

PROGRAMME LIFE
SAUVETAGE
DU LAC DE GRAND-LIEU

Coordination : Loïc MARION

IMPACT DU NIVEAU D'EAU
SUR LA PRODUCTIVITE
DES MACROPHYTES FLOTTANTS
DU LAC DE GRAND-LIEU

Loïc MARION, Jean-Marc PAILLISSON, Jérôme ALAIN,
Alexandre CARPENTIER, Pierrick MARION,
Sandra PIERRES et Luc BRIENT

1998

Rapport réalisé dans le cadre des conventions passées entre la
Société Nationale de Protection de la Nature
et le

Laboratoire d'Evolution des Systèmes naturels et modifiés

Université de Rennes I - UMR CNRS 6553 Ecobio
Campus de Beaulieu - F 35042 RENNES Cedex

Financement :

Commission Européenne DG XI
Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement DNP
Agence de l'Eau Loire Bretagne
Région des Pays de la Loire
CNRS UMR 6553 Ecobio
Université de Rennes I

SOMMAIRE

Introduction	p 1
II - Description du site	p 2
III - Matériel et méthodes	p 3
III. 1 - Suivi de la biomasse et de la productivité	p 5
a - Biomasse	p 5
b - Productivité	p 8
III. 2 - Distribution spatiale des macrophytes	p 12
III. 3 - Teneurs en nutriment des macrophytes	p 12
IV - Traits d'histoire de vie des macrophytes	p 16
V - Résultats	p 30
V. 1 - Suivi de la biomasse	p 33
a - <i>Nymphaea alba</i>	p 33
b - <i>Nuphar lutea</i>	p 36
c - <i>Nymphoides peltata</i>	p 38
d - <i>Trapa natans</i>	p 40
e - <i>Scirpus lacustris</i>	p 42
V. 2 - Calcul de la productivité nette	p 44
V. 3 - Distribution spatiale des macrophytes	p 48
V. 3. 1 - Surfaces	p 48
V. 3. 2 - Dynamique spatiale	p 50
a - <i>Nymphaea alba</i> et <i>Nuphar lutea</i>	p 50
b - <i>Nymphoides peltata</i>	p 54
c - <i>Trapa natans</i>	p 54

d - <i>Scirpus lacustris</i>	p 60
V. 4 - Production à l'échelle du lac	p 60
V. 5 - Facteurs explicatifs	p 63
V. 6 - Teneurs en nutriments	p 66
V. 6. 1 - Teneurs en azote	p 67
a - <i>Nymphaea alba</i>	p 67
b - <i>Nymphoides peltata</i>	p 70
c - <i>Trapa natans</i>	p 72
d - <i>Scirpus lacustris</i>	p 73
e - comparaison plurispécifique	p 74
V. 6. 2 - Teneurs en phosphore	p 76
a - <i>Nymphaea alba</i>	p 76
b - <i>Nymphoides peltata</i>	p 78
c - <i>Trapa natans</i>	p 79
d - <i>Scirpus lacustris</i>	p 81
e - comparaison plurispécifique	p 81
VI - Discussion	p 83
Conclusion	p 91
Références bibliographiques	p 92
Liste des Figures et des Tableaux	p 98
Annexes	p 104

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier les personnes qui ont collaboré aux campagnes de terrain au cours de toutes ces années et, tout particulièrement, Patrice BORET, Sébastien REEBER et Christophe DOUGE (Réserve Naturelle du Lac de Grand-Lieu) ainsi que Sonia GRARE (Université de Rennes I).

Introduction

Le Lac de Grand-Lieu est probablement le plus vieux lac de France et le plus grand de plaine. Les interventions humaines, notamment durant les trente dernières années d'agriculture intensive, ont considérablement bouleversé l'équilibre du site (Marion et al., 1976). Un arrêté préfectoral datant de 1965 a imposé un niveau d'eau adapté au seul intérêt agricole (avancement des dates de pâturage et de fenaison des prairies marécageuses). Le niveau hydraulique a été ainsi relativement abaissé dès le printemps. Cette baisse printanière brutale et le niveau estival très bas, faute de réapprovisionnement du lac par ses affluents ont favorisé l'eutrophisation des eaux du lac, parallèlement aux pollutions en nitrates et phosphates provenant du bassin versant.

La productivité des macrophytes du centre de la cuvette, notamment les nénuphars, et celle du phytoplancton, ont fortement progressé, entraînant un envasement considérable (Marion, 1992).

Par ailleurs, la répartition spatiale de la végétation littorale du lac (Marion, P. et al., 1992), selon un gradient de profondeur d'eau n'excédant pas 30 cm, soulignent l'extrême sensibilité de ces plantes au niveau d'eau (annexe 1). Toutefois l'uniformisation du régime hydraulique et le maintien d'un niveau bas durant la saison végétative des macrophytes ont entraîné cette extension géographique vraisemblablement importante (évoquée ci-dessus) lors des dernières décennies.

Cette dégradation du site a conduit à la mise en place en 1992 d'un ensemble de mesures dans le cadre du plan de sauvetage du Lac qui se scinde en plusieurs volets :

- la réduction des apports en nutriments du bassin versant,
- le dragage d'une partie des sédiments,
- la gestion hydraulique du lac adaptée à une élévation du niveau d'eau durant la période de croissance des macrophytes.

Ce dernier axe s'est concrétisé par l'établissement d'un arrêté préfectoral datant du 28 mars 1996 (annexe 2), visant à établir une élévation du niveau d'eau de 20 cm. Un calendrier précis des côtes minimales de niveau d'eau à respecter est établi.

La problématique retenue pour cette étude repose sur la démarche présentée ci-dessus (figure 1). Elle intègre les principaux facteurs impliqués dans la croissance des macrophytes:

- les facteurs abiotiques :
 - niveau d'eau,
 - paramètres météorologiques (température, ensoleillement, vent),
 - teneurs en nutriment de l'écosystème lacustre (azote et phosphore)
 - action double des vagues (Coops et al., 1994) :
 - action mécanique directe sur les végétaux,
 - action indirecte par déstabilisation du substrat et incidence sur les taux de matière organique,
- les facteurs biotiques, par le biais essentiellement du prélèvement par les herbivores. Citons, à titre d'exemple, l'impact des vertébrés sur les macrophytes,

notamment l'intervention du ragondin (Glazner, 1958; Ellis, 1963, plus récemment Abbas, 1991, Nyman et al., 1993 et Taylor et al., 1995) et des oiseaux d'eau (Jupp et al., 1977; Lauridsen et al. 1993 et Van Donk et al., 1994, Perrow et al., 1997). Le prélèvement assuré par les invertébrés a été moins étudié. Néanmoins certains travaux portent sur l'incidence d'un coléoptère (*Pyrraltha nymphaeae*) (Smirnov, 1961; Wallace et al., 1985) sur la biomasse et la durée de vie des feuilles de *Nuphar lutea*.

Le niveau d'eau influe sur l'impact de l'action des vagues (Sakurai, 1990) sur la croissance des macrophytes : l'élévation du niveau d'eau accentue l'action des vagues (Weisner, 1987). Les variations de niveau d'eau ont des incidences sur l'avifaune des zones humides (Marion et Reeber, 1997). Mais l'appréciation de l'impact sur les macrophytes via le facteur prélèvement par les oiseaux d'eau n'a pas été étudié (figure 1).

