suggérant que le phosphore est un facteur limitant dans le milieu, ce qui est souvent le cas dans les milieux lacustres (Guildford & Hecky, 2000; Ptacnik *et al.*, 2008). Ceci laisse supposer qu'une diminution de la ressource diminue l'espace de niche disponible et donc le nombre d'espèces capables de coexister (Tilman & Pacala, 1993). Nos résultats confirment également la relation usuellement observée entre productivité et richesse d'un milieu (Tilman & Pacala, 1993), et notamment entre les communautés d'algues microscopiques et la quantité de phosphore (Soininen & Meier, 2014).

A l'inverse une relation négative est observée entre les indices de diversité et les concentrations en ammonium et en nitrates, suggérant que l'azote n'est pas limitant pour ce maillon et qu'une richesse plus importante consomme davantage ces ressources

(donc plus la diversité est importante et moins il y a d'azote disponible dans le milieu). Comme de telles relations significatives ne sont pas observées pour ces mêmes variables avec la biomasse algale et la densité de cellules, il est possible que l'augmentation de la diversité taxonomique s'accompagne d'une augmentation de la diversité fonctionnelle et du développement de taxons plus consommateurs d'azote (i.e. plus spécialisés). Cependant, des analyses complémentaires permettant de tester cette hypothèse seraient nécessaires, car il est également très vraisemblable que la corrélation significative entre les indices de diversité et les concentrations en ammonium et nitrates ne soit pas une réelle relation de causalité. En effet, dans le chapitre 3 nous avons observé des concentrations en nitrates et en ammonium plus importantes au printemps, en raison du ruissellement provenant du bassin versant, de l'ammonification plus importante pendant l'hiver (suite à l'accumulation de matière organique des saisons précédentes) et de la reprise de la nitrification. Or c'est aussi à cette période que la diversité observée est la plus faible, en raison probablement des plus faibles concentrations en phosphore (voir paragraphe précédent).

L'effet des plantes hôtes (et la variation associée en fonction de la localisation des stations)

L'effet de la localisation des stations sur la biomasse et la composition taxonomique de la flore de diatomées épiphytes est assez peu marqué. Néanmoins, une biomasse plus importante et une composition taxonomique plus spécifique est observé sur les sta-

tions 7 et 96 (Figs. 6.3 et 6.10). Ces stations correspondent aux stations les plus ombragées et sont également les stations où la concentration phytoplanctonique est la plus faible. La plus faible compétition pour la lumière sur ces stations pourrait expliquer le développement plus intense de la flore épiphyte. En effet, les diatomées épiphytes sont reconnues pour être mieux adaptées aux faibles quantités de lumière que les organismes vivants dans l'eau libre, car elle n'ont pas la capacité de se mouvoir et subissent à la fois l'ombrage provoqué par le phytoplancton et par les macrophytes (Sand-Jensen & Borum, 1991). Les mécanismes de compétition entre le phytoplancton et les diatomées épiphytes semblent cependant agir de manière relativement modérée et essentiellement pendant la saison automnale (faible relation négative entre la biomasse épiphyte et phytoplanctonique en automne, Fig. 6.12). Cependant, le plus fort développement de biomasse sur les stations 7 et 96 peut également être le résultat de deux autres mécanismes.

Le premier étant que ces deux stations sont également les stations les moins influencées par le vent (indice de Keddy le plus faible, cf. Chapitre 3) et que l'action mécanique des vagues sur les stations les plus exposées ne favorise par l'adhérence des espèces et le développement des individus. On observe en effet une relation significative négative entre l'indice de Keddy et la concentration en chlorophylle-*a* (Tableau 6.2). Ces résultats sont en accord avec ceux de Kahlert *et al.* (2002) et confirment l'importance des phénomènes physiques sur les communautés périphtiques de diatomées lacustres (Stoermer, 2006; Cyr, 2016).

Le deuxième étant lié à la présence de *L. major*, échantillonné quasi-exclusivement sur ces deux stations. La biomasse algale et le nombre de cellules vivantes est en effet plus important sur les individus de *L. major* que sur les autres espèces. *L. major* est probablement, parmi les espèces de macrophytes étudiées, celle qui possède la plus grande complexité structurelle puisqu'elle est constituée d'une tige sur laquelle s'insère une multitude de feuilles. Ce n'est pas le cas des autres espèces de macrophytes étudiées, à l'exception de *C. fragifera*, sur laquelle une biomasse plus importante que sur les autres espèces est également observée. L'architecture structurelle de la plante hôte apparaît donc avoir un effet important sur la biomasse de la flore épiphyte,

en accord avec les nombreuses études de la littérature qui montrent que les plantes les plus complexes hébergent une biomasse plus importante (Cattaneo & Kalff, 1980; Blindow, 1987; Iwan Jones *et al.*, 2000; Comte & Cazaubon, 2002; Laugaste & Reunanen, 2005; Warfe & Barmuta, 2006; Hao *et al.*, 2017).

Pour les espèces de macrophytes présentant une complexité structurelle plus faible, la variation de biomasse et de densité de cellules peut s'expliquer par la rugosité de la surface proposée pour la colonisation des épiphytes. Les deux espèces qui présentent la biomasse et le nombre de cellules le plus faibles sont *J. bulbosus* et *L. dortmanna*, deux espèces qui possèdent une faible rugosité (appréciation personnelle). La tige de *P. australis*, qui possède une surface crénelée offrant une rugosité beaucoup plus importante, accueille quant à elle une biomasse et un nombre de cellules vivantes plus importants que *J. bulbosus* et *L. dortmanna*. Nos résultats semblent donc confirmer les observations de Sekar *et al.* (2004), qui montraient une plus grande facilité d'adhérence sur des substrats rugueux, et soulignent l'importance de la micro-topographie du substrat pour la colonisation des espèces épiphytes.

Cependant, à l'image des fluctuations saisonnières observées, la biomasse et le nombre de cellules vivantes ne reflètent pas la variation de diversité observée, réfutant une nouvelle fois l'hypothèse MIH. En effet, la richesse spécifique la plus forte est observée sur les individus de *L. dortmanna*, où le nombre d'espèces estimé dépasse largement celui porté par les autres espèces de macrophytes (Fig. 6.8), alors que le nombre d'individus et la biomasse sont significativement plus faibles que pour les autres espèces. Ces résultats suggèrent l'absence d'une ou plusieurs espèces dominantes, *i.e.* occupant toute la ressource au détriment des autres, et une meilleure équitabilité entre les espèces (confirmé par les fortes valeurs de l'indice de Pielou, Fig. 6.8). Une plus faible compétition entre les individus peut expliquer ces résultats, produisant une flore épiphyte plus riche mais aussi plus spécialisée, comme l'indiquent les résultats de l'étude des relations biotiques (Fig. 6.11).

Bien que nos analyses révèlent des communautés épiphytes significativement différentes en fonction de la nature des espèces de macrophytes support, les résultats ne permettent pas de mettre clairement en évidence un effet allélopathique de la part de certaines espèces. En particulier, ces résul-

tats ne confirment pas les propriétés allélopathiques des characées contrairement aux conclusions de certains auteurs (Wium-Andersen *et al.*, 1982; van Donk & van de Bund, 2002), probablement parce que les caractéristiques allélopathiques sont fortement dépendants de l'espèce de macrophyte considérée, y compris parmi les espèces appartenant au même genre comme les *Chara* (Blindow, 1987; Gross, 2003). Cependant, la faible densité de cellules et de biomasse trouvée sur *L. dortmanna*, et la plus forte spécialisation de cette espèce avec les épiphytes pourraient suggérer l'existence de tels mécanismes allélopathiques, d'autant plus que la concentration phytoplanctonique était significativement plus faible en automne en présence de cette espèce (cf. Fig. 5.7). Il reste néanmoins très difficile, à ce stade, de conclure sur ce point, les caractéristiques morphologiques de la plante étant peut-être davantage responsables de cette observation que ses caractéristiques chimiques. Des investigations supplémentaires sur le sujet semblent donc nécessaires.

En revanche des communautés épiphytes différentes sont observées, en particulier entre celles présentes sur *P. australis* et *J. bulbosus* d'un côté, et celles présentes sur *L. dortmanna*, *L. major* et *C. fragifera* de l'autre. Les espèces de diatomées présentes sur *P. australis* et *J. bulbosus* semblent être davantage des espèces appartenant à la guildes écologique des "high profile", i.e. des espèces de grandes statures, filamenteuses qui créent la troisième dimension du biofilm. En effet, ce sont uniquement des espèces de cette guildes qui ressortent comme espèces indicatrices pour ces deux espèces de macrophytes, et des analyses complémentaires révèlent que le pourcentage de "high profile" contenu dans les communautés épiphytes de ces deux espèces est légèrement supérieur à celui des trois autres espèces de macrophytes (37 et 37 *vs.* 32, 32 et 28% respectivement). A notre connaissance, aucune étude n'a étudiée précisément la composition fonctionnelle des diatomées épiphytes en fonction de la nature de la plante hôte, et le mécanisme permettant d'expliquer ce résultat reste actuellement hypothétique. L'une des explications pourrait être la morphologie de la plante hôte, *P. australis* et *J. bulbosus* étant les deux espèces étudiées qui présentent un port vertical, alors les autres espèces de macrophytes présentent des feuilles plutôt horizontales par rapport à la tige. Les espèces de diatomées épiphytes de haute stature, capables

de s'ériger sur le substrat pourraient donc bénéficier d'une quantité de lumière relativement plus importante que les autres espèces, et se retrouveraient donc d'autant plus favorisées sur ces substrats. Cette hypothèse reste cependant purement spéculative, mais pourrait être testée facilement de manière expérimentale.

La relation avec le phytoplancton

Des flux d'espèces entre les communautés phytoplanctoniques et épiphytes semblent exister dans le lac de Lacanau, mais restent vraisemblablement relativement modérés (concernent 12% des taxons de la communauté épiphyte et 9% des taxons de la communauté phytoplanctonique). La relation positive entre l'occurrence des espèces du phytoplancton et du phytobenthos (Fig. 6.13) suggère cependant que l'une des communautés contribue à alimenter l'autre, confirmant les résultats de Kanavillil *et al.* (2016) qui montraient une relation positive entre la biomasse de phytoplancton et celle du biofilm. La relation positive entre la biomasse phytoplanctonique et épiphyte semble d'ailleurs confirmée de manière plus large dans notre étude, puisque les pics de biomasse de ces deux communautés sont observés à la même saison (en été) et c'est à cette saison que le nombre d'espèces commune est le plus important (Fig. 6.15b). Cette corrélation positive suggère cependant une faible compétition entre ces deux communautés à l'échelle de l'écosystème, même si localement de tels mécanismes semblent exister (voir §6.4).

Malgré cette relation positive entre l'occurrence des espèces du phytoplancton et celle du phytobenthos, la composition entre ces deux communautés reste complètement différente (Fig. 6.14), suggérant que des facteurs environnementaux filtrent différemment ces deux communautés. En revanche, certaines stations affichent une composition floristique épiphyte et planctonique plus similaire que d'autres stations. Ainsi, les stations 280 et 231 ont un plus faible nombre d'espèces communs avec le phytoplancton que les autres stations étudiées (Fig. 6.15a). Ces résultats sont confirmés lorsque l'on mesure, par station, la distance moyenne séparant la communauté phytoplanctonique des communautés épiphytes dans l'espace multidimensionnel de la NMS (Fig. 6.14, résultats non montrés). Or ces deux stations sont aussi celles qui présentent l'indice de Keddy le plus impor-

tant, laissant présager d'un rôle important du vent sur la relation entre les communautés phytoplanctoniques et épiphytes, et confirmant l'importance des processus physiques sur ce type de relation (Lund, 1942; Patil & Anil, 2005).

A contrario, c'est pour les stations 7 et 96 que les communautés phytoplanctoniques sont les plus proches des communautés épiphytes. Outre le fait que ces deux stations sont aussi celles qui possèdent les plus faibles perturbations dues au vent, c'est sur ces deux stations qu'ont été prélevées les échantillons de *L. major*. Or, on retrouve comme espèces indicatrices sur cette espèce de macrophyte, un grand nombre d'espèces de la communauté phytoplanctonique : 7 des 10 espèces indicatrices sont aussi retrouvées dans le phytoplancton. Enfin, c'est sur *L. major* que la proportion d'espèces communes est la plus importante comparativement aux autres espèces de macrophytes support (Fig. 6.15c). Ces résultats laissent penser que le port de *L. major*, i.e. une tige érigée avec de nombreuses petites feuilles, permet d'agir comme un filet en retenant plus efficacement les espèces présentes dans la colonne d'eau. Ces résultats confirment ceux du §6.4, montrant que la morphologie de l'espèce hôte joue donc un rôle important sur la composition de la communauté épiphyte.

Conclusions

La flore épiphyte présente sur les macrophytes du lac de Lacanau est principalement influencée par la variation saisonnière : la température et l'ensoleillement agissent essentiellement sur la densité de cellules et la biomasse alors que la variation saisonnière des nutriments (et vraisemblablement le broutage par la micro-méiofaune) modifient davantage la diversité taxonomique. Mais les caractéristiques physiques de la plante hôte, i.e. sa morphologie et sa rugosité, apparaissent aussi avoir une grande importance. Les plantes avec une forte complexité structurelle sont le support d'une biomasse plus importante (en raison des micro-habitats qu'elles proposent) et les communautés épiphytes qu'elles hébergent interagissent davantage avec la communauté phytoplanctonique. La diversité fonctionnelle des diatomées épiphytes semble donc dépendre de la morphologie de la plante hôte, mais ces résultats restent à confirmer par des études complémentaires. Dans cette étude, nous n'avons pas mis en évi-

dence l'existence de processus allélopathiques entre les characées et la communauté de diatomées, mais il est possible que de tels mécanismes existent pour les isoétides, et en particulier *L. dortmanna*. Là encore, des études complémentaires sur le sujet seront nécessaires pour confirmer ces tendances.

Chapitre 7

La micro-méiofaune

7.1 Introduction

La micro-méiofaune est généralement définie comme l'ensemble des individus hétérotrophes ou mixotrophes dont la taille est comprise entre quelques μm et 1000 μm . Les plus gros organismes appartiennent à la méiofaune (de 42 μm à 1000 μm) et sont unicellulaires ou pluricellulaires alors que les plus petits appartiennent à la microfaune ($< 42 \mu m$) et sont surtout représentés par des organismes unicellulaires. La micro-méiofaune comprend donc des protozoaires (organismes unicellulaires) et certains métazoaires (organismes pluricellulaires).

Les différents taxons représentant la micro-méiofaune sont généralement assez généralistes et se nourrissent d'une panoplie d'organismes tels que les bactéries, les microalgues, les champignons et autres individus de la micro-méiofaune. L'habitat de la micro-méiofaune aquatique est extrêmement varié et inclue l'eau libre (organismes planctoniques), le sédiment (individus de la zone hyporhéique) et à la surface des substrats minéraux et biologiques comme les macrophytes (individus intégrés dans le biofilm). Ils jouent un rôle important dans le fonctionnement de l'écosystème en favorisant la boucle microbienne et en améliorant le taux de minéralisation (féces, bioturbation) (Traunspurger, 1997; Eßer, 2006). De part leur action de prédation, la micro-méiofaune influence directement la composition des producteurs primaires modifiant également par cette voie le fonctionnement du système (Hart, 1985; Rakowski & Cardinale, 2016). Par exemple, les brouteurs associés aux macrophytes peuvent jouer un rôle important dans le maintien de la dominance des plantes aquatiques dans les lacs peu profonds, qui autrement deviendraient plus rapidement dominés par le phytoplancton à mesure que la charge en éléments nutritifs augmenterait (Timms & Moss, 1984).

La connaissance de l'écologie de cette micro-méiofaune, et en particulier les épiphytes lacustres, reste aujourd'hui assez limitée. Certains facteurs saisonniers (lumière, température, pH, Duggan *et al.*, 1998) ou liés à l'anthropisation (substances dissoutes dont les polluants toxiques, Proia *et al.* 2011; Neury-Ormanni 2016) modifient la composition de microalgues, et déterminent également les cycles biologiques de la micro-méiofaune. Ainsi, ces déterminants environnementaux façonnent diversement les communautés périphytiques au long de l'année, directement et indirectement au sein du réseau complexe d'interactions entre les espèces. Les conditions trophiques du milieu sont également reconnues comme influençant fortement les communautés et en particulier la microfaune (Beaver & Crisman, 1982; Hwang & Heath, 1997; Van Wichelen *et al.*, 2013). Ainsi, dans des lacs mésotrophes à eutrophes (nord-ouest de l'Europe) il a été démontré que la biomasse des protozoaires ciliés planctoniques est deux fois plus importante dans les eaux turbides que dans les eaux non turbides, mais que cette variation était davantage associée à la concentration de chlorophylle-*a* et aux matières organiques en suspensions qu'à la quantité en nutriments (Van Wichelen *et al.*, 2013).

La micro-méiofaune périphytique interagit également avec la communauté zooplanctonique puisque les individus peuvent en partie provenir du zooplancton : de manière passive en étant entraîné par les courants ou de manière active lors de déplacements engendrés par l'évitement visuelle de prédateurs pendant le jour (Davies, 1985; Lévesque, 2008). Ces migrations entre la micro-méiofaune périphytique et le zooplancton peuvent suivre un cycle journalier, puisque les daphnies et copépodes (les plus grandes) nagent généralement vers les eaux libres au crépuscule et vers les macrophytes immergés à l'aube (Wojtal *et al.*, 2003). Cette interaction pourrait être influ-

encée par l'architecture des macrophytes, ceux possédant une architecture plus complexe pouvant potentiellement fournir un refuge plus "sûr" pour les individus issus de la migration active et une surface de "captage" plus importante pour les individus issus de la migration passive. Dans les rivières, l'architecture de la plante hôte est reconnue comme ayant un rôle sur la composition et la diversité de la communauté de la micro-méiofaune, puisque les macrophytes ayant des organisations spatiales plus complexes portent des biomasses de protozoaires ciliés plus importantes (Babko & Kuzmina, 2004a) ainsi qu'une abondance et une diversité de rotifères plus importantes (Pontin & Shiel, 1995; Duggan, 2001a). La composition de la flore macrophyte est donc susceptible d'influencer fortement la communauté de la micro-méiofaune.

La micro-méiofaune épiphyte (en surface des macrophytes) des lacs aquitains du type oligotrophe (exemple du lac de Lacanau) n'a, à notre connaissance, encore jamais été étudiée. Dans le lac de Lacanau seule la faune planctonique a pour l'instant fait l'objet d'inventaires particuliers (Florin, 1975) mais la faune épiphyte est encore aujourd'hui inconnue. L'objectif de cette étude est donc dans un premier temps de faire un inventaire exhaustif des grands groupes présents en surface de certains macrophytes en fonction des saisons et de la localisation autour du lac. Ainsi, l'influence de la saison, de la station et de la nature du macrophyte support sur les communautés de micro-méiofaune sera testé en lien avec les paramètres environnementaux. Enfin, l'interaction avec la communauté de microalgues épiphytes sera également étudiée.

7.2 Matériels & Méthodes

7.2.1 Variation de la masse de matière organique épiphyte

La masse de matière organique présente sur les feuilles des macrophytes échantillonnés est fortement dépendant de la surface foliaire échantillonnée ($R^2 = 0,49, p < 0,001$, Fig. 7.1). Par conséquent et pour la suite des analyses, la matière organique par unité de surface a été utilisée (avec une transformation logarithmique).

La variation de la masse surfacique de matière organique en fonction des saisons, des stations et de la

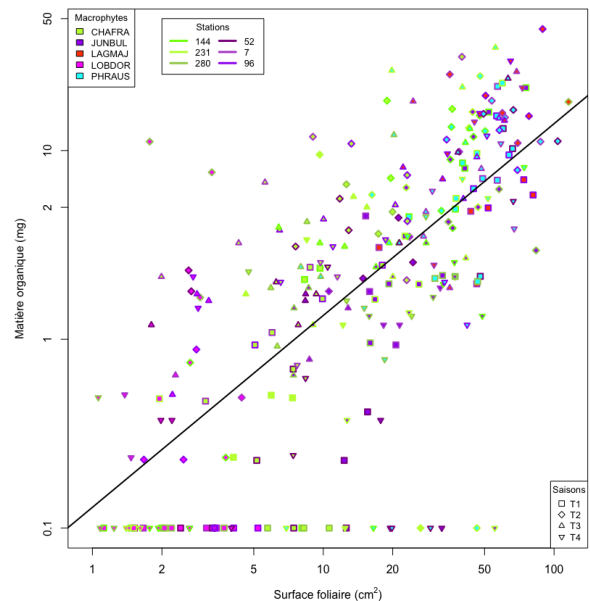


Figure 7.1: Relation entre la masse de matière organique (mg) et la surface foliaire du macrophyte échantillonné. Les symboles différents représentent les différentes saisons de prélèvement (T1 - printemps, T2 - été, T3 -automne, T4 -hiver), la couleur de la bordure des symboles les différentes stations et les couleurs de l'intérieur des symboles l'espèce support de macrophyte.

nature des macrophytes support a ensuite été comparé par des tests de Kruskal-Wallis (pour tester l'effet saison et station) et par une ANOVA à 1 facteur pour tester l'effet macrophyte.

7.2.2 Quantification de l'hétérotrophie

Afin de quantifier la part relative des organismes hétérotrophes et autotrophes dans nos échantillons, une régression linéaire a été effectuée entre la masse surfacique de matière organique ($mg.cm^{-2}$) et la concentration de chlorophylle-*a* mesurée sur les échantillons ($\mu g.l^{-1}.cm^{-2}$) (cf. Chapitre 6). Les résidus de cette régression ont ensuite été utilisés comme indicateurs du rapport hétérotrophie/autotrophie, les résidus positifs traduisant une hétérotrophie plus importante que l'autotrophie, et les résidus négatifs une part relativement plus importante des organismes autotrophes. Bien que ces résidus ne reflètent pas directement la biomasse absolue d'hétérotrophes présents sur les échantillons, ils représentent néan-

moins un bon proxy de cette biomasse. Afin de tester si la part relative d'organismes hétérotrophes est significativement plus importante que la part d'organismes autotrophes (ou l'inverse), un test *t* de Student a été réalisé pour chaque saison, chaque station et chaque espèce de macrophyte support. Ce test permet de tester si la distribution des résidus est significativement différente de 0 (part d'hétérotrophes équivalent à la part d'autotrophe). La variation de ces résidus en fonction de la saison, de la station et de la nature du macrophyte support a également été testée par des tests de Kruskal-Wallis, suivis de tests *post-hoc* de Nemenyi.

La corrélation entre la quantité d'hétérotrophes et les 20 variables physico-chimiques les plus représentatives (cf. Chapitre 3) a ensuite été testée par des corrélations de Spearman. Nous avons également inclus les variables de température relevées les jours précédents les relevés (cf. Chapitre 2 et 3), incluant la température moyenne de l'eau (T°C moy), sa variance (T°C var), le coefficient de variation (T°C CV) et la variation journalière (T°C var. journ.). Nous avons également testé si la part relative d'hétérotrophes variait en fonction de la composition taxonomique de la flore macrophyte pour chaque station/saison. Pour ceci, nous avons utilisé les résultats issus de la NMS réalisée sur la composition des macrophytes (Fig. 4.2), en prenant le barycentre des points correspondants au couple saison/station ($N = 24$) sur les 3 axes. Afin de déconvoluer l'effet saison de l'effet environnemental, des modèles mixtes prenant l'hétérotrophie comme variable dépendante, les variables environnementales comme variables explicatives et la saison comme facteur aléatoire ont également été réalisés.

7.2.3 Structure de la diversité

La variation de l'abondance relative des différents groupes taxonomiques (ci-après taxons) en fonction des saisons, des stations et de l'espèce de macrophyte support a été testée par des tests de Kruskal-Wallis suivi de tests *post-hoc* de Nemenyi. De même, la densité d'individus de chaque taxon (nombre total d'individus identifié par cm^2) pour chaque échantillon a été calculée en fonction des différentes saisons, stations et espèce de macrophyte support, et la variation de cette densité a été testée par des tests de Kruskal-Wallis suivi de tests *post-hoc* de Nemenyi.

La richesse taxonomique, l'indice de Shannon et l'indice de Piélou ont été utilisés pour analyser la diversité de la micro-méiofaune. L'indice de Shannon et l'indice de Piélou ont été calculés en utilisant la densité d'individus par cm^2 (nombre d'individus/surface foliaire totale des 3 individus de macrophytes). La richesse taxonomique et l'indice de Shannon sont significativement dépendant de la surface foliaire échantillonnée (somme de la surface des 3 individus de macrophytes prélevés) selon des modèles linéaires avec le logarithme de la surface : $R_{aj}^2 = 0,33, p < 0,001$ pour la richesse, $R_{aj}^2 = 0,22, p < 0,001$ pour l'indice de Shannon. Par conséquent, nous avons estimé la richesse spécifique selon une méthode similaire à celle utilisée pour l'estimation de la richesse de la flore épiphyte (cf. 6.2.3) : construction de courbes d'accumulation d'espèces, en prenant les échantillons dans un ordre aléatoire et en calculant le nombre de nouvelles espèces en fonction de l'augmentation de la surface de macrophyte échantillonnés. Cette opération a été répétée 999 fois de manière à obtenir une moyenne de richesse et de surface, qui a ensuite servi à construire une courbe d'accumulation (modèles semi-logarithmiques). La richesse taxonomique correspondant à une surface de macrophyte de $150 cm^2$ a ensuite été estimée pour chacune des 999 simulations afin de pouvoir être analysée. Ces valeurs (de même que les pentes des courbes d'accumulation -log de la surface) ont ensuite été comparées en fonction de l'espèce de macrophyte support, de la saison et de la station d'échantillonnage avec des tests de Cliff (Cliff, 1993). Ces tests permettent de tester la différence entre les groupes sans être biaisés par le nombre de valeurs. L'indice de Shannon a quant à lui été divisé par le logarithme de la surface. Les échantillons sans espèces (10) ont été retirés avant le calcul de l'indice de Piélou mais conservés pour les analyses sur la richesse taxonomique et l'indice de Shannon.

La variation des indices de Shannon et de Piélou en fonction de l'espèce de macrophyte ont, quant à eux, été testés par des ANOVA à 1 facteur ou des tests de Kruskal-Wallis en fonction de l'homocédasticité des données. Des courbes d'accumulation ont également été construites pour chaque station/saison (de la même manière que précédemment) en fusionnant les échantillons prélevés sur les différentes espèces de macrophytes afin de pouvoir tester la corrélation entre la richesse taxonomique estimée sur $150 cm^2$ de

surface de macrophyte et l'ensemble des variables environnementales précédemment utilisées. Cette corrélation a été mesurée par des tests de corrélation de Spearman pour la richesse taxonomique estimée, l'indice de Shannon et l'indice de Piélou en fonction de chaque variable environnementale et biologique (axes de la NMS des macrophytes). Afin de déconvoluer l'effet saison de l'effet environnemental, des modèles mixtes similaires à ceux utilisés pour la quantification de l'hétérotrophie ont été réalisés.

L'analyse de la composition a été effectuée avec une NMS (Non Metrical multidimensional Scaling), en utilisant la densité d'individus par cm^2 . Cette analyse a été complétée d'une analyse MRPP (Multi Response Permutation Procedure) avec 999 permutations. Cette analyse permet de tester statistiquement une différence de composition en fonction de la saison, de la station et de l'espèce de macrophyte support. Afin de tester si certains taxons sont significativement associés à une saison, à une station ou à certaines espèces de macrophytes, une analyse des espèces indicatrices (Dufrene & Legendre, 1997) a été réalisée. Enfin, un coefficient de corrélation de Mantel a été calculé entre la matrice faunistique et floristique (test basé sur les distances de Sørensen) pour évaluer la corrélation entre la composition de la micro-méiofaune et celle de la flore épiphyte.

7.2.4 Réseau trophique avec les diatomées épiphytes

Afin de mesurer les relations biotiques entre la faune et la flore épiphytes, nous avons utilisé des analyses basées sur les réseaux d'interaction. Ainsi, pour chaque station, saison et espèce de macrophyte support, nous avons calculé les indices de spécialisation $H2$ et d' de Blüthgen *et al.* (2006) (voir chapitre 6 pour la définition de cet indice). $H2$ représente l'indice de spécialisation de l'ensemble du réseau alors que d' représente l'indice de spécialisation pour chaque espèce du réseau (faune et flore). Les variations des valeurs de d' en fonction de la saison, de la station et de l'espèce de macrophyte support ont ensuite été testées avec un test de Kruskal-Wallis suivi d'un test *post-hoc* de Nemenyi quand une différence significative était observée.

7.3 Résultats

7.3.1 Variation de la masse de matière organique épiphyte

La masse organique surfacique déposée sur les espèces de macrophytes est significativement plus importante en été et en automne qu'en hiver et au printemps (Fig. 7.2), et tend à être significativement plus importante sur *C. fragifera*, *L. major* et *P. australis* que sur *J. bulbosus* et *L. dortmanna*. En revanche, la masse organique surfacique ne varie pas en fonction de la localisation des stations autour du lac.

7.3.2 Quantification de l'hétérotrophie

Il existe une relation linéaire significative entre la masse organique surfacique et la concentration de chlorophylle-*a* mesurée sur les espèces de macrophytes support ($R_{aj}^2 = 0,15$, $p < 0,0001$, Fig. 7.3). Les résidus de cette régression, qui permettent de mesurer la part relative des organismes autotrophes et hétérotrophes, varient significativement en fonction des saisons (test de Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 99,78$, $ddl = 3$, $p < 0,001$, Fig. 7.4). Les organismes autotrophes sont proportionnellement plus importants au printemps que les organismes hétérotrophes, alors que l'inverse est observée pour la saison automnale. La balance entre les organismes autotrophes et hétérotrophes semble neutre en été et en hiver. L'importance relative des organismes hétérotrophes et autotrophes ne varie pas significativement en fonction de la localisation des stations, mais varie significativement en fonction de la nature du macrophyte support (test de Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 17,96$, $ddl = 4$, $p < 0,01$, Fig. 7.4). Cependant, seul *J. bulbosus*, présente une part relative d'organismes autotrophes significativement plus importante que celle des organismes hétérotrophes.

Parmi les principales variables environnementales associées au caractère hétérotrophe du biofilm, à la richesse spécifique estimée et à l'indice de Shannon, une corrélation significative négative est observée avec la concentration en azote ammoniacal, en nitrate et en silice (Tableau 7.1). En revanche, ces variables biologiques sont positivement corrélées

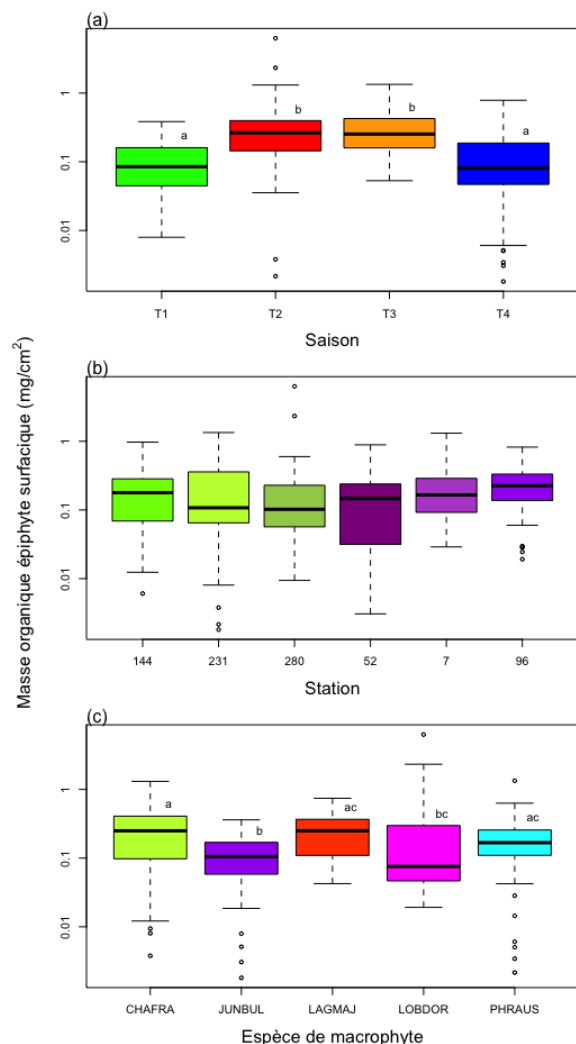


Figure 7.2: Variation de la masse organique surfacique en fonction des saisons (a), des stations (b) et de l'espèce de macrophyte support (c). Les lettres différentes indiquent les différences significatives entre groupes avec un test de Kruskal-Wallis suivi d'un test *post-hoc* de Nemenyi. Les différentes saisons sont : T1 - printemps, T2 - été, T3 -automne, T4 -hiver, et les espèces de macrophytes support CHAFRA - *Chara fragifera*, JUNBUL - *Juncus bulbosus*, LAGMAJ - *Lagarosiphon major*, LOBDOR - *Lobelia dortmanna* et PHRAUS : *Phragmites australis*.