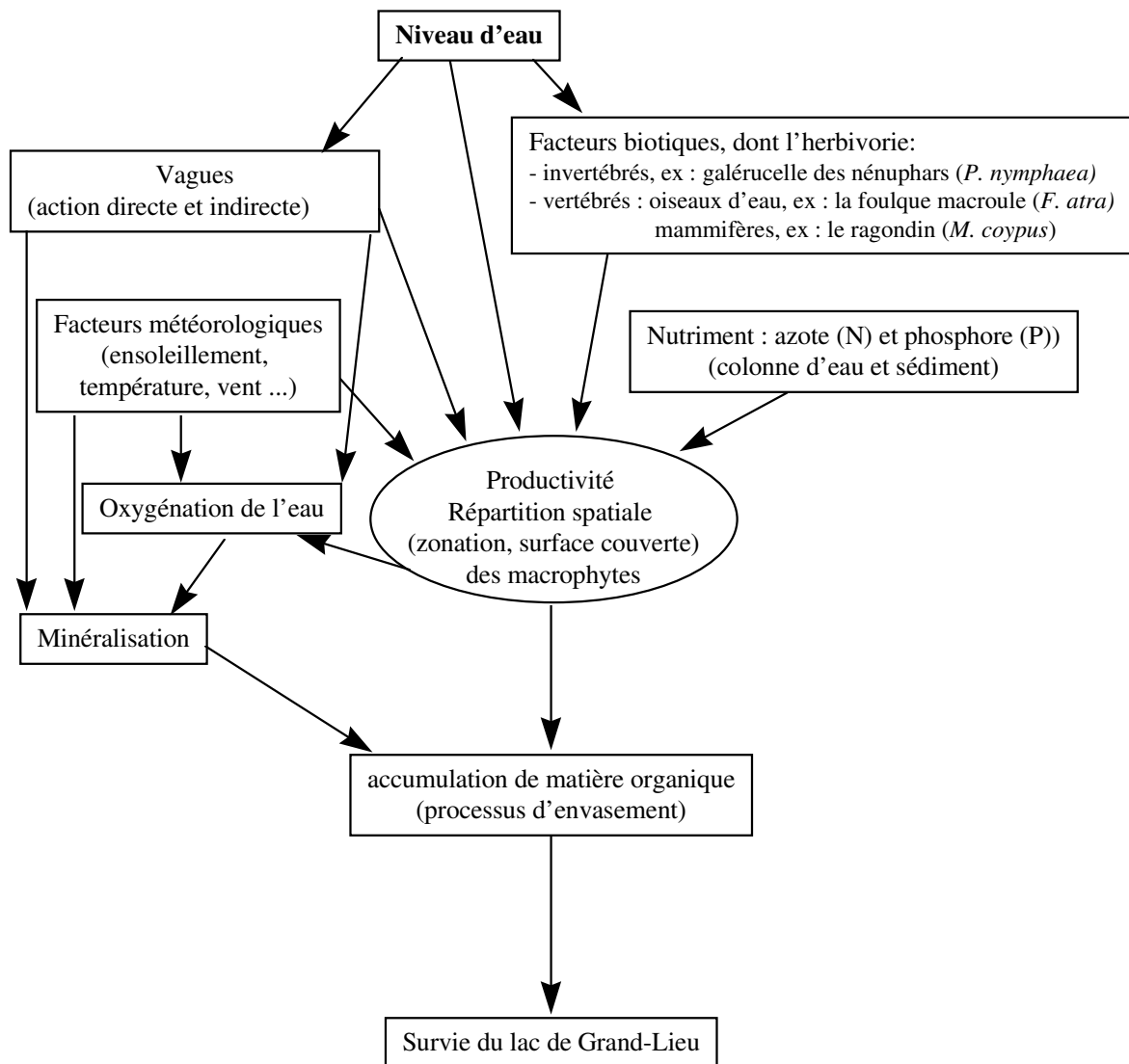


Figure 1 : Synthèse des principaux facteurs impliqués dans le processus d'envasement du lac de Grand-Lieu.

Nous privilégions le paramètre niveau d'eau dans notre étude en le mettant en position centrale de notre hypothèse de travail. En effet, nous posons comme hypothèse que l'élévation du niveau d'eau du lac de Grand-Lieu, réalisée dans les conditions stipulées par l'arrêté préfectoral entraînera une limitation significative de la productivité des macrophytes de la cuvette du lac.

Divers travaux relatent l'incidence de variations du niveau d'eau (sous certaines conditions d'amplitude, de durée et de période) sur la productivité des macrophytes (Tsuchiya et al., 1990, Papastergiadou et al., 1992, Whigham et al., 1978) et sur la surface couverte (Brock et al., 1987, Nohara, 1991 et 1993). A titre d'exemple, citons les travaux de Wallsten et al. (1989) qui montrent une baisse spectaculaire de la surface couverte par l'herbier à macrophytes du lac Tämnnaren. L'élévation volontaire et maintenue du niveau d'eau s'échelonnant entre 30 et 50 cm sur une période de 6 années a entraîné une diminution de l'herbier de 80 à 14 % de la surface du lac.

Ce facteur niveau d'eau constitue d'ailleurs l'élément essentiel du modèle développé par Van der Valk (1990). La modélisation porte sur la réponse des plantes aquatiques aux variations de niveau d'eau à partir d'un cline initial standard (3 zones : prairies inondables, macrophytes émergents et herbier subaquatique). Deux scénarios sont proposés (élévation ou baisse du niveau d'eau) en intégrant divers paramètres biologiques des espèces (durée de vie des organes, exigences d'établissement des plantules, espèces annuelles ou pérennes, modes de dispersion des graines). Ce modèle qualitatif fait apparaître des changements importants dans la physionomie des écosystèmes étudiés.

Ainsi le suivi scientifique retenu dans le cadre de l'étude sur les macrophytes du lac de Grand-Lieu porte sur :

- l'évaluation de la biomasse et de la productivité des principaux macrophytes (cf. chapitre suivant : **II - Description du site**),
- la détermination de la surface couverte par ces macrophytes sur l'ensemble du lac ainsi que la distribution et la dynamique spatiales au cours des saisons,

Ces 2 approches permettent de quantifier à l'échelle du lac la productivité des principaux macrophytes et les variations annuelles.

- le suivi de la teneur en nutriment (C, N et P) afin de déterminer :
 - les flux de nutriment dans les macrophytes lors de la période de végétation (Pieckzyska, 1993),
 - l'importance des macrophytes dans les cycles de nutriments au sein de l'écosystème (notamment par rapport aux intrants).

Les données recueillies portent sur les années 1995, 96 et 97 ce qui correspond à la période de transition entre 2 modes de gestion hydraulique du lac. Néanmoins, l'appréhension du phénomène fera référence aux résultats de travaux antérieurs (1981, 1982 et 1990) représentant ainsi un suivi sur une période de plus de 15 ans.

II - Description du site :

Pour des raisons de commodité, nous reprendrons ici la description du site faite dans le rapport de 1986 (Marion et al., 1986). Nous ne reviendrons pas sur la description des associations végétales présentées dans la monographie du lac de Grand-Lieu (Marion et Marion, 1976).

Le peuplement végétal du lac peut être scindé en quatre zones, décrites selon un gradient de la rive vers le centre (figure 2) :

- les prairies inondables, surtout présentes vers le Sud-Ouest (St Lumine et St Mars de Coutais), couvrant environ 1500 ha,
- les roselières boisées (levis) dominées par le phragmite commun (*Phragmites communis*), les saules (*Salix* sp) et les aulnes (*Alnus glutinosa*), couvrant environ 2000 ha sur les rives Nord-Ouest, Ouest et Sud-Ouest (de Bouaye à St Philbert de Grand-Lieu en passant par St Mars de Coutais et St Lumine),
- les macrophytes flottants et émergents, qui correspondent à la zone des joncs des tonneliers ou scirpes lacustres (*Scirpus lacustris*), comprenant aussi le nénuphar blanc (*Nymphaea alba*), le nénuphar jaune (*Nuphar lutea*), le lymnanthème (*Nymphoides peltata*) et la châtaigne d'eau ou mâcre (*Trapa natans*), qui couvrent environ 1200 ha. Ces macrophytes ne sont présents que pendant la saison de végétation (avril à novembre),
- l'eau libre de végétation émergée, mais pouvant abriter des herbiers immergés de potamots (*Potamogeton* sp.), naïas (*Najas marina*), myriophylle (*Myriophyllum* sp.) et cératophylle (*Ceratophyllum*), couvre environ 800 ha au « centre » du lac (en fait décentré vers l'Est, près de la Chevrolière). S'y ajoutent divers bassins dénommés rades à l'intérieur des macrophytes flottants ou des levis.

L'étude réalisée en 1981 et 1982 comprenait le suivi de la production des macrophytes flottants et émergents cités ci-dessus. Etaient pris en compte également les typhas (*Typha augustifolia*), les prêles (*Equisetum limosum*), et enfin, secondairement, des macrophytes immergées tels les potamots (*Potamogeton natans* en particulier), cératophylles et naïas. Mais dès 1990, la prêle a disparu, sous l'effet, semble-t-il, du broutage par le ragondin. De même, les typhas ont fortement régressé et ne sont plus visibles que sur des secteurs limités de la côte Est. Les scirpes, également sujets au broutage, ont quasiment disparu de la partie ouest mais quelques îlots demeurent sur les parties Sud et Est du lac. Quant aux herbiers immergés, ils ont progressivement reculé en raison de l'eutrophisation jusqu'à disparaître dans les années 90. Durant la saison 1996, ils sont réapparus sur les zones d'eau libre grâce à une plus grande transparence de l'eau. Il a pu être recensé la présence de différents types de potamots (*Potamogeton natans*, *Potamogeton compressus*, *Potamogeton crispus*), de naïas, une espèce émergente, l'utriculaire (*Utricularia vulgaris*)... Nous n'avons cependant pas procédé au suivi de leur productivité. L'objectif se limite en effet à dégager l'importance quantitative de la biomasse produite dans la zone constamment en eau du lac, et en cela leur contribution reste négligeable.

Ainsi le suivi de la production durant la période de 1995 à 1997 a porté sur tous les macrophytes flottants et émergents qui sont encore présents sur la cuvette centrale du lac :

- macrophyte émergent : *Scirpus lacustris*.
- macrophytes flottants : *Nymphaea alba*, *Nuphar lutea*, *Nymphoides peltata* et *Trapa natans*.

III - Matériel et méthode :

III . 1 - Suivi de la biomasse et de la productivité :

a - Biomasse :

Le suivi de la croissance des macrophytes est réalisé selon la méthode classique dite de « standing crop » qui consiste à prélever mensuellement les végétaux sur une surface standard (Brock et al., 1983, 1987). La récolte s'effectue durant toute la période de végétation (avril à octobre) et seule la partie au dessus du sédiment ou biomasse aérienne est fauchée. Les mâcles sont cependant récoltées en intégralité compte tenu du faible ancrage au substrat assuré par les racines souterraines. En ce qui concerne les scirpes, le protocole de récolte est quelque peu différent compte tenu du statut précaire de l'espèce sur le lac. Uniquement 10 pieds sont récoltés par unité de surface retenue. Le calcul de la densité de pieds présents sur cette même surface permet ainsi de quantifier la croissance des scirpes de la surface en question.

La récolte mensuelle se réalise en diverses stations définies, d'une part, au sein de tâches monospécifiques et d'autre part selon un gradient de la rive vers le centre du lac. L'objectif est de tenir compte des éventuelles différences de situation de croissance des macrophytes.

Le plan d'échantillonnage fait état de ces critères et comporte un nombre de stations proportionnel à l'importance des différentes espèces. Ainsi la figure 2 fait apparaître :

- 6 stations de *Nymphaea alba* notées de N1 à N6,
- 5 stations de *Trapa natans* (Mâcle) notées de M1 à M5,
- 3 stations de *Nymphoides peltata* (Limnanthème) symbolisées par L1 à L3,
- 2 stations de *Nuphar lutea* (Nénuphar Jaune) NJ1 et NJ2,
- 2 stations de *Scirpus lacustris* notées S1 et S2.

Les stations correspondent à des surfaces de 16 m² (4 m sur 4 m). Elles ont été retenues durant les 3 années de suivi (1995 à 1997), à l'exception des stations de *Nuphar lutea* définies uniquement en 1997.

Suite aux observations en 1990 de l'impact important du broutage exercé par le ragondin, notamment sur *Scirpus lacustris*, des exclos à ragondin de 16 m² ont été installés en 1995 sur des stations à *Nymphaea alba*, *Trapa natans* et *Scirpus lacustris*. Ces exclos constituent des lots témoins. En effet, l'expérience consiste à recueillir la biomasse sur une unité de surface à l'intérieur de l'exclos et sur une même surface directement à côté des exclos, c'est-à-dire dans les stations détaillées ci-dessus.

La mise en place des exclos a malheureusement coïncidé avec l'épidémie de botulisme de l'été 1995, laquelle a fortement diminué la population de ragondin sur le lac (Lodé et Marion, 1997). Aucun broutage significatif sur les macrophytes n'a ainsi pu être décelé au cours de la saison 1995 par la méthode des exclos. A la suite de ces résultats, et étant donné que la population de ragondins est restée faible en 1996 et 1997, il n'a plus été effectué de prélèvement à l'intérieur des exclos à partir de juillet 1996.

Le plan d'échantillonnage des études antérieures (1981, 82 et 90) reposait sur une démarche différente, puisqu'une seule station considérée représentative de la situation du lac d'après les photographies aériennes était définie pour les nénuphars (N'), les mâcres (M') et les scirpes (S'). Néanmoins la récolte était réalisée sur une surface de 4 m², alors que pour la période 95-97, le prélèvement porte sur 1 m². Dans les deux situations, la récolte est faite chaque mois sur un emplacement vierge différent à l'intérieur de la station.

Compte tenu du plan d'échantillonnage quelque peu différent pour les années 1981 à 1990, nous avons considéré non pas un échantillonnage sur 4 m² mais 4 stations de 1 m² où les biomasses récoltées sont identiques. L'intérêt de cette procédure est statistique puisqu'il permet de compenser les écarts de taille d'échantillon entre les 2 périodes 81-90 et 95-97, lors des analyses de variance détaillées dans le chapitre des résultats.

Pour toutes les récoltes effectuées (1981 à 1997), le poids frais récolté après égouttage est alors pesé (poids frais/m²). Une partie de ce matériel (500 g) est ensuite mis à l'étuve (5 à 6 jours à 70 °C), afin de déterminer le poids sec correspondant et donc le poids sec par unité de surface (g/m²) de chaque station et pour chaque mois de récolte (Biomasse Aérienne Mensuelle ou BAM, cf encadré p 11). Pour chaque échantillon mis à l'étuve, les différents organes des plantes sont séparés afin de déterminer leur part respective dans la BAM.

Lors des récoltes, d'autres paramètres sont quantifiés :

- la densité de pieds, excepté pour les limnanthèmes dont la densité est si importante que le dénombrement s'avère trop fastidieux,
- 2 paramètres descriptifs du milieu (1997):
 - la profondeur de la colonne d'eau,
 - la turbidité (disque de Secchi).

b - Productivité :

Les divers paramètres sur la croissance des macrophytes permettent d'estimer la productivité nette (cf encadré p 11) qui correspond à la production totale de biomasse sur une surface (m²) et dans un intervalle de temps définis (an). Sa mesure nécessite d'évaluer au préalable :

- le remplacement successif des organes aériens en cours de saison (*Nymphaea alba*, *Nuphar lutea* et *Nymphoides peltata*) ou la nécrose partielle de la seule pousse annuelle durant la période de croissance (*Scirpus lacustris*). Dans le premier cas, il s'agit de mesurer la vitesse de renouvellement (durée de vie et période de végétation) des feuilles. Dans le second, il s'agit d'appliquer un coefficient à la biomasse récoltée pour tenir compte de ces pertes.
- la biomasse souterraine produite,
- la biomasse produite consommée par les herbivores.

Comptabilisation du remplacement d'organes et des nécroses partielles

Une expérience portant sur la durée de vie des feuilles de *Nymphaea alba* est menée en 1996. En effet, l'évaluation de la productivité annuelle de ce macrophyte flottant impose la détermination du taux de renouvellement d'organes durant la saison de végétation et notamment de la partie aérienne de la plante (cf chapitres **IV - Traits d'histoire de vie des macrophytes** et **V - Résultats**).

Ce paramètre a déjà été mesuré sur le lac de Grand-Lieu par Marion en 1981. La méthode consiste en un suivi d'une « cohorte » de feuilles marquées. Le pointage du nombre de feuilles encore présentes est effectué tous les 5 jours environ après le marquage. Une nouvelle « cohorte » est suivie tous les mois.

La méthode de suivi de cohorte est également employée pour la saison 1996. Le turn over, autrement dit le taux de renouvellement des feuilles a ainsi pu être calculé en intégrant la durée de période de végétation (cf **V. 2 - Productivité nette**).

La détermination de la durée de vie moyenne des feuilles est effectuée en empruntant la méthode de Buchan et al. (1988). Cette méthode permet en outre de déterminer les vitesses d'apparition (Ar : Appearance rate) et de disparition (Dr : Disappearance rate) des feuilles, selon les formules suivantes :

$$\begin{aligned} \text{Dr} &= ((N_{t0} - N_{t1})/N_{t0}) \times (1/(t1 - t0)) \times 100 \quad \dots \text{exprimée en \% de feuilles disparues/jour/m}^2 \\ \text{Ar} &= ((N_{t1})/N_{t0}) \times (1/(t1 - t0)) \times 100 \quad \dots \text{exprimée en \% de feuilles apparues/jour/m}^2 \end{aligned}$$

avec :
N_{t0} = Nombre de feuilles marquées au temps t₀,
N_{t1} = Nombre de feuilles marquées à t₀ encore présentes au temps t₁,
t₁-t₀ = Intervalle de temps entre les deux passages,
N_{t1} = Nombre de feuilles apparues entre t₀ et t₁.

Pour trouver t₁- t₀ correspondant à la durée de vie moyenne des feuilles, il faut N_{t1} = 0, ainsi :

- Dr = (N_{t0}/N_{t0})x(1/(t₁ - t₀))x100
- et t₁-t₀ = 100/Dr

Pour que cette mesure soit correcte, il faut effectuer le calcul de D_r avec un intervalle $t_1 - t_0$ à peu près équivalent à la moitié de la durée de vie des feuilles (Buchan et al., 1988). Ce moyen permet de minimiser le biais induit par le caractère hasardeux de la disparition des feuilles dans le temps (biais qui diminue avec le nombre de feuilles marquées).

L'évaluation de ces mêmes paramètres (durée de vie et turn over) des autres macrophytes flottants du lac de Grand-Lieu n'a pas été faite. Le recours à des données extraites de travaux semblables s'avère alors nécessaire.

La durée de vie des feuilles de *Nymphoides peltata* varie entre 23,14 jours (Brock et al., 1983) et 28 jours (Tsuchiya et al., 1990). Selon Brock et al. (1983) les pétioles et les feuilles ont une durée de vie différente (pétioles : 28,9 jours et feuilles : 23,1 jours). Leur biomasse constitue sur une année respectivement 50,65 % et 49,35 % de la biomasse au dessus du sédiment (Tsuchiya et al., 1990). Par conséquent la persistance moyenne de la biomasse récoltée est égale à :

$$50,65 \% \times 28,9 \text{ j} + 49,35 \% \times 23,1 \text{ j} = 26,05 \text{ j.}$$

La période de végétation (de l'apparition des premières feuilles à la disparition des dernières) équivaut à environ 180 jours au lac de Grand Lieu variable selon les années. Si la durée de vie des feuilles sur ce site est équivalente à celle observée par Brock et al. (1983), le taux de renouvellement (turn over) de la biomasse aérienne serait ainsi de $180/26,05 = 6,91$. Brock et al. (1983) trouvaient une valeur proche pour le taux de renouvellement de la partie uniquement foliaire (7,3) calculée à partir d'une période de végétation de 169 jours.

Le calcul de la productivité nette annuelle, au lac de Grand-Lieu, correspond au produit de la biomasse annuelle moyenne par le taux de renouvellement de la saison (6,91).

La biologie de *Trapa natans* est différente des Nymphaeaceae. En effet la tige s'allonge durant la saison (émission de nouvelles feuilles) et les racines apparaissent au fur et à mesure de l'élongation sur les différents noeuds. Leur nécrose n'intervient qu'en fin de saison. La rosette qui flotte en surface, en revanche, perd une partie de ses feuilles au cours de la saison tandis que de nouvelles apparaissent au centre de la rosette. Sur *Trapa natans japonica*, variété très voisine de *Trapa natans*, le nombre de feuilles varie modérément au cours de la période de croissance (Kunii, 1988b). Les vitesses d'apparition et de disparition sembleraient donc relativement constantes, la durée de vie d'une feuille étant de 30 jours pour Kunii (1988b) et inférieure à 30 jours pour Tsuchiya et al. (1983). On retiendra donc un renouvellement des feuilles chaque mois.