à la concentration en azote organique, en chlorure, à la concentration en phosphore totale et en ions sodium. Les corrélations maximales sont observées avec la richesse spécifique estimée et sont globalement plus faibles pour l'indice de Shannon et la densité d'individus. Il y a peu de corrélations significatives avec l'indice de Piélou et les coefficients de corrélation des tests significatifs sont relativement faibles (entre 0,21 et 0,28). En outre, on peut aussi noter que le caractère hétérotrophe du biofilm et la densité d'individus sont négativement corrélés à l'axe 3 de la NMS effectué sur les macrophytes (Fig. 4.2) associé à un gradient négatif de profondeur. Cependant, en enlevant la corrélation des variables environnementales avec la saison grâce à des modèles mixtes, on ne retrouve plus aucune corrélation significative à l'exception :

- d'une relation respectivement négative et positive entre le caractère hétérotrophe du biofilm et l'azote ammoniacal et l'axe 2 de la NMS effectuée sur la composition des macrophytes (corrélation non significative avec le test de Spearman mais coefficient de la pente proche de 0) ;
- d'une relation négative entre l'indice de Shannon et la concentration en azote ammoniacal et les nitrates. Cependant après transformation des valeurs de nitrates en logarithme afin d'améliorer la distribution des valeurs, cette relation ne se révèle plus être significative ;
- d'une relation négative entre la densité d'individus et le carbone organique dissous.

7.3.3 Structure de la diversité

Au total 15 taxons ont été identifiés sur les 5 espèces de macrophytes : des larves de copépodes dénommés nauplii (Copepod.), des cladocères (Cladoc.), des oligochètes et zoïdes d'oligochètes (Oligoc.), des larves de chironomidae (Chiron.), des nématodes

Tableau 7.1: Coefficients ρ de Spearman entre le caractère hétérotrophe du biofilm (résidus du modèle entre la matière organique et la concentration de chlorophylle-*a*), la richesse taxonomique estimée, l'indice de Shannon, l'indice de Pielou, la densité d'individus et les différentes variables physico-chimiques et biologiques explicatives. Voir chapitre 3 pour la définition des variables. Les valeurs NMS1-3 correspondent aux coordonnées des barycentres des sites/saison sur la NMS effectuée sur les espèces de macrophytes (Fig. 4.2). Seules les régressions significatives sont affichées et les corrélations les plus fortes ($\rho > 0,5$) sont affichées en gras. *** p-val < 0,001, ** p-val < 0,01 et * p-val < 0,05.

	Hétérotrophie	Richesse estimée	Indice de Shannon	Indice de Pielou	Densité d'individus
NH4	-0,53 ***	-0,46 *	-0,46 ***		-0,32 ***
N Orga	0,43 ***	0,82 ***	0,28 **		0,45 ***
Ca	0,24 ***	0,56 **			
Cl	0,5 ***	0,75 ***	0,34 ***		0,35 ***
COD	-0,26 ***	-0,58 **			-0,49 ***
Conduct.	0,43 ***	0,45 *	0,31 ***		
MES Minéral	0,28 ***		0,22 *		
MES Orga	-0,23 ***				
Mg					
MES	0,41 ***		0,30 **		
NO3	-0,54 ***	-0,64 ***	-0,42 ***		-0,24 **
NO2	0,16 **	0,64 ***			0,36 **
O2	-0,35 ***	-0,83 ***	-0,22 *		-0,37 ***
pH	0,2 **		0,25 *		
TP	0,4 ***	0,84 ***	0,31 **		0,43 ***
K	0,39 ***		0,33 ***		
Si	-0,51 ***	-0,63 **	-0,40 ***		-0,26 **
Na	0,55 ***	0,59 **	0,40 ***		0,22 *
SO4	0,39 ***		0,22 *		
T°C		-0,49 *			-0,23 *
T°C moy	0,31 ***		0,32 **		
T°C var	-0,12 *				-0,24 *
T°C CV	-0,35 ***		-0,35 **		
T°C var. journ.					
Keddy					
Pente					
NMS1					
NMS2					
NMS3	-0,16 **				-0,23 *

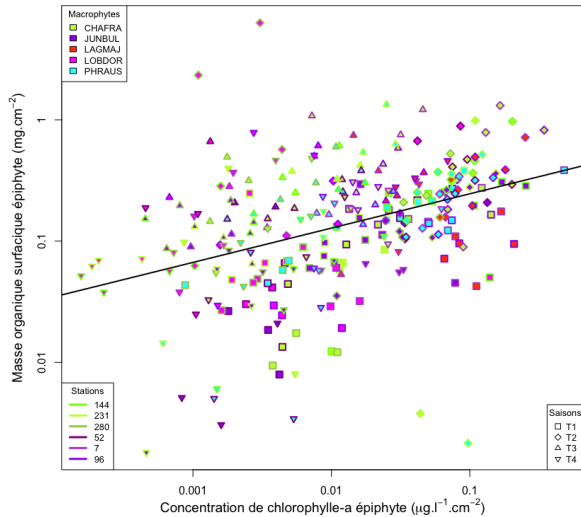


Figure 7.3: Relation entre la masse surfacique de matière organique ($mg.cm^{-2}$) et la concentration en chlorophylle- a . La droite représente la régression linéaire entre les 2 variables ($R_{aj}^2 = 0,15$, $p < 0,0001$). Les symboles différents représentent les différentes saisons de prélèvement (T1 - printemps, T2 - été, T3 -automne, T4 -hiver), la couleur de la bordure des symboles les différentes stations et les couleurs de l'intérieur des symboles l'espèce support de macrophyte.

(Nemat.), des gastrotriches (Gastrot.), des tardigrades (Tardigr.), des rotifères (Rotif.), des protozoaires thécamébiens (Prot.Thecam.), des protozoaires amibes (Prot.Amib), des protozoaires ciliés sessiles (Prot.Sess.), des protozoaires ciliés vagiles (Prot.Vag.), des protozoaires flagellés hétérotrophes (Prot.Flag.), des protozoaires héliozoaires (Prot.Hel.) et autres métazoaires que ceux cités précédemment (Metaz., ci-après nommé métazoaires).

Les principaux taxons représentés dans la communauté sont les nématodes (représentant en moyenne sur chaque échantillon plus de 27% des individus), les protozoaires thécamébiens (16%), les rotifères (14%) et les protozoaires sessiles (12%)(Fig. 7.5). Les autres taxons représentent moins de 10% du nombre total d'individus de chaque échantillon. Parmi les principaux taxons précédemment cités, les nématodes et les rotifères occupent la plus grande partie de la communauté pendant la saison estivale, alors

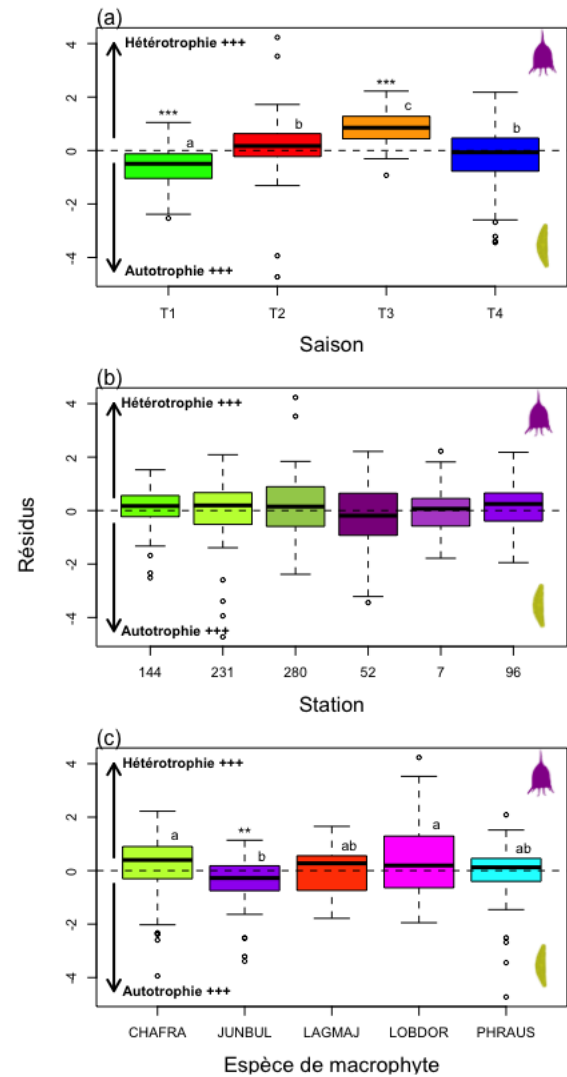


Figure 7.4: Variation des résidus du modèle linéaire entre la masse organique surfacique et la concentration de chlorophylle- a . Des résidus positifs indiquent une surreprésentation des organismes hétérotrophes alors que les résidus négatifs indiquent une surreprésentation des organismes autotrophes. Les distributions des résidus significativement différentes de 0 sont indiquées par des astérisques ($***p < 0,001$, $**p < 0,01$). Les lettres différentes représentent les différences significatives entre les groupes suite à un test de Kruskal-Wallis suivi d'un test *post-hoc* de Nemenyi.

Tableau 7.2: Caractéristiques des principaux groupes taxonomiques de micro-méiofaune identifiées au cours de cette étude.

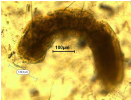
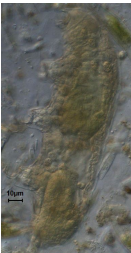
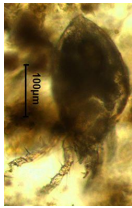
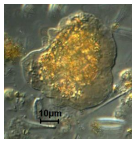
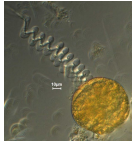
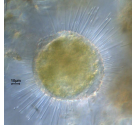
Groupes taxonomiques	Caractéristiques	Photos (© Vedrenne)
Copépodes (Copepod.)	Organismes métazoaires, crustacés de taille variant de 0,3 à 8 mm. Seules des nauplii de Copépodes (larves) ont été retrouvées et sont uniquement des nauplii de Cyclopoida.	
Cladocères (Cladoc.)	Organismes métazoaires, petits crustacés de 0,2 à 3 mm (exceptionnellement 15 mm). Chez la plupart des espèces le thorax et le post-abdomen sont recouverts d'une carapace bivalve (Amoros, 1984). Aussi appelés puces d'eau ou daphnies. Ils sont herbivores, détritivores, bactériophages. Dans cette étude a été identifiée la famille des Chydoridae (<i>Alona guttata</i> , <i>Acroperus elongatus</i> , sous-famille Chydorinae).	
Zoïdes d'oligochètes (Oligoc.)	Organismes métazoaires, vers annélides caractérisés fondamentalement par la présence de deux paires de faisceaux de soies (Tachet <i>et al.</i> , 2010). Ce métazoaire, produit un fragment au cours de la reproduction asexuée (Lafont, 1983). Toutes les formes observées sont des zoïdes qui sont produits par les Naididae et quelques Tubificidae. Aucune identification plus précise n'a été réalisée.	
Larves de chironomidae et Nympe de chironomidae (Chiron.)	Organismes métazoaires, les chironomidae appartiennent à l'ordre des diptères chez les insectes. Dans cette étude ont été retrouvées uniquement les larves de la famille des Chironomidae appartenant aux sous-familles des Tanytopodinae, des Chironominae (tribu des Tanytarsini et des Chironomini) et des Orthocladiinae (Tachet <i>et al.</i> , 2010). De très rares nymphes ont été retrouvées.	
Nématodes (Nemat.)	Organismes métazoaires, les nématodes sont des vers fusiformes non segmentés et lisses (sans soies). Ils mesurent entre 0.5 et 2 mm et possèdent généralement des temps de génération relativement long (plusieurs mois) (Traunspurger, 2000). Ils sont généralement omnivores et peuvent se nourrir de bactéries, d'algues, de protozoaires, d'oligochètes, de nématodes (Vedry, 1996). Aucune identification plus précise n'a été réalisée dans cette étude, mais différents genres ont été rencontrés.	
Gastrotriches (Gastrot.)	Organismes métazoaires, petits vers de 0,1 à 4 mm de long, dont le corps est recouvert de cils vibratiles. Ils se nourrissent essentiellement de bactéries, mais aussi d'algues unicellulaires et de matière organique particulaire (détritivores) (Ricci & Balsamo, 2000) ainsi que de flagellés hétérotrophes (Vedry, 1996). Il est même fait référence que les gastrotriches effectuent une prédation sur les diatomées en milieu naturel (Vedry, 1996). Aucune identification plus précise n'a été réalisée dans cette étude, repéré uniquement le 26/01/19.	
Tardigrades (Tardigr.)	Organismes métazoaires, ce sont des arthropodes (aussi appelés oursons d'eau) qui mesurent généralement entre 0,25 et 1mm. Ils sont connus grâce à la particularité de certaines espèces à pouvoir survivre dans des environnements extrêmes (e.g. ils peuvent résister à la dessiccation). Ils se nourrissent d'algues, de protozoaires, de rotifères, de nématodes mais aussi d'autres tardigrades, de détritus (Nelson & Marley, 2000; Nelson, 2002) et de larves d'oligochètes (Vedry, 1996). Aucune identification plus précise n'a été réalisée dans cette étude.	

Tableau 1.2 (suite)

Groupes taxonomiques	Caractéristiques	Photos (© Vedrenne)
Rotifères (Rotif.)	Organismes métazoaires, les rotifères sont des organismes mesurant entre 50 μm et 3 mm. Ils possèdent une ciliature localisé dans la partie antérieure du corps (autour de l'orifice buccal) et un organe broyeur d'aliments (le mastax). Certains peuvent résister à la dessiccation ou se fixer au substrat grâce à une glande adhésive située à l'extrémité du pied. Beaucoup d'entre eux se nourrissent d'algues en perçant les cellules et suçant le cytoplasme (Ricci & Balsamo, 2000; Wallace <i>et al.</i> , 2006) et certains se nourrissent de bactéries, de protozoaires. Dans cette étude ont été identifiés : le genre <i>Lecane</i> (nombreuses espèces), le genre <i>Epiphane</i> , le genre <i>Lepadella</i> , le genre <i>Anuraeopsis</i> , le genre <i>Keratella</i> (dont <i>K. cochlearis</i>), le genre <i>Monommata</i> , le genre <i>Scardium</i> (<i>S. longicaudum</i>). D'autres rotifères n'ont pu être identifiés car ils étaient trop déformés par le fixateur.	
Autres métazoaires	Il s'agit ici d'autres types de métazoaires que ceux identifiés précédemment, comme : des insectes (Ephéméroptères), des larves d'insectes indéterminées, des hydracariens, et autres métazoaires indéterminés car trop déformés.	
Protozoaires thécambiens (Prot.Thecam.)	Organismes unicellulaires, amoebae (type amibe), possédant une thèque rigide. Dans cette étude ont été identifiés les genres <i>Arcella</i> , <i>Centropyxis</i> , <i>Diffugia</i> , <i>Cryptodiffugia</i> , <i>Euglypha</i> , <i>Cyphoderia</i> , <i>Trinema</i> .	
Protozoaires amibes (Prot.Amib.)	Organismes unicellulaires, amoebae sans thèque. Aucune identification plus précise n'a été réalisée dans cette étude.	
Protozoaires ciliés sessiles (Prot.Sess.)	Organismes unicellulaires possédant un pédoncule permettant de s'attacher sur le substrat. Dans cette étude, les individus appartiennent principalement au groupe des protozoaires péritriches (genre <i>Vorticella</i> , famille des Epistylides) et en minorité aux suctoriens sessiles avec un seul genre <i>Metacineta</i> .	
Protozoaires ciliés vagiles (Prot.Vag.)	Organismes unicellulaires ciliés évoluant librement dans l'eau ou dans le biofilm. Seules les individus identifiés sans ambiguïté ont été classés dans ce groupe. De nombreux autres individus (déformés, cils non visibles ou cachés par un débris) n'ont pas été comptabilisés dans cette étude. Toutefois, des individus ont pu être clairement identifiés comme appartenant à l'ordre ou la sous-classe des Cyrtophorida, des Heterotrichida (Stentor), des Hypotrichia (Euplotes), des Pleurostomatida, des Hymenostomatida, des Hypotrichia.	
Protozoaires flagellés hétérotrophes (Prot.Flag.)	Organismes unicellulaires possédant un ou plusieurs flagelles lui servant à se déplacer. Ils sont bactériophages, mais certaines espèces sont capables d'assimiler directement la matière organique dissoute. Aucune identification n'a été réalisée dans cette étude. Uniquement retrouvé le 26/01/2016.	
Protozoaires héliozoaires (Prot.Hel.)	Organismes unicellulaires possédant un squelette siliceux ou chitinoïde. Les héliozoaires se nourrissent de substances organiques diffusant sur leurs pseudopodes et de micro-organismes captés sur ces pseudopodes, principalement des bactéries. Ils doivent leur nom à leur structure particulière qui leur donne la forme d'un soleil.	

que les protozoaires tendent à occuper la majeure partie de la communauté pendant la saison hivernale (Fig. 7.5a). Il n'existe aucune variation d'abondance relative en fonction des différentes stations. En revanche, on retrouve significativement en proportion plus de métazoaires et de protozoaires thécamébiens sur *L. major* que sur *L. dortmanna* (Fig. 7.5c). L'abondance relative des nématodes est significativement plus importante sur *P. australis* que sur *L. dortmanna* alors que l'abondance relative des protozoaires sessiles est significativement plus forte sur *J. bulbosus* que sur *L. dortmanna* et *P. australis*.

La densité d'individus varie significativement en fonction des saisons et de la nature du macrophyte support mais pas en fonction des stations (Fig. 7.6). La densité d'individus est significativement plus faible au printemps que pour les autres saisons. Bien que les densités les plus importantes sont observées sur les individus de *C. fragifera* et *L. major*, seule la différence entre *C. fragifera* et *L. dortmanna* apparaît comme significative. A l'échelle des taxons, il n'y a pas de différence significative en fonction de la station, mais des densités différentes sont observées en fonction des saisons et de l'espèce de macrophyte support (Fig. 7.7).

Les modèles semi-logarithmiques utilisés pour estimer la richesse en fonction de la surface cumulée de macrophytes sont relativement bons, puisque les R^2_{aj} moyens (999 permutations) varient entre 0,80 et 0,88 pour les modèles en fonction de l'espèce de macrophyte support, entre 0,84 et 0,92 en fonction de la saison et entre 0,80 et 0,89 en fonction de la station (Fig. 7.8). La pente des courbes d'accumulation est significativement plus faible sur *C. fragifera* que sur les autres espèces de macrophytes support (Fig. 7.9 a-c). La pente des courbes d'accumulation est également significativement différente en fonction des saisons et des stations, avec des pentes minimum en été et maximum en hiver et des pentes significativement plus faibles sur les stations 52 et 144 par rapport aux autres stations.

La richesse taxonomique de micro-méiofaune estimée varie significativement en fonction de l'espèce

de macrophyte support, de la saison et de la station (Fig. 7.9 d-f). La richesse taxonomique est significativement plus importante sur *L. dortmanna* que sur *C. fragifera*, *J. Bulbosus* et *L. major*, ces deux derniers présentant la richesse estimée minimum. La richesse augmente significativement du printemps à l'automne où elle atteint son maximum. La richesse tend également à être significativement plus faible sur la station 96 par rapport aux stations 7, 52, 231 et 280, mais ces différences restent beaucoup moins marquées que les précédentes.

L'indice de Shannon varie significativement en fonction des saisons, avec des valeurs plus faibles au printemps par rapport aux autres saisons (Fig. 7.9 h). En revanche l'indice de Shannon ne varie pas significativement en fonction des stations ou de l'espèce de macrophyte support. L'indice de Pielou montre une variation significative en fonction des saisons, avec une différence significative entre l'été et l'hiver.

Les principales variables environnementales corrélées négativement à la richesse taxonomique estimée et à l'indice de Shannon sont l'azote ammoniacal, la concentration en nitrate, la saturation en oxygène et la concentration en silice (Tableau 7.1). Les principales corrélations significatives positives entre les variables environnementales et la richesse taxonomique et l'indice de Shannon sont la concentration en azote organique, en chlorure, en phosphore total et en sodium. Aucune corrélation significative n'est observée entre l'indice de Pielou et les variables environnementales.

La composition ne varie pas significativement en fonction des stations (MRPP, $A = -0,003$, $p = 0,56$). En revanche, l'analyse de la composition (NMS, stress=0,17) souligne une nouvelle fois l'importance de la saison sur la composition taxonomique (MRPP, $A = 0,05$, $p = 0,001$, Fig. 7.10). Les axes 1 et 2 semblent en effet représenter une variation saisonnière, les échantillons de la saison printanière étant principalement localisés dans les valeurs positives le long des axes 1 et 2, les échantillons estivaux dans les valeurs négatives de l'axe 1, les échantillons automnaux essentiellement au centre de l'axe 1, et les échantillons hivernaux dans les valeurs positives

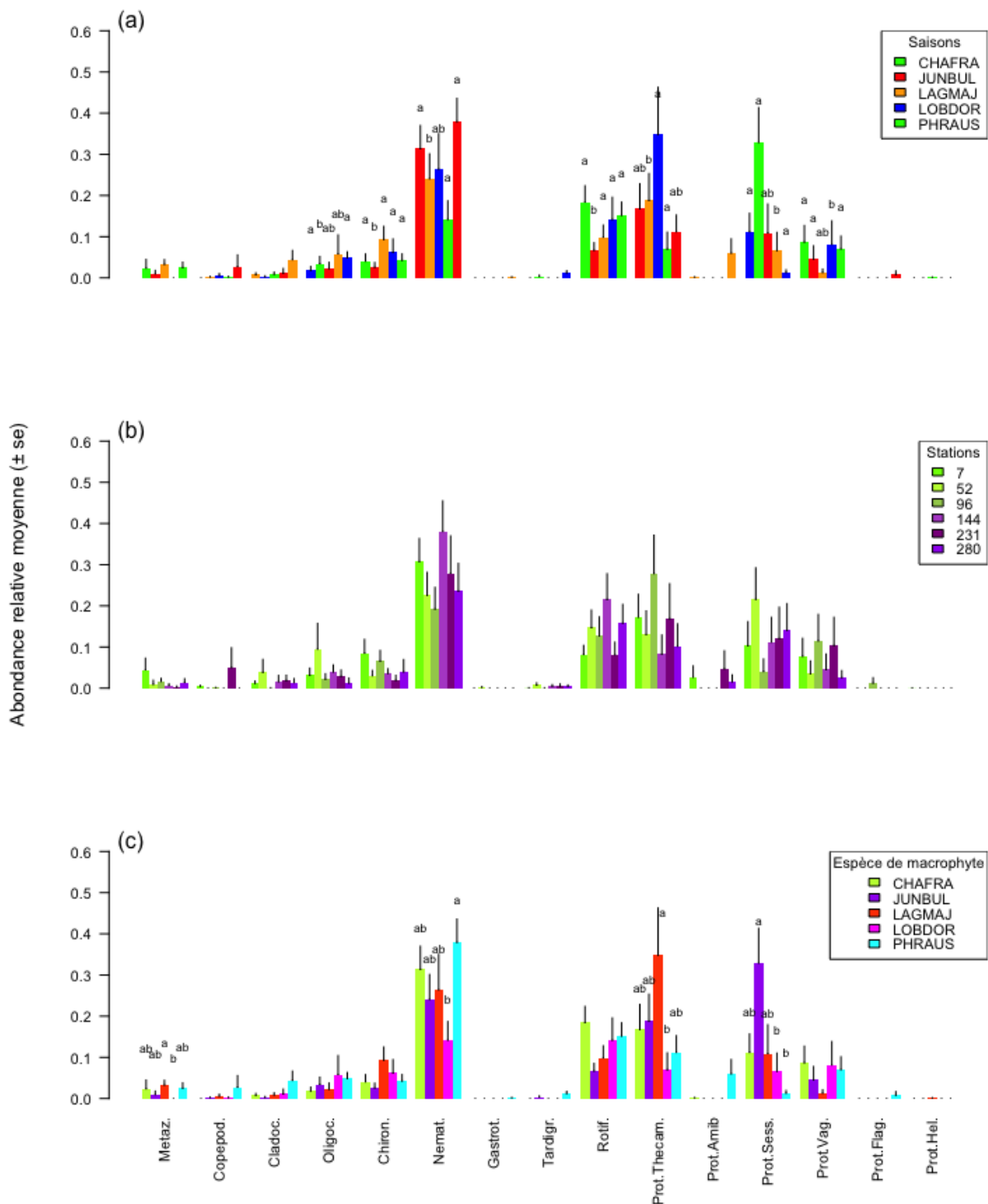


Figure 7.5: Abondance relative moyenne des différents taxons de micro-méiofaune en fonction de la saison (a), des stations (b) et de l'espèce de macrophyte support (c). Les barres d'erreur représentent l'erreur standard. Les différents taxons représentés sont : les copépodes adultes & naupliens (Copepod.), les cladocères (Cladoc.), les zoïdes d'oligochètes (Oligoc.), les larves de chironomidae (Chiron.), les nématodes (Nemat.), les gastrotriches (Gastrot.), les tardigrades (Tardigr.), les rotifères (Rotif.), les protozoaires thécamébiens (Prot.Thecam.), les protozoaires amibes (Prot.Amib), les protozoaires sessiles (Prot.Sess.), les protozoaires ciliés vagiles (Prot.Vag.), les protozoaires flagellés (Prot.Flag.), les protozoaires héliozoaires (Prot.Hel.) et les métazoaires autres que ceux cités précédemment (Metaz.). Pour chaque taxon, la présence des lettres indiquent une différence significative d'abondance relative. Les lettres différentes indiquent entre quels groupes ces différences sont observées.

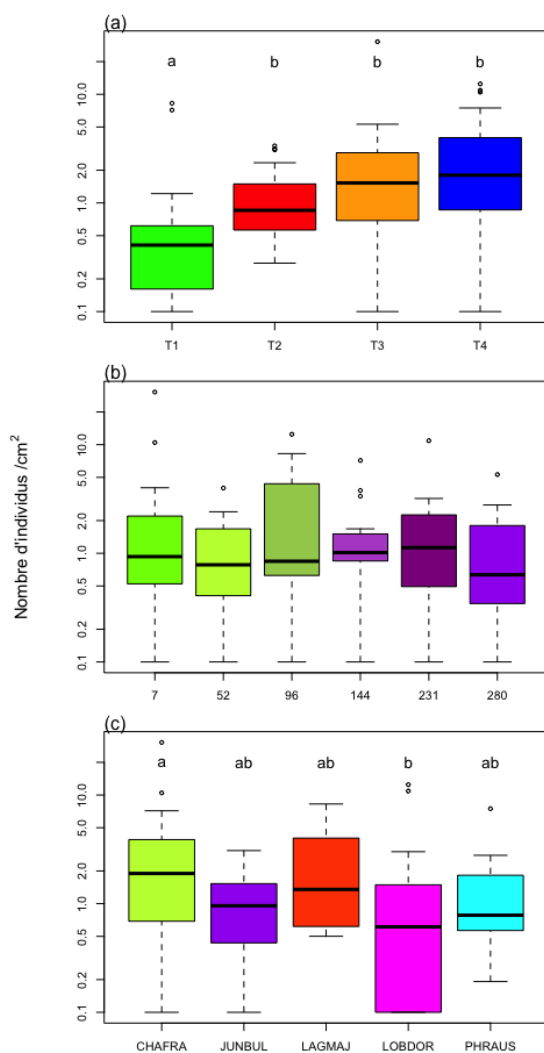


Figure 7.6: Densité d'individus (/cm²) en fonction de la saison (a), des stations (b) et de la nature du macrophyte support (c). Les lettres différentes indiquent les différences significatives entre chaque groupe suite à un test de Kruskal-Wallis suivi d'un test *post-hoc* de Nemenyi.

de l'axe 1 (Fig. 7.10). La saison printanière se caractérise ainsi essentiellement par la présence de protozoaires thécamébiens, l'été par la présence de larves de chironomidae et autres métazoaires et l'hiver par la présence de protozoaires, sessiles, vagiles, flagellés et héliozoaires. Dans l'ensemble on remarque aussi que la plupart des protozoaires sont localisés dans les valeurs positives le long de l'axe 1 à l'inverse des métazoaires, essentiellement représentés dans les valeurs négatives le long de cet axe.

Logiquement, ce sont sur ces deux premiers axes que l'on retrouve la majorité des corrélations avec les variables environnementales (Tableau 7.3), l'axe 1 étant principalement associé à un gradient positif d'azote ammoniacal, de calcium, de magnésium, de nitrate, de nitrite, de silice et à un coefficient de variation de la température. Il est en revanche associé négativement à un gradient de conductivité, de température, d'ions sodium et potassium, de carbone organique dissous, de pH et de matières en suspensions. L'axe 2 est associé positivement à la quantité de carbone organique dissous, à la saturation en oxygène, à la température de l'eau et à la variation de température, et négativement à la concentration en nitrite et en phosphore.

L'axe 3 de la NMS semble opposer les échantillons prélevés sur *P. australis* (valeurs positives) caractérisés notamment par la présence de tardigrades et de protozoaires amibes (en accord avec l'analyse des espèces indicatrices, voir ci-dessous), des échantillons prélevés sur *J. bulbosus* (valeurs négatives), caractérisés par la présence de protozoaires sessiles (MRPP, $A = 0,03$, $p = 0,01$, Fig. 7.10). Cet axe ne montre aucune corrélation significative avec les variables environnementales (Tableau 7.3).

L'analyse des espèces indicatrices révèle que 7 des 15 taxons de micro-méiofaune peuvent être significativement associées à une espèce de macrophyte. Ainsi, les nématodes et les rotifères sont significativement associés à *C. fragifera*, les protozoaires thécamébiens et les autres métazoaires (Metaz.) à *L. major*, les tardigrades et les amibes à *P. australis* et les protozoaires sessiles à *J. bulbosus* (Tableau 7.4). Les larves de chironomidae sont significativement associées à la saison estivale, les protozoaires amibes à la saison automnale, et les protozoaires sessiles, vagiles et thécamébiens à la période hivernale. Aucun taxon de la micro-méiofaune n'est significativement associé à une station.