Au début de la saison, la rosette est petite, mais grandit progressivement par adjonction de feuilles supplémentaires et allongement des pétioles. Une partie des vieilles feuilles situées en périphérie meure, mais toutes ne le font pas. La mortalité finale est cependant totale et brutale, avec disparition de la rosette après une phase de séparation du pédoncule (plus d'accrochage au sédiment) qui permet à la plante de dériver avec le vent. Ainsi, le poids des feuilles est très variable au cours de la saison : les feuilles sont petites au départ (moins de 10 mg/feuille), puis leur poids augmente jusqu'à juillet (jusqu'à 77 mg) avant de redescendre progressivement (Kunii, 1988b).

La part des feuilles dans la biomasse récoltée a été évaluée notamment par Kunii (1988b). L'auteur avance une proportion des feuilles comprise entre 33 et 41% de la biomasse

totale pour la période allant de mi-mai à fin juillet. Cette proportion décline par la suite lorsque les fruits apparaissent.

Par la pesée séparée de la rosette et des autres organes de *Trapa natans* récoltés au lac de Grand-Lieu en 1996, et en attribuant une proportion du poids des feuilles par rapport à la rosette entière (tirée des travaux signalés ci-dessus en admettant qu'elle soit la même à Grand-Lieu malgré les différences de sous espèce et de milieu), les facteurs retenus pour quantifier le renouvellement des feuilles dans le calcul de la productivité annuelle sont : 43% de la biomasse récoltée en juin, 51% de celle de juillet et 27% de celle d'août. Il n'est pas nécessaire de comptabiliser de renouvellement en septembre puisque l'apparition de feuilles devient alors très faible. Leur biomasse est de toute façon comptabilisée dans la biomasse maximale qui advient généralement en août.

Le calcul de la productivité aérienne annuelle correspond donc à la biomasse maximale de la saison à laquelle est ajoutée la biomasse de renouvellement des feuilles telle qu'elle vient d'être détaillée.

Les études de 1981-82 et 1990 n'avaient pas pris en compte ce type de calcul, mais avaient estimé la nécromasse à 10% de la biomasse totale, selon les données de la littérature à l'époque, antérieure à l'étude de Kunii.

Les macrophytes émergents et notamment *Scirpus lacustris* croissent jusqu'à une biomasse maximale mesurable en fin de saison. La nécromasse durant la période végétative a été évaluée par Ondock et al. (1978) à 9% de la biomasse maximale saisonnière. Ce chiffre a déjà été utilisé sur Grand-Lieu par Marion pour les années 1981 et 1982.

Comptabilisation de la biomasse souterraine

La biomasse souterraine de *Nuphar lutea* a été mesurée au lac de Grand-Lieu en novembre 1981 par Marion. Elle a été évaluée à 28 % de la biomasse annuelle totale et considérée comme représentative de celle de *Nymphaea alba* faute de donnée sur celui-ci. Elle est à rapprocher de l'estimation obtenue dans l'étude de Malthus et al. (1990) qui est comprise entre 23 et 55 % de la biomasse totale. Ainsi, la valeur de 28 % est conservée pour le calcul de la biomasse souterraine des saisons 1982 à 1997 pour les 2 espèces.

La productivité souterraine annuelle de *Nymphoides peltata* est estimée par Brock et al. (1983) à 12 % de la biomasse totale annuelle. Dans l'étude de Tsuchiya et al. (1990) elle représente 23,60 % de la biomasse totale, sur l'ensemble de la saison, et 27 % dans les travaux de Malthus et al. (1990). Par conséquent la proportion de la biomasse souterraine par rapport à la biomasse totale retenue dans le cadre de l'étude du lac de Grand-Lieu est fixée à 20 % (correspondant à la moyenne des 3 valeurs en notre possession).

La partie souterraine de *Trapa natans* est constituée de racines d'ancrage qui ne représentent qu'une faible part de la biomasse totale : 5,8 % (Tsuchiya et al., 1987) et 16,3 % (Kunii, 1988b). La valeur moyenne de 11 % de la biomasse moyenne annuelle est utilisée pour quantifier la biomasse souterraine.

Concernant *Scirpus lacustris*, nous reprendrons les coefficients estimés d'après Kvet et al. (1978) et déjà utilisés par Marion et al. (1986) : 1,1 fois la productivité aérienne, soit l'équivalent de 1,2 fois la biomasse maximale saisonnière.

Comptabilisation de la biomasse consommée par les herbivores

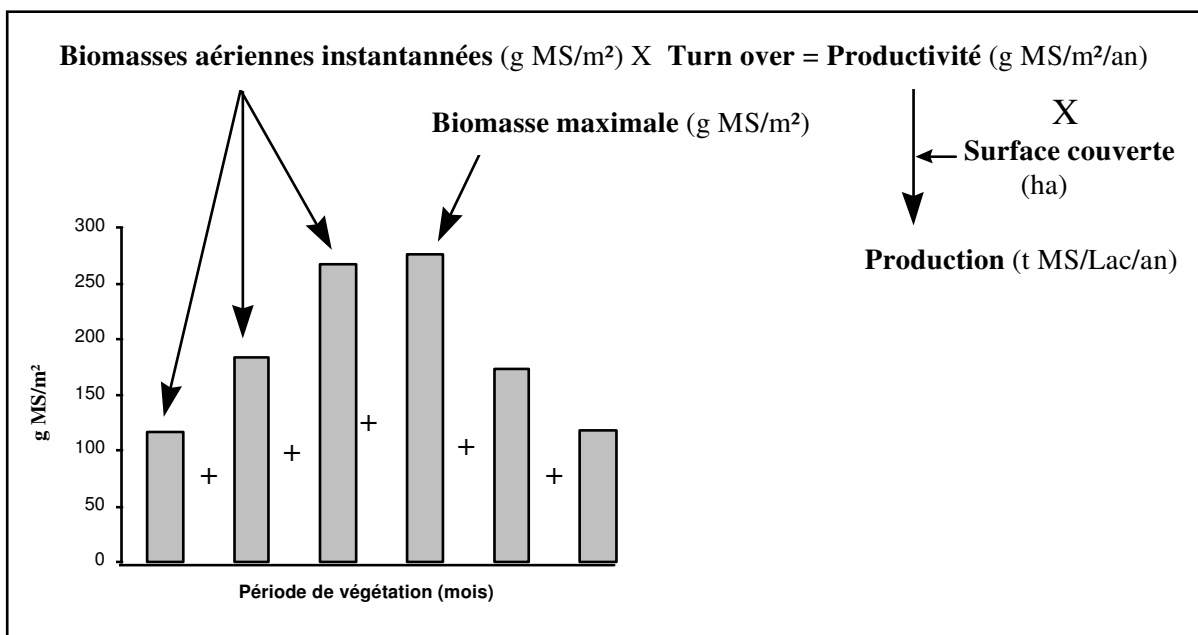
Les principaux consommateurs de la biomasse macrophytique ont déjà été évoqués en introduction de ce rapport. Il s'agit essentiellement de rongeurs (ragondin surtout), d'oiseaux (foulques,...), de mollusques (limnés, ...) et d'insectes (galérucele des nénuphars, ...). La consommation par le ragondin est de loin la plus spectaculaire quant à ses effets. La technique des exclos mise en place *sur Scirpus lacustris* en 1990 a permis de prouver que le ragondin était la cause principale de la régression accélérée de ce macrophyte émergeant sur le lac de Grand-Lieu, en synergie avec l'eutrophisation.

Toutefois l'estimation de la part du prélèvement exercé par les différents consommateurs n'a pas été réalisée. Cependant ce prélèvement se répercute directement sur la biomasse récoltée chaque mois. Par conséquent la biomasse consommée sans pour autant être quantifiée est prise en compte dans le calcul de la productivité nette annuelle par le biais des valeurs de biomasse mensuelle récoltée.

Certains paramètres environnementaux, évoqués en introduction de ce rapport, ont été retenus afin de tenter d'expliquer les éventuelles variations significatives de productivité des différents macrophytes au cours des saisons. Il s'agit de données de :

- niveau d'eau (côtes mensuelles moyennes),
- facteurs météorologiques (température, ensoleillement et vitesse de vent).

Il paraît nécessaire, à ce stade du rapport, de faire un point sur la terminologie utilisée. Les **biomasses aériennes instantannées** qui sont les biomasses récoltées durant tous les mois de la période de végétation sont cumulées, y compris la **biomasse maximale**, en tenant compte du renouvellement (**turn over**) des organes aériens afin de déterminer la **productivité** aérienne de la saison exprimée en grammes de matière sèche par unité de surface (m²) pour l'année. Le produit de la productivité par la **surface couverte** (hectare) pour chaque macrophyte permet d'estimer la **production** à l'échelle de la cuvette centrale du lac. La production résultante est ainsi exprimée en tonnes de matière sèche à l'échelle du lac pour chaque saison (t MS/Lac/an).



III . 2 - Distribution spatiale des macrophytes :

Une première carte de la végétation de Grand-Lieu a été établie en 1982 à partir d'une mission photographique IGN réalisée spécifiquement et d'un travail de repérage des espèces sur le terrain. Une seconde cartographie a été réalisée en 1990 à partir d'une mission IGN ordinaire. L'étude de l'évolution des superficies des macrophytes et des roselières depuis 1945 sur une partie importante du lac (grâce à l'analyse des différentes missions IGN) est présentée dans le rapport de Marion et Marion (1992). Enfin, une mission photographique a été effectuée à partir d'un avion à faible altitude en août 1995 dans le cadre du programme Life. L'opération a été réitérée le 1^{er} septembre 1996 et le 12 août 1997. Les photographies de 1995 ne sont que partiellement exploitables pour diverses raisons techniques inhérentes à la mission aérienne (non chevauchement de photographies et altitudes variables). Ces problèmes techniques ont été résolus en 1996 et 1997. Ainsi une reconstitution de l'herbier est faite, pour ces deux années, avec la distinction des différentes espèces à une échelle au 1/5000^{ème}. Nous disposons donc d'une cartographie évolutive de 1982 à 1997, espèce par espèce et depuis 1945 pour les grandes zonations végétales.

La superficie des principaux macrophytes est calculée pour l'ensemble du lac en 1982 et 1990 par mesure optique des cartes spécifiques (Marion et al., 1986 et Marion et Marion, 1992). Pour le programme actuel (1995 à 1997), la mesure de la superficie de chaque espèce est réalisée par traitement informatique à partir d'un Système d'Information Géographique (IDRISI).

L'analyse détaillée de grands secteurs du lac permet d'apprécier la dynamique spatiale de la répartition des macrophytes sur la période 1982-1997.

III . 3 - Teneurs en nutriments des macrophytes :

Les macrophytes jouent un rôle important dans le cycle des nutriments des lacs (Pieckzynska, 1993). Ils constituent la principale source de détritus autochtones de l'écosystème. La participation des macrophytes à la dynamique des nutriments implique divers processus et interactions (intensité de l'absorption de nutriments par les racines, translocation, relargage par les organes au dessus du sédiment, échanges entre le complexe macrophyte-périphyton). Ainsi les flux sont complexes dans le compartiment des macrophytes (Johnston, 1991).

Le suivi des teneurs en azote et en phosphore dans les macrophytes est donc crucial dans la compréhension de leur rôle dans le fonctionnement du lac de Grand-Lieu.

L'analyse des informations porte ainsi sur :

- le suivi des teneurs des différents organes au cours de la période de végétation afin de comprendre les éventuels échanges entre les différents organes lors de la phase de croissance et de la phase de décomposition en fin de saison,
- la quantification des teneurs en azote et en phosphore impliquées sur l'ensemble de la phénologie des macrophytes,
- l'estimation de la participation des macrophytes au cycle de l'azote et du phosphore à l'échelle du lac.

La détermination des concentrations en nutriments est effectuée à partir des échantillons placés à l'étuve. Une fois le poids sec obtenu, les échantillons sont réduits en poudre par un broyeur avec tamisage à 0,25 mm.

La teneur en azote est déterminée par mesure spectrométrique au CHN sur des échantillons de 5 à 10 mg. La concentration en phosphore est quant à elle mesurée par spectrophotométrie après dissolution complète du phosphore sur des échantillons de l'ordre de 5 mg, selon la méthode de Murphy et Riley (1962).

Ces analyses sont effectuées séparément sur chaque organe récolté et pour chaque station, tous les mois de la saison de végétation.

Parallèlement, le suivi des entrées d'azote et de phosphore au niveau des deux rivières alimentant le lac (la Boulogne et l'Ognon) a été quantifié à l'aide de préleveurs (Marion et Brient, 1997 et 1998).

Selon Twilley (1976), les analyses régulières de la teneur en nutriments couplées à des données de biomasse et de turn over des macrophytes conduisent une approximation relativement satisfaisante du flux annuel de ces nutriments et notamment des transferts des macrophytes au compartiment des détritivores. Les données recueillies au lac de Grand-Lieu (teneur en nutriments, biomasses récoltées et taux de renouvellement) permettent ainsi de quantifier les stocks d'azote et de phosphore prélevés par chaque macrophyte lors de la période de végétation.

Deux bilans distincts peuvent être évalués :

- le premier correspond au stock de nutriments qui a transité dans la partie aérienne des macrophytes durant toute la saison (bilan I). Il équivaut ainsi à la somme des quantités mensuelles de nutriments.
- le second correspond à la quantité de nutriments réellement prélevée par chaque macrophyte à l'écosystème (bilan II). Il repose alors sur l'estimation des quantités connues d'azote et de phosphore réabsorbées par la plante lors de la décomposition des feuilles et des pétioles à chaque génération.

Dans les deux cas, l'évaluation des quantités de nutriments prend en compte :

- les teneurs mensuelles de nutriments exprimées en pourcentage,
- les biomasses récoltées,
- les taux de renouvellement des organes au dessus du sédiment.

Le recours à des données provenant d'autres travaux permet de préciser les proportions de nutriments réinvestis par les macrophytes (flottants) à chaque génération. Le calcul de ces deux bilans est ainsi spécifique à la croissance de chaque macrophyte.

Une description des paramètres retenus dans l'évaluation de ces deux bilans est faite par la suite en reprenant certains éléments présentées dans cette même partie (**b - productivité**).

Nymphaea alba

La formulation de l'évaluation des stocks d'azote dans la biomasse aérienne (bilan I) sur l'ensemble de la saison (S_N) est la suivante :

$$S_N = \sum (Q_{Npi} + Q_{Nfi}) \quad \text{avec : } Q_{Npi} = N_{pi} (B_{pi} \times m_i / d_{vi})$$
$$Q_{Nfi} = N_{fi} (B_{fi} \times m_i / d_{vi})$$

Q_{Npi} = Quantité d'azote dans les pétioles au mois i ,

Q_{Nfi} = Quantité d'azote dans les feuilles au mois i ,

N_{pi} = teneur en azote dans les pétioles au mois i ,

N_{fi} = teneur en azote dans les feuilles au mois i ,

B_{pi} = biomasse des pétioles au mois i ,

B_{fi} = biomasse des feuilles au mois i ,

m_i / d_{vi} = turn over des feuilles et pétioles (considéré semblable) au mois i . Il correspond au rapport du nombre de jours du mois i sur la durée de vie des feuilles et pétioles estimée au mois i .

Le stock de phosphore est évalué de la même manière en employant la formule détaillée ci-dessus, avec les P_{pi} et P_{fi} (teneur en phosphore des pétioles et des feuilles aux différents mois i de la saison).

Le bilan II fait intervenir, à chaque génération, le réinvestissement d'une valeur moyenne de 65 % (de 60 à 70 % de la teneur en nutriment selon (Kok et al., 1990)) de la teneur en azote et phosphore des feuilles ($Q(N, P)_{fi}$) et des pétioles ($Q(N, P)_{pi}$) de la génération précédente.

Nymphoides peltata

L'évaluation des bilans en nutriments est assez similaire à celle décrite pour *Nymphaea alba* à l'exception faite de la non prise en compte de la distinction feuilles-pétioles. La valeur de durée de vie des feuilles et des pétioles retenue pour le calcul du turn over est de 26,05 jours. La part de nutriments réutilisée par la plante lors de la phase de décomposition des organes aériens est probablement plus importante que celle notée pour *Nymphaea alba*. En prenant l'hypothèse de Kok et al. (1990), la décomposition se traduit par une réabsorption (partielle) des nutriments par la plante ainsi que par un relargage à la chaîne des détritivores. Le bilan des variations mensuelles de nutriments dans les différents compartiments du milieu, présenté par Brock et al. (1983), souligne un transfert d'azote équivalent à 6,08 % et 16,8 % des teneurs respectives des mois de mai et de juin vers la chaîne des détritivores. Cela signifie ainsi que la totalité des teneurs en azote et phosphore est réabsorbée par *Nymphoides peltata* à chaque génération de feuilles à l'exception des mois de juin et juillet où 93,92 % et 83,2 % des teneurs des mois précédents (mai et juin) sont réutilisés.

Trapa natans

La croissance particulière de *Trapa natans* a déjà été évoquée précédemment. Le renouvellement d'une partie des feuilles de la rosette équivaut à 43 %, 51 % et 27 % des

biomasses respectives de juin, juillet et août. L'évaluation du bilan I correspond ainsi à la teneur en nutriments coïncidant au pic de biomasse à laquelle doivent être ajoutés 43 %, 51 % et 27 % des teneurs des mois de juin, juillet et août. Le bilan II ne peut être estimé faute de données sur l'éventuelle part réinvestie par *Trapa natans* lors du renouvellement des feuilles de la rosette.

Scirpus lacustris

La nécromasse durant la période de végétation est estimée à 9 % de la biomasse maximale. Ainsi le stock de nutriment qui a transité durant toute la saison (bilan I) chez *Scirpus lacustris* équivaut à la teneur déterminée lors du pic de biomasse à laquelle est additionné 9 % de cette teneur correspondant à la nécromasse. Le bilan II est équivalent au bilan I dans le cas des macrophytes émergents puisqu'il n'existe pas de renouvellement d'organes durant la saison.

IV - Traits d'histoire de vie des macrophytes :

Pour des raisons de clarté dans la structure du rapport, nous présentons ici une revue bibliographique des principaux traits de la biologie et de l'écologie des macrophytes concernés par l'étude.

Cette revue se présente sous la forme de tableaux de synthèse comportant les rubriques suivantes :

- productivité et biomasse,
- part des différents organes dans la biomasse, afin de quantifier la productivité au dessus du sédiment, dite Biomasse Aérienne (BA) et la biomasse dans le substrat ou Biomasse Souterraine (BS),
- décomposition, durée de vie et turn over des feuilles,
- zonation, sensibilité au facteur niveau d'eau, mode de reproduction, dynamique de population ...,
- références bibliographiques.