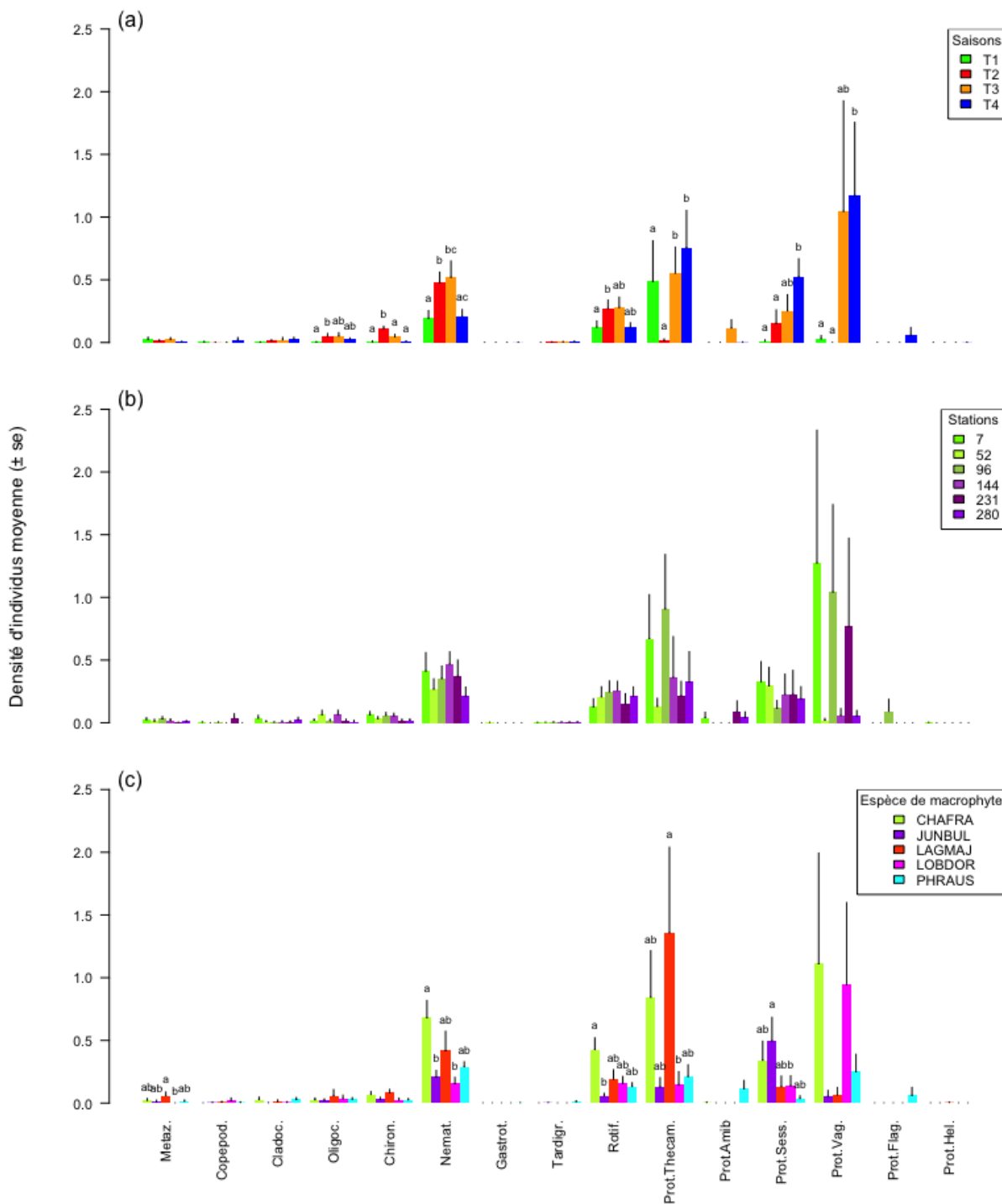


Figure 7.7: Densité moyenne des différents taxons de micro-méiofaune (nombre d'individus par cm^2) identifiés en fonction de la saison (a), des stations (b) et de l'espèce de macrophyte support (c). Les barres d'erreur représentent l'erreur standard. Les différents taxons représentés sont : les copépodes adultes & naupliens (Copepod.), les cladocères (Cladoc.), les zoïdes d'oligochètes (Oligoc.), les larves de chironomidae (Chiron.), les nématodes (Nemat.), les gastrotriches (Gastrot.), les tardigrades (Tardigr.), les rotifères (Rotif.), les protozoaires thécamébiens (Prot.Thecam.), les protozoaires amibes (Prot.Amib), les protozoaires sessiles (Prot.Sess.), les protozoaires ciliés vagiles (Prot.Vag.), les protozoaires flagellés hétérotrophes (Prot.Flag.), les protozoaires héliozoaires (Prot.Hel.) et les métazoaires autres que ceux cités précédemment (Metaz.). Pour chaque taxon, la présence des lettres indiquent une différence significative de densité à partir de tests de Kruskal-Wallis. Les lettres différentes indiquent entre quels groupes ces différences sont observées.

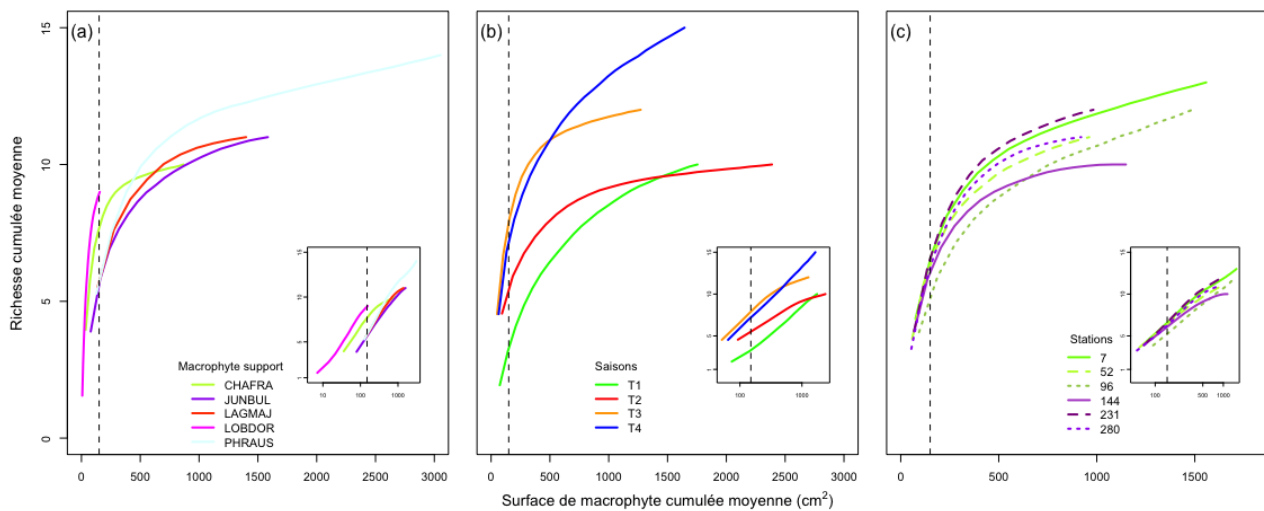


Figure 7.8: Relations entre la richesse cumulée moyenne et la surface de macrophytes moyenne cumulée à partir de 999 permutations pour chacune des espèces de macrophyte support (a), les différentes saisons (b) et les différentes stations (c). Les graphiques en encart représentent les mêmes relations avec des échelles logarithmiques. La droite en pointillée noir symbolise la surface pour laquelle la richesse a été estimée (150 cm^2).

En revanche aucune corrélation n'a été observée entre la dissimilarité (mesure de Bray-Curtis) de la micro-méiofaune et celle de la flore épiphyte entre chaque échantillon (corrélation de Mantel, $r = 0,05$, $p = 0,16$).

7.3.4 Structure du réseau trophique

L'indice de spécialisation de l'ensemble du réseau apparaît être bien plus important au printemps que pour les autres saisons (Fig. 7.11a), en raison probablement d'une spécificité plus forte au printemps pour la faune épiphyte (Fig. 7.12a). La spécificité du réseau ne varie pas significativement en fonction des stations sauf entre les stations 280 et 52 pour la flore épiphyte (Fig. 7.11b et Fig. 7.12c et d). La spécificité du réseau semble être plus importante sur *L. dortmanna* et *J. bulbosus* (Fig. 7.11c) en raison d'une spécificité plus importante de la flore épiphyte sur ces espèces (Fig. 7.12f). En revanche, aucune variation de la spécificité de la micro-méiofaune épiphyte n'est observée en fonction de la nature du macrophyte support (Fig. 7.12e).

Tableau 7.3: Coefficients de corrélation de Pearson entre les variables environnementales et la position des échantillons sur les 3 premiers axes de la NMS. Seules les relations significatives sont affichées.

Variable	NMS1	NMS2	NMS3
NH4	0,44		
N Orga			
Ca	0,40		
Cl			
COD	-0,44	0,32	
Conduct.	-0,43		
MES Minéral	-0,21		
MES Orga			
Mg	0,43		
MES	-0,26		
NO3	0,28		
NO2	0,42	-0,37	
O2		0,37	
pH	-0,50	0,25	
TP		-0,22	
K	-0,49		
Si	0,34		
Na	-0,45		
SO4			
T°C	-0,51	0,34	
T°C moy	-0,59	0,24	
T°C var		0,33	
T°C CV	0,39		
T°C var. journ.	-0,24	0,37	
Keddy			
Pente			
NMS1			
NMS2			
NMS3		0,29	

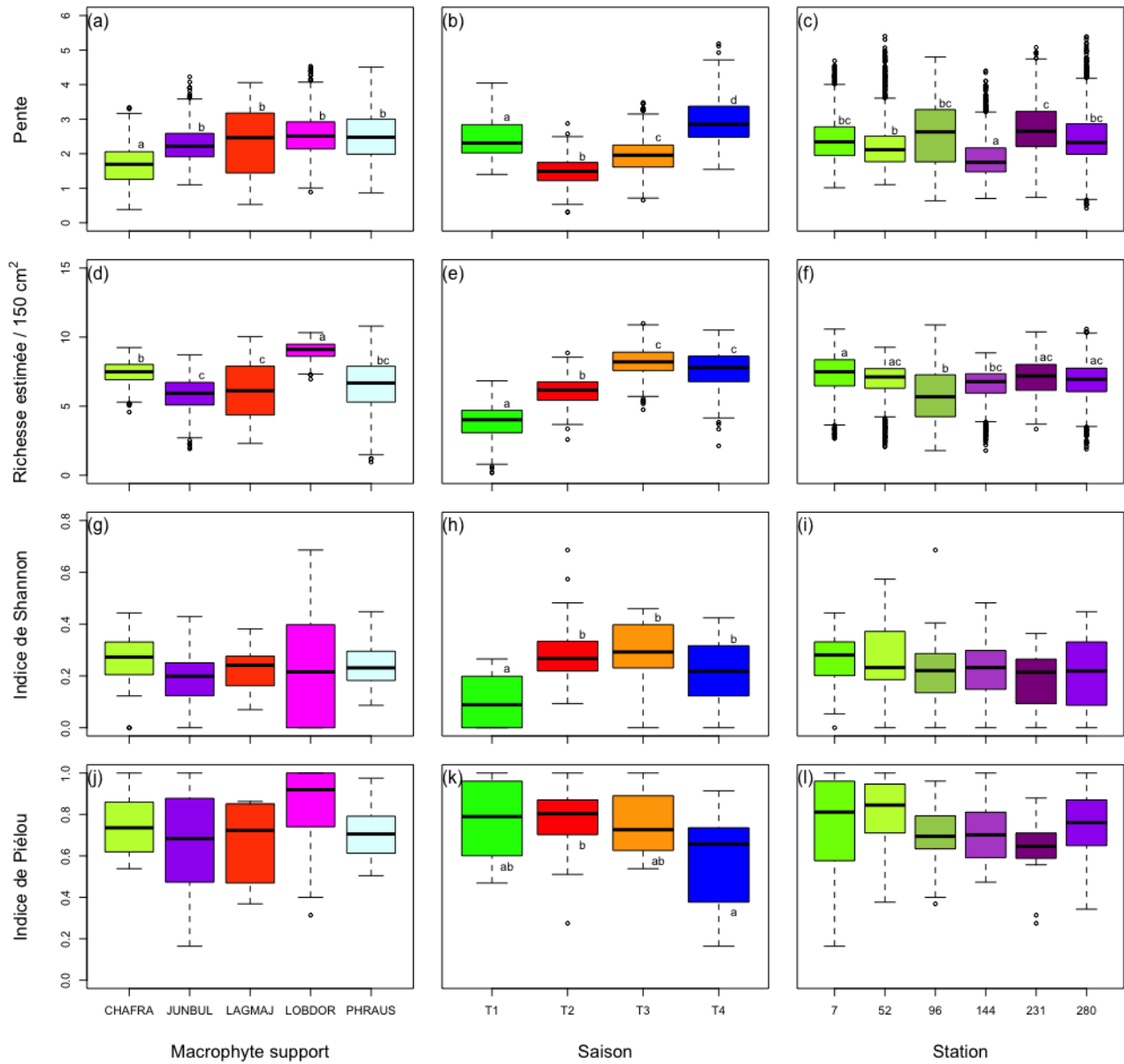


Figure 7.9: Variation de la pente des courbes d'accumulation (a-c) et de la richesse spécifique de micro-méiofaune estimée (d-f) à partir des modèles linéaires (999 permutations), de l'indice de Shannon (g-i) et de l'indice de Pielou (j-l). Les valeurs des indices de Shannon ont été rapportés par unité de surface (en log) de macrophyte. Les lettres différentes représentent les différences significatives entre groupes testées avec des tests de Cliff pour la pente et la richesse spécifique et par des ANOVA ou des tests de Kruskal-Wallis pour l'indice de Shannon et de Pielou. Voir Fig. 6.3 pour la nomenclature.

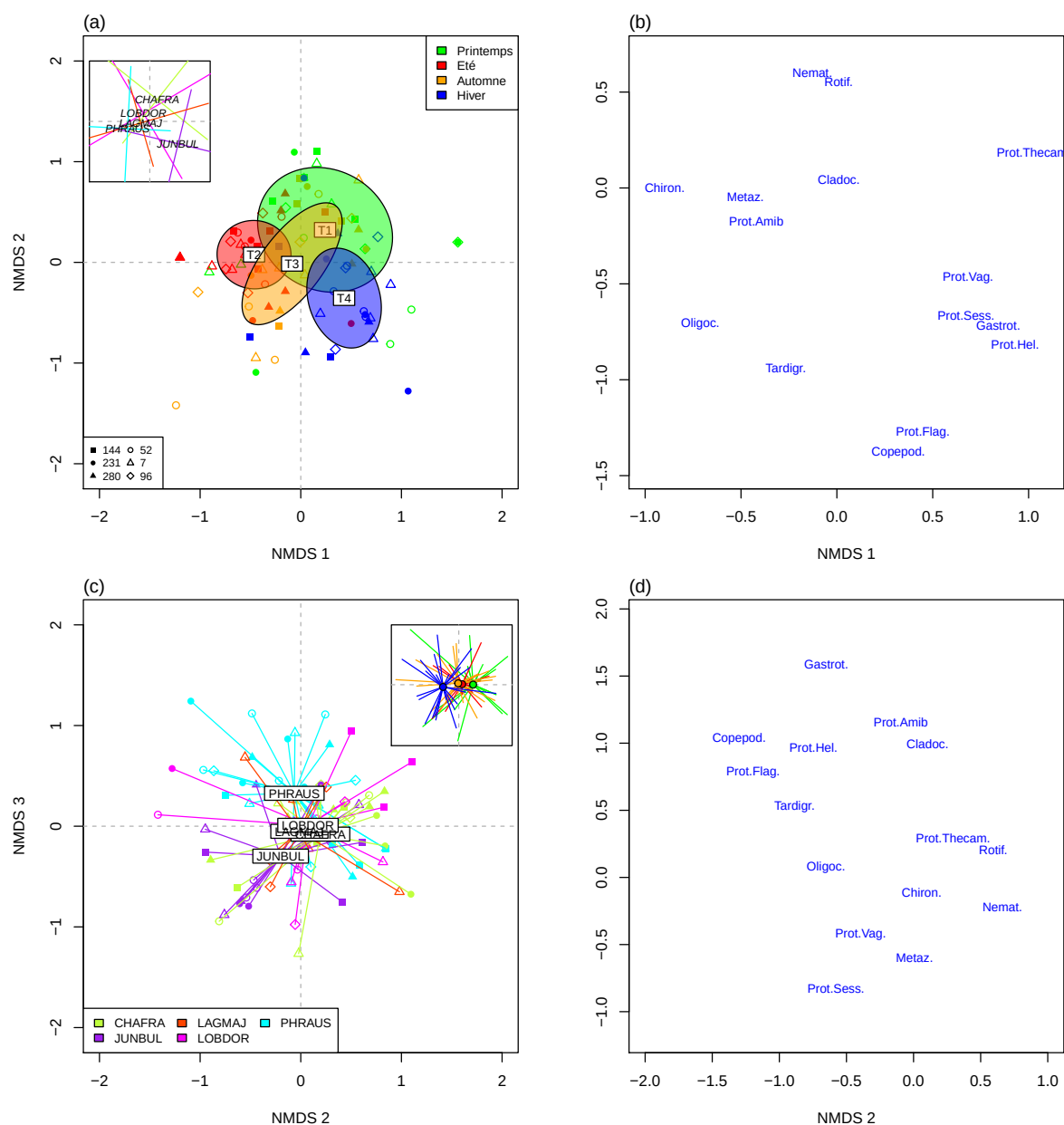


Figure 7.10: Représentation des échantillons sur les axes 1 et 2 de la NMS (a-b) et sur les axes 2 et 3 (c-d). Les symboles représentent la localisation des différentes stations d'échantillonnage, les couleurs représentent les différentes saisons (Fig. (a) et encart de la Fig. (c)) ou les différentes espèces de macrophytes support (Fig. (c) et encart de la Fig. (a)). Les traits dans l'encart de la figure (a) représentent l'écartype autour du barycentre des groupes pour les espèces de macrophytes support. Les figures (b) et (d) représentent la localisation des espèces sur les 3 premiers axes de la NMS (stress = 0,17). Pour la légende des espèces voir § 7.3.3.

Tableau 7.4: Liste des taxons de micro-méiofaune significativement associés à une espèce de macrophyte support ou une saison. *** $p < 0,001$, ** $p < 0,01$ et * $p < 0,05$. CHAFRA - *C. fragifera*, LAGMAJ - *L. major*, PHRAUS - *P. australis*, JUNBUL - *J. bulbosus*, T2 - été, T3 - automne et T4 - hiver.

Sp de macrophytes	Taxons	Saisons	Taxons
CHAFRA	Nématodes *	T2	Larves de chironomidae **
	Rotifères *		
LAGMAJ	Prot. Thécamébiens *	T3	Prot. Amibes *
	Autres Métazoaires **	T4	Prot. sessiles **
PHRAUS	Tardigrades **		Prot. vagiles *
	Prot. amibes *		Prot. Thécamébiens *
JUNBUL	Prot. sessiles *		

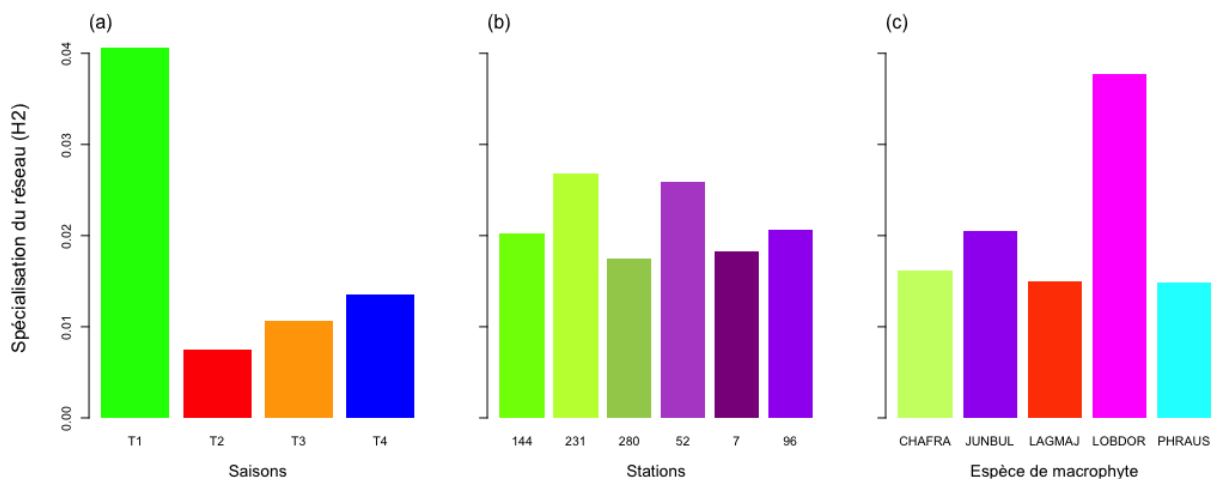


Figure 7.11: Variation de l'indice de spécialisation du réseau $H2$ en fonction de la saison (a), des stations (b) et de l'espèce de macrophyte support (c). Les différentes saisons sont : T1 - printemps, T2 - été, T3 - automne, T4 - hiver, et les espèces de macrophyte support CHAFRA - *Chara fragifera*, JUNBUL - *Juncus bulbosus*, LAGMAJ - *Lagarosiphon major*, LOBDOR - *Lobelia dortmanna* et PHRAUS : *Phragmites australis*.

7.4 Discussion

Etat des lieux de la micro-méiofaune du lac de Lacanau

Cette étude est, à notre connaissance, la première à s'intéresser aux taxons de la micro-méiofaune épiphytes présents dans les lacs Aquitains. Une quinzaine de grands groupes taxonomiques a ainsi été identifié et cette communauté semble être dominée par les nématodes, les rotifères et les protozoaires. Ces résultats semblent cohérents avec les données de la littérature sur ce sujet, puisque Vidaković & Bogut (2006) et Peters & Traunspurger (2005) indiquent que les nématodes représentent les métazoaires les plus abondants parmi la méiofaune colonisant les macrophytes immergés et les substrats rocheux respectivement. Arndt *et al.* (2003) soulignent également que parmi les protozoaires, les flagellés hétérotrophes, les amibes avec thèque (i.e. protozoaires thécamébiens) et sans thèque (i.e. amibes nues) et les ciliés (i.e. protozoaires vagiles et sessiles) sont ceux qui sont retrouvés en plus grande densité dans le biofilm.

Cependant, les densités d'individus observés dans la présente étude sont, de loin, beaucoup plus faibles que celles observés dans d'autres études sur le biofilm. En effet, sur des communautés de rivières, Ackermann *et al.* (2011) et Ritz *et al.* (2017) identifient plusieurs milliers d'individus par cm^2 alors que dans notre étude, seuls 3 à 5 individus par cm^2 sont en moyenne observés. Plusieurs raisons peuvent expliquer cet écart considérable entre la densité d'individus observée dans la littérature et dans notre étude :

1. la méthode d'échantillonnage utilisée dans notre étude (agitation des plantes hôtes pendant 2 minutes, cf. Chapitre 2) ne permet pas de détacher suffisamment les individus, alors que dans les autres études le protocole utilisé leur permet d'avoir un échantillonnage quasi-exhaustif. L'agitation peut aussi entraîner le fractionnement d'individus n'ayant pas de cuticule rigide comme certains protozoaires ;
2. afin de conserver le plus de groupes taxonomiques, un compromis a été recherché dans la méthode de fixation utilisée, tout en sachant qu'elle ne permettait pas de conserver correcte-

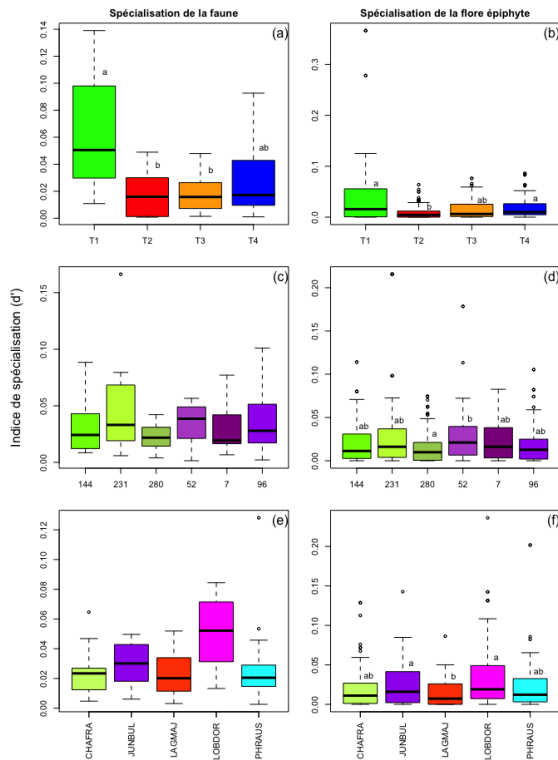


Figure 7.12: Variation des indices de spécialisation de la faune et de la flore épiphyte en fonction des saisons (a et b), des stations (c et d) et de l'espèce de macrophyte support (e et f). Les différentes saisons sont : T1 - printemps, T2 - été, T3 -automne, T4 -hiver, et les espèces de macrophyte support CHAFRA - *Chara fragifera*, JUNBUL - *Juncus bulbosus*, LAGMAJ - *Lagarosiphon major*, LOBDOR - *Lobelia dortmanna* et PHRAUS : *Phragmites australis*.

ment certains taxons, en particulier les protozoaires. Toutefois des comparaisons entre des comptages effectués sur protozoaires planctoniques vivants et fixés au lugol, indique une minoration de l'ordre de 20% après fixation (Sime-Ngando *et al.*, 1990), cet écart permet tout de même d'avoir une estimation satisfaisante dans le cadre de cette étude ;

3. les précédentes études se sont intéressées au biofilm présent sur des substrats rocheux (cailloux) ou artificiels (lames de verres) et non à des substrats biologiques comme les macrophytes ;
4. les études préalablement citées reposaient sur des écosystèmes rivulaires qui avaient vraisemblablement des niveaux trophiques bien supérieurs à ceux observés dans le lac de Lacanau qui est plutôt oligotrophe.

Influence de la saison sur les communautés

Le caractère hétérotrophe du biofilm (proxy de la biomasse, Fig. 7.4) et la richesse taxonomique estimée (7.9) sont plus importantes en automne que pour les autres saisons (pas de différence significative entre l'automne et l'hiver pour la richesse). Le pic de richesse et de biomasse à cette période s'explique vraisemblablement par la variation saisonnière de la ressource (flore épiphyte et phytoplanctonique) qui montre un pic de biomasse en été (Tableau 5.1 et Fig. 6.3). Ce pic estival de biomasse algale favoriserait le développement des prédateurs mais le temps nécessaire à leur développement fait apparaître un délai de réponse expliquant le pic d'hétérotrophie de l'automne. En outre, la biomasse de producteurs primaires plus importante en été va générer une quantité de matière organique morte plus importante en automne (notamment en azote organique, voir Fig. 3.2), entraînant une prolifération des organismes hétérotrophes décomposeurs (dont les bactéries). Ces conclusions sont en accord avec la littérature (Scavia & Laird, 1987; Lavandier, 1990) et les résultats obtenus dans le chapitre 3, et permettent également d'expliquer les fortes relations significatives observées entre les différentes variables biologiques mesurées (hétérotrophie, richesse estimée ...) et l'azote organique.

On observe globalement un grand nombre de relations significatives entre les variables biologiques (*i.e.* quantité d'hétérotrophes, richesse spécifique, indice de Shannon) et les autres variables environnementales (Tableau 7.1). Cependant, la grande partie des variables environnementales est significativement associée à la variation saisonnière et il est donc difficile de déconvoluer la part relative de l'un et de l'autre. Quelques variables ressortent cependant comme étant relativement indépendantes de l'effet saisonnier. Notamment, la concentration d'azote ammoniacale est négativement corrélée au caractère hétérotrophe du biofilm et à l'indice de Shannon (Tableau 7.1). Cette corrélation négative pourrait être liée aux bactéries intervenant dans le cycle de l'azote, qui lorsqu'elles sont plus abondantes génèrent des valeurs d'hétérotrophie et une diversité plus forte et contribuent plus intensément à la dégradation de l'ammonium, réduisant ainsi sa concentration dans le milieu. De même, une relation significative négative est observée entre la densité d'individus et le carbone organique dissous, reflétant vraisemblablement une assimilation du carbone par les individus de la micro-méiofaune (plus le nombre d'individus est important plus la consommation en carbone organique est forte).

La saison semble également avoir un effet sur la composition de la communauté de la micro-méiofaune, puisque de manière plus générale, il semble que les protozoaires (et en particulier les protozoaires ciliés vagiles et sessiles) sont davantage associés aux saisons automnales et hivernales alors que les métazoaires sont mieux représentés au printemps et en été (Fig. 7.5 et Fig. 7.10). Ainsi, les rotifères et les nématodes, qui représentent les organismes métazoaires les plus abondants, sont surtout présents pendant la période estivale alors que les protozoaires (sessiles et ciliés vagiles) sont significativement plus abondants en hiver et dans une moindre mesure en automne (Fig. 7.5). Traunspurger (2000) identifie également des études montrant que les nématodes ont tendance à être plus abondants au printemps et en été bien que d'autres auteurs n'ont pas trouvé d'effet temporel (Bott & Kaplan, 1989). Mais ces études portent sur des communautés de nématodes benthiques échantillonnées dans le sédiment et les connaissances sur l'écologie des nématodes épiphytes restent beaucoup plus faibles. Les rotifères sont également reconnus pour être influ-

encés par les cycles saisonniers (Duggan, 2001a), et Duggan *et al.* (1998) trouvent également une densité plus importante en été. Cette saisonnalité chez les rotifères a été associée à la température et au pH, mais aussi aux relations biotiques et à la compétition pour la nourriture (Duggan, 2001a). De plus, le stade de maturité des macrophytes permet également d'expliquer l'abondance des rotifères, les herbiers de macrophytes les plus vieux abritant une plus grande abondance (Pontin & Shiel, 1995; Duggan, 2001a).

La fluctuation saisonnière de l'abondance des protozoaires est davantage soumise à débat dans la littérature. Ainsi, Zingel & Nöges (2010) et Kathol *et al.* (2011) trouvent des pics de biomasse de ciliés respectivement planctoniques et benthiques pendant les saisons printanières et estivales, et associent ces abondances maximales au pic phytoplanctonique (voir aussi Babko & Kuzmina, 2004a). Le contrôle des densités de ces communautés seraient ainsi "bottom-up". En revanche, et à l'image de nos résultats, Cleven (2004) trouve des abondances de ciliés plus importantes à la fin de l'automne et au début de l'hiver dans la zone hyporhéique d'une rivière. Bien qu'il explique difficilement ce résultat, il conclue néanmoins sur l'importance potentielle des prédateurs de la méiofaune sur la structure des communautés de la microfaune, suivant ainsi un processus "top-down". Cette conclusion semble ainsi valider nos résultats et pourraient expliquer cette répartition saisonnière de la micro-méiofaune. Ainsi, la saison printanière et estivale serait la saison de prédilection des plus gros individus, qui possèdent vraisemblablement des cycles de reproduction et de développement plus longs et qui prolifèrent quand les ressources sont les plus importantes. Comme ces individus possèdent un régime alimentaire plutôt généraliste, ils profitent ainsi de l'abondance des algues, et entrent en compétition avec les micro-organismes prédateurs qu'ils peuvent également consommer, régulant ainsi leurs abondances. En automne et hiver, quand la densité d'organismes de la méiofaune diminue, la pression de prédation et de compétition diminue également et permet à la microfaune de proliférer et de dominer la communauté.

Importance de la structure des macrophytes sur les communautés

La masse de matière organique, le caractère hétérotrophe du biofilm et la densité d'individus tendent à être plus importants sur *C. fragifera* et *L. major* et plus faible sur *J. bulbosus* (Fig. 7.2, 7.4 et 7.6). À l'image des résultats obtenus pour la flore épiphyte, la complexité structurelle des macrophytes est probablement la cause de ces patrons de diversité. *C. fragifera* et *L. major* possèdent en effet une complexité plus importante car possédant une tige sur laquelle vient s'insérer des feuilles ou des phylloïdes et qui offrent donc potentiellement plus de refuges et une exposition moindre aux conditions environnementales pour les organismes épiphytes.

On retrouve en particulier sur *L. major* les protozoaires thécamébiens, les larves de chironomidae et autres métazoaires. Les larves de chironomidae et les métazoaires (autres métazoaires) figurent parmi les plus gros individus et ont également un temps de régénération plus important que les autres taxons identifiés. L'abri offert par *L. major* permet peut-être à ces individus de se régénérer plus facilement car ils seraient moins perturbés par les conditions environnementales (vent, courant, prédation...). En outre, les conditions environnementales "plus stables" retrouvées dans *L. major* permettent probablement d'avoir un biofilm plus mature entraînant la présence de prédateurs capables d'assimiler des communautés plus complexes de diatomées et de bactéries (Weitere *et al.*, 2018). Enfin, la composition du biofilm diatomique sur *L. major* est fortement influencée par les espèces planctoniques qui viennent grandement augmenter la biomasse présente (cf Chapitre 6). La quantité de nourriture plus importante sur les macrophytes avec une complexité structurelle plus importante pourrait ainsi favoriser le développement des organismes les plus gros dont le développement serait limité sur les autres espèces de macrophytes.