Dans la suite du rapport, il sera donc couramment fait référence aux :

- Tableau 1 : *Nymphaea alba* (1/2) et (2/2),
- Tableau 2 : *Nuphar lutea* (1/2) et (2/2),
- Tableau 3 : *Nymphoides peltata* (1/2) et (2/2),
- Tableau 4 : *Trapa natans* (1/2) et (2/2),
- Tableau 5 : *Scirpus lacustris* (1/2) et (2/2).

Le but de cette synthèse bibliographique est de faire apparaître les différences existantes entre les espèces en terme de productivité, de contribution à la production de matière organique à l'échelle d'un écosystème et d'adaptation aux fluctuations de niveau d'eau. Les données répertoriées (de zones lacustres au statut trophique semblable à celui du lac de Grand-Lieu) permettent d'établir des comparaisons avec les résultats obtenus dans le cadre de l'étude. Enfin, le recours à certains paramètres non quantifiés dans l'étude du lac de Grand-Lieu s'avère nécessaire dans le calcul notamment de la productivité des macrophytes.

Cette revue bibliographique fait apparaître des différences importantes entre les macrophytes. La distribution spatiale des macrophytes suit une zonation (déjà évoqué dans ce rapport) des hélophytes dont *Scirpus lacustris* sur la rive aux nénuphars jaunes et blancs dans les eaux plus profondes avec une zone intermédiaire colonisée par *Trapa natans* et *Nymphoides peltata* (Brock et al., 1987). Cette zonation est le reflet d'adaptations morphologiques des espèces aux contraintes induites par ce gradient. Les facteurs profondeur d'eau, exposition aux vagues et au vent représentent l'essentiel de ces contraintes.

Le développement du système racinaire constitue l'une des adaptations morphologiques. Ce système racinaire, autrement dit la biomasse souterraine, permet l'ancrage des plantes au substrat et joue un rôle crucial dans le maintien de certaines espèces en eaux dites profondes (de l'ordre de 2m). C'est notamment le cas de *Nymphaea alba* dont la biomasse souterraine représente 23 à 55 % de la biomasse annuelle totale dans l'étude de Malthus et al. (1990). Les rhizomes peuvent atteindre jusqu'à 74 % de la biomasse du mois d'août (Brock et al., 1987). Des valeurs assez semblables sont obtenues pour *Nuphar lutea*, avec une part de la biomasse souterraine estimée de 24 à 26 % de la biomasse annuelle totale (Malthus et al., 1990). La récolte d'août, dans l'étude de Brock et al. (1987), montre que la

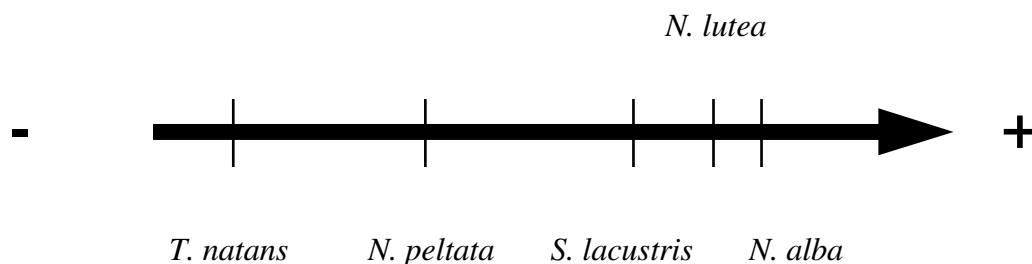
biomasse des rhizomes constitue plus de la moitié de la biomasse totale (52.2 %). Des valeurs globalement supérieures sont notées dans Twilley et al. (1985) : 46 % (Whigham, 1978), 65 % (Good et al., 1975).

Le système racinaire est nettement moins important chez *Nymphoides peltata* : 12 % (Brock et al., 1983), 23,6 % (Tsuchiya et al., 1990), 27 % (Malthus et al., 1990), 40 % (biomasse d'août, Brock et al., 1987) ou encore 50 % (Nohara, 1991).

Les racines d'ancrage ont une part encore moindre chez *Trapa natans* : 5,8 % uniquement dans l'étude de Tsuchiya et al. (1987) et 16,3 % de la biomasse totale quantifiée par Kunii (1988b).

Il semble que cette biomasse souterraine ait une part plus importante dans la biomasse totale de *Scirpus lacustris*. Van der Valk et al. (1988) obtiennent des valeurs de biomasse souterraine de l'ordre de 45,5 à 71 % de la biomasse totale selon la profondeur d'eau des stations étudiées. Des valeurs sensiblement identiques (57 et 72 %) sont présentées dans les travaux de Coops et al. (1991).

Malgré certaines différences intraspécifiques importantes, il est possible de définir un gradient interspécifique d'adaptation aux niveau d'eau (profondeur d'eau), par le biais du développement d'un système racinaire :



Développement du système racinaire (ancrage au substrat)

L'élongation des cellules du pétiole est une autre adaptation des macrophytes au niveau d'eau et plus particulièrement à la montée des eaux. Ce phénomène, certes limité dans tous les cas, est noté pour *Nymphaea alba* (Papastergiadou et al., 1992) et pour *Nuphar lutea* (Brock et al., 1987). Cependant, cette adaptation est considérée plus restreinte pour *Nymphoides peltata* ((Brock et al., 1987, Nohara, 1991 et Papastergiadou et al., 1992). L'élongation des pétioles et des tiges respectivement pour *Trapa natans* (Nohara, 1991, 1993) et pour *Scirpus lacustris* (Coops et al., 1994), suite à l'élévation du niveau d'eau, est considérée modeste.

L'absence de réelle quantification de cette réponse à la montée des eaux permet néanmoins de placer les espèces sur un gradient d'adaptation à l'élévation du niveau d'eau :

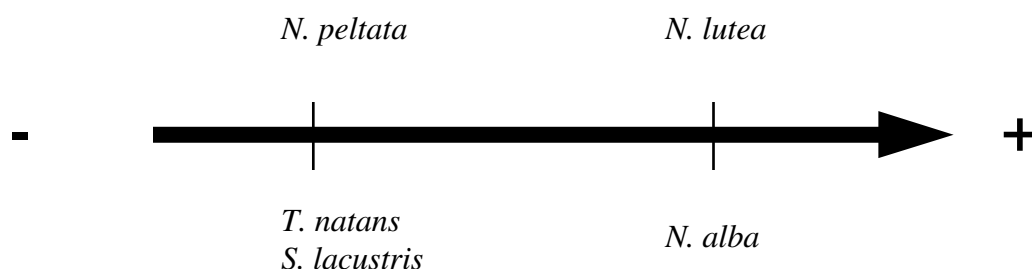


Tableau 6 : Synthèse des principaux traits biologiques des 5 espèces de macrophytes.

	<i>Nymphaea alba</i>	<i>Nuphar alba</i>	<i>Nymphaea peltata</i>	<i>Trapa natans</i>	<i>Scirpus lacustris</i>
Zonation	au delà de <i>N. peltata</i>	au delà de <i>N. peltata</i>	0,3 à 3 m	< 2 m	< 2 m
Système racinaire	+++	+++	++	+	+++
Adaptation au niveau d'eau	+++	+++	++	+	+
Adaptation à l'action des vagues	+	+	+++	+++	+
mode de reproduction	graines, propagation végétative	graines, propagation végétative	graines stolons	graines	graines, propagation végétative
vitesse de colonisation	+	+	++	+++	+

+ : faible, ++ : moyen, +++ : fort.

V - Résultats :

La description des facteurs abiotiques (climat, niveau d'eau, apport de nutriments par le bassin versant) caractérisant les 6 années d'étude s'avère nécessaire avant de présenter les divers résultats sur le suivi des macrophytes. Le bilan des débits d'eau durant la période hivernale précédant les périodes de végétation ainsi que les apports en nutriments sera présenté dans la partie **V. 5 - Facteurs explicatifs**. Les facteurs météorologiques dans nous disposons concernent la période 1995 à 1997. L'analyse détaillée de ces paramètres sera également rapportée dans la partie V. 5.

Le suivi du profil du niveau d'eau (figure 3) au cours des saisons et de l'amplitude des côtes constitue une première approche descriptive des situations divergentes des saisons qui se sont succédées entre 1981 et 1997.

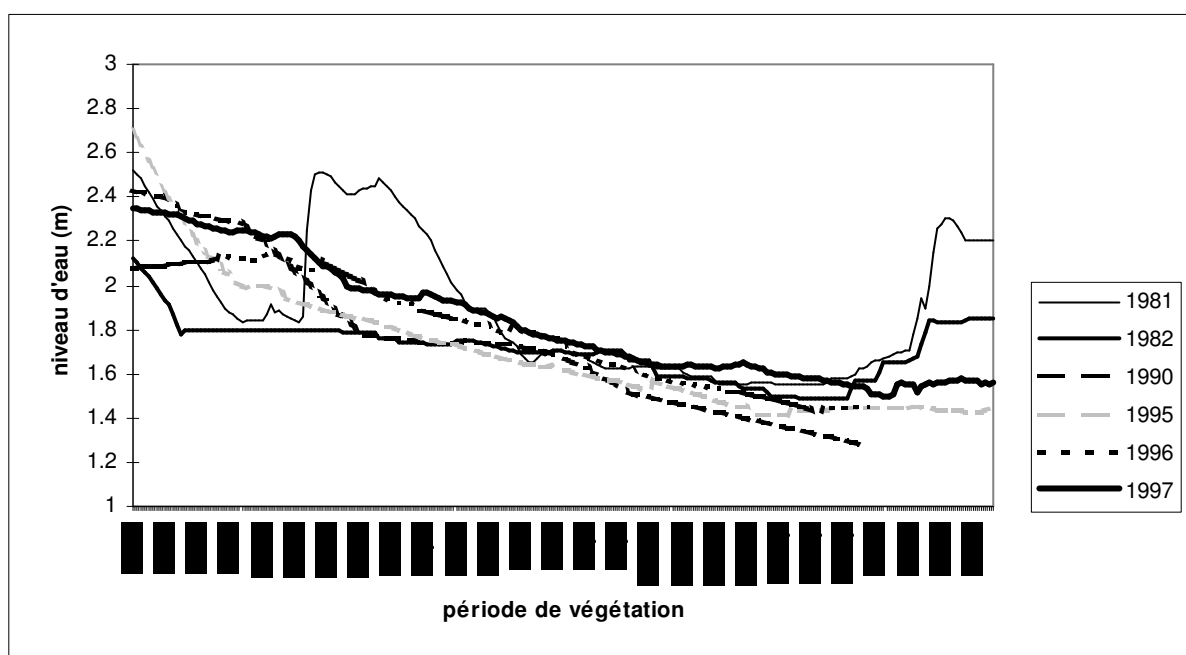


Figure 3 : Niveau d'eau durant la période de croissance des macrophytes (1981 à 1997).

Le profil global des variations de niveau d'eau durant la période de végétation souligne un étiage progressif à partir de la fermeture de l'écluse. L'année 1981 se caractérise par une élévation brutale du niveau d'eau d'amplitude forte (atteignant un pic équivalent à 40 à 60 cm au dessus des valeurs des autres saisons) due à un orage lors de la phase initiale de croissance, dont l'effet sur le niveau d'eau s'est prolongé pendant un mois et demi (mi-mai à fin juin). Cette situation exceptionnelle constitue un scénario quasi-expérimental pour observer les répercussions d'une submersion soudaine en début de saison sur la croissance des macrophytes.

La courbe de 1996 correspond à la première année de mise en application de l'élévation de niveau d'eau, mais avec un déficit de hauteur en début de saison par rapport aux cotes stipulées par l'arrêté préfectoral. Elle se distingue de celles des saisons 1982, 1990 et 1995 par un niveau plus élevé perceptif jusqu'à la mi-juillet (selon les années).

Enfin, 1997 représente une application parfaite des cotes du nouvel arrêté ministériel, assurant le niveau d'eau moyen le plus élevé à partir de mai, mis à part l'accident de 1981.

Le calcul des niveaux d'eau moyens durant les saisons de végétation (avril à septembre, figure 4) et leur analyse statistique (ANOVA: analyse de variance à un facteur) permettent de bien caractériser les années sur la base de ce facteur.

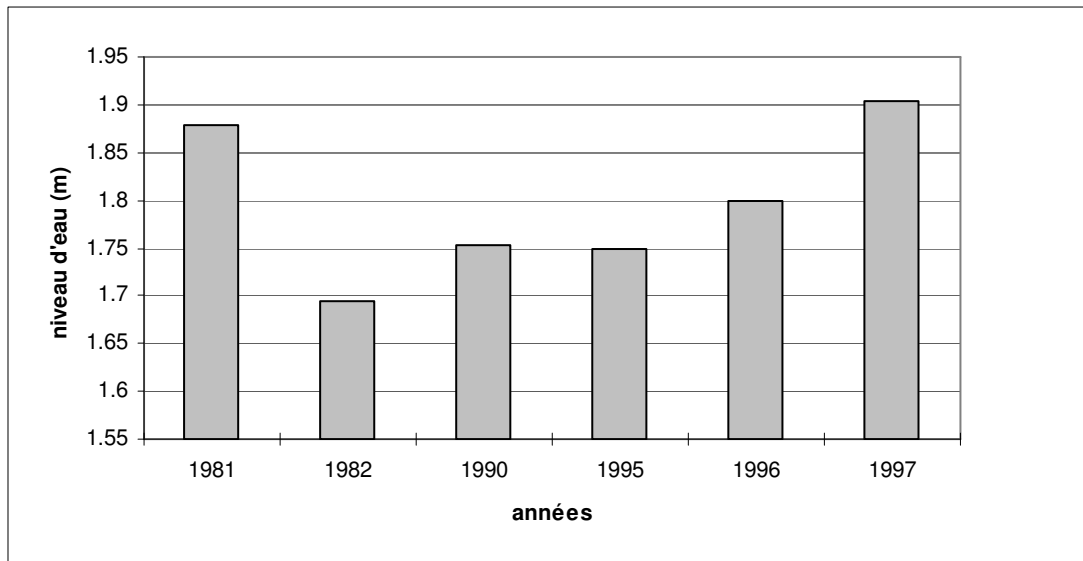


Figure 4 : Niveau d'eau moyen durant la période de végétation (1981 à 1997).

Les niveaux d'eau moyens oscillent entre 1,69 m (1982) et la valeur maximale de 1,90 m (1997), soit une différence de 21 cm sur l'ensemble de la saison de croissance des macrophytes. La saison 1996 constitue une situation intermédiaire entre ces niveaux extrêmes (1,80 m) et peut être considérée comme une étape dans la hausse du niveau prévue dans le cadre de plan de sauvetage du lac.

L'analyse de variance sur l'ensemble des années montre une différence significative ($F = 13,23$, $p = 0,001$). Le tableau 7 fait ressortir en effet la situation expérimentale que constitue 1981. Cette saison diffère significativement des autres années (différences significatives avec tous les couples d'années, excepté les 2 dernières saisons 1996 et 1997). L'absence de différence significative entre 1981 et ces 2 années d'application du relèvement du niveau résulte du calcul de la moyenne sur l'ensemble de la période de végétation. L'ampleur de la crue du printemps en 1981 est alors compensée par le niveau bien plus bas du reste de la saison.

Cette analyse par couples d'années souligne que la gestion hydraulique appliquée en 1997 (retention d'eau dès le mois d'avril avec une baisse régulière jusqu'en septembre) induit globalement sur la période de végétation un niveau d'eau supérieur aux autres années (excepté 1981).

Le niveau d'eau moyen de 1982 est significativement plus faible que celui de 1981, 1996 et 1997. Les deux saisons consécutives 1981-1982 représentent donc des situations contrastées.

Tableau 7 : Comparaisons multiples des niveaux d'eau moyens (1981 à 1997).

	1981	1982	1990	1995	1996	1997
1981	-	***	***	***	NS	NS
1982	***	-	NS	NS	**	***
1990	***	NS	-	NS	NS	***
1995	***	NS	NS	-	NS	***
1996	NS	**	NS	NS	-	**
1997	NS	***	***	***	**	-

NS : Non Significatif, * : p = 0.05, * * : p = 0.01 et *** : p = 0.001

L'élévation du niveau d'eau pratiquée en 1996 n'est pas significative par rapport aux autres années intermédiaires (1990 et 1995) sur l'ensemble de la période de végétation. L'explication réside dans le fait que l'exploitation du vannage dans le cadre de l'arrêté préfectoral fixe des côtes minimales à respecter à partir du mois de mai et selon les conditions jusqu'au 15 octobre. Par conséquent les répercussions de l'application de cet arrêté ne sont perceptibles qu'à partir du mois de mai dans le cadre de l'analyse ci-dessus. Les niveaux particulièrement élevés en 1990 et 1995 au mois d'avril (2,34 m et 2,27 m respectivement) conduisent à une baisse lente du niveau d'eau au mois de mai et donc à un niveau globalement plus élevé que 1996 en tout début de saison de végétation.

Par contre l'analyse des niveaux d'eau moyens estimés durant la période mai et juin fait ressortir des différences significatives entre la saison 1996 et les autres années 1990 et 1995. L'analyse globale sur toute la période 1981 à 1997 est hautement significative ($F = 49,00$ et $p < 0,001$). Le bilan des comparaisons multiples sur la base de la moyenne de niveau d'eau des mois de mai et juin figure ci-dessous.

Tableau 8 : Comparaisons multiples des niveaux d'eau moyens de mai et juin (1981 à 1997).

	1981	1982	1990	1995	1996	1997
1981	-	***	***	***	***	***
1982	***	-	*	NS	***	***
1990	***	*	-	NS	***	***
1995	***	NS	NS	-	***	***
1996	***	***	***	***	-	NS
1997	***	***	***	***	NS	-

NS : Non Significatif, * : p = 0.05, * * : p = 0.01 et *** : p = 0.001

La saison 1981 se distingue bien de toutes les autres saisons, et 1996 et 1997 (saisons de relèvement du niveau d'eau) se différencient des autres années 1982 à 1995.

V . 1 - Suivi de la biomasse :

a - *Nymphaea alba* :

La figure 5 représente les profils saisonniers de biomasse au dessus du sédiment ou Biomasse Aérienne Mensuelle (BAM) au cours des 6 années de suivi.