La présence de protozoaires thécamébiens bien plus abondants sur *L. major* pourrait également s'expliquer par l'architecture de la plante hôte, qui comme pour la flore épiphyte, agirait comme un piège pour les organismes planctoniques. Les protozoaires thécamébiens sont des organismes unicellulaires qui possèdent une thèque, cette dernière se dégradant lentement après la mort de l'individu.

Ainsi, nous ne pouvons pas dans notre étude assurer que les individus observés soient des individus vivants lors du prélèvement. L'abondance plus importante pourrait donc s'expliquer par l'accumulation de ces thèques dans les macrophytes les plus complexes et peut-être aussi par la méthodologie d'échantillonnage (agitation) qui pourrait favoriser l'échantillonnage d'individus morts car moins fortement liés au substrat.

C'est sur *J. bulbosus* que la masse de matière organique, le caractère hétérotrophe du biofilm et la densité d'individus observés sont les plus faibles. La morphologie est probablement responsable de cette observation puisque *J. bulbosus* possède de petites feuilles cylindriques, longilignes, lisses et très fines rendant la fixation du biofilm beaucoup plus difficile. Cette conclusion tend à être confirmée par la nature des espèces retrouvées sur cette plante, puisque c'est sur *J. bulbosus* que les densités de ciliés sessiles, *i.e.* ceux capables de se fixer solidement par un pied, sont les plus importantes (Fig. 7.5). En outre, c'est aussi sur *J. bulbosus* et *L. dortmanna* que l'on retrouve la spécialisation du réseau la plus importante (Fig. 7.11), suggérant la présence de taxons particulièrement adaptés à leurs hôtes.

L. dortmanna semble en effet abriter une diversité particulièrement importante. En dépit d'une densité d'individus observée très faible sur cette espèce de macrophyte (Fig. 7.6), la richesse spécifique estimée et la spécificité de la faune sont quant à elles extrêmement fortes (Fig. 7.9 et 7.12e). Ceci suggère une composition taxonomique bien plus équilibrée sur les individus de *L. dortmanna* en accord avec les résultats des abondances relatives des taxons (Fig. 7.5) et ceux de l'analyse de la composition qui montre une dispersion très importantes de ces échantillons (Fig. 7.10). Ainsi, à l'inverse de la composition observée sur *L. major* dominée par les nématodes et les protozoaires thécamébiens, c'est sur *L. dortmanna* que l'abondance relative des nématodes est significativement la plus faible et que l'on retrouve une représentation plus équitable de l'ensemble des taxons (confirmé par les valeurs de Pielou qui tendent à être plus importantes sur *L. dortmanna*, Fig. 7.9j). Cette richesse et équitabilité taxonomique plus importantes sont à mettre en relation avec la richesse taxonomique estimée de la flore épiphyte extrêmement importante sur cette plante hôte. On peut ainsi envisager que la plus grande di-

versité de la ressource permet d'assurer une diversité plus importante des niveaux trophiques supérieurs, en induisant une spécialisation plus importante des individus (e.g. modes de captures spécialisés vis à vis des proies), limitant ainsi la compétition entre eux et favorisant la coexistence. Mais une rétroaction positive est également reconnue dans la littérature, la méiofaune stimulant le métabolisme microbien et la remobilisation des nutriments dans le biofilm (Mathieu *et al.*, 2007; Traunspurger, 2000).

Les nématodes, qui représentent les métazoaires largement dominants dans notre étude, sont particulièrement abondants sur *P. australis* et *C. fragifera* (Fig. 7.5c). Mais c'est sur *C. fragifera* que les densités de nématodes les plus importantes sont observées, et ils ressortent par conséquent comme taxon indicateur de cet hôte (analyse des espèces indicatrices). Les nématodes sont des organismes qui peuvent avoir une alimentation variée, certains se nourrissant de périphyton (bactéries, champignons et algues) mais d'autres pouvant également directement se nourrir de macrophytes (par suscion) ou décomposer les particules détritiques (Peters & Traunspurger, 2005). L'architecture de *C. fragifera* et la présence de zones plus abritées à l'insertion des phylloïdes permet peut-être une accumulation plus importante de matières organiques (Fig. 7.2). C'est d'ailleurs sur cette espèce, ainsi que sur *L. major* qui possède lui aussi une architecture complexe comparable, que l'on retrouve les masses organiques surfaciques les plus importantes (Fig. 7.2) et c'est aussi sur *L. major* que la deuxième plus importante densité d'individus de nématodes est retrouvée. Ces résultats suggèrent donc que les zones de refuges proposées par ces macrophytes avec une architecture plus complexe offriraient à la fois une zone abritée pour les plus gros individus de la méiofaune (les autres métazoaires sont aussi significativement associés à *L. major*) mais aussi des ressources nutritives potentiellement plus importantes pour ces organismes principalement décomposeurs (Peters & Traunspurger, 2005).

Bien que les nématodes ne ressortent comme une espèce indicatrice que sur *C. fragifera* (Tableau 7.4), leur abondance relative est aussi particulièrement forte sur *P. australis* (Fig. 7.5) et l'étude de la composition (NMS, Fig. 7.10) tend également à associer les échantillons prélevés sur *P. australis* à la présence de nématodes. Les roseaux, appartenant à la famille

des poacées, ont la particularité (contrairement aux autres espèces de macrophytes étudiées) d'avoir des feuilles avec une gaine qui entoure la tige, et lors de la croissance, la gaine des feuilles basales et immergée a tendance à se décomposer. Les cellules mortes ainsi générées peuvent ainsi constituer une ressource de nourriture importante pour certains décomposeurs tels que les nématodes, et pourraient ainsi expliquer la forte abondance observée sur les tiges de roseaux.

Mais les nématodes ne sont pas seulement des décomposeurs et un certain nombre d'individus de la communauté sont probablement aussi des suceurs, *i.e.* possédant un stylet leur permettant de se nourrir d'algues et de cellules épidermiques en perforant les cellules et en se nourrissant de leur contenu. Traunspurger (1997) remarque d'ailleurs que ces suceurs sont particulièrement abondants sur les zones littorales où les characées sont communes et suggère que ces macrophytes puissent être une importante source de nourriture pour ces nématodes. Bien que nous n'ayons pas identifié les différents groupes fonctionnels de nématodes dans notre étude, la densité plus importante de nématodes sur *C. fragifera* tendent à confirmer les conclusions de Traunspurger (1997) suggérant que ces algues soient une ressource alimentaire importante pour ces individus.

Les characées apparaissent d'ailleurs être particulièrement sensibles aux organismes suceurs, puisque c'est aussi sur cette plante hôte que l'on retrouve une forte abondance et densité de rotifères (taxons indicateurs de cette plante, Tableau 7.4). Or beaucoup de rotifères benthiques sont reconnus comme étant des suceurs se nourrissant du cytoplasme des algues (Ricci & Balsamo, 2000; Wallace *et al.*, 2006). Il apparaît donc vraisemblable que leur plus forte abondance sur *C. fragifera* puisse être liée à sa consommation, cette dernière étant elle-même une algue verte. Cette conclusion reste cependant purement hypothétique puisqu'aucune donnée de la littérature ne mentionne la capacité des rotifères à se nourrir directement de macrophytes, et nous n'avons pas directement observé cette nutrition. Elle reste cependant probable et permettrait d'expliquer la plus grande densité de rotifères sur cette espèce de macrophyte.

Clement *et al.* (1983) indiquent aussi que les rotifères préfèrent s'installer sur des substrats rugueux et évitent les substrats trop lisses. Nos résultats semblent en accord avec ces observations, puisque la plus faible densité de rotifères est observée sur *J. bulbosus*

qui possède vraisemblablement la structure la plus lisse. La taille des cannelures présentes sur *C. fragifera* apparaîtrait donc comme favorable à la fixation des rotifères. Beaucoup d'espèces de rotifères sont également planctoniques, et la forte abondance observée sur *C. fragifera* pourrait aussi être le résultat d'une migration passive de ces taxons en provenance du zooplancton (d'ailleurs *L. major* supporte la seconde plus forte densité). Florin (1975) indique en effet que le zooplancton des lacs aquitains est essentiellement composé de rotifères, de cladocères et de copépodes. En revanche ce captage du zooplancton par les macrophytes ramifiés ne semble pas s'opérer pour les individus plus gros comme les copépodes et les cladocères (la densité et abondance de ces deux taxons n'est pas plus importante sur *L. major* et sur *C. fragifera*), en raison probablement de leurs capacités natatoires plus importantes. L'effet de la complexité de l'architecture est en effet reconnue comme ayant un rôle sur la composition de la communauté de rotifères, les architectures plus complexes tendant à abriter une abondance et une diversité plus importante (Pontin & Shiel, 1995; Duggan, 2001a).

Les tardigrades et les amibes sont significativement associés à *P. australis* car quasiment totalement absent des autres espèces de macrophytes supports. Les tardigrades ont en effet uniquement été observés sur 7 échantillons de *P. australis* et 2 échantillons de *J. bulbosus* et les amibes sur 4 échantillons de *P. australis* et 1 échantillon de *C. fragifera*. La présence de cellules sénescents sur *P. australis* pourrait, comme pour les nématodes, expliquer également la spécificité de ces deux taxons. Les tardigrades sont en effet reconnus comme pouvant se nourrir de détritus (Nelson, 2002), et la présence de ces cellules sénescents est également susceptible d'augmenter l'abondance des bactéries qui constituent une ressource alimentaire extrêmement importante pour les amibes (Weitere *et al.*, 2018).

Influence de la micro-méiofaune sur la flore épiphyte

Plusieurs auteurs ont montré un rôle important de la micro-méiofaune sur la flore épiphyte (Hart, 1985; Rakowski & Cardinale, 2016) mais les études sur ces interactions restent cependant extrêmement rares (Weitere *et al.*, 2018). Dans notre étude, à l'échelle globale (lac et saisons), la composition taxonomique

de la micro-méiofaune, étudiée au travers de la β -diversité n'est pas significativement associée à la β -diversité des microalgues (test de Mantel non significatif). En revanche, la diversité (*i.e.* richesse estimée) est maximale en automne à la fois pour la flore et la faune épiphyte (Fig. 6.8 et 7.9). Mais cette augmentation de la richesse estimée (du printemps à l'automne) ne se traduit pas nécessairement une augmentation de la spécificité du réseau, qui est au contraire maximale au printemps (Fig. 7.11 et 7.12a-b). On peut donc légitimement s'interroger sur les fortes valeurs de spécificité observées pendant la saison printanière. De manière plus générale, les mesures de spécificités semblent être négativement associées à la richesse spécifique : c'est le cas pour la saison printanière mais aussi pour les valeurs observées sur *L. dortmanna* et *J. bulbosus* qui possèdent les plus faibles richesses spécifiques observées (et non estimée). Bien que ces indices aient justement été créés pour être indépendants de la taille du réseau, *i.e.* du nombre d'espèces de la matrice d'interactions (Blüthgen *et al.*, 2006), un biais méthodologique est ici envisageable.

Pourtant, on observe que pour *J. bulbosus* et *L. dortmanna*, la spécificité d'un compartiment biologique tend à être associée à la spécificité de l'autre suggérant que l'augmentation de la diversité des ressources se traduit par une augmentation de la diversité des prédateurs (Fig. 7.12e et f), en accord avec l'abondance relative des différents taxons (Fig. 7.5). En effet, on observe sur *J. bulbosus* une communauté fortement représentée par les organismes sessiles, alors que l'on a observé sur cet hôte une tendance à avoir davantage de diatomées appartenant à la guildes des "high profile", *i.e.* les espèces de haute stature formant la dimension verticale du biofilm (cf. Chapitre 6). Bien que l'on eu précédemment associé la présence des protozoaires sessiles à la faible rugosité offerte par *J. bulbosus*, on peut aussi envisager que le développement de cette forme sessile soit une adaptation à la consommation des espèces de diatomées appartenant à la guildes des "high-profile". Toutefois, les protozoaires sessiles observés sont quasi-uniquement représentés par le genre *Vorticella*, réputé comme bactériophage et phytophage filtreur (autre que diatomées) (Foissner & Berger, 1996), laissant suggérer que les formes sessiles observées sont davantage la conséquence des contraintes physiques liées à la plante hôte et à

la structure du biofilm qu'à une réelle interaction trophique entre les diatomées et les protozoaires sessiles.

À l'image des résultats observés pour *J. bulbosus*, on observe également une plus forte spécificité du réseau, de la micro-méiofaune et des diatomées épiphytes sur *L. dortmanna* (Fig. 7.11 et 7.12e-f). À l'instar du printemps où l'on ne pouvait pas associer une spécificité liée à la richesse spécifique, sur *L. dortmanna* la grande richesse de la ressource (diatomées), des prédateurs et la grande spécificité de chacun d'eux tend à conclure sur une spécialisation de l'ensemble du réseau sur cette espèce. Les communautés de faune et de flore tendent à être plus équitables sur cet hôte suggérant que chaque taxon est plus spécialisé sur la consommation de certaines proies. Des analyses complémentaires, portant notamment sur les traits fonctionnels de la micro-méiofaune permettraient ici de confirmer ces observations.

Conclusions

Cette première étude sur la composition de la micro-méiofaune épiphyte du lac de Lacanau a permis d'identifier que les nématodes et les rotifères représentent les taxons les plus représentatifs de la communauté de la méiofaune, alors que la communauté de la microfaune est principalement représentée par les ciliés et les protozoaires thécamébiens. La composition de la micro-méiofaune varie fortement en fonction des saisons, la méiofaune étant surtout présente pendant les saisons printanières et estivales alors que la microfaune est davantage représentée pendant la saison automnale et hivernale. La compétition et la prédation entre ces deux communautés expliquent probablement cette variation saisonnière, la microfaune étant contrôlée par la méiofaune. La biomasse (estimée par le caractère d'hétérotrophie du biofilm) et la richesse taxonomique sont les plus importantes en automne, correspondant à la période consécutive au pic de biomasse algale. La présence de nourriture et l'abondance de matière organique à cette saison est donc probablement le principal facteur contrôlant ces communautés, suggérant l'influence de processus dit "bottom-up". La dimension spatiale ne semble pas influencer la composition de la micro-méiofaune mais la nature du macrophyte support joue quant à lui un rôle particulièrement important. Notamment, l'architecture de la plante ap-

paraît comme ayant un rôle important sur la quantité et la densité d'individus. Les plantes plus complexes abritent des densités et quantités d'organismes plus importantes mais l'isoétide patrimoniale (*L. dort-manna*) supporte les communautés les plus riches et les plus équitables.

Chapitre 8

Synthèse et fonctionnement global du lac de Lacanau

8.1 Introduction

Les chapitres précédents (Chapitres 4 à 7) ont détaillé maillon par maillon les principaux facteurs permettant d'expliquer les patrons de diversité et de biomasse. Globalement, la biomasse et la diversité de chaque maillon ne varie pas toujours de manière synchronique en fonction des saisons (Fig. 8.1), même si en été la biomasse apparaît être maximale pour le phytoplancton, les diatomées épiphytes et les macrophytes (si on ne considère pas la biomasse de *Phragmites australis* du printemps essentiellement composée de biomasse morte). La richesse taxonomique tend quant à elle à être maximale en été pour le phytoplancton (comme la biomasse) mais est maximale en automne pour la flore et la faune épiphyte (Fig. 8.1b). Nos analyses ont aussi révélé que ces variations sont étroitement liées non seulement aux caractéristiques physiques et chimiques mais aussi biologiques.

Ainsi, dans le lac de Lacanau, la composition des macrophytes semble principalement influencée par les caractéristiques physiques et hydromorphologiques des stations autour du lac (Chapitre 4 et Bertrin *et al.*, 2018). La saisonnalité et les paramètres physico-chimiques ont en revanche un impact plus limité sur ces communautés, ce qui n'est pas le cas pour les communautés phytoplanctoniques qui montrent une forte variation saisonnière en lien étroit avec les conditions physico-chimiques des eaux. Cependant, le phytoplancton de la zone littorale semble également être influencé par des variations physiques plus locales, comme l'ombrage ou le vent. En outre, des associations entre certains groupes

phytoplanctoniques et la présence de certaines espèces de macrophytes ont été observées évoquant la présence de relations interspécifiques potentiellement allélopathiques. De telles relations sont également suggérées par les résultats obtenus sur l'étude de la flore épiphyte. Cette dernière apparaît cependant être principalement influencée par la saison et la composition de l'eau. L'architecture tridimensionnelle des macrophytes semble aussi avoir un effet important sur cette communauté ainsi que sur celle de la micro-méiofaune. La diversité et la biomasse de cette communauté hétérotrophe fluctuent également en fonction des saisons mais les relations existantes avec la flore épiphyte sont probablement fortement responsables de cette variation saisonnière.

Les interactions au sein de l'écosystème lacustre du lac de Lacanau sont donc nombreuses, et les études par maillons, bien qu'apportant des informations importantes sur le fonctionnement de chacun d'eux, ne permettent cependant pas d'avoir une vision globale de l'ensemble de l'écosystème. Il paraît donc important de développer une approche multi-taxonomique permettant non seulement d'expliquer les patrons de diversité des communautés au travers des filtres environnementaux abiotiques, mais aussi de considérer les relations entre les communautés dans l'explication de leurs patrons (Heino, 2013b; Staniczenko *et al.*, 2017). De telles études multitrophiques restent cependant assez rares dans la littérature scientifique alors qu'elles sont indispensables à la bonne compréhension du système et donnent des informations cruciales pour leur gestion (Seibold *et al.*, 2018). C'est l'objectif de ce dernier chapitre qui vise à utiliser les connaissances acquises au cours des précédentes sections pour modéliser le fonction-

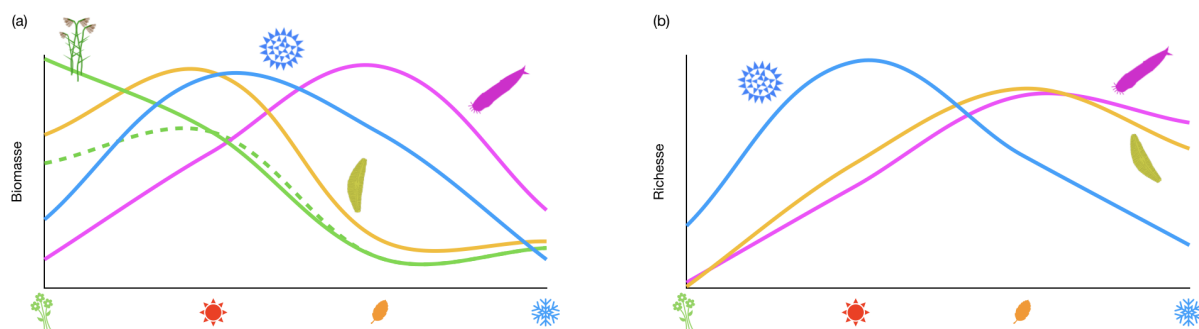


Figure 8.1: Synthèse schématique des variations de la biomasse et de la richesse estimée en fonction des saisons (dans l'ordre printemps, été, automne et hiver) pour les différents maillons biologiques. Les courbes bleue, orange et violette représentent respectivement les variations de biomasse et de richesse du phytoplancton, des diatomées épiphytes et de la micro-méiofaune épiphyte. La courbe verte pleine représente la variation de biomasse en fonction de la saison pour des macrophytes en comptabilisant la biomasse de *Phragmites australis* au printemps (essentiellement biomasse morte) alors que la courbe verte en pointillée représente la variation de biomasse de macrophyte sans les *P. australis* du printemps.

nement des relations biotiques et abiotiques entre les différents maillons biologiques du lac de Lacanau.

L'un des outils apparaissant comme approprié à la modélisation de l'ensemble de ces relations, directes et indirectes, est la modélisation par équations structurales. Cette méthode a déjà été utilisée pour identifier les liens entre différents maillons biologiques ou groupes fonctionnels avec des données empiriques ou expérimentales (Whalen *et al.*, 2013; MacDougall *et al.*, 2018), mais les exemples restent cependant extrêmement rares. La modélisation par équation structurale est une analyse statistique appartenant à la famille des statistiques bayésiennes. Ainsi, elle suppose en amont la construction d'un modèle dit *a priori* qui sera ensuite testé avec les données empiriques récoltées. Cette modélisation a de plus l'avantage de pouvoir tester les effets directs et indirects tout en intégrant la multicollinéarité entre les données (Grace & Pugesek, 1997; McCune & Grace, 2002; Harrison *et al.*, 2006).

8.2 Matériels et Méthodes

8.2.1 Construction du modèle *a priori*

Pour modéliser les relations entre les différents maillons biologiques et les caractéristiques environnementales dans le lac de Lacanau nous avons, comme

mentionné précédemment, utilisé la modélisation par équation structurale (SEM). Nous avons ainsi réalisé deux modèles, l'un centré sur la diversité et l'autre sur la biomasse. Pour ces deux modèles nous sommes partis d'un modèle *a priori* identique (Fig. 8.2).

L'ensemble des relations modélisées est issu des résultats des précédents chapitres et la justification de ces relations est développée dans le tableau 8.1. Brièvement nous avons supposé que :

- la composition et la biomasse des macrophytes étaient dépendantes des caractéristiques physiques des stations (pente et variation de température) et de la physico-chimie ;
- la diversité et la biomasse du phytoplancton étaient dépendantes de la physico-chimie de l'eau, des caractéristiques physiques des stations et de la composition/biomasse de macrophytes et interagissaient avec la diversité et la biomasse de la flore épiphyte ;
- la diversité et la biomasse de la flore épiphyte étaient dépendantes de la physico-chimie de l'eau, des caractéristiques physiques des stations et de la composition/biomasse de macrophytes, la surface foliaire échantillonnée et interagissaient avec la diversité et la biomasse de la micro-méiofaune et du phytoplancton ;
- la diversité et la biomasse de la micro-méiofaune

épiphyte étaient dépendantes de la physico-chimie de l'eau, de la composition/biomasse de macrophytes, de la surface foliaire échantillonnée et interagissaient avec la diversité et la biomasse de la flore épiphyte.

8.2.2 Variables utilisées pour la modélisation

Nous avons utilisé les scores des axes 1 et 2 de l'analyse en composante principale (Fig. 3.2) comme variables représentant la variation de la physico-chimie de l'eau. Ces deux variables, de part leur composantes, sont fortement représentatives de l'effet saison. Comme les analyses chimiques ont été réalisées en fonction des zones de profondeur pour chaque station et chaque saison, nous avons utilisé la médiane des valeurs obtenues pour chaque station x saison, soit un total de 24 valeurs). Nous avons choisi, comme variables représentatives des caractéristiques physiques des stations ($N=6$) de ne conserver que la pente des berges et la variation de température (variance de la température mesurée sur une période de 7 à 15 jours, cf. Ch. 2), ces deux variables étant assez peu corrélées entre elles ($r_{pearson} = 0.4, p = 0.053$) et représentatives des autres variables hydrodynamiques tel que l'indice de Keddy (la variation de température est significativement expliqué par l'indice de Keddy et la pente, modèle linéaire $R_{aj}^2 = 0,28, p\text{-val} = 0,01$).

La diversité de la communauté de macrophytes a été intégrée via l'étude de sa composition, permettant ainsi de représenter un contexte d'"habitat" pour les autres taxons étudiés. Ainsi les scores des différents quadrats représentés sur les 3 premiers axes de la NMS (Fig. 4.2) ont été utilisés, en calculant pour chaque relevé station x saison la moyenne des scores des différents quadrats concernés. Pour le modèle de biomasse, la somme des biomasses estimées des principales espèces de macrophytes (*Chara fragifera*, *Juncus bulbosus*, *Littorella uniflora*, *Lobelia dortmanna*, *Nitella spp*, *Phragmites australis* et *Schoenoplectus pungens*, cf Chapitre 4) par station x saison a été utilisée comme biomasse

totale de macrophyte. Pour la composition comme pour la biomasse, le nombre de valeurs différentes pour les macrophytes est de 24 (6 stations x 4 saisons).

La diversité de la communauté phytoplanctonique a été modélisée par sa richesse spécifique et la biomasse en utilisant les valeurs de concentration en chlorophylle-*a* totale mesurée avec la fluoroprobe (cf. chapitre 5). Les espèces ont été identifiées à l'échelle de la station et de la saison ($N=24$), mais les valeurs de chlorophylle-*a* ont été mesurées à l'échelle du quadrat ($N=288$). Les moyennes des valeurs par station x saison ont alors été calculées ($N=24$) pour l'intégration dans les modèles.

La diversité de la flore et de la micro-méiofaune épiphyte ont été modélisées par leur richesse spécifique. Il n'a pas été possible d'utiliser dans ces modèles la richesse spécifique estimée à partir des courbes d'accumulation d'espèces (voir chapitres 6 et 7) car le nombre de valeurs aurait été insuffisant pour faire un tel modèle. Par conséquent nous avons utilisé la richesse spécifique brute pour chaque échantillon station x saison x macrophyte. Le nombre d'observations ainsi utilisé dans le modèle global de diversité est donc de 87 (les variables précédentes ayant été dupliquées en conséquence). Afin de prendre en compte le biais d'échantillonnage lié à la variation de surface foliaire échantillonnée (plus la surface échantillonnée est grande plus la richesse est importante, Arrhenius, 1921), cette dernière a directement été intégrée dans le modèle comme variable explicative, en utilisant, pour le modèle de diversité, la somme des surfaces foliaires des différents individus de macrophytes échantillonnés.

Pour le modèle de biomasse, nous avons utilisé pour l'estimation de la biomasse de la flore et de la micro-méiofaune épiphyte l'ensemble des mesures réalisées sur tous les individus de macrophytes prélevés, portant le nombre de valeurs à 293 (les variables précédentes ayant été dupliquées en conséquence). La biomasse de la flore épiphyte a été estimée par la concentration en chlorophylle-*a* totale mesurée avec le Phytopam© (Heinz Walz GmbH, Allemagne, cf. chapitre 6), et divisée par la surface foliaire échantillonnée puis transformée en logarithme. La biomasse de la micro-méiofaune épiphyte a été estimée en prenant les résidus de la régression entre la quantité de matière organique (par unité de surface et transformée en log) et la con-

Tableau 8.1: Hypothèses *a priori* pour la modélisation par équation structurale.

Variable dépendante	Variable explicative	Justification	Lien sur la Fig. 8.2
Macrophytes	Facteurs physiques	Nous avons clairement démontré dans le chapitre 4 et le tableau 4.2 que la diversité et la biomasse des macrophytes étaient fortement dépendante de l'hydromorphologie des berges tels que la pente et de la variation de température associée.	M1
	Physico-chimie	Même si elles ont un impact plus faible que les variables physiques, nous avons également trouvé dans le tableau 4.2 que les variables physico-chimiques avaient une influence significative sur la diversité et surtout sur la biomasse des macrophytes.	M2
Phytoplancton	Facteurs physiques	Nous avons trouvé que les concentrations de quelques groupes algaux étaient associées à des variations de la pente des berges et de la température (Tableau 5.2) et plus généralement nous avons aussi observé une distribution spatiale hétérogène des indices de biomasse et de diversité du phytoplancton.	P1
	Physico-chimie	Les résultats du chapitre 5 ont clairement montré un rôle important des conditions physico-chimiques du milieu sur les biomasses algales et la diversité du phytoplancton.	P2
	Macrophytes	Bien que nous n'ayons pas retrouvé de relations directes entre la composition en macrophyte et la biomasse et la diversité du phytoplancton, des associations entre certaines espèces de macrophytes et certains groupes algaux ont cependant été mises en évidence (Fig. 5.7).	P3
	Diatomées	Dans le chapitre 6 nous avons étudié les interactions entre la communauté épiphyte et planctonique et observé une interaction et des échanges entre ces deux communautés.	DP
Diatomées	Facteurs physiques	Les résultats du chapitre 6 ont montré que la biomasse de diatomées était significativement (mais faiblement) associée à la variation de température et à la pente des berges de la station (Tableau 6.2).	D1
	Physico-chimie	Nous avons observé de très fortes relations entre la biomasse et la diversité de la flore épiphyte et les variables physico-chimiques (Tableau 6.2).	D2
	Macrophytes	Dans le chapitre 6 nous avons conclu sur l'importance des macrophytes et en particulier de l'architecture de ces derniers sur la composition de la flore épiphyte. En outre, et puisqu'étant le support de cette flore, les macrophytes représentent leur habitat. Inclure leur biomasse et leur composition permet de tester l'influence du pool d'espèce sur la communauté de diatomées.	D3
	Phytoplancton	Cf. commentaire sur le phytoplancton.	DP

Tableau 8.1 (suite)

Variable dépendante	Variable explicative	Justification	Lien sur la Fig. 8.2
Diatomées	Surface foliaire	La relation avec la surface des plantes échantillonnées est très forte dans notre jeu de données. Bien que les données de la biomasse utilisées aient pris en compte cette relation, ce n'est pas le cas pour l'étude de la richesse spécifique (les valeurs brutes ont ici été utilisées afin d'avoir un nombre de valeur suffisant). La relation prise en compte dans les modèles à donc pour objectif de prendre en compte ce biais méthodologique.	D5
	Micro-méiofaune	Nous avons dans les modèles pris en compte une covariation entre la diversité et la biomasse de la flore et de la micro-méiofaune épiphyte car les résultats précédents ne nous ont pas permis de conclure sur le sens de cette relation. En effet, la composition de la flore modifie vraisemblablement celle de la faune en faisant varier la ressource disponible, mais la micro-méiofaune de part son action de prédation joue aussi un rôle de régulation sur la communauté floristique et favorise sa diversité.	DM
Micro-méiofaune	Physico-chimie	Nous avons observé dans le chapitre 7 de fortes relations entre les paramètres physico-chimiques et les variables de diversité et de biomasse de la micro-méiofaune.	F1
	Macrophytes	Quelques relations significatives ont été observés entre la composition en macrophytes et la biomasse de micro-méiofaune (Tableau 7.1). En outre, la nature des macrophytes est apparu comme ayant une influence importante sur la diversité et la biomasse de la faune épiphyte (Fig.7.5, 7.7, 7.9).	F2
	Surface foliaire	Cf. commentaire sur les diatomées.	F3
	Diatomées	Cf. commentaire sur les diatomées.	DM

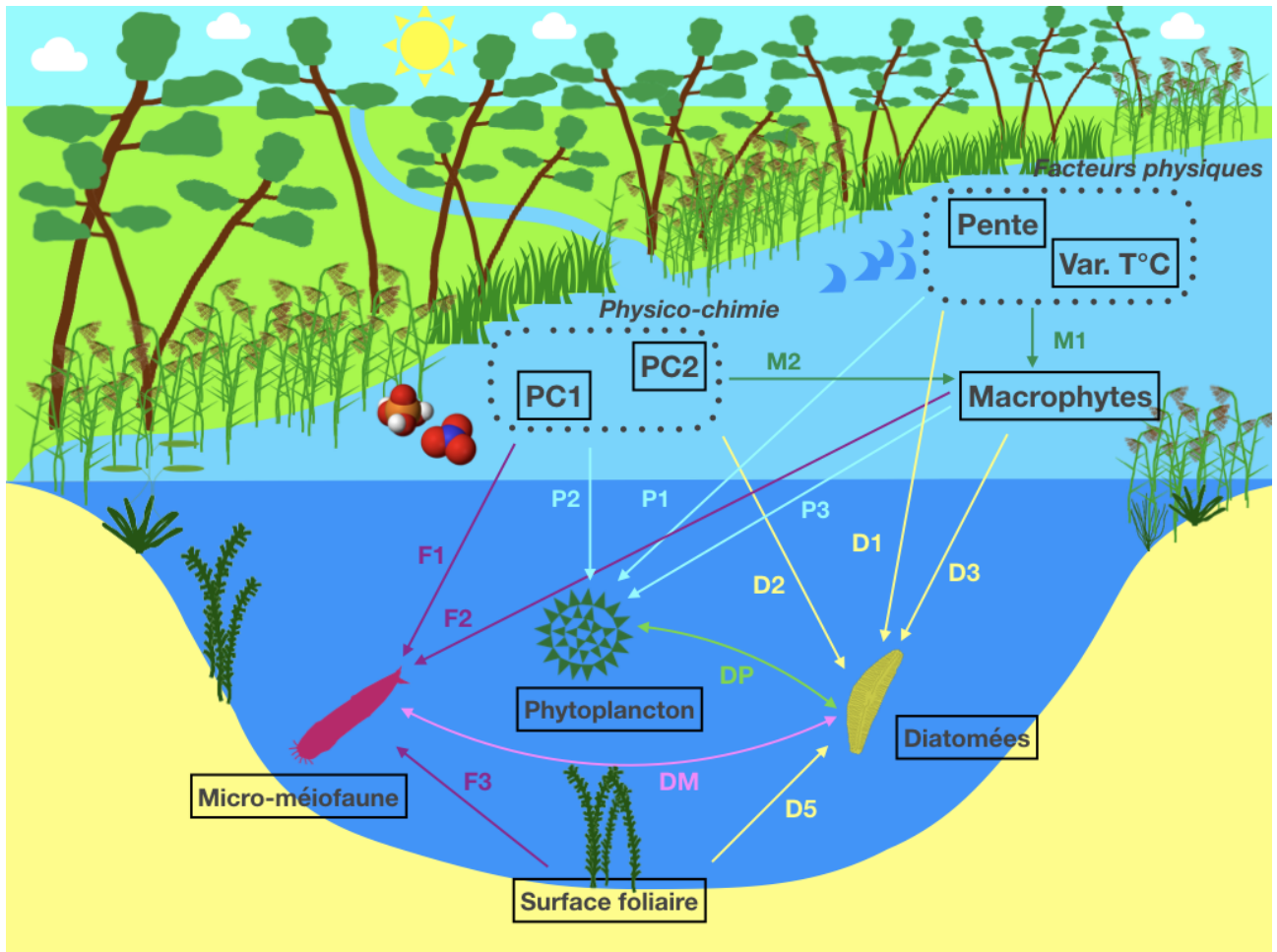


Figure 8.2: Modèle d'équation structurale *a priori* pour l'estimation de la richesse et de la biomasse du phytoplancton et de la flore et de la micro-méiofaune épiphyte. PC1 et PC2 représentent les coordonnées des échantillons sur l'axe 1 et 2 de l'ACP réalisées sur les paramètres physico-chimiques (Fig. 3.2). Var.T°C représente la variation (variance) de température mesurée sur la station sur une période de 7-15 jours.

centration en chlorophylle-*a* (également par unité de surface et transformée en log)(Fig. 7.3). Notons ici que la biomasse de la micro-méiofaune épiphyte ne représente donc pas la biomasse absolue de la micro-méiofaune mais sa biomasse relative à celle des autotrophes dans le biofilm. La surface foliaire a également été intégrée comme variable explicative ($N=293$).

8.2.3 Modélisation et validation des modèles

En raison de la variabilité du nombre de variables (24 et 87 pour le modèle de richesse et 24 et 293 pour le modèle de biomasse) et afin de tenir compte de la duplication artificielle de certaines valeurs, nous avons utilisé des modèles d'équations structurales par "piecewise" (Lefcheck, 2016). Alors que classiquement la modélisation par équation structurale ne considère que des modèles linéaires, les modèles d'équations structurales par "piecewise" permettent de prendre en compte non seulement des modèles avec des distributions non gaussiennes mais aussi des modèles mixtes avec un effet aléatoire. Ainsi, les variables de réponse se rapportant à la composition et la biomasse de macrophytes ainsi que celles décrivant la richesse et la biomasse du phytoplancton (*i.e.* les variables dont les valeurs ont été dupliquées pour chaque station) ont été modélisées par des modèles linéaires mixtes avec la station et la saison comme effet aléatoire. Toutes les autres variables de réponse (richesse/biomasse de la flore et de la micro-méiofaune épiphyte) ont été modélisées par des modèles linéaires.

La validité des modèles a été estimée par le test C-de Fisher qui vérifie si le modèle calculé varie significativement du modèle *a priori*. En conséquence, plus la *p-value* est proche de 1 et meilleur est le modèle. Les modèles ont été réalisés avec les bibliothèques "lavaan" (Rosseel, 2012), "piecewiseSEM" (Lefcheck, 2016) et "lmerTest" (Kuznetsova *et al.*, 2017) dans R (Team, 2016).

8.3 Résultats

Le modèle sur la diversité et celui sur la biomasse ne sont pas significativement différents des modèles *a priori*, indiquant que les données sont bien expliquées par ces modèles (*Fisher's C* =14,56 et *p*-

val = 0,56, Fig. 8.3 pour le modèle sur la richesse et *Fisher's C* =5,14 et *p*-val = 0,53, Fig. 8.4 pour le modèle sur la biomasse).

La composition et la biomasse des macrophytes sont plutôt bien expliquées par les modèles à l'exception de l'axe 3 de la NMS ($R^2 = 0,03$) qui n'est significativement expliqué par aucune variable environnementale. La variable expliquant le mieux la composition et la biomasse des macrophytes est la pente des berges de la station (coefficients standardisés de 0,42, 0,41 et 0,34 pour l'axe 1 et 2 de la NMS et la biomasse respectivement). L'influence de la physico-chimie de l'eau sur la composition des macrophytes apparaît beaucoup plus limitée et n'explique significativement que la biomasse (coefficients de -0,18 et -0,25 pour les axes 1 et 2 de l'ACP respectivement, Fig. 8.4).

La richesse phytoplanctonique est particulièrement bien expliquée ($R^2 = 0,53$, Fig. 8.3) mais le modèle sur la biomasse explique plus faiblement la biomasse du phytoplancton ($R^2 = 0,12$, Fig. 8.4). La richesse phytoplanctonique apparaît non seulement être fortement influencée par la physico-chimie (coefficients standardisés de 0,40 et -0,49 pour les axes 1 et 2 de l'ACP respectivement), mais encore plus par les caractéristiques physiques (coefficients standardisés de 0,92 et 0,73 pour la pente des berges et la variation de température). La biomasse phytoplanctonique est seulement significativement expliquée par l'axe 1 de l'ACP (0,29) et la variation de température (0,19). La composition et la biomasse de macrophytes expliquent aussi significativement la richesse et la biomasse de phytoplancton puisque la richesse est fortement et négativement corrélée à l'axe 3 de la NMS (-0,61) alors que la biomasse est négativement et plus faiblement corrélée à la biomasse de macrophyte (-0,15).

La richesse spécifique et la biomasse de la flore épiphyte sont aussi très bien expliquées dans les modèles ($R^2 = 0,34$ pour le modèle de richesse et $R^2 = 0,54$ pour le modèle de biomasse, Fig. 8.3 et 8.4). La richesse de la flore épiphyte est fortement (et positivement) expliquée par l'axe 1 de l'ACP (coefficient standardisé de 0,48) alors que la biomasse n'est pas significativement corrélée à l'axe 1 mais à l'axe 2 de l'ACP (-0,43). La richesse et la biomasse sont aussi significativement associées à la richesse et la biomasse de la micro-méiofaune épiphyte (respectivement) mais aucune relation significative n'a été ob-

servée avec la richesse et la biomasse du phytoplancton. La richesse/biomasse des diatomées épiphytes est aussi fortement et positivement dépendante de la surface foliaire échantillonnée. La richesse en diatomées n'est significativement corrélée à aucune variable physique alors que la biomasse algale est positivement corrélée à la pente des berges et à la variation de température (coefficients standardisés de 0,26 et 0,15 respectivement).

La richesse et la biomasse de la micro-méiofaune apparaissent fortement influencées par la physico-chimie de l'eau et en particulier l'axe 1 de l'ACP reflétant le gradient printemps - automne (coefficients standardisés de 0,37 et 0,42 respectivement). La richesse de la micro-méiofaune est aussi fortement et positivement dépendante de la surface foliaire échantillonnée (coefficient standardisé de 0,57) alors que la biomasse (*i.e.* la part d'hétérotrophes par rapport aux autotrophes) est négativement corrélée à la surface foliaire (coefficient standardisé de -0,12), indiquant que plus la surface foliaire échantillonnée est importante et plus la richesse de la micro-méiofaune est importante, et moins la part d'hétérotrophe est grande par rapport aux autotrophes. La richesse et la biomasse d'hétérotrophes ne sont en revanche corrélées à aucune variable physique ni à la composition/biomasse des macrophytes.

8.4 Discussion

Ce dernier chapitre nous a permis de synthétiser l'ensemble des résultats présentés dans les chapitres précédents, et d'obtenir des modèles globaux du fonctionnement de l'écosystème du lac de Lacanau. L'ensemble des relations observées (liens entre les paramètres et les groupes taxonomiques) et leurs signes sont conformes aux résultats observés dans les précédents chapitres et/ou permettent de mettre en évidence des relations non-observées précédemment. Les deux modèles s'ajustent extrêmement bien à nos données (p-value de 0,56 et 0,53) et les variables de réponse affichent des coefficients R^2 très satisfaisants. L'intérêt de ces modèles est surtout qu'il nous permettent de tester directement l'influence relative des différents paramètres physiques, chimiques

et biologiques sur les principaux groupes taxonomiques étudiés et de proposer un fonctionnement global pouvant même être utilisé en prédictif.

L'influence relative des paramètres environnementaux

La physico-chimie Les paramètres physico-chimiques expliquent de manière relativement similaires (coefficients standardisés autour de 0,4), la communauté phytoplanctonique et celles de micro-méiofaune et de la flore épiphyte, mais expliquent beaucoup plus faiblement (et seulement la biomasse) la communauté de macrophytes. Ces résultats semblent en accord avec ceux de Sand-Jensen & Borum (1991) qui expliquaient cette relation par le fait que contrairement au phytoplancton, les macrophytes sont aussi capables (pour la plupart d'entre eux) de puiser leurs ressources non seulement dans la colonne d'eau, mais aussi dans le sédiment, ce qui les rend beaucoup moins dépendants de la trophie de l'eau. Dans notre étude, la faible influence des conditions physico-chimiques sur les communautés de macrophytes s'explique aussi vraisemblablement par la méthodologie utilisée. En effet, étant donné que cette étude se concentre sur un seul lac, dont les paramètres physico-chimiques sont relativement stables quelle que soit la position géographique autour du lac mais varient essentiellement en fonction des saisons, et sachant que les macrophytes étudiés sont pour la plus grande majorité d'entre eux des espèces pérennes, il semble assez logique de ne pas observer un effet important de la physico-chimie sur cette communauté.

Sand-Jensen & Borum (1991) décrivaient également une importance plus forte des paramètres physico-chimiques et en particulier des nutriments sur la communauté planctonique par rapport à la communauté benthique. Nos résultats ne semblent en revanche pas confirmer cette tendance mais il faut noter que dans notre étude il est difficile de déconvoluer la part relative des paramètres physico-chimiques de ceux intrinsèquement liés à la saison. Dans notre étude, les axes de l'ACP traduisent des variations physico-chimiques mais aussi clairement des gradients saisonniers. Par exemple, les relations entre les axes de l'ACP et la diversité et la biomasse du phytoplancton et celles des organismes épiphytes peuvent tout aussi bien représenter des variations

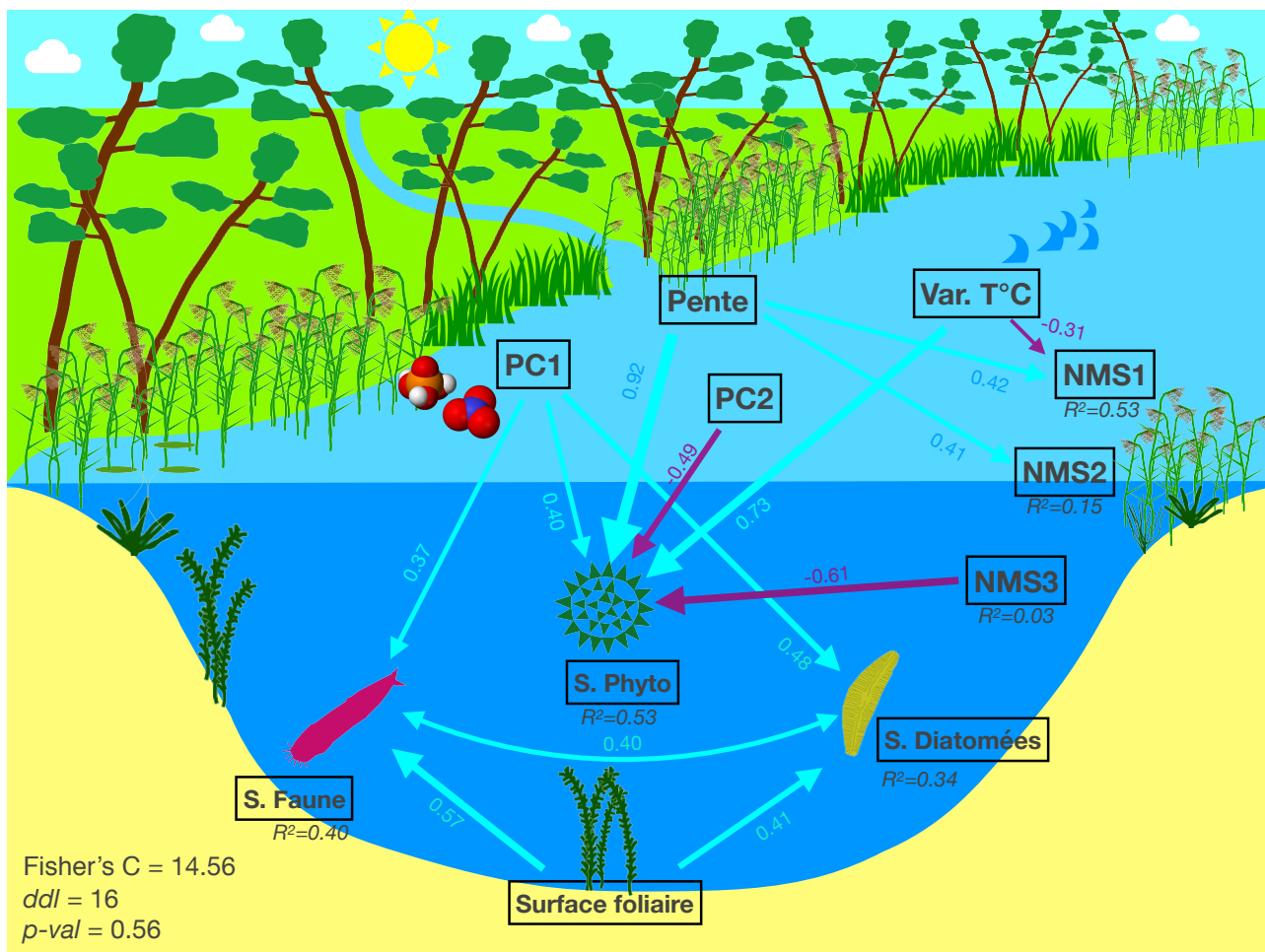


Figure 8.3: Résultat de la modélisation par équation structurale pour la diversité. La taille des flèches est proportionnelle à leur influence. Les flèches violettes indiquent des relations négatives et les flèches bleues des relations positives. Seules les relations significatives ($\alpha = 0.05$) sont affichées et les chiffres représentent les coefficients standardisés des régressions. S. indique la richesse spécifique, PC1 et PC2 représentent les coordonnées des échantillons sur l'axe 1 et 2 de l'ACP réalisée sur les paramètres physico-chimiques (Fig. 3.2), Var.T°C représente la variation de température mesurée sur la station sur une période de 7-15 jours et NMS1-3 représentent les coordonnées moyennes des échantillons par station x saison sur les 3 premiers axes de la NMS réalisée sur la matrice de communauté des macrophytes.

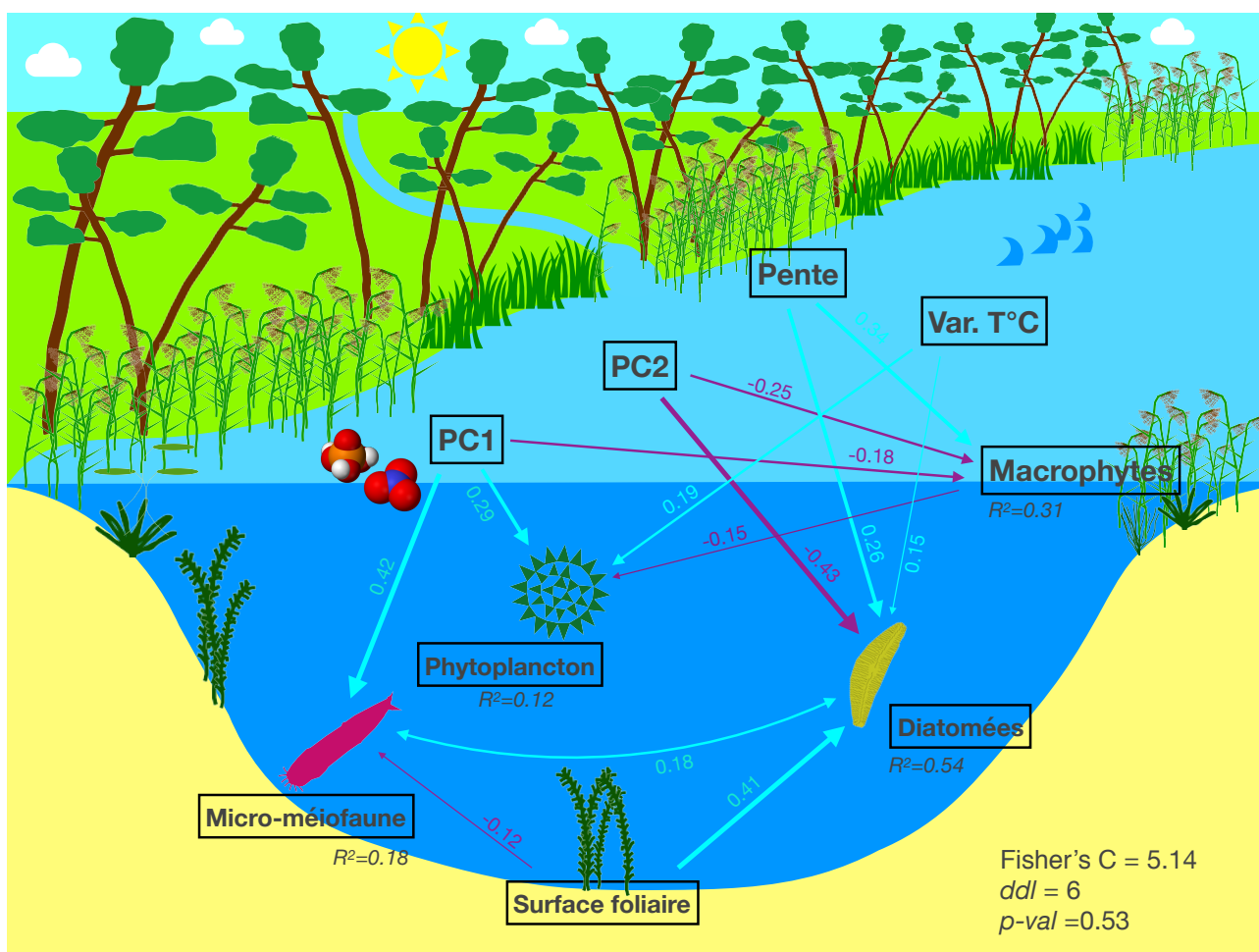


Figure 8.4: Résultat de la modélisation par équation structurale pour la biomasse. La taille des flèches est proportionnelle à leur influence. Les flèches violettes indiquent des relations négatives et les flèches bleues des relations positives. Seules les relations significatives ($\alpha = 0.05$) sont affichées et les chiffres représentent les coefficients standardisés des régressions. PC1 et PC2 représentent les coordonnées des échantillons sur l'axe 1 et 2 de l'ACP réalisée sur les paramètres physico-chimiques (Fig. 3.2), Var.T°C représente la variation de température mesurée sur la station sur une période de 7-15 jours.

dans la succession temporelle des communautés, les mécanismes en jeu n'étant pas directement dépendants des conditions du milieu ou de la quantité de nutriments.

Ainsi, puisque l'axe 1 de l'ACP correspond à un gradient printemps-automne, il est (en accord avec les résultats des chapitres précédents) positivement corrélé à la richesse du phytoplancton et celle de la flore et de la micro-méiofaune épiphyte, indiquant une richesse plus importante en automne par rapport au printemps pour ces communautés. La biomasse du phytoplancton et la part d'hétérotrophes sont également dépendants de ce gradient printemps-automne ce qui n'est pas le cas de la biomasse des algues épiphytes, soulignant une nouvelle fois des réponses différentes de la biomasse et de la diversité pour cette communauté (cf. Chapitre 6). De manière similaire, la richesse phytoplanctonique et la biomasse ne répondent pas de manière identique au gradient été-hiver représenté par l'axe 2 de l'ACP. Alors qu'une richesse spécifique plus importante est retrouvée en été (relation négative entre la richesse et l'axe 2) la biomasse n'apparaît pas être significativement associée à ce gradient. La composition et la biomasse des macrophytes répondent elles aussi différemment aux paramètres physico-chimiques et seule la micro-méiofaune affiche une réponse synchrone de sa diversité et de sa biomasse (réponse positive au gradient printemps-automne). Ces résultats indiquent que les mécanismes responsables des gradients de diversité sont généralement différents de ceux responsables des gradients de biomasse.

Les facteurs physiques Alors que l'influence des paramètres physico-chimiques sur les macrophytes reste relativement faible, ces derniers se révèlent être extrêmement dépendants des paramètres physiques comme la pente des berges ou la variation de température (Fig. 8.3 et 8.4). Ces résultats confirment ceux du chapitre 4 et sont totalement en accord avec ceux de Bertrin (2018) qui soulignait l'importance des paramètres hydrodynamiques et hydromorphologiques sur les communautés de macrophytes du lac de Lacanau.

La biomasse de macrophyte est positivement associée à la pente, traduisant une biomasse plus forte sur les zones plus pentues. Cette relation s'explique probablement par une hauteur d'eau plus importante sur les zones les plus pentues, et par le fait que

la biomasse immergée de *Phragmites australis*, qui représente une part importante de la biomasse totale, est positivement corrélée à la hauteur d'eau en raison de ses traits d'histoire de vie (e.g. espèce héliophyte) et du mode de calcul de la biomasse (eqn. 4.3). Parallèlement, la pente explique extrêmement bien la composition taxonomique des macrophytes, les pentes fortes étant associées aux stations des rives ouest représentées par *P. australis* et *Iris pseudacorus* alors que les faibles pentes, représentatives des rives est, sont associées à la présence de *Juncus bulbosus* (axe 1 de la NMS). Mais la pente explique aussi fortement l'axe 2 de la NMS et le modèle associe fortement les faibles pentes avec la présence des riches communautés à isoétides. La variation de température n'explique significativement que l'axe 1 de la NMS et traduit vraisemblablement le fait que les fortes variations de température de l'eau sont retrouvées sur les stations situées à l'est, i.e. celles possédant la plus forte exposition au vent.

De manière plus surprenante, les paramètres physiques expliquent également très fortement la richesse spécifique du phytoplancton (coefficients standardisés de 0,92 et 0,73 pour la pente et la variation de température respectivement, Fig. 8.3). Ces résultats sont d'autant plus surprenants qu'aucune relation significative n'avait été observée avec ces variables dans le chapitre 5 (mais une relation significative avait été observée avec la variation journalière de température). La variation de température peut être envisagée comme un proxy de l'exposition au vent et de la remise en suspension. Nous avons conclu dans le chapitre 5 que l'augmentation de la biomasse sur les sites les plus exposés était vraisemblablement due à la remise en suspension des espèces les plus grosses qui, dans les zones les plus calmes, ont tendance à sédimenter sur le fond. Les résultats des modèles, affichant des relations positives avec la richesse et la biomasse tendent à confirmer cette conclusion. En outre, les fortes variations de température peuvent permettre : i) la création de nouvelles niches écologiques permettant à de nouvelles espèces de s'installer ; ii) de perturber suffisamment le milieu pour limiter la compétition entre les espèces et favoriser la coexistence. Dans ces deux cas, la diversité et la biomasse seraient positivement influencées par les variations de température, ce que nous observons dans nos modèles. Mais cette forte association entre la diversité/biomasse du phytoplancton et

la variation de température est probablement liée à la forte richesse/biomasse de la station 144 qui possède la plus grande variation de température mais qui est aussi la station localisée au niveau du principal tributaire en provenance du lac d'Hourtin. On ne peut donc pas exclure un possible effet du pool régional d'espèce, *i.e.* de l'apport de nouveaux individus/taxons, en provenance de ce lac (cf. Chapitre 5). Des analyses complémentaires seraient nécessaires afin de pouvoir réellement tester si la variation de température est la réelle cause de la variation de diversité/biomasse du phytoplancton ou si elle ne représente que le proxy d'une autre causalité.

La pente de la station influence également très fortement la richesse spécifique du phytoplancton ce qui n'est pas le cas pour la biomasse. Cette relation est vraisemblablement liée aux stations 7 et 96 qui possèdent la pente la plus forte, les plus faibles valeurs de biomasse algale mais une richesse spécifique relativement importante (Fig. 5.4). Aucune relation n'avait été observée avec la pente dans le chapitre 5 mais une relation forte avait été observée entre la richesse et la température moyenne de l'eau. Or les stations 7 et 96 sont les stations les plus ombragées et qui possèdent la température moyenne la plus faible pour chaque saison (Fig. 3.4). La forte relation avec la richesse indique vraisemblablement que la richesse phytoplanctonique tend à être favorisée par de plus faibles températures, ce qui n'est pas le cas de la biomasse. La biomasse répond en revanche très positivement à l'augmentation de la température de l'eau (Tableau 5.2 et modèles SEM non montrés) indiquant un fort développement des espèces les plus réactives (comme les algues vertes, cf. Fig. 5.2), qui augmentent alors fortement leur biomasse au dépend des autres espèces de la communauté, diminuant ainsi la richesse spécifique observée. La relation entre l'augmentation de la biomasse et la température peut soit être indirecte et liée à une augmentation de l'activité photosynthétique en raison d'un ensoleillement plus important, soit directe en favorisant l'activité métabolique (Yvon-Durocher & Allen 2012; Striebel *et al.* 2016, cf. chapitre 5).

La forte relation entre la pente et la richesse spécifique du phytoplancton pourrait également être liée au fait que quand la pente est plus forte, le volume d'eau et donc l'habitat disponible pour le phytoplancton est plus important. En raison de la relation aire-espèce (Arrhenius, 1921), plus l'habitat

est grand et plus le nombre d'espèce augmente et donc plus la taille du pool régional d'espèce à proximité de la station échantillonnée augmente. Cette augmentation du pool régional d'espèce à proximité pourrait expliquer la relation positive entre richesse et pente alors que cette relation n'existe pas avec la biomasse. Des analyses supplémentaires seraient nécessaires pour déconvoluer l'importance de la température et celle du pool régional d'espèce sur la communauté phytoplanctonique.

Les facteurs physiques n'influencent pas la diversité de la flore épiphyte mais sont significativement corrélés à leur biomasse (pente et variation de température, Fig. 8.4). À l'image de la relation positive entre la biomasse phytoplanctonique et la variation de température, la relation positive entre la variation de température et la biomasse de la flore épiphyte peut être liée aux mêmes processus : création de nouveaux habitats et perturbations suffisantes pour limiter la compétition exclusive. La relation positive entre la pente (forte pente sur les stations 7 et 96) et la biomasse de diatomées peut quant à elle être le résultat de plusieurs processus décrits dans le chapitre 6 : compétition avec le phytoplancton (dont la biomasse est plus faible sur ces stations), plus faible impact des vagues (stations relativement protégées) et présence de *L. major* qui génère une disponibilité d'habitats bien plus importante que les autres espèces de macrophytes en raison de sa complexité structurelle.

L'influence relative des relations biotiques

La composition et la biomasse des macrophytes sur la station influencent assez peu les autres communautés biologiques étudiées. Seule la richesse et la biomasse du phytoplancton apparaissent être fortement et négativement corrélées à l'axe 3 de la NMS et à la biomasse de macrophytes respectivement (Fig. 8.3 et 8.4). L'axe 3 de la NMS représente un gradient de végétation des zones littorales, caractérisées par des espèces comme *Schoenus nigricans*, *Eleocharis multicaulis*, *Juncus sp.*, vers les zones les plus profondes, caractérisées par *Lagarosiphon major*, *Egeria densa*, *Chara fragifera* et *Nitella spp.* Cette corrélation indique donc que la richesse du phytoplancton est plus forte en présence des espèces héliophytes du bord qu'en présence des espèces hydrophytes des

zones plus profondes. Ces résultats tendent à confirmer les résultats obtenus sur la biomasse dans le chapitre 5 où l'on avait observé une augmentation significative de biomasse, et en particulier de diatomées, en présence de l'hélophyte *E. multicaulis* alors que la biomasse du phytoplancton (algues vertes, cyanobactéries et totale) était significativement plus faible en présence des hydrophytes *Chara fragifera*, *Littorella uniflora* et *Lobelia dortamanna* (Fig. 5.7). La relation négative entre i) la richesse du phytoplancton et l'axe 3 de la NMS et ii) entre la biomasse de phytoplancton et celles des macrophytes, suggèrent l'existence de phénomènes de compétition pour les nutriments/lumière entre ces deux communautés, en accord avec la littérature (van Donk & van de Bund, 2002; Vanderstukken *et al.*, 2011). Ces processus de compétition seraient donc plus importants avec les espèces hydrophytes (qui ne vivent que dans l'eau) qu'avec les espèces hélophytes (parties aériennes en dehors de l'eau). Aussi, on retrouve parmi les hydrophytes présents dans les valeurs positives de l'axe 3 les deux espèces de characées, taxons reconnus comme étant potentiellement émetteurs de substances allélopathiques et donc susceptibles de limiter la compétition en éliminant le phytoplancton (Gross, 2003).

Aucune interaction significative n'a été mise en évidence dans nos modèles entre les diatomées épiphytes et le phytoplancton. Bien que des échanges de taxons entre les deux communautés existent probablement (cf. chapitre 6), leur importance apparaît être relativement limitée par rapport aux autres variables explicatives. En revanche, dans les deux modèles, la richesse et la biomasse de la flore épiphyte apparaissent être significativement corrélées à celles de la faune épiphyte en accord avec les résultats du chapitre 7. Nos modèles ne permettent cependant pas de tester si il s'agit d'un effet "top-down" (la faune contrôle la flore) ou "bottom-up" (la flore contrôle la faune) puisque nous ne pouvions pas définir le sens dans le modèle *a priori*. Des modèles supplémentaires prenant en compte soit une relation "top-down" soit une relation "bottom-up" ont été testés et donnent des résultats quasi identiques ne permettant pas de définir les processus contrôlant ces communautés. Il est d'ailleurs fortement probable que les deux mécanismes oeuvrent en synergie pour réguler les communautés de la micro-méiofaune et de la flore épiphyte (mais voir ci-dessous).

Nos modèles montrent également une forte relation positive entre la surface foliaire et la richesse de la micro-méiofaune et de la flore épiphyte ce qui apparaît extrêmement logique en raison de la relation aire-espèce (Arrhenius, 1921) : plus la surface échantillonnée est grande et plus la richesse est importante. Donc, plus la surface foliaire de macrophyte est importante, plus il y a d'habitats disponibles et/ou de surface de colonisation pour les communautés épiphytes permettant d'augmenter leur richesse. Cette corrélation positive indique aussi que dans notre étude les communautés épiphytes n'apparaissent pas être saturées par l'habitat.

La relation entre la surface foliaire et la biomasse de diatomées est en revanche beaucoup moins triviale, étant donnée que la biomasse de la flore épiphyte est déjà rapporté à la surface échantillonnée ($\mu g.l^{-1}.cm^{-2}$). Autrement dit cette relation suggère que plus la surface échantillonnée est grande et plus la densité d'organismes autotrophes est grande, et à l'inverse, plus la densité d'organismes hétérotrophes est faible (relation négative avec la part relative d'hétérotrophes). La relation plus forte entre la surface échantillonnée et la richesse de la micro-méiofaune par rapport à la relation entre la surface échantillonnée et la richesse de la flore suggère que la micro-méiofaune est encore moins saturée par l'habitat et les ressources que ne l'est la flore épiphyte. Donc plus l'habitat disponible est important plus le développement de la flore va être important par rapport au développement de la micro-méiofaune. Ces résultats suggèrent donc que la relation entre la micro-méiofaune et la flore épiphyte serait plutôt de type "bottom-up", le développement de la part relative d'hétérotrophes par rapport aux autotrophes diminuant avec la surface foliaire échantillonnée. La relation positive entre la surface et la biomasse de diatomées suggère également un effet densité-dépendance, i.e la présence de boucle de rétroaction positive ou d'un processus de facilitation, une forte densité favorisant une densité encore plus importante. Un biofilm plus dense serait donc capable de favoriser l'adhésion de nouveaux individus peut être via la construction d'une matrice polysaccharique plus importante.

Conclusions

Ce dernier chapitre nous a permis de synthétiser l'ensemble des résultats présentés dans les chapitres précédents, et d'obtenir des modèles globaux du fonctionnement de l'écosystème du lac de Lacanau. En particulier, ces modèles nous permettent de tester directement l'influence relative des différents paramètres physiques, chimiques et biologiques sur les principaux groupes taxonomiques étudiés. Ainsi les paramètres physico-chimiques semblent particulièrement importants pour la flore phytoplanctonique et pour la flore et la micro-méiofaune épiphytes. En revanche, l'influence sur la composition taxonomique des macrophytes est nulle, et ces derniers se révèlent être extrêmement dépendants des paramètres physiques comme la pente des berges ou la variation de température. La communauté phytoplanctonique se révèle également être fortement influencée par ces paramètres physiques qui expliquent même davantage la composition et la structure de cette communauté que la physico-chimie de l'eau. La composition des macrophytes influence assez peu les autres communautés biologiques étudiées à l'exception de la communauté phytoplanctonique puisque les modèles semblent suggérer l'existence de processus de compétition entre ces deux communautés. De fortes relations existent également entre la micro-méiofaune et la flore épiphyte et les modèles laissent transparaître que c'est davantage la micro-méiofaune qui serait contrôlée par la flore épiphyte plutôt que l'inverse. Ces modèles de fonctionnement permettent également de mettre en évidence qu'à l'échelle du lac, les mécanismes qui agissent sur la biomasse et ceux qui agissent sur la diversité ne sont souvent pas les mêmes, et agissent même régulièrement de manière opposée. Enfin, ces modèles soulèvent encore de nombreuses questions sur les mécanismes régulant les différentes communautés du lac de Lacanau, et des études complémentaires seraient nécessaires pour mieux comprendre son fonctionnement.

Chapitre 9

Conclusions, applications et perspectives

Les principales conclusions

Cette étude figure parmi les rares études basées sur une approche multitaxonomique dans un milieu naturel. Elle a permis de mieux comprendre le fonctionnement écologique du lac de Lacanau sur une année entière et de mettre en évidence les principaux processus permettant d'expliquer les patrons d'assemblage des espèces. La biomasse et la diversité varient généralement de manière asynchrone suggérant une temporalité de réponse et/ou une fluctuation saisonnière des mécanismes responsables des patrons observés. Cette étude nous a aussi permis de dresser un premier bilan de connaissance sur les taxons de la micro-méiofaune dont la liste taxonomique était encore aujourd'hui inconnue sur ce lac.

Les résultats ont mis en évidence l'importance de la fluctuation saisonnière sur la composition physico-chimique de l'eau, mais n'ont en revanche pas révélés de fortes variations spatiales de ces paramètres, suggérant une relative homogénéité sur l'ensemble du lac. La fluctuation saisonnière et la variation des paramètres de la composition de l'eau se sont révélées être particulièrement importants pour expliquer les communautés microscopiques mais il reste à ce stade extrêmement difficile de déconvoluer l'effet de la saison (i.e. de la succession) de celui des paramètres physico-chimiques.

Cette étude a également permis de montrer l'importance des facteurs hydromorphologiques et hydrodynamiques, non seulement pour les communautés de macrophytes (tel que présumé) mais aussi pour les communautés microscopiques, et en particulier pour le phytoplancton. Les perturbations liées au vent, à la remise en suspension, à la température, à l'ombre et à la pente des stations se sont ainsi révélées particulièrement importantes dans l'assemblage taxonomique de cette com-

munauté. Alors que le phytoplancton est reconnu comme répondant essentiellement aux paramètres trophiques du milieu, ces résultats offrent ainsi de nouvelles perspectives pour une meilleure compréhension de cette communauté.

Des interactions entre les différents taxons ont aussi été mis en évidence dans le cadre de cette étude. Malheureusement l'échelle d'étude était un peu trop grossière pour clairement mettre en évidence ces interactions, mais les résultats tendent à montrer des relations intéressantes entre les macrophytes et le phytoplancton. Ces relations apparaissent être spécifiques du groupe algal, de l'espèce de macrophyte et de la saison. Ainsi, l'effet des characées, supposément fortement émettrices de substances allélopathiques, ne s'est pas révélé particulièrement important, et leur présence est seulement associée à une plus faible concentration d'algues vertes en automne. Des interactions entre des isoétides et différents groupes algaux ont été observées en automne, suggérant soit une compétition pour les ressources entre ces deux groupes taxonomiques soit la production de substances allélopathiques par les isoétides, ce qui n'a jusqu'alors (et à notre connaissance), jamais été démontré. Aussi, la présence d'*Eleocharis multicaulis* est significativement associée à une concentration phytoplanctonique plus importante, suggérant soit des interactions positives entre ces taxons, soit (et plus vraisemblablement) un effet indirect lié aux caractéristiques des stations portant cette espèce de macrophyte.

De fortes interactions biotiques ont également été retrouvées entre la faune et la flore épiphyte, comme présumé au début de cette étude. Il reste par contre assez difficile de conclure sur le sens principal entre ces deux groupes taxonomiques (type "bottom-up" ou "top-down"), mais les derniers modèles lais-

sent suggérer que c'est principalement la communauté végétale qui contrôle la communauté animale.

Enfin, cette étude nous a également permis de dresser des premiers modèles du fonctionnement des principaux groupes taxonomiques du lac de Lacanau et de tester l'importance relative des différents facteurs biotiques et abiotiques sur les patrons de diversité et de biomasse.

Apports pour la gestion

Bien que cette étude soit essentiellement fondamentale et qu'elle apporte principalement des connaissances sur l'écologie du lac de Lacanau, elle permet également d'envisager quelques pistes de réflexions pour des orientations de gestion. Elle souligne notamment le rôle important des macrophytes et leur interaction avec la communauté planctonique, confirmant l'importance cruciale de ces derniers dans le maintien de la clarté et transparence de l'eau. Malgré le peu de stations étudiées, cette étude permet aussi de mettre en évidence des zones particulièrement sensibles aux pressions anthropiques (cf. Chapitre 4). Elle souligne également le rôle primordial des isoétides dans cet écosystème, non seulement en tant qu'espèces patrimoniales, mais aussi en tant que support de biodiversité, grâce aux interactions qu'elles peuvent avoir avec les autres groupes taxonomiques.

Cette étude montre également une forte variation spatiale dans la composition de la communauté phytoplanctonique. Alors que ce groupe taxonomique est couramment utilisé comme bioindicateur dans les outils de gestion des milieux aquatiques lacustres, et sachant que les prélèvements utilisés pour cette gestion sont réalisés au niveau du point le plus profond du lac, nos résultats suggèrent la pertinence d'étudier l'intégration des communautés littorales dans l'évaluation de la qualité de l'eau. Etant donné la forte réponse des communautés planctoniques aux facteurs physiques, il pourrait même être envisager la construction d'un indicateur sur l'état hydromorphologique des berges avec ce groupe taxonomique.

Les communautés d'algues benthiques sont aussi usuellement utilisées comme bioindicateurs dans les milieux rivulaires. Le développement de nouveaux indicateurs pour les communautés lacustres est actuellement à l'étude, mais nos résultats soulignent l'importance de la nature et de la structure

du substrat dans l'assemblage de ces communautés. Dans la construction de ce futur indicateur, une attention particulière devra donc être portée sur ce point afin d'éviter tout biais dans l'interprétation des résultats. Contrairement au phytoplancton, les paramètres physiques apparaissent avoir assez peu d'importance pour ces communautés ce qui laisse supposer que ce groupe taxonomique pourra faire un excellent indicateur de la qualité des eaux littorales. La micro-méiofaune semblant avoir un effet assez limité sur la forte croissance de ce groupe taxonomique (cf. Chapitre 8) elle ne devrait pas avoir un impact trop important sur cet indicateur.

Perspectives

Cette étude apporte donc de nombreuses connaissances sur le fonctionnement écologique du lac de Lacanau et sur l'importance des relations biotiques entre les différents taxons vivants dans ce milieu. Mais elle ouvre aussi beaucoup de questions qui mériteraient un approfondissement supplémentaire.

Les équations élaborées pour le calcul de la biomasse des macrophytes devraient être validées par des prélèvements sur le terrain afin de vérifier leur pertinence et l'erreur d'approximation.

L'interaction entre les macrophytes et le phytoplancton devrait faire l'objet d'analyses complémentaires et d'expérimentations. En particulier l'effet allélopathique potentiel des isoétides devrait être testé par des expériences en laboratoire dans des conditions contrôlées. Les interactions observées étaient en effet visible essentiellement pendant la période automnale, alors que les conditions météorologiques étaient particulièrement mauvaises pendant les prélèvements (fort vent et beaucoup de vagues) ce qui a pu influencer les résultats obtenus à ce sujet. A défaut, il serait nécessaire d'effectuer de nouveaux prélèvements pendant la saison automnale afin de confirmer les tendances observées.

Le rôle de l'architecture des plantes hôtes sur la diversité de la faune et de la flore épiphyte pourrait être étudié de manière plus précise en positionnant des plantes artificielles de différentes formes et rugosité dans le milieu naturel. De telles expériences ont déjà été con-

duites pour tester cet effet sur les algues benthiques, mais beaucoup plus rarement (voir jamais) sur la micro-méiofaune et encore moins sur les deux groupes taxonomiques simultanément. De plus, il serait extrêmement intéressant de tester l'influence de l'architecture des plantes hôtes et en particulier leur port (rosette vs. tige érigées) sur la composition fonctionnelle des algues épiphytes.

L'effet des facteurs hydrodynamiques et hydro-morphologiques sur la composition du phytoplancton mériterait également d'être étudié de manière plus approfondie. Dans un premier temps, les données récoltées dans le cadre de cette étude devraient suffire pour pousser plus loin cette investigation. Notamment la construction d'un modèle par équation structurale sur la biomasse phytoplanctonique, incluant directement les différents facteurs physiques mais aussi chimiques (ex: nitrates, ammonium, phosphore total) pourrait être construit puis tester sur les différents groupes algaux. La liste des facteurs physiques pourraient à ce titre être complétée en calculant, de manière plus précise, l'indice de Keddy et la remise en suspension (estimation sur chaque quadrat).

L'importance des tributaires, en particulier ceux provenant des grands plans d'eau situés en amont, pourrait être testé plus directement en réalisant des prélèvements sur les différents plans d'eaux du littoral aquitain : *a minima* un au niveau de leur principal tributaire, un au centre et un au niveau de l'exutoire, et si possible des prélèvements supplémentaires le long de ce gradient. Cet éventuel "effet de masse" des tributaires devrait être confirmé en étudiant la réponse des espèces présentes aux conditions environnementales avec l'hypothèse d'une relation moins forte sur les stations directement influencées par l'apport de nouveaux individus.

Enfin les relations observées dans le cadre de cette étude sur le lac de Lacanau pourraient être testées sur les différents lacs et étangs du littoral aquitains afin de vérifier si les modèles de synthèse conçus dans cette étude peuvent être généralisés à des écosystèmes similaires.

Chapitre 10

Références

- Ackermann, B., Esser, M., Scherwaß, A. & Arndt, H. (2011). Long-Term Dynamics of Microbial Biofilm Communities of the River Rhine with Special References to Ciliates. *International Review of Hydrobiology*, 96, 1–19.
- Ács, É., Kiss, K.T., Szabó-Taylor, K. & Makk, J. (2000). Short-term colonization sequence of periphyton on glass slides in a large river (River Danube, near Budapest). *Acta Botanica Croatia*, 100, 135–156.
- Adema, E.B. & Grootjans, A.P. (2003). Possible positive-feedback mechanisms: plants change abiotic soil parameters in wet calcareous dune slacks. *Plant Ecology*, 167, 141–149.
- Afnor (2006). Norme guide pour le dénombrement du phytoplancton par microscopie inversée (méthode Utermöhl). Tech. rep.
- Afnor (2007). Qualité de l'eau - Détermination de l'Indice Biologique Diatomées (IBD). Tech. rep., Afnor, Paris.
- Alahuhta, J., Kanninen, A. & Vuori, K.M. (2012). Response of macrophyte communities and status metrics to natural gradients and land use in boreal lakes. *Aquatic Botany*, 103, 106–114.
- Albert, D.A., Cox, D.T., Lemein, T. & Yoon, H.D. (2013). Characterization of *Schoenoplectus pungens* in a Great Lakes Coastal Wetland and a Pacific Northwestern Estuary. *Wetlands*, 33, 445–458.
- Amoros, C. (1984). Introduction Pratique a la Systematique des Organismes des Eaux Continentales Françaises: Crustacés Cladocères. *Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, 53, 3–4.
- Andersen, T. & Andersen, F.Ø. (2006). Effects of CO₂ concentration on growth of filamentous algae and *Littorella uniflora* in a Danish softwater lake. *Aquatic Botany*, 84, 267–271.
- Andersson, I.B. (1983). Bacterioplankton in the acidified Lake Gårdsjön. *Hydrobiologia*, 101, 59–64.
- Arndt, H., Schmidt-Denter, K., Auer, B. & Weitere, M. (2003). Protozoans and Biofilms. In: *Fossil and Recent Biofilms: A Natural History of Life on Earth* (eds. Krumbein, W.E., Paterson, D.M. & Zavarzin, G.A.). Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 161–179.
- Arrhenius, O. (1921). Species and area. *The Journal of Ecology*, pp. 95–99.
- Arts, G.H.P., Velde, G.V.D., Roelofs, J.G.M. & Swaay, C.a.M.V. (1990). Successional changes in the soft-water macrophyte vegetation of (sub)atlantic, sandy, lowland regions during this century. *Freshwater Biology*, 24, 287–294.
- Asaeda, T., Rajapakse, L. & Sanderson, B. (2007). Morphological and reproductive acclimations to growth of two charophyte species in shallow and deep water. *Aquatic Botany*, 86, 393–401.
- Asaeda, T., Sultana, M., Manatunge, J. & Fujino, T. (2004). The effect of epiphytic algae on the growth and production of *Potamogeton perfoliatus* L. in two light conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 52, 225–238.
- Baatrup-Pedersen, A., Göthe, E., Riis, T. & O'Hare, M.T. (2016). Functional trait composition of aquatic plants can serve to disentangle multiple interacting stressors in lowland streams. *Science of The Total Environment*, 543, Part A, 230–238.
- Babko, R.V. & Kuzmina, T.N. (2004a). Ciliata (Protozoa, Ciliophora) of Epiphyton of Higher Aquatic

- Plants in a Small River. *Hydrobiological Journal*, 40.
- Barker, T., Hatton, K., O'Connor, M., Connor, L. & Moss, B. (2008). Effects of nitrate load on submerged plant biomass and species richness: results of a mesocosm experiment. *Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie*, 173, 89–100.
- Beaver, J. & Crisman, T. (1982). The trophic response of ciliated protozoans in freshwater lakes. *Limnology and Oceanography*, 27, 246–253.
- Bergström, A.K., Bigler, C., Stensdotter, U. & Lindström, E.S. (2008). Composition and dispersal of riverine and lake phytoplankton communities in connected systems with different water retention times. *Freshwater Biology*, 53, 2520–2529.
- Bertrin, V. (2018). *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)*. Ph.D. thesis, Université de Bordeaux, Bordeaux.
- Bertrin, V., Boutry, S., Alard, D., Haury, J., Jan, G., Moreira, S. & Ribaud, C. (2018). Prediction of macrophyte distribution: The role of natural versus anthropogenic physical disturbances. *Applied Vegetation Science*, 21, 395–410.
- 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. *Acta Botanica Gallica*, 160, 131–140.
- Bertrin, V., Boutry, S., Jan, G., Ducasse, G., Grigoletto, F. & Ribaud, 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.
- Bertrin, V., Dutartre, A., Caro, A., Boutry, S., Moreira, S. & Jan, G. (2012a). Communautés végétales aquatiques des lacs médocains. Tech. rep., Irstea, REBX, Carma.
- Best, E.P.H. & Visser, H.W.C. (1987). Seasonal growth of the submerged macrophyte *Ceratophyllum demersum* L. in mesotrophic Lake Vechten in relation to insolation, temperature and reserve carbohydrates. *Hydrobiologia*, 148, 231–243.
- Bini, L.M., Thomaz, S.M., Murphy, K.J. & Camargo, A.F.M. (1999). Aquatic macrophyte distribution in relation to water and sediment conditions in the Itaipu Reservoir, Brazil. In: *Biology, Ecology and Management of Aquatic Plants* (eds. Caffrey, J., Barrett, P.R.F., Ferreira, M.T., Moreira, I.S., Murphy, K.J. & Wade, P.M.). Springer Netherlands, Dordrecht, no. 147 in Developments in Hydrobiology, pp. 147–154. Developments in hydrobiology edn.
- Birtel, J. & Matthews, B. (2016). Grazers structure the bacterial and algal diversity of aquatic metacommunities. *Ecology*, 97, 3472–3484.
- Blindow, I. (1987). The composition and density of epiphyton on several species of submerged macrophytes — the neutral substrate hypothesis tested. *Aquatic Botany*, 29, 157–168.
- Blüthgen, N., Menzel, F. & Blüthgen, N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology*, 6, 9.
- Boney, A.D. (1975). *Phytoplankton*. Edward arnold limited edn. No. 52 in Studies in Biology. London.
- Bornette, G. & Puijalon, S. (2011). Response of aquatic plants to abiotic factors: a review. *Aquatic Sciences*, 73, 1–14.
- Boston, H.L. & Adams, M.S. (1987). Productivity, Growth and Photosynthesis of Two Small 'Isoetid' Plants, *Littorella uniflora* and *Isoetes macrospora*. *Journal of Ecology*, 75, 333–350.
- Bott, T.L. & Kaplan, L.A. (1989). Densities of Benthic Protozoa and Nematodes in a Piedmont Stream. *Journal of the North American Benthological Society*, 8, 187–196.
- 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. Rapport de fin d'étude, Ecole Nationale Supérieure d'Ingénieurs de Limoges, Limoges.
- Boulêtreau, S., Garabétian, F., Sauvage, S. & Sánchez-Pérez, J.M. (2006). Assessing the importance of a self-generated detachment process

- in river biofilm models. *Freshwater Biology*, 51, 901–912.
- Boutry, S., Morin, S., Bertrin, V. & Rosebery, J. (2019). Evaluation écologique des plans d'eau basés sur les communautés de diatomées benthiques - Proposition d'une première version d'indice. Rapport provisoire, Irstea, Unité de Recherche Ecosystèmes Aquatiques et Changements Globaux, Bordeaux, France.
- Buquet, D. (2017). *Cycle des éléments biogènes dans les lacs côtiers en Gironde*. Ph.D. thesis, Université de Bordeaux.
- Castenholz, R.W. (1960). Seasonal Changes in the Attached Algae of Freshwater and Saline Lakes in the Lower Grand Coulee, Washington. *Limnology and Oceanography*, 5, 1–28.
- Cattaneo, A. & Kalff, J. (1978). Seasonal changes in the epiphyte community of natural and artificial macrophytes in Lake Memphremagog (Que. & Vt.). *Hydrobiologia*, 60, 135–144.
- Cattaneo, A. & Kalff, J. (1980). The relative contribution of aquatic macrophytes and their epiphytes to the production of macrophyte beds. *Limnology and Oceanography*, 25, 280–289.
- Cejudo-Figueiras, C., Alvarez-Blanco, I., Bécares, E. & Blanco, S. (2010). Epiphytic diatoms and water quality in shallow lakes: The neutral substrate hypothesis revisited. *Marine and Freshwater Research*, 61, 1457–1467.
- Celewicz-Góldyn, S. & Kuczyńska-Kippen, N. (2017). Ecological value of macrophyte cover in creating habitat for microalgae (diatoms) and zooplankton (rotifers and crustaceans) in small field and forest water bodies. *PLOS ONE*, 12, e0177317.
- Cellamare, M. (2009). *Evaluation de l'état écologique des plans d'eau Aquitain à partir des communautés de producteurs primaires*. Ph.D. thesis, Bordeaux, Bordeaux.
- Clement, P., Wurdak, E. & Amsellem, J. (1983). Behavior and ultrastructure of sensory organs in rotifers. *Hydrobiologia*, 104, 89–129.
- Cleven, E.J. (2004). Seasonal and spatial distribution of ciliates in the sandy hyporheic zone of a lowland stream. *European Journal of Protistology*, 40, 71–84.
- Cliff, N. (1993). Dominance statistics: Ordinal analyses to answer ordinal questions. *Psychological Bulletin*, 114, 494–509.
- Comte, K. & Cazaubon, A. (2002). Structural variations of epiphytic diatom communities on three macrophytes in a regulated river (Durance), in South-East of France. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, 38, 297–305.
- Connell, J.H. (1978). Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science*, 199, 1302–1310.
- Cyr, H. (2016). Wind-driven thermocline movements affect the colonisation and growth of *Achnanthes minutissimum*, a ubiquitous benthic diatom in lakes. *Freshwater Biology*, 61, 1655–1670.
- Cyr, H. & Downing, J.A. (1988a). The abundance of phytophilous invertebrates on different species of submerged macrophytes. *Freshwater Biology*, 20, 365–374.
- van Dam, H., Mertens, A. & Sinkeldam, J. (1994). A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from The Netherlands. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology*, 28, 117–133.
- Davies, J. (1985). Evidence for a diurnal horizontal migration in *Daphnia hyalina lacustris* Sars. *Hydrobiologia*, 120, 103–105.
- De Cáceres, M., Legendre, P. & Moretti, M. (2010). Improving indicator species analysis by combining groups of sites. *Oikos*, 119, 1674–1684.
- Declerck, S., Vandekerckhove, J., Johansson, L., Muyaert, K., Conde-Porcuna, J.M., Van der Gucht, K., Pérez-Martínez, C., Lauridsen, T., Schwenk, K., Zwart, G., Rommens, W., López-Ramos, J., Jeppesen, E., Vyverman, W., Brendonck, L. & De Meester, L. (2005). Multi-group biodiversity in shallow lakes along gradients of phosphorus and water plant cover. *Ecology*, 86, 1905–1915.
- Della Greca, M., Fiorentino, A., Isidori, M., Lavorgna, M., Monaco, P., Previtera, L. & Zarrelli, A. (2002). Phenanthrenoids from the wetland *Juncus acutus*. *Phytochemistry*, 60, 633–638.

- Della Greca, M., Fiorentino, A., Monaco, P., Pinto, G., Pollio, A. & Previtera, L. (1996). Action of antialgal compounds from *Juncus effusus* L. on *Selenastrum capricornutum*. *Journal of Chemical Ecology*, 22, 587–603.
- van Donk, E. & van de Bund, W.J. (2002). Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto- and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms. *Aquatic Botany*, 72, 261–274.
- Duarte, C.M. & Kalff, J. (1986). Littoral slope as a predictor of the maximum biomass of submerged macrophyte communities. *Limnology and Oceanography*, 31, 1072–1080.
- Duarte, C.M., Kalff, J. & Peters, R.H. (1986). Patterns in biomass and cover of aquatic macrophytes in lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 43, 1900–1908.
- Dudgeon, D., Arthington, A.H., Gessner, M.O., Kawabata, Z.I., Knowler, D.J., Lévêque, C., Naiman, R.J., Prieur-Richard, A.H., Soto, D., Stiassny, M.L.J. & Sullivan, C.A. (2006). Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*, 81, 163–182.
- Dufrene, M. & Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67, 345–366.
- Duggan, I. (2001a). The ecology of periphytic rotifers. *Hydrobiologia*, 446–447, 139–148.
- Duggan, I.C., Green, J.D., Thompson, K. & Shiel, R.J. (1998). Rotifers in relation to littoral ecotone structure in Lake Rotomanuka, North Island, New Zealand. In: *Rotifera VIII: A Comparative Approach* (eds. Wurdak, E., Wallace, R. & Segers, H.). Springer Netherlands, Developments in Hydrobiology, pp. 179–197.
- Dülger, E., Heidbüchel, P., Schumann, T., Mettler-Altmann, T. & Hussner, A. (2017). Interactive effects of nitrate concentrations and carbon dioxide on the stoichiometry, biomass allocation and growth rate of submerged aquatic plants. *Freshwater Biology*, 62, 1094–1104.
- Eminson, D. & Moss, B. (1980). The composition and ecology of periphyton communities in freshwaters. *British Phycological Journal*, 15, 429–446.
- Erhard, D. & Gross, E. (2006). Allelopathic activity of *Elodea canadensis* and *Elodea nuttallii* against epiphytes and phytoplankton. *Aquatic Botany*, 85, 203–211.
- Espinar, J., García, L., García Murillo, P. & Toja, J. (2002). Submerged macrophyte zonation in a Mediterranean salt marsh: a facilitation effect from established helophytes? *Journal of Vegetation Science*, 13, 831–840.
- Eßer, M. (2006). *Long-term dynamics of microbial biofilm communities of the river Rhine*. PhD Thesis, Universität zu Köln.
- Ettl, H. (1978). *Xanthophyceae: 1. Teil*. Süßwasserflora von Mitteleuropa 3. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, DEU.
- Eulin, A. & Le Cohu, R. (1998). Epilithic diatom communities during the colonization of artificial substrates in the River Garonne (France). Comparison with the natural communities. *Archiv für Hydrobiologie*, pp. 79–106.
- Farmer, A.M. & Spence, D.H.N. (1986). The growth strategies and distribution of isoetids in Scottish freshwater lochs. *Aquatic Botany*, 26, 247–258.
- Feijoó, C.S., Momo, F.R., Bonetto, C.A. & Tur, N.M. (1996). Factors influencing biomass and nutrient content of the submersed macrophyte *Egeria densa* Planch. in a pampasic stream. *Hydrobiologia*, 341, 21–26.
- Fernández-Aláez, M., Fernández-Aláez, C. & Rodríguez, S. (2002). Seasonal changes in biomass of charophytes in shallow lakes in the northwest of Spain. *Aquatic Botany*, 72, 335–348.
- Florin, D. (1975). *Etude écologique des lacs Aquitains*. Thèse de doctorat en sciences biologiques, Université de Bordeaux I, Bordeaux.
- Foissner, W. & Berger, H. (1996). A user-friendly guide to the ciliates (Protozoa, Ciliophora) commonly used by hydrobiologists as bioindicators in rivers, lakes, and waste waters, with notes on their ecology. *Freshwater Biology*, 35, 375–482.

- Gacia, E., Chappuis, E., Lumberras, A., Riera, J.L. & Ballesteros, E. (2009). Functional diversity of macrophyte communities within and between Pyrenean lakes. *Journal of Limnology*, 68, 25–36.
- Gaillard, J.F. (1995). Limnologie chimique : principes et processus. In: *Limnologie générale*. R. Pourriot et M. Meybeck, Paris, pp. 115–156. Masson edn.
- Gebrehiwot, M., Kifle, D., Stiers, I. & Triest, L. (2017). Phytoplankton functional dynamics in a shallow polymictic tropical lake: the influence of emergent macrophytes. *Hydrobiologia*, 797, 69–86.
- George, D.G. & Heaney, S.I. (1978). Factors Influencing the Spatial Distribution of Phytoplankton in a Small Productive Lake. *Journal of Ecology*, 66, 133–155.
- Géry, K., Mazzella, N., Eon, M., Moreira, S. & Laplace-Treytore, C. (2017). Développement et validation d'une méthode d'analyse in situ des phosphates échantillonnés par DGT (Diffusive Gradient in Thin film) dans les eaux de surfaces. Tech. rep., Irstea, Unité de Recherche Ecosystèmes Aquatiques et Changements Globaux.
- Giroux, J.F. & Bédard, J. (1988). Above- and below-ground macrophyte production in *Scirpus* tidal marshes of the St. Lawrence estuary, Quebec. *Canadian Journal of Botany*, 66, 955–962.
- Godwin, C.M. & Carrick, H.J. (2008). Spatio-temporal variation of periphyton biomass and accumulation in a temperate spring-fed stream. *Aquatic Ecology*, 42, 583–595.
- Gons, H.J., Veeningen, R. & Van Keulen, R. (1986). Effects of wind on a shallow lake ecosystem: Resuspension of particles in the Loosdrecht Lakes. *Hydrobiological Bulletin*, 20, 109–120.
- Goulder, R. & Boatman, D.J. (1971). Evidence that nitrogen supply influences the distribution of a freshwater macrophyte, *Ceratophyllum demersum*. *Journal of Ecology*, 59, 783–791.
- Grace, J.B. & Pugsek, B.H. (1997). A structural equation model of plant species richness and its application to a coastal wetland. *The American Naturalist*, 149, 436–460.
- Grigoletto, F. (2014). Mesures et influence des vagues sur les caractéristiques des macrophytes aquatiques. Rapport de Master Professionnel "Environnement marin", Université de Aix-Marseille.
- Gross, E.M. (2003). Allelopathy of Aquatic Autotrophs. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 22, 313–339.
- Guildford, S.J. & Hecky, R.E. (2000). Total nitrogen, total phosphorus, and nutrient limitation in lakes and oceans: Is there a common relationship? *Limnology and Oceanography*, 45, 1213–1223.
- Hadoux, E., Plaire, M., Esmieu, P., Duberland, A. & Laplace-Treytore, C. (2015). PHYTOBS v2.3 : Outil de comptage du phytoplancton en laboratoire et de calcul de l'IPLAC. Application JAVA.
- 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, 397–412.
- Hamilton, P.B. & Duthie, H.C. (1984). Periphyton Colonization of Rock Surfaces in a Boreal Forest Stream Studied by Scanning Electron Microscopy and Track Autoradiography. *Journal of Phycology*, 20, 525–532.
- Hao, B., Wu, H., Cao, Y., Xing, W., Jeppesen, E. & Li, W. (2017). Comparison of periphyton communities on natural and artificial macrophytes with contrasting morphological structures. *Freshwater Biology*, 62, 1783–1793.
- Harrison, S., Safford, H.D., Grace, J.B., Viers, J.H. & Davies, K.F. (2006). Regional and local species richness in an insular environment: serpentine plants in california. *Ecological Monographs*, 76, 41–56.
- Hart, D.D. (1985). Grazing Insects Mediate Algal Interactions in a Stream Benthic Community. *Oikos*, 44, 40–46.
- Hatzenbeler, G.R., Bozek, M.A., Jennings, M.J. & Emmons, E.E. (2000). Seasonal Variation in Fish Assemblage Structure and Habitat Structure in the Nearshore Littoral Zone of Wisconsin Lakes. *North American Journal of Fisheries Management*, 20, 360–368.

- Haury, J., Peltre, M.C., Trémolières, M., Barbe, J., Thiébaud, G., Bernez, I., Daniel, H., Chatenet, P., Haan-Archipof, G., Muller, S., Dutartre, A., Laplace-Treytore, C., Cazaubon, A. & Lambert-Servien, E. (2006). A new method to assess water trophy and organic pollution — the Macrophyte Biological Index for Rivers (IBMR): its application to different types of river and pollution. In: *Macrophytes in Aquatic Ecosystems: From Biology to Management* (eds. Caffrey, J.M., Dutartre, A., Haury, J., Murphy, K.J. & Wade, P.M.). Springer Netherlands, no. 190 in Developments in Hydrobiology, pp. 153–158.
- Heegaard, E., Birks, H.H., Gibson, C.E., Smith, S.J. & Wolfe-Murphy, S. (2001). Species–environmental relationships of aquatic macrophytes in Northern Ireland. *Aquatic Botany*, 70, 175–223.
- Heino, J. (2013b). The importance of metacommunity ecology for environmental assessment research in the freshwater realm. *Biological Reviews*, 88, 166–178.
- Hering, D., Johnson, R.K., Kramm, S., Schmutz, S., Szoszkiewicz, K. & Verdonschot, P.F.M. (2006). Assessment of European streams with diatoms, macrophytes, macroinvertebrates and fish: a comparative metric-based analysis of organism response to stress. *Freshwater Biology*, 51, 1757–1785.
- Hilt, S. & Gross, E.M. (2008). Can allelopathically active submerged macrophytes stabilise clear-water states in shallow lakes? *Basic and Applied Ecology*, 9, 422–432.
- Hinojosa-Garro, D., Mason, C. & Underwood, G. (2010). Influence of macrophyte spatial architecture on periphyton and macroinvertebrate community structure in shallow water bodies under contrasting land management. *Fundamental and Applied Limnology*, 177, 19–37.
- Hoagland, K.D., Roemer, S.C. & Rosowski, J.R. (1982). Colonization and Community Structure of Two Periphyton Assemblages, with Emphasis on the Diatoms (Bacillariophyceae). *American Journal of Botany*, 69, 188–213.
- Holmera, M., Jensen, H.S., Christensen, K.K., Wigand, C. & Andersen, F.Ø. (1998). Sulfate reduction in lake sediments inhabited by the isoetid macrophytes *Littorella uniflora* and *Isoetes lacustris*. *Aquatic Botany*, 60, 307–324.
- Holt, R.D., Grover, J. & Tilman, D. (1994). Simple rules for interspecific dominance in systems with exploitative and apparent competition. *The American Naturalist*, 144, 741–771.
- Hutchinson, G.E. (1957b). *A treatise on Limnology*. John Wiley & Sons, Inc. New York.
- Hwang, S.J. & Heath, R. (1997). The distribution of protozoa across a trophic gradient, factors controlling their abundance and importance in the plankton food web. *Journal of Plankton Research*, 19, 491–518.
- Iwan Jones, J., Moss, B., Eaton, J.W. & Young, J.O. (2000). Do submerged aquatic plants influence periphyton community composition for the benefit of invertebrate mutualists? *Freshwater Biology*, 43, 591–604.
- Jamoneau, A., Jan, G., Petitcollin, T. & Ribaud, C. (2017). Biomass as a proxy for available surface area in freshwater macrophytes: Influence of seasonality. *Aquatic Botany*, 142, 91–95.
- Jasser, I. (1995). The influence of macrophytes on a phytoplankton community in experimental conditions. *Hydrobiologia*, 306, 21–32.
- Johansson, J.Å. (1983). Seasonal development of bacterioplankton in two forest lakes in central Sweden. *Hydrobiologia*, 101, 71–88.
- John, D., Whitton, B. & Brook, A. (2011). *The freshwater algal flora of the British Isles: an identification guide to freshwater and terrestrial algae. Second Edition*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Johnson, R.K., Furse, M.T., Hering, D. & Sandin, L. (2007). Ecological relationships between stream communities and spatial scale: implications for designing catchment-level monitoring programmes. *Freshwater Biology*, 52, 939–958.
- Joniak, T., Kuczyńska-Kippen, N. & Gąbka, M. (2017). Effect of agricultural landscape characteristics on the hydrobiota structure in small water bodies. *Hydrobiologia*, 793, 121–133.

- Kahlert, M., Hasselrot, A.T., Hillebrand, H. & Pettersson, K. (2002). Spatial and temporal variation in the biomass and nutrient status of epilithic algae in Lake Erken, Sweden. *Freshwater Biology*, 47, 1191–1215.
- Kairesalo, T. (1984). The seasonal succession of epiphytic communities within an Equisetum fluviatile L. Stand in lake Pääjärvi, Southern Finland. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 69, 475–505.
- Kanavillil, N., Chantler, C., Balika, D. & Kurissery, S. (2016). Influence of timing of space availability on the early development of natural biofilm communities. *Botany Letters*, 163, 71–82.
- Kansanen, A. & Niemi, R. (1974). On the production ecology of isoetids, especially *Isoëtes lacustris* and *Lobelia dortmanna*, in Lake Pääjärvi, southern Finland. *Annales Botanici Fennici*, 11, 178–187.
- Kathol, M., Fischer, H. & Weitere, M. (2011). Contribution of biofilm-dwelling consumers to pelagic–benthic coupling in a large river. *Freshwater Biology*, 56, 1160–1172.
- 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.
- Kelly, M., Bennion, H., Burgess, A., Ellis, J., Juggins, S., Guthrie, R., Jamieson, J., Adriaenssens, V. & Yallop, M. (2009). Uncertainty in ecological status assessments of lakes and rivers using diatoms. *Hydrobiologia*, 633, 5–15.
- Kelly, M., Juggins, S., Guthrie, R., Pritchard, S., Jamieson, J., Rippey, B., Hirst, H. & Yallop, M. (2008b). Assessment of ecological status in U.K. rivers using diatoms. *Freshwater Biology*, 53, 403–422.
- Kelly, M., Urbanic, G., Acs, E., Bennion, H., Bertrin, V., Burgess, A., Denys, L., Gottschalk, S., Kahlert, M., Karjalainen, S.M., Kennedy, B., Kosi, G., Marchetto, A., Morin, S., Picinska-Fałtynowicz, J., Poikane, S., Rosebery, J., Schoenfelder, I., Schoenfelder, J. & Varbiro, G. (2014). Comparing aspirations: intercalibration of ecological status concepts across European lakes for littoral diatoms. *Hydrobiologia*, 734, 125–141.
- Kennedy, T.L., Horth, L.A. & Carr, D.E. (2009). The effects of nitrate loading on the invasive macrophyte *Hydrilla verticillata* and two common, native macrophytes in Florida. *Aquatic Botany*, 91, 253–256.
- King, L., Clarke, G., Bennion, H., Kelly, M. & Yallop, M. (2006). Recommendations for sampling littoral diatoms in lakes for ecological status assessments. *Journal of Applied Phycology*, 18, 15–25.
- Klaveness, D. (1989). Biology and Ecology of the Cryptophyceae: Status and Challenges. *Biological Oceanography*, 6, 257–270.
- Komarek, J. (2013). *Cyanoprokaryota: 3. Teil/Part 3: Heterocytous Genera*. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Springer Spektrum Verlag, Berlin, DEU.
- Komarek, J. & Anagnostidis, K. (1999). *Cyanoprokaryota 1.Teil: Chroococcales*. Gustav fischer edn. Süßwasserflora von Mitteleuropa 19. Gustav Fischer, Stuttgart.
- Komarek, J. & Anagnostidis, K. (2005). *Cyanoprokaryota 2.Teil: Oscillatoriales*. Elsevier spektrum akademischer verlag edn. Süßwasserflora von Mitteleuropa 19. Elsevier, München.
- Komarek, J., Fott, B. & Huber Pestalozzi, G. (1983). *Das phytoplankton des süßwassers systematik und biologie: 7 teil 1 Hälfte Chlorophyceae (Grünalgen) ordnung : Chlorococcales*. E. schweizerbart'sche verlagsbuchhandlung edn. Die binnengewasser, band XVI. Stuttgart, DEU.
- Krammer, K. & Lange-Bertalot, H. (1986). *Bacillariophyceae. Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Gustav fisher verlagroman edn. vol. 2 (1-4). Stuggart, Germany.
- Krammer, K. & Lange Bertalot, H. (1991). *Bacillariophyceae 3. Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae*. Süßwasserflora von mitteleuropa 2. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P.B. & Christensen, R.H.B. (2017). lmerTest Package: Tests in Linear Mixed Effects Models. *Journal of Statistical Software*, 82, 1–26.

- Labroue, L., Capblancq, J. & Dauta, A. (1995). Cycle des nutriments : l'azote et le phosphore. In: *Limnologie générale*. R. Pourriot et M. Meybeck, Paris, pp. 727–764. Masson edn.
- Lafont, M. (1983). Annélides oligochètes. *Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, 3, 108–135.
- Laplace-Treuture, C., Barbe, J., Dutartre, A., Druart, J.C., Rimet, F. & Anneville, O. (2009). Protocole standardisé d'échantillonnage, de conservation, d'observation et de dénombrement du phytoplancton en plan d'eau pour la mise en œuvre de la DCE : version 3.3.1. Tech. rep.
- Laplace-Treuture, C. & Feret, T. (2016). Performance of the Phytoplankton Index for Lakes (IPLAC): A multimetric phytoplankton index to assess the ecological status of water bodies in France. *Ecological Indicators*, 69, 686–698.
- Laplace-Treuture, C. & Moreira, S. (2016). Rapport d'activité du suivi scientifique des plans d'eau de Carcans-Hourtin, Lacanau, Cazaux-Sanguinet et Parentis-Biscarosse - Année 2014. Tech. rep., Irstea, Unité de Recherche Ecosystèmes Aquatiques et Changements Globaux.
- Laplace-Treuture, C., Moreira, S., Eon, M. & Jan, G. (2017). Rapport d'activité du suivi scientifique des plans d'eau de Cazaux-Sanguinet et Parentis-Biscarosse - Année 2016. Rapport d'activité, Irstea, Unité de Recherche Ecosystèmes Aquatiques et Changements Globaux, Bordeaux.
- Laugaste, R. & Reunanen, M. (2005). The composition and density of epiphyton on some macrophyte species in the partly meromictic Lake Verevi. *Hydrobiologia*, 547, 137–150.
- Lavandier, P. (1990). Dynamics of bacterioplankton in a mesotrophic French reservoir (Pareloup). *Hydrobiologia*, 207, 79–86.
- Lecointe, C., Coste, M. & Prygiel, J. (1993). "Omnia": software for taxonomy, calculation of diatom indices and inventories management. *Hydrobiologia*, 269–270, 509–513.
- Lefcheck, J.S. (2016). piecewiseSEM: Piecewise structural equation modelling in r for ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 573–579.
- Legendre, P. & Gallagher, E. (2001a). Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129, 271–280.
- Leibold, M.A. (1996). A Graphical Model of Keystone Predators in Food Webs: Trophic Regulation of Abundance, Incidence, and Diversity Patterns in Communities. *The American Naturalist*, 147, 784–812.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M. & Gonzalez, A. (2004). The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7, 601–613.
- Lévesque, S. (2008). Structure spatio-temporelle du zooplancton lacustre: contribution des courants, de la prédation et des ressources. Rapport de Maîtrise en Biologie, Université du Québec, Montréal.
- Lindström, E.S., Forslund, M., Algesten, G. & Bergström, A.K. (2006). External control of bacterial community structure in lakes. *Limnology and Oceanography*, 51, 339–342.
- Lougheed, V.L., Crosbie, B. & Chow-Fraser, P. (2001). Primary determinants of macrophyte community structure in 62 marshes across the Great Lakes basin: latitude, land use, and water quality effects. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58, 1603–1612.
- Lund, J.W.G. (1942). The Marginal Algae of Certain Ponds, with Special Reference to the Bottom Deposits. *Journal of Ecology*, 30, 245–283.
- Luu, K.T., Getsinger, K.D. & others (1990). Seasonal biomass and carbohydrate allocation in waterhyacinth. *Journal of Aquatic Plant Management*, 3–10.
- MacDougall, A.S., Harvey, E., McCune, J.L., Nilsson, K.A., Bennett, J., Firn, J., Bartley, T., Grace, J.B., Kelly, J., Tunney, T.D., McMeans, B., Matsuzaki, S.I.S., Kadoya, T., Esch, E., Cazelles, K., Lester, N. & McCann, K.S. (2018). Context-dependent interactions and the regulation of species richness in freshwater fish. *Nature Communications*, 9, 973.

- Madsen, J. (1997). Seasonal biomass and carbohydrate allocation in a southern population of Eurasian watermilfoil. *Journal of Aquatic Plant Management*, 35, 15–21.
- Mathieu, M., Leflaive, J., Ten-Hage, L., Wit, R.d. & Buffan-Dubau, E. (2007). Free-living nematodes affect oxygen turnover of artificial diatom biofilms. *Aquatic Microbial Ecology*, 49, 281–291.
- McCormick, P.V., Shuford III, R.B.E., Backus, J.G. & Kennedy, W.C. (1997). Spatial and seasonal patterns of periphyton biomass and productivity in the northern Everglades, Florida, U.S.A. *Hydrobiologia*, 362, 185–210.
- McCune, B. & Grace, J.B. (2002). *Analysis of Ecological Communities*. MjM Software Design.
- McNair, J.N., Gereaux, L.C., Weinke, A.D., Sesselmann, M.R., Kendall, S.T. & Biddanda, B.A. (2013). New methods for estimating components of lake metabolism based on free-water dissolved-oxygen dynamics. *Ecological Modelling*, 263, 251–263.
- Michalet, R., Brooker, R.W., Cavieres, L.A., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Pugnaire, F.I., Valiente-Banuet, A. & Callaway, R.M. (2006). Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters*, 9, 767–773.
- Michalet, R. & Pugnaire, F.I. (2016). Facilitation in communities: underlying mechanisms, community and ecosystem implications. *Functional Ecology*, 30, 3–9.
- Moeller, R.E. (1978). Seasonal changes in biomass, tissue chemistry, and net production of the evergreen hydrophyte, *Lobelia dortmanna*. *Canadian Journal of Botany*, 56, 1425–1433.
- Moestrup, Ø. & Calado, A.J. (2018). *Dinophyceae*. vol. 6 of *Süßwasserflora von Mitteleuropa Freshwater flora of Central Europe 6*. Spektrum Akademischer Verlag, Berlin, DEU.
- Moore, J.W. (1976). Seasonal, succession of algae in rivers. i. examples from the avon, a large slow-flowing river. *Journal of Phycology*, 12, 342–349.
- Moreira, S., Laplace-Treytoure, C., Eon, M. & Jan, G. (2016). Rapport d'activité du suivi scientifique des plans d'eau de Carcans-Hourtin, Lacanau, Cazaux-Sanguinet et Parentis- Biscarrosse - Année 2015. Rapport d'activité, Irstea, Unité de Recherche Ecosystèmes Aquatiques et Changements Globaux, Bordeaux.
- Morin, S., Coste, M. & Delmas, F. (2007). Substrats artificiels: dans quelle limite permettent-ils de décrire les peuplements diatomiques des cours d'eau. *Ingénieries E A T*, pp. 3–12.
- Morin, S., Proia, L., Ricart, M., Bonnineau, C., Geislinger, A., Ricciardi, F., Guasch, H., Romani, A.M. & Sabater, S. (2010a). Effects of a bactericide on the structure and survival of benthic diatom communities. *Vie et milieu - Life and Environment*, 60, 109–116.
- Morin, S., Valade, D., Bertrin, V., Cellamare, M. & Dutartre, A. (2010b). Utilisation du phytobenthos pour la bioindication en plans d'eau. Etat de l'art des méthodes disponibles et test de métriques sur les plans d'eau aquitains. Rapport scientifique, Partenariat 2010 Qualité des masses d'eau, Action 15 : Bioindication en plans d'eau.
- Mormul, R.P., Esteves, F.d.A., Farjalla, V.F. & Bozelli, R.L. (2015). Space and seasonality effects on the aquatic macrophyte community of temporary Neotropical upland lakes. *Aquatic Botany*, 126, 54–59.
- Moss, B. (1981). The composition and ecology of periphyton communities in freshwaters. II. Inter-relationships between water chemistry, phytoplankton populations and periphyton populations in a shallow lake and associated experimental reservoirs ('Lund tubes'). *British Phycological Journal*, 16, 59–76.
- Mulderij, G., Van Donk, E. & Roelofs, J. (2003). Differential sensitivity of green algae to allelopathic substances from Chara. *Hydrobiologia*, 491, 261–271.
- Naeem, S., Prager, C., Weeks, B., Varga, A., Flynn, D.F.B., Griffin, K., Muscarella, R., Palmer, M., Wood, S. & Schuster, W. (2016). Biodiversity as a multidimensional construct: a review, framework and case study of herbivory's impact on plant biodiversity. *Proc. R. Soc. B*, 283, 20153005.

- Nelson, C.E., Sadro, S. & Melack, J.M. (2009). Contrasting the influences of stream inputs and landscape position on bacterioplankton community structure and dissolved organic matter composition in high-elevation lake chains. *Limnology and Oceanography*, 54, 1292–1305.
- Nelson, D.R. (2002). Current Status of the Tardigrada: Evolution and Ecology. *Integrative and Comparative Biology*, 42, 652–659.
- Nelson, D.R. & Marley, N.J. (2000). The biology and ecology of lotic Tardigrada. *Freshwater Biology*, 44, 93–108.
- Neury-Ormanni, J. (2016). Prédation, compétition et stress chimique dans les biofilms d'eau douce : synergie ou Antagonisme ? Etude de cas d'un nématode (*Aphelenchoides bicaudatus*) et de deux espèces de diatomées : *Planothidium lanceolatum* et *Gomphonema gracile*. Rapport de fin d'étude, Université de la Rochelle.
- Nygaard, G. (1994). A community of epiphytic diatoms living on low irradiances. *Nordic Journal of Botany*, 14, 345–360.
- Padisák, J. (2005). Phytoplankton. In: *The lakes handbook - Lake restoration and rehabilitation*. O'Sullivan P. E. and Reynolds C. S., vol. 1. Blackwell publishing edn.
- Paine, R.T. (1966). Food Web Complexity and Species Diversity. *The American Naturalist*, 100, 65–75.
- Pakdel, F.M., Sim, L., Beardall, J. & Davis, J. (2013). Allelopathic inhibition of microalgae by the freshwater stonewort, *Chara australis*, and a submerged angiosperm, *Potamogeton crispus*. *Aquatic Botany*, 110, 24–30.
- Passy, S.I. (2007). Diatom ecological guilds display distinct and predictable behavior along nutrient and disturbance gradients in running waters. *Aquatic Botany*, 86, 171–178.
- Patil, J.S. & Anil, A.C. (2005). Biofilm diatom community structure: Influence of temporal and substratum variability. *Biofouling*, 21, 189–206.
- Penning, W.E., Genseberger, M., Uittenbogaard, R.E. & Cornelisse, J.C. (2013). Quantifying measures to limit wind-driven resuspension of sediments for improvement of the ecological quality in some shallow Dutch lakes. *Hydrobiologia*, 710, 279–295.
- Penning, W.E., Mjelde, M., Dudley, B., Hellsten, S., Hanganu, J., Kolada, A., Berg, M.v.d., Poikane, S., Phillips, G., Willby, N. & Ecke, F. (2008). Classifying aquatic macrophytes as indicators of eutrophication in European lakes. *Aquatic Ecology*, 42, 237–251.
- Percaille, L. (2015). Effet de l'histoire du paysage sur la diversité macrophytique des lacs Aquitains. Rapport de fin d'étude, ENSEGID, Bordeaux.
- Peters, L. & Traunspurger, W. (2005). Species distribution of free-living nematodes and other meiofauna in littoral periphyton communities of lakes. *Nematology*, 7, 267–280.
- Phillips, G.L., Eminson, D. & Moss, B. (1978a). A mechanism to account for macrophyte decline in progressively eutrophicated freshwaters. *Aquatic Botany*, 4, 103–126.
- Pinay, G., Gascuel, C., Ménesguen, A., Souchon, Y., Le Moal (coord), M., Levain, A., Etrillard, C., Moatar, F., Pannard, A. & Souchu, P. (2017). L'eutrophisation : manifestations, causes, conséquences et prédictibilité. Synthèse de l'Expertise scientifique collective CNRS - Ifremer - INRA - Irstea (France).
- Pontin, R.M. & Shiel, R.J. (1995). Periphytic rotifer communities of an Australian seasonal floodplain pool. *Hydrobiologia*, 313, 63–67.
- Pourriot, R. & Francez, A.J. (1986). Introduction pratique à la systématique des organismes des eaux continentales françaises.- 8 : Rotifères. *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon*, 55, 148–176.
- Proia, L., Morin, S., Peipoch, M., Romaní, A.M. & Sabater, S. (2011). Resistance and recovery of river biofilms receiving short pulses of Triclosan and Diuron. *Science of The Total Environment*, 409, 3129–3137.
- Prygiel, J., Carpentier, P., Almeida, S., Coste, M., Druart, J.C., Ector, L., Guillard, D., Honoré, M.A., Iserentant, R., Ledeganck, P., Lalanne-Cassou, C., Lesniak, C., Mercier, I., Moncaut, P., Nazart, M., Nouchet, N., Peres, F., Peeters, V.,

- Rimet, F., Rumeau, A., Sabater, S., Straub, F., Torrisi, M., Tudesque, L., van de Vijver, B., Vidal, H., Vizinet, J. & Zydek, N. (2002). Determination of the biological diatom index (IBD NF T 90–354): results of an intercomparison exercise. *Journal of Applied Phycology*, 14, 27–39.
- Ptacnik, R., Solimini, A.G., Andersen, T., Tamminen, T., Brettum, P., Lepistö, L., Willén, E. & Rekolainen, S. (2008). Diversity predicts stability and resource use efficiency in natural phytoplankton communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 5134–5138.
- Pukacz, A., Pelechaty, M., Frankowski, M., Kowalski, A. & Zwijsz-Koszalka, K. (2014). Seasonality of Water Chemistry, Carbonate Production, and Biometric Features of Two Species of *Chara* in a Shallow Clear Water Lake. *The Scientific World Journal*, 2014, e167631.
- Pulido, C., Lucassen, E.C.H.E.T., Pedersen, O. & Roelofs, J.G.M. (2011). Influence of quantity and lability of sediment organic matter on the biomass of two isoetids, *Littorella uniflora* and *Echinodorus repens*. *Freshwater Biology*, 56, 939–951.
- Rakowski, C. & Cardinale, B.J. (2016). Herbivores control effects of algal species richness on community biomass and stability in a laboratory microcosm experiment. *Oikos*, 125, 1627–1635.
- Randall, C.W. & Buth, D. (1984). Nitrite Build-Up in Activated Sludge Resulting from Temperature Effects. *Journal (Water Pollution Control Federation)*, 56, 1039–1044.
- Reid, A.J., Carlson, A.K., Creed, I.F., Eliason, E.J., Gell, P.A., Johnson, P.T.J., Kidd, K.A., MacCormack, T.J., Olden, J.D., Ormerod, S.J., Smol, J.P., Taylor, W.W., Tockner, K., Vermaire, J.C., Dudgeon, D. & Cooke, S.J. (2018). Emerging threats and persistent conservation challenges for freshwater biodiversity. *Biological Reviews*, 0.
- Reynolds, C.S. (2006). *The ecology of phytoplankton*. Cambridge University Press.
- Ribaudo, C., Bertrin, V., Jan, G., Anschutz, P. & Abril, G. (2017a). Benthic production, respiration and methane oxidation in *Lobelia dortmanna* lawns. *Hydrobiologia*, 784, 21–34.
- Ribaudo, C., Jan, G., Eon, M. & Bertrin, V. (2017b). Dynamiques et bilan du carbone et des nutriments dans les herbiers d'hydrophytes exotiques du lac de Lacanau. Projet « Amélioration de l'évaluation de l'état écologique des lacs aquitains » - Rapport 2015, Irstea, Unité de Recherche Ecosystèmes Aquatiques et Changements Globaux.
- Ricci, C. & Balsamo, M. (2000). The biology and ecology of lotic rotifers and gastrotrichs. *Freshwater Biology*, 44, 15–28.
- Rimet, F., Bouchez, A. & Tapolczai, K. (2016). Spatial heterogeneity of littoral benthic diatoms in a large lake: monitoring implications. *Hydrobiologia*, 771, 179–193.
- Ritz, S., Eßer, M., Arndt, H. & Weitere, M. (2017). Large-scale patterns of biofilm-dwelling ciliate communities in a river network: Only small effects of stream order. *International Review of Hydrobiology*, 102, 114–124.
- Robe, W.E. & Griffiths, H. (1994). The impact of NO_3^- loading on the freshwater macrophyte *Littorella uniflora*: N utilization strategy in a slow-growing species from oligotrophic habitats. *Oecologia*, 100, 368–378.
- Robe, W.E. & Griffiths, H. (1998). Adaptations for an amphibious life: changes in leaf morphology, growth rate, carbon and nitrogen investment, and reproduction during adjustment to emersion by the freshwater macrophyte *Littorella uniflora*. *The New Phytologist*, 140, 9–23.
- Rosemond, A.D. (1994). Multiple Factors Limit Seasonal Variation in Periphyton in a Forest Stream. *Journal of the North American Benthological Society*, 13, 333–344.
- Rosseel, Y. (2012). lavaan: An R Package for Structural Equation Modeling. *Journal of Statistical Software*, 48, 1–36.
- Sand-Jensen, K. (1990). Epiphyte shading: Its role in resulting depth distribution of submerged aquatic macrophytes. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, 25, 315–320.
- Sand-Jensen, K. & Borum, J. (1984). Epiphyte shading and its effect on photosynthesis and diel metabolism of *Lobelia dortmanna* L. during the

- spring bloom in a danish lake. *Aquatic Botany*, 20, 109–119.
- Sand-Jensen, K. & Borum, J. (1991). Interactions among phytoplankton, periphyton, and macrophytes in temperate freshwaters and estuaries. *Aquatic Botany*, 41, 137–175.
- Sand-Jensen, K. & Søndergaard, M. (1979). Distribution and quantitative development of aquatic macrophytes in relation to sediment characteristics in oligotrophic Lake Kalgaard, Denmark. *Freshwater Biology*, 9, 1–11.
- Sanderson, B.G., Asaeda, T., Rajapakse, L. & Redden, A.M. (2008). Mechanisms affecting biomass and distribution of charophytes and *Najas marina* in Myall Lake, New South Wales, Australia. *Hydrobiologia*, 608, 99–119.
- Sayer, C.D., Davidson, T.A. & Jones, J.I. (2010b). Seasonal dynamics of macrophytes and phytoplankton in shallow lakes: a eutrophication-driven pathway from plants to plankton? *Freshwater Biology*, 55, 500–513.
- Scavia, D. & Laird, G.A. (1987). Bacterioplankton in Lake Michigan: Dynamics, controls, and significance to carbon flux1. *Limnology and Oceanography*, 32, 1017–1033.
- Scheffer, M. (2004). *Ecology of Shallow Lakes*. Kluwer academic publishers edn. Dordrecht, The Netherlands.
- Schelske, C.L., Carrick, H.J. & Aldridge, F.J. (1995). Can Wind-Induced Resuspension of Meroplankton Affect Phytoplankton Dynamics? *Journal of the North American Benthological Society*, 14, 616–630.
- Seibold, S., Cadotte, M.W., MacIvor, J.S., Thorn, S. & Müller, J. (2018). The Necessity of Multitrophic Approaches in Community Ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 33, 754–764.
- Sekar, R., Venugopalan, V.P., Satpathy, K.K., Nair, K.V.K. & Rao, V.N.R. (2004). Laboratory studies on adhesion of microalgae to hard substrates. In: *Asian Pacific Phycology in the 21st Century: Prospects and Challenges*. Springer, Dordrecht, Developments in Hydrobiology, pp. 109–116.
- Servais, P., Dufour, P., Caumette, P., Hirschler, A. & Matheron, R. (1995). L'activité bactérienne. In: *Limnologie générale*. R. Pourriot et M. Meybeck, Paris, pp. 253–295. Masson edn.
- Shammas, N.K. (1986). Interactions of temperature, pH, and biomass on the nitrification process. *Journal (Water Pollution Control Federation)*, 58, 52–59.
- Shmida, A. & Wilson, M.V. (1985). Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, 12, 1–20.
- Sime-Ngando, T., Hartmann, H.J. & Groliere, C.A. (1990). Rapid Quantification of Planktonic Ciliates: Comparison of Improved Live Counting with Other Methods. *Appl. Environ. Microbiol.*, 56, 2234–2242.
- Soininen, J. & Luoto, M. (2012). Is catchment productivity a useful predictor of taxa richness in lake plankton communities? *Ecological Applications*, 22, 624–633.
- Soininen, J. & Meier, S. (2014). Phytoplankton richness is related to nutrient availability, not to pool size, in a subarctic rock pool system. *Hydrobiologia*, 740, 137–145.
- Sommer, U., Gliwicz, Z.M., Lampert, W. & Duncan, A. (1986). The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Arch. Hydrobiol.*, 106, 433–471.
- Søndergaard, M. & Moss, B. (1998). Impact of Submerged Macrophytes on Phytoplankton in Shallow Freshwater Lakes. In: *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes* (eds. Jeppesen, E., Søndergaard, M., Søndergaard, M. & Christoffersen, K.). Springer New York, no. 131 in Ecological Studies, pp. 115–132.
- Spence, D.H.N., Campbell, R.M. & Chrystal, J. (1973). Specific Leaf Areas and Zonation of Freshwater Macrophytes. *Journal of Ecology*, 61, 317–328.
- Srivastava, D.S. & Lawton, J.H. (1998). Why more productive sites have more species: an experimental test of theory using tree-hole communities. *The American Naturalist*, 152, 510–529.

- Staniczenko, P.P., Sivasubramaniam, P., Suttle, K.B. & Pearson, R.G. (2017). Linking macroecology and community ecology: refining predictions of species distributions using biotic interaction networks. *Ecology Letters*, 20, 693–707.
- Stansfield, J.H., Perrow, M.R., Tench, L.D., Jowitt, A.J.D. & Taylor, A.A.L. (1997). Submerged macrophytes as refuges for grazing Cladocera against fish predation: observations on seasonal changes in relation to macrophyte cover and predation pressure. *Hydrobiologia*, 342–343, 229–240.
- Starmach, K. (1985). *Chrysophyceae und haptophyceae*. Süßwasserflora von Mitteleuropa 1. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena, DEU.
- Stockner, J.G. & Armstrong, F.A.J. (1971). Periphyton of the experimental lakes area, Northwestern Ontario. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 28, 215–229.
- Stoermer, E.F. (2006). The importance of physical factors regulating diatom distribution in large lakes. In: *Proceedings of the Eighteenth International Diatom Symposium. Precoptic, Warsaw*. pp. 371–387.
- Storch, D., Bohdalková, E. & Okie, J. (2018). The more-individuals hypothesis revisited: the role of community abundance in species richness regulation and the productivity–diversity relationship. *Ecology Letters*, 21, 920–937.
- Striebel, M., Schabhüttl, S., Hodapp, D., Hingsamer, P. & Hillebrand, H. (2016). Phytoplankton responses to temperature increases are constrained by abiotic conditions and community composition. *Oecologia*, 182, 815–827.
- Stumm, W. (2004). Chemical processes regulating the composition of lake waters. In: *The lakes handbook*. P.E. O’Sullivan and C.S. Reynolds, vol. 1, pp. 79–106. Blackwell science ltd edn.
- Szmeja, J. (1994b). Effect of disturbances and interspecific competition in isoetid populations. *Aquatic Botany*, 48, 225–238.
- Tachet, H., Richoux, P., Bournard, M. & Usseglio-Polatera, P. (2010). *Invertébrés d’eau douce: systématique, biologie, écologie*. Cnrs éditions edn. Paris.
- Takamura, N., Kadono, Y., Fukushima, M., Nakagawa, M. & Kim, B.H.O. (2003). Effects of aquatic macrophytes on water quality and phytoplankton communities in shallow lakes. *Ecological Research*, 18, 381–395.
- Team, R.D.C. (2016). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0.
- Tesolín, G. & Tell, G. (1996). The epiphytic algae on floating macrophytes of a Paraná river floodplain lake. *Hydrobiologia*, 333, 111–120.
- Thomaz, S.M., Souza, D.C. & Bini, L.M. (2003). Species richness and beta diversity of aquatic macrophytes in a large subtropical reservoir (Itaipu Reservoir, Brazil): the influence of limnology and morphometry. *Hydrobiologia*, 505, 119–128.
- Tilman, D. (1994). Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, 75, 2–16.
- Tilman, D. & Pacala, S. (1993). The maintenance of species richness in plant communities. In: *Species Diversity in Ecological Communities*. The university of Chicago press, pp. 13–25.
- Timms, R.M. & Moss, B. (1984). Prevention of growth of potentially dense phytoplankton populations by zooplankton grazing, in the presence of zooplanktivorous fish, in a shallow wetland ecosystem. *Limnology and Oceanography*, 29, 472–486.
- Traunspurger, W. (1997). Bathymetric, seasonal and vertical distribution of feeding-types of nematodes in an oligotrophic lake. *Vie et Milieu*, 47.
- Traunspurger, W. (2000). The biology and ecology of lotic nematodes. *Freshwater Biology*, 44, 29–45.
- Van Wichelen, J., Johansson, L.S., Vanormelingen, P., Declerck, S.A.J., Lauridsen, T.L., De Meester, L., Jeppesen, E. & Vyverman, W. (2013). Planktonic ciliate community structure in shallow lakes of lowland Western Europe. *European Journal of Protistology*, 49, 538–551.
- 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, 255–276.

- Vanden Berghen, C. (1969). La végétation amphibie des rives des étangs de la Gascogne. *Bull. Cent. Etud. Rech. Sci. Biarritz*, 7, 893–963.
- Vanderstukken, M., Mazzeo, N., van Colen, W., Declerck, S. & Muylaert, K. (2011). Biological control of phytoplankton by the subtropical submerged macrophytes *Egeria densa* and *Potamogeton illinoensis*: A mesocosm study. *Freshwater Biology*, 56, 1837–1849.
- Vedry, B. (1996). *Les biomasses épuratrices*. Agence de l'eau seine-normandie edn.
- Vidaković, J. & Bogut, I. (2006). Aquatic macrophytes as a habitat for free-living nematodes. *Nematology*, 8, 691–701.
- Vymazal, J. & Richardson, C.J. (1995). Species composition, biomass, and nutrient content of periphyton in the Florida Everglades. *Journal of Phycology*, 31.
- Wallace, R.L., Snell, T.W., Ricci, C. & Nogrady, T. (2006). *Rotifera. Biology, ecology and systematics (2nd edition)*. Kenobi Productions, Ghent - Backhuys Publishers, Leiden.
- Warfe, D.M. & Barmuta, L.A. (2006). Habitat structural complexity mediates food web dynamics in a freshwater macrophyte community. *Oecologia*, 150, 141–154.
- Waters, M.N., Schelske, C.L. & Brenner, M. (2015). Cyanobacterial dynamics in shallow Lake Apopka (Florida, U.S.A.) before and after the shift from a macrophyte-dominated to a phytoplankton-dominated state. *Freshwater Biology*, pp. 1571–1580.
- Wehr, J.D., Sheath, R.G. & Kociolek, J.P. (2015). *Freshwater algae of North America: ecology and classification*. Elsevier.
- Weitere, M., Erken, M., Majdi, N., Arndt, H., Norf, H., Reinshagen, M., Traunspurger, W., Walterscheid, A. & Wey, J.K. (2018). The food web perspective on aquatic biofilms. *Ecological Monographs*, 88, 543–559.
- Wersal, R.M., Madsen, J.D. & Cheshier, J.C. (2013). Seasonal biomass and starch allocation of common reed (*Phragmites australis*) (haplotype I) in Southern Alabama, USA. *Invasive Plant Science and Management*, 6, 140–146.
- Whalen, M.A., Duffy, J.E. & Grace, J.B. (2013). Temporal shifts in top-down vs. bottom-up control of epiphytic algae in a seagrass ecosystem. *Ecology*, 94, 510–520.
- Wium-Andersen, S., Anthoni, U., Christophersen, C. & Houen, G. (1982). Allelopathic effects on phytoplankton by substances isolated from aquatic macrophytes (Charales). *Oikos*, 39, 187–190.
- Wojtal, A., Frankiewicz, P., Izydorczyk, K. & Zalewski, M. (2003). Horizontal migration of zooplankton in a littoral zone of the lowland Sulejow Reservoir (Central Poland). *Hydrobiologia*, 506, 339–346.
- Yvon-Durocher, G. & Allen, A.P. (2012). Linking community size structure and ecosystem functioning using metabolic theory. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 367, 2998–3007.
- Zimba, P.V. & Hopson, M.S. (1997). Quantification of epiphyte removal efficiency from submersed aquatic plants. *Aquatic Botany*, 58, 173–179.
- Zingel, P. & Nöges, T. (2010). Seasonal and annual population dynamics of ciliates in a shallow eutrophic lake. *Fundamental and Applied Limnology*, 176, 133–143.

Chapitre 11

Annexes

11.1 Annexe : Coordonnées GPS des points d'échantillonnage permanents utilisés (WGS84, EPSG:4326).

Identifiant*	Latitude (N)	Longitude (W)
7A01	44.93612540072072647	-1.13025684876065302
7A02	44.93611453617270968	-1.13041419289531597
7A03	44.9362159051314265	-1.13056733798791709
7A04	44.93623994226263818)	-1.1307993616479266
7B01	44.93615282825569324	-1.13021244730149517
7B02	44.93627107626318207	-1.13059540996335306
7B03	44.93633800092357689	-1.1308954884226865
7B04	44.93629420193185808	-1.13080075635071076
7C01	44.93620468443070592	-1.1302469128126893
7C02	44.93626958867926646	-1.13043629554804115
7C03	44.93628937871327622	-1.1305454718828305
7C04	44.9363391406830317	-1.13075378230213097
52A01	44.95812344414893147	-1.12835236936022953
52A02	44.95825743642489414	-1.12861599970864068
52A03	44.95831186640477029	-1.12876987379456017
52A04	44.95835375516141141	-1.12881058856364591
52B01	44.95839720755515145	-1.1287171972998542
52B02	44.95818428550909829	-1.12833074260183874
52B03	44.95826950688245205	-1.12842656941208697
52B04	44.95834292146004429	-1.12861250160592652
52C01	44.95828397019585054	-1.12814587766308572
52C02	44.95824936137918115	-1.12831515874506305
52C03	44.95833770343850233	-1.12846817099357954
52C04	44.95836387188789729	-1.12852195159667601
96A01	44.98725194232282121	-1.13111100246452234
96A02	44.98757000994874744	-1.13154256337610493
96A03	44.98738155710510966	-1.13129688703198594
96A04	44.98720563016945562	-1.13102309914241084
96B01	44.9873730292560694	-1.13116891046062018
96B02	44.98759206039068204	-1.13141323567379826
96B03	44.98743857179404415	-1.13127392190500897
96B04	44.98726666269161711	-1.13094953913935869
96C01	44.98748137913575817	-1.13127565787789242
96C02	44.98731685220207765	-1.1310043530851408
96C03	44.98737018343995686	-1.13107271106138541
96C04	44.98745860410224395	-1.13118945479903577
144A01	45.0004682654033914	-1.1155031358740799
144A02	45.00083599788719368	-1.11558734949278726
144A03	45.00060478321380941	-1.11554346085344114
144A04	45.00043157154352258	-1.11550232224782619
144B01	45.00030645866605994	-1.11586364959933504
144B02	45.00067911749044214	-1.11575474775879124
144B03	45.00031042976767282	-1.11596759100255793

Identifiant*	Latitude (N)	Longitude (W)
144B04	45.00025432988346807	-1.1156968460247656
144C01	44.99968756167376682	-1.11775611777701966
144C02	44.99997841311544988	-1.11746235242706016
144C03	44.99994526167217401	-1.11710531316172323
144C04	44.99979283564547927	-1.11742264168000149
231A01	44.96590918035350626	-1.10233001816592058
231A02	44.96582105795364726	-1.10225636128818416
231A03	44.96609536745419433	-1.10240465137658705
231A04	44.96610190160764375	-1.10237100380637831
231B01	44.96569572550206573	-1.10276909104727916
231B02	44.96588177982836498	-1.10244104850558866
231B03	44.96588846991469524	-1.1030057747999813
231B04	44.96595960117203106	-1.10265848413273537
231C01	44.96645352796537765	-1.10375882417035442
231C02	44.96573214411293407	-1.10334431463467908
231C03	44.9656512740280121	-1.10306632384184433
231C04	44.96601011694240668	-1.10337809096043382
280A01	44.95354881251572721	-1.10277115219643695
280A02	44.95348806809661113	-1.10273042986758396
280A03	44.95326309853142277	-1.10281963140788819
280A04	44.95340775812097434	-1.10273841971248387
280B01	44.95329638028803743	-1.10305458429215886
280B02	44.95341803048010121	-1.10285565846961386
280B03	44.95361819464987718	-1.10273078125965163
280B04	44.95368182986098304	-1.1028607803055368
280C01	44.95354178440069148	-1.10318649424995252
280C02	44.95369956762380781	-1.10295477973699918
280C03	44.95347154141536095	-1.10314383028956531
280C04	44.95361914946211357	-1.10316716550374649

*Station, Zone de profondeur, Numéro

11.2 Annexe : Codes des espèces de phytoplancton identifiées et noms scientifiques correspondants.

Code taxon	Dénomination
ACCSCH	<i>Acanthochloris scherffellii</i>
ACDMIN	<i>Achnanthidium minutissimum</i>
ACUACU	<i>Scenedesmus acuminatus</i>
ACUOBL	<i>Scenedesmus acutus</i>
ANAMIN	<i>Anabaena minderi</i>
ANASPX	<i>Anabaena sp.</i>
ANKFUS	<i>Ankistrodesmus fusiformis</i>
ANKSPI	<i>Ankistrodesmus spiralis</i>
ANTCLA	<i>Aphanothece clathrata</i>
ANTMIN	<i>Aphanothece minutissima</i>
APADEL	<i>Aphanocapsa delicatissima</i>
APAELA	<i>Aphanocapsa elachista</i>
APAHOL	<i>Aphanocapsa holsatica</i>
APAPLA	<i>Aphanocapsa planctonica</i>
APOSTA	<i>Aphanothece stagnina</i>
AULAMB	<i>Aulacoseira ambigua</i>
BORSUD	<i>Botryosphaerella sudetica</i>
BOTBRA	<i>Botryococcus braunii</i>
CALTEN	<i>Caloneis tenuis</i>
CBIPAR	<i>Cyanobium parvum</i>
CCHPAR	<i>Chrysochromulina parva</i>
CDIPLA	<i>Cyanodictyon planctonicum</i>
CERHIR	<i>Ceratium hirundinella</i>
CHGSPX	<i>Chlorogonium sp.</i>
CHLSPX	<i>Chlamydomonas sp.</i>
CHRAPH	<i>Chroococcus aphanocapsoides</i>
CHRLIM	<i>Chroococcus limneticus</i>
CHRMIR	<i>Chroococcus minor</i>
CHROBL	<i>Chroococcus obliterated</i>
CHRSPX	<i>Chroococcus sp.</i>
CHRTUR	<i>Chroococcus turgidus</i>
CHSRUF	<i>Chrysococcus rufescens</i>
CHSSPX	<i>Chrysococcus sp.</i>
CHUSPX	<i>Chromulina sp.</i>
CLLELL	<i>Chlorella ellipsoidea</i>
CLLSPX	<i>Chlorella sp.</i>
CLOABR	<i>Closterium abruptum</i>
CLOACU	<i>Closterium acutum</i>
CLOACV	<i>Closterium acutum var. variabile</i>
CLOINC	<i>Closterium incurvum</i>
CLOPAR	<i>Closterium parvulum</i>
COCPLA	<i>Cocconeis placentula</i>
COEMIC	<i>Coelastrum microporum</i>

Code taxon	Dénomination
COEPUL	<i>Coelastrum pulchrum</i>
COOFOT	<i>Coenochloris fottii</i>
COPAER	<i>Coelosphaerium aerugineum</i>
COSBOT	<i>Cosmarium botrytis</i>
COSCOL	<i>Cosmarium conspersum</i> var. <i>latum</i>
COSDGL	<i>Cosmarium dentatum</i> var. <i>glabrum</i>
COSLAE	<i>Cosmarium laeve</i>
COSMAJ	<i>Cosmarium majae</i>
COSORN	<i>Cosmarium ornatum</i>
COSPHA	<i>Cosmarium phaseolus</i>
COSPSC	<i>Cosmarium pseudoconnatum</i>
COSPUN	<i>Cosmarium punctulatum</i>
COSPYG	<i>Cosmarium pygmaeum</i>
COSREE	<i>Cosmarium regnesii</i>
COSREG	<i>Cosmarium regnellii</i>
COSSPE	<i>Cosmarium speciosum</i>
COSSPX	<i>Cosmarium</i> sp.
COSSUE	<i>Cosmarium subreinschii</i>
COSTEN	<i>Cosmarium tenue</i>
CRCAPI	<i>Crucigeniella pulchra</i>
CRMSPX	<i>Chrysamoeba</i> sp.
CRYCUR	<i>Cryptomonas curvata</i>
CRYERO	<i>Cryptomonas erosa</i>
CRYMAR	<i>Cryptomonas marssonii</i>
CRYOVA	<i>Cryptomonas ovata</i>
CSOMIN	<i>Chrysosporum minor</i>
CSPSPX	<i>Chrysosphaerella</i>
CYCMEN	<i>Cyclotella meneghiniana</i>
CYCOCE	<i>Cyclotella ocellata</i>
CYCSPX	<i>Cyclotella</i> sp.
CYGLIB	<i>Cyanogranis libera</i>
CYKSKU	<i>Chrysolykos skujae</i>
CYMSPX	<i>Cymbella</i> sp.
CYYPLA	<i>Chrysolykos planctonicus</i>
DEDARM	<i>Scenedesmus helveticus</i>
DEDCOM	<i>Desmodesmus communis</i>
DEDSER	<i>Desmodesmus serratus</i>
DEDSPI	<i>Desmodesmus spinosus</i>
DEDSPX	<i>Desmodesmus</i> sp.
DICCHL	<i>Dictyosphaerium chlorelloides</i>
DICSPX	<i>Dictyosphaerium</i> sp.
DINACU	<i>Dinobryon acuminatum</i>
DINAME	<i>Dinobryon sociale</i> var. <i>americanum</i>
DINBAV	<i>Dinobryon bavaricum</i>
DINDIV	<i>Dinobryon divergens</i>
DINSCH	<i>Dinobryon divergens</i> var. <i>schauinslandii</i>
DINSLO	<i>Dinobryon suecicum</i> var. <i>longispinum</i>

Code taxon	Dénomination
DINSOC	<i>Dinobryon sociale</i>
DIPOVA	<i>Diploneis ovalis</i>
DIPSPX	<i>Diploneis sp.</i>
DOLVIG	<i>Dolichospermum viguieri</i>
ECOFLE	<i>Eucoconeis flexella</i>
ELAGEL	<i>Elakatothrix gelatinosa</i>
ENCNEO	<i>Encyonema neogratile</i>
ENCSPX	<i>Encyonema</i>
ENYSPX	<i>Encyonopsis</i>
ERKSUB	<i>Erkenia subaequiciliata</i>
EUAANS	<i>Euastrum ansatum</i>
EUALAC	<i>Euastrum lacustre</i>
EUGSPX	<i>Euglena sp.</i>
EUNIMP	<i>Eunotia implicata</i>
EUNSPX	<i>Eunotia sp.</i>
FRACAU	<i>Fragilaria capucina</i>
FRACLV	<i>Fragilaria crotonensis subsp. lacus-vulcani</i>
FRACRO	<i>Fragilaria crotonensis</i>
FRASPX	<i>Fragilaria sp.</i>
GLHSPX	<i>Gloeotheca sp.</i>
GOMACU	<i>Gomphonema acuminatum</i>
GOMSPX	<i>Gomphonema sp.</i>
GYMCNE	<i>Gymnodinium cnecoides</i>
GYMSPX	<i>Gymnodinium sp.</i>
GYRATT	<i>Gyrosigma attenuatum</i>
HADCOM	<i>Puncticulata radiosa</i>
INDCE5	Diatomées centriques indéterminées <10 µm
INDCEN	Diatomées centriques indéterminées
INDCFI	Chlorophycées filamenteuses indéterminées
INDCHO	Chlorococcales indéterminées
INDCHR	Chrysophycées indéterminées
INDCRO	Chroococcales indéterminées
INDCYA	Cyanobactéries indéterminées
INDPEN	Diatomées pennées indéterminées
INDVOL	Volvocales indéterminées
INDXAN	Xanthophycées indéterminées
KATSPX	<i>Katodinium sp.</i>
KEPCOL	<i>Kephyrion colliferum</i>
KEPLIT	<i>Kephyrion littorale</i>
KEPOVA	<i>Kephyrion ovale</i>
KEPPET	<i>Kephyrion petasatum</i>
KEPRUB	<i>Kephyrion rubri-claustri</i>
KEPSPX	<i>Kephyrion sp.</i>
KEPWEL	<i>Kephyrion welshii</i>
KIRSPX	<i>Kirchneriella sp.</i>
KOMSKU	<i>Komvophoron skujae</i>
LACGRA	<i>Pediastrum duplex var. gracillimum</i>

Code taxon	Dénomination
LIMMIR	<i>Limnothrix mirabilis</i>
LIMSPX	<i>Limnothrix sp.</i>
LYNSPX	<i>Lyngbya sp.</i>
MALAKR	<i>Mallomonas akrokomos</i>
MALGLO	<i>Mallomonas globosa</i>
MALSPX	<i>Mallomonas sp.</i>
MERPUN	<i>Merismopedia punctata</i>
MICSPX	<i>Microspora sp.</i>
MIOAER	<i>Microcystis aeruginosa</i>
MIOICH	<i>Microcystis ichthyoblabe</i>
MIOSMI	<i>Microcystis smithii</i>
MONCIR	<i>Monoraphidium circinale</i>
MONCON	<i>Monoraphidium contortum</i>
MONGRI	<i>Monoraphidium griffithii</i>
MONIRR	<i>Monoraphidium irregulare</i>
MONMIN	<i>Monoraphidium minutum</i>
MONTOR	<i>Monoraphidium tortile</i>
MOUGRA	<i>Mougeotia gracillima</i>
MUCPUL	<i>Dictyosphaerium pulchellum</i>
NAVRAD	<i>Navicula radiosa</i>
NAVSPX	<i>Navicula sp.</i>
NEHLUN	<i>Nephrodiella lunaris</i>
NEHSEM	<i>Nephrodiella semilunaris</i>
NEHSPX	<i>Nephrodiella sp.</i>
NEISPX	<i>Neidium sp.</i>
NEPAGA	<i>Nephrocytium agardhianum</i>
NETDIG	<i>Netrium digitus</i>
NETSPX	<i>Netrium sp.</i>
NIZSPX	<i>Nitzschia sp.</i>
OCHSPX	<i>Ochromonas sp.</i>
OEDSPX	<i>Oedogonium sp.</i>
OOCLAC	<i>Oocystis lacustris</i>
PADMOR	<i>Pandorina morum</i>
PDPSPX	<i>Pseudopedinella sp.</i>
PEDANG	<i>Pediastrum angulosum</i>
PEDDUP	<i>Pediastrum duplex</i>
PEDTET	<i>Pediastrum tetras</i>
PERCIN	<i>Peridinium cinctum</i>
PERSPX	<i>Peridinium sp.</i>
PERUMB	<i>Peridinium umbonatum</i>
PERWIL	<i>Peridinium willei</i>
PHOSPX	<i>Phormidium sp.</i>
PINSPX	<i>Pinnularia sp.</i>
PLGNAN	<i>Plagioselmis nannoplanctica</i>
PLKGEL	<i>Planktosphaeria gelatinosa</i>
PLLCON	<i>Planktolynghya contorta</i>
PLOARC	<i>Pleurotaenium archeri</i>

Code taxon	Dénomination
PLONOD	<i>Pleurotaenium nodulosum</i>
PRPBIR	<i>Pediastrum biradiatum</i>
PSELIM	<i>Pseudanabaena limnetica</i>
PSESPX	<i>Pseudanabaena sp.</i>
PSKCYL	<i>Pseudokephyrion cylindricum</i>
PSKHIE	<i>Pseudokephyrion hiemale</i>
PSKKLA	<i>Pseudokephyrion klarnetii</i>
PSKMAS	<i>Pseudokephyrion mastigophorum</i>
PSKPSE	<i>Pseudokephyrion pseudospirale</i>
PSKSKU	<i>Pseudokephyrion skujae</i>
PSKSPX	<i>Pseudokephyrion sp.</i>
PSKUND	<i>Pseudokephyrion undulatissimum</i>
QUASPX	<i>Quadrigula sp.</i>
RAIGEM	<i>Radiocystis geminata</i>
RGLSMI	<i>Rhabdogloea smithii</i>
SALSPX	<i>Salpingoeca sp.</i>
SCEECO	<i>Scenedesmus ecornis</i>
SCELON	<i>Scenedesmus longispina</i>
SCEOBT	<i>Scenedesmus ovalternus</i>
SCESPX	<i>Scenedesmus sp.</i>
SCEVER	<i>Scenedesmus disciformis</i>
SCUCOR	<i>Scourfieldia cordiformis</i>
SCUSPX	<i>Scourfieldia sp.</i>
SEASPX	<i>Sellaphora sp.</i>
SNOLAC	<i>Snowella lacustris</i>
SPESCH	<i>Sphaerocystis schroeteri</i>
SPISPX	<i>Spirogyra sp.</i>
SPNSPX	<i>Spiniferomonas sp.</i>
STAARC	<i>Staurastrum arctiscon</i>
STACLE	<i>Staurastrum clevei</i>
STAMAR	<i>Staurastrum margaritaceum</i>
STAOPH	<i>Staurastrum ophiura</i>
STASMI	<i>Staurastrum smithii</i>
STASPX	<i>Staurastrum sp.</i>
STASTR	<i>Staurastrum striolatum</i>
STATEG	<i>Staurastrum teliferum var. gladiusum</i>
STATEL	<i>Staurastrum teliferum</i>
STATET	<i>Staurastrum tetracerum</i>
STCBAC	<i>Stichococcus bacillaris</i>
STDCUS	<i>Staurodesmus cuspidatus</i>
STDSPX	<i>Staurodesmus sp.</i>
STEHAN	<i>Stephanodiscus hantzschii</i>
STTCUR	<i>Stenopterobia curvula</i>
SURSPX	<i>Surirella sp.</i>
SYCNID	<i>Synechococcus nidulans</i>
SYRELA	<i>Synochromonas elaeochrus</i>
SYYAQU	<i>Synechocystis aquatilis</i>

Code taxon	Dénomination
TABFLO	<i>Tabellaria flocculosa</i>
TABVEN	<i>Tabellaria ventricosa</i>
TCHALT	<i>Tetrachlorella alternans</i>
TEACAU	<i>Tetraedron caudatum</i>
TEAINC	<i>Tetraedron incus</i>
TEAMIN	<i>Tetraedron minimum</i>
TERTRI	<i>Tetrastrum triangulare</i>
TRAHIS	<i>Trachelomonas hispida</i>
TRARUG	<i>Trachelomonas rugulosa</i>
TRAVOC	<i>Trachelomonas volvocinopsis</i>
TRAVOL	<i>Trachelomonas volvocina</i>
TROPLA	<i>Trochiscia planctonica</i>
UROSPX	<i>Uroglena sp.</i>
URSERI	<i>Urosolenia eriensis</i>
WILTRU	<i>Crucigeniella truncata</i>
WORSPX	<i>Woronichinia sp.</i>
WOZSPX	<i>Woloszynskia sp.</i>

11.3 Annexe : Codes des espèces de diatomées identifiées et noms scientifiques correspondants.

Code taxon	Dénomination
AAMB	<i>Aulacoseira ambigua</i>
AAQU	<i>Adlafia aquaeductae</i>
ABRY	<i>Adlafia bryophila</i>
ACOP	<i>Amphora copulata</i>
ADEG	<i>Achnanthidium exiguum</i>
ADEU	<i>Achnanthidium eutrophilum</i>
ADLA	<i>Achnanthidium latecephalum</i>
ADMI	<i>Achnanthidium minutissimum</i>
ADSA	<i>Achnanthidium saprophilum</i>
ADSU	<i>Achnanthidium subatomus</i>
ANOR	<i>Amphora normanii</i>
ANTU	<i>Aneumastus tusculus</i>
AOLG	<i>Amphora oligotraphenta</i>
AOVA	<i>Amphora ovalis</i>
APED	<i>Amphora pediculus</i>
AUGR	<i>Aulacoseira granulata</i>
AUPU	<i>Aulacoseira pusilla</i>
AUTU	<i>Aulacodiscus tuberculatus</i>
AUVA	<i>Aulacoseira valida</i>
BBRE	<i>Brachysira brebissonii ssp. brebissonii</i>
BFOL	<i>Brachysira foliis</i>
BNEO	<i>Brachysira neoeilis</i>
BPRO	<i>Brachysira procera</i>
BVIT	<i>Brachysira vitrea</i>
CATE	<i>Caloneis tenuis</i>
CBEL	<i>Cymatosira belgica</i>
CBHY	<i>Cymbopleura hybrida</i>
CBIL	<i>Cymbopleura incertiformis var. laterostrata</i>
CBNA	<i>Cymbopleura naviculiformis</i>
CCCP	<i>Cyclotella cyclopuncta</i>
CCOC	<i>Cavinula cocconeiformis</i>
CEUG	<i>Cocconeis euglypta</i>
CEUO	<i>Cocconeis euglyptoides</i>
CHAL	<i>Craticula halophila</i>
CHEL	<i>Cymbella helvetica</i>
CMEN	<i>Cyclotella meneghiniana</i>
CMLF	<i>Craticula molestiformis</i>
CNLP	<i>Cymbella neoleptoceros</i>
CNTH	<i>Cocconeis neothumensis</i>
COCE	<i>Cyclotella ocellata</i>
COPL	<i>Cocconeis pseudolineata</i>
CPED	<i>Cocconeis pediculus</i>
CPLA	<i>Cocconeis placentula</i>

Code taxon	Dénomination
CUDS	<i>Caloneis undosa</i>
CVVA	<i>Cavinula variostriata</i>
CWUE	<i>Cyclotella wuethrichiana</i>
DOVA	<i>Diploneis ovalis</i>
DPRO	<i>Diatoma problematica</i>
DPST	<i>Discostella pseudostelligera</i>
DSTE	<i>Discostella stelligera</i>
EARC	<i>Eunotia arcus</i>
EBIL	<i>Eunotia bilunaris</i>
ECAE	<i>Encyonema cespitosum</i>
ECES	<i>Encyonopsis cesatii</i>
EELE	<i>Eunotia elegans</i>
EEXI	<i>Eunotia exigua</i>
EFAB	<i>Eunotia faba</i>
EIMP	<i>Eunotia implicata</i>
EINC	<i>Eunotia incisa</i>
EMEI	<i>Eunotia meisteri</i>
EMIN	<i>Eunotia minor</i>
ENMI	<i>Encyonema minutum</i>
ENNG	<i>Encyonema neogracile</i>
ENVE	<i>Encyonema ventricosum</i>
EOMI	<i>Eolimna minima</i>
EPUN	<i>Eunotia pectinalis</i>
ESLE	<i>Encyonema silesiacum</i>
ESUM	<i>Encyonopsis subminuta</i>
ETUR	<i>Epithemia turgida</i>
EUAL	<i>Eucoconeis alpestris</i>
EUFL	<i>Eucoconeis flexella</i>
EUNS	<i>Eunotia sp.</i>
FAUT	<i>Fragilaria austriaca</i>
FBID	<i>Fragilaria bidens</i>
FCAH	<i>Fragilaria capucina</i> subsp. <i>amphicephala</i>
FCAP	<i>Fragilaria capucina</i>
FCAT	<i>Fragilaria capucina</i> f. <i>anormale</i>
FCDI	<i>Fragilaria capucina</i> var. <i>distans</i>
FCPE	<i>Fragilaria capucina</i> var. <i>perminuta</i>
FCRO	<i>Fragilaria crotonensis</i>
FCVA	<i>Fragilaria capucina</i> var. <i>vaucheriae</i>
FDEL	<i>Fragilaria delicatissima</i>
FGRA	<i>Fragilaria gracilis</i>
FPEC	<i>Fragilaria pectinalis</i>
FPUL	<i>Fragilaria pulchella</i>
FRAM	<i>Frustulia rhomboides</i>
FRCO	<i>Frustulia rhomboides</i> var. <i>compacta</i>
FRUM	<i>Fragilaria rumpens</i>
FSAX	<i>Frustulia saxonica</i>
FSBH	<i>Fallacia subhamulata</i>

Code taxon	Dénomination
FTEN	<i>Fragilaria tenera</i>
FVIR	<i>Fragilaria virescens</i>
GACU	<i>Gomphonema acuminatum</i>
GADC	<i>Gomphonema acidoclinatum</i>
GAUR	<i>Gomphonema auritum</i>
GELG	<i>Gomphonema elegantissimum</i>
GGRA	<i>Gomphonema gracile</i>
GLAT	<i>Gomphonema lateripunctatum</i>
GMIN	<i>Gomphonema minutum f. minutum</i>
GOMS	<i>Gomphonema sp.</i>
GPAR	<i>Gomphonema parvulum</i>
GPAS	<i>Gomphonema parvulum var. parvulum f. saprophilum</i>
GPEL	<i>Gomphonema pumilum var. elegans</i>
GPUM	<i>Gomphonema pumilum</i>
GTRU	<i>Gomphonema truncatum</i>
KCLE	<i>Karayevia clevei</i>
KOBG	<i>Karayevia oblongella</i>
LLAC	<i>Lacustriella lacustris</i>
MALC	<i>Mayamaea alcimonica</i>
MLAC	<i>Mastogloia lacustris</i>
NAAN	<i>Navicula angusta</i>
NACD	<i>Nitzschia acidoclinata</i>
NCRY	<i>Navicula cryptocephala</i>
NCTE	<i>Navicula cryptotenella</i>
NCTO	<i>Navicula cryptotenelloides</i>
NDEN	<i>Nitzschia denticula</i>
NDIS	<i>Nitzschia dissipata ssp. dissipata</i>
NEAP	<i>Neidium apiculatum</i>
NHAN	<i>Nitzschia hantzschiana</i>
NHIN	<i>Navicula hintzii</i>
NIAA	<i>Nitzschia angustata var. acuta</i>
NIAN	<i>Nitzschia angustata</i>
NIAR	<i>Nitzschia archibaldii</i>
NIPF	<i>Nitzschia paleaeformis</i>
NISU	<i>Nitzschia subtilis</i>
NITZ	<i>Nitzschia sp.</i>
NNAN	<i>Nitzschia nana</i>
NNOT	<i>Navicula notha</i>
NPAE	<i>Nitzschia paleacea</i>
NPAL	<i>Nitzschia palea</i>
NPSC	<i>Navicula pseudoscutiformis</i>
NRAD	<i>Navicula radiosa</i>
NRCH	<i>Navicula reichardtiana</i>
NRCS	<i>Navicula recens</i>
NRHY	<i>Navicula rhynchocephala</i>
NVIP	<i>Navicula vilaplani</i>
NWIL	<i>Navicula wildii</i>

Code taxon	Dénomination
PCLT	<i>Placoneis clementis</i>
PDAU	<i>Planothidium dauï</i>
PGIB	<i>Pinnularia gibba</i>
PGRN	<i>Planothidium granum</i>
PKAR	<i>Pinnularia karelica</i>
PLFR	<i>Planothidium frequentissimum</i>
PMIC	<i>Pinnularia microstauron</i>
PMRG	<i>Psammothidium marginulatum</i>
PPEA	<i>Pinnularia peracuminata</i>
PPRS	<i>Pseudostaurosira parasitica</i>
PRAD	<i>Puncticulata radiosa</i>
PRUP	<i>Pinnularia rupestris</i>
PSAT	<i>Psammothidium subatomoides</i>
PSBR	<i>Pseudostaurosira brevistriata</i>
PSCA	<i>Pinnularia subcapitata</i>
PTDE	<i>Planothidium delicatulum</i>
PTEL	<i>Planothidium ellipticum</i>
RGBL	<i>Rhopalodia gibberula</i>
RGIB	<i>Rhopalodia gibba</i>
RGPA	<i>Rhopalodia gibba var. parallela</i>
RSIN	<i>Reimeria sinuata</i>
SELI	<i>Staurosira elliptica</i>
SEXG	<i>Stauroforma exiguiformis</i>
SGRC	<i>Stauroneis gracilis</i>
SGRL	<i>Stauroneis gracilior</i>
SLCO	<i>Surirella linearis var. constricta</i>
SPUP	<i>Sellaphora pupula</i>
SSTM	<i>Sellaphora stroemii</i>
SSVE	<i>Staurosira venter</i>
STCU	<i>Stenopterobia curvula</i>
STDE	<i>Stenopterobia delicatissima</i>
STGL	<i>Stenopterobia gracilis</i>
STGR	<i>Stauroneis gracillima</i>
STLE	<i>Stauroneis legumen</i>
STLG	<i>Staurosirella grunowii</i>
TFEN	<i>Tabellaria fenestrata</i>
TFLO	<i>Tabellaria flocculosa</i>
TVEN	<i>Tabellaria ventricosa</i>
UULN	<i>Ulnaria ulna</i>
VUCO	Diatomées non identifiées vue connectives