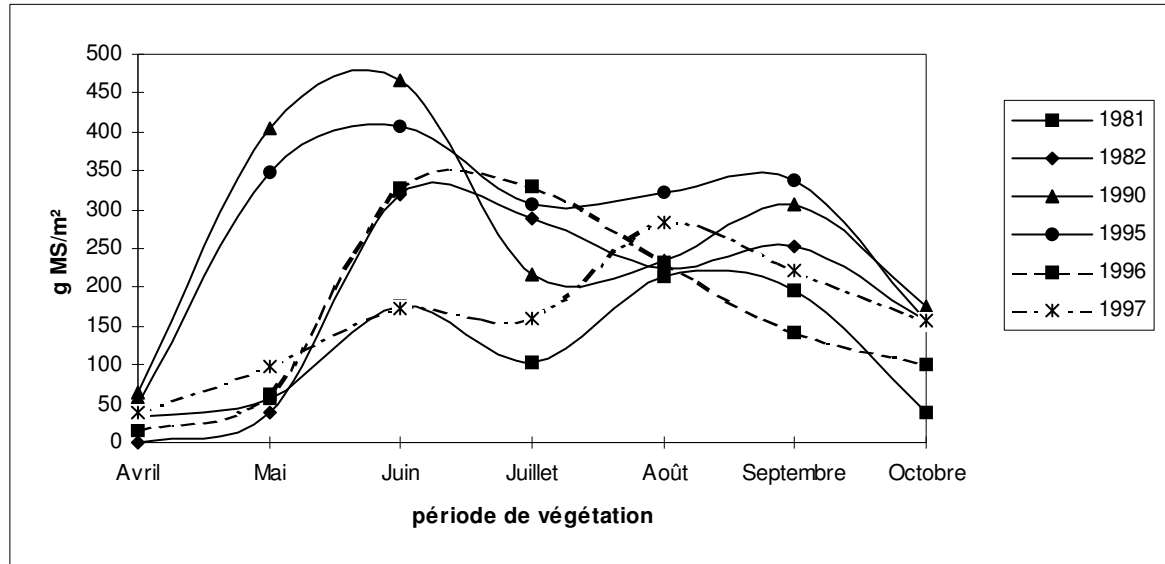


Figure 5 : Profils saisonniers de la Biomasse Aérienne Mensuelle de *Nymphaea alba* (1981 à 1997).

Les premières feuilles apparaissent en avril et la période de croissance persiste jusqu'à la submersion des dernières feuilles à l'automne suite à la montée des eaux. Un décalage est observable au cours des années : précocité des années 1990 et 1995 et retard notamment des années 1981 et 1982.

Quelques particularités se dégagent au cours des saisons :

- la croissance suit clairement une courbe bimodale, à l'exception de 1996 (courbe unimodale). La reprise de croissance intervient en août pour culminer en septembre, mais l'amplitude est moindre que celle du pic principal de juin.
- L'amplitude des biomasses récoltées varie considérablement au cours des années. En effet 1990 et 1995 se démarquent par des biomasses maximales (premier pic saisonnier) atteignant respectivement 466 et 407 g MS/m². Ces biomasses représentent le double de la valeur maximale obtenue pour la saison 1981 (215 g MS/m²). Les années 1982 (B_{max} = 320 g MS/m²) et 1996 (320 g MS/m²) constituent des années intermédiaires en terme de valeur maximale atteinte.
- Les écart-types (Annexe 3) traduisent l'amplitude des variations au cours de la période de croissance intra-annuelle. Les variations de biomasse récoltée sont les plus importantes pour l'année 1990 (sd = 136 g MS/m²) et les plus faibles en 1981 (sd = 77 g MS/m²) et en 1997 (sd = 79 g MS/m²) . Les autres années ont des variations intermédiaires avec des valeurs d'écart-type comprises entre 123 et 126 g MS/m².

L'interprétation de l'allure des courbes (unimodale ou bimodale) fait intervenir à la fois la densité de feuilles/m² et la surface foliaire au cours de la période de croissance de *Nymphaea alba*.

La figure 6 illustre en effet les variations de densité de feuilles au cours des mois. Il apparaît clairement une similitude de l'allure des courbes; courbes bimodales excepté pour 1996. Néanmoins le nombre de feuilles/m² s'avère plus important lors du second pic ce qui semble paradoxal avec les résultats obtenus pour la BAM.

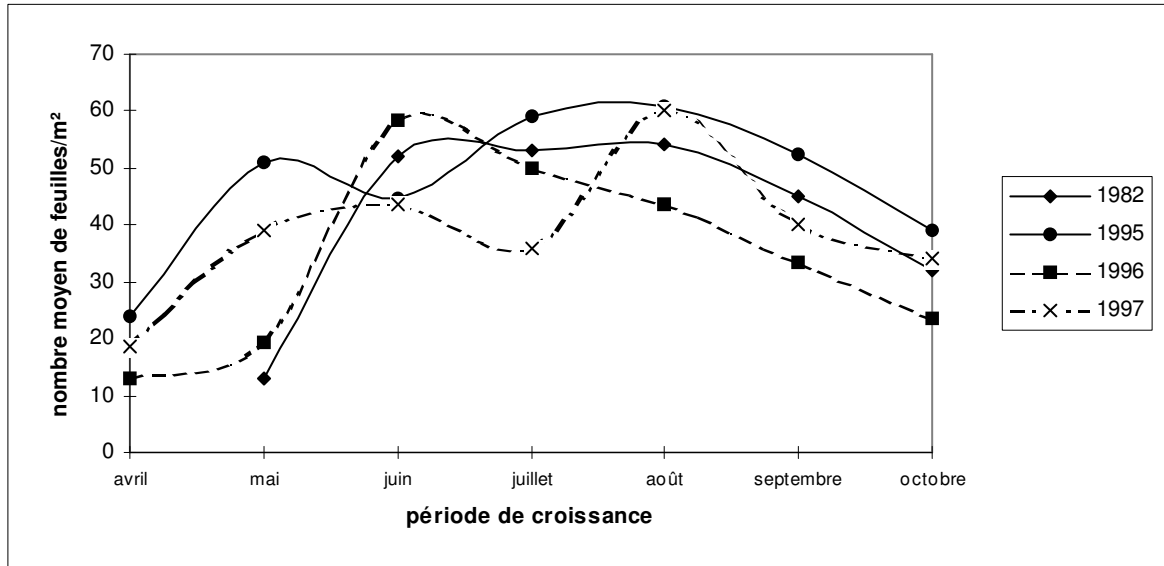


Figure 6 : Densité de feuilles de *Nymphaea alba* durant la période de croissance (1982 à 1997).

L'interprétation résulte de la prise en considération de la surface foliaire et donc indirectement de la biomasse foliaire au cours de la croissance (figure 7).

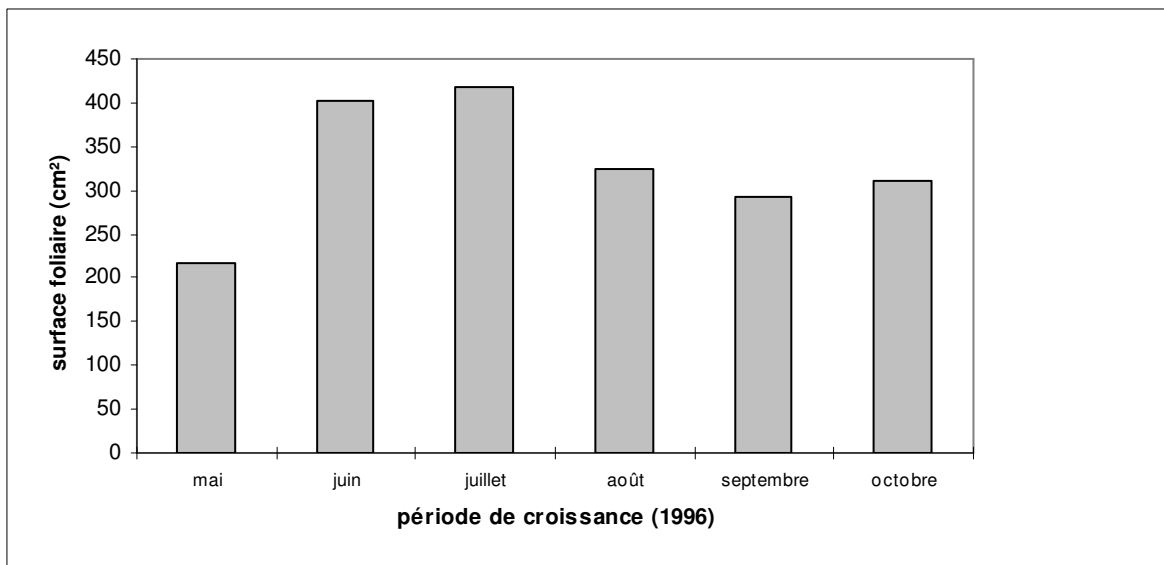


Figure 7 : Surface foliaire de *Nymphaea alba* au cours de la saison 1996.

La taille des feuilles de *Nymphaea alba* croît au début de saison de façon importante, puisque la surface est multipliée par 2 de mai à juillet, soit respectivement 216 et 417 cm²/feuille. La taille des feuilles diminue par la suite et se stabilise à une valeur proche de 300 cm²/feuille.

Le premier pic de biomasse aérienne correspond ainsi à la période où la surface foliaire est maximale et où la densité de feuilles est importante. Le creux estival est attribuable à la fois à une diminution de la densité de feuilles et à une stabilisation de la surface foliaire. Enfin, la reprise de la biomasse (second pic) est imputable à une augmentation de la densité de feuilles.

Les biomasses aériennes sur l'ensemble de la saison montrent des allures, des valeurs maximales et des variations (écart-types) différentes au cours des années. Cependant peut-on affirmer que certaines années se caractérisent par une plus forte biomasse que d'autres ?

Pour répondre à cette question, nous avons eu recours à une analyse de variance (ANOVA à un facteur) portant sur la biomasse aérienne moyenne annuelle, c'est-à-dire la moyenne des biomasses mensuelles (figure 8).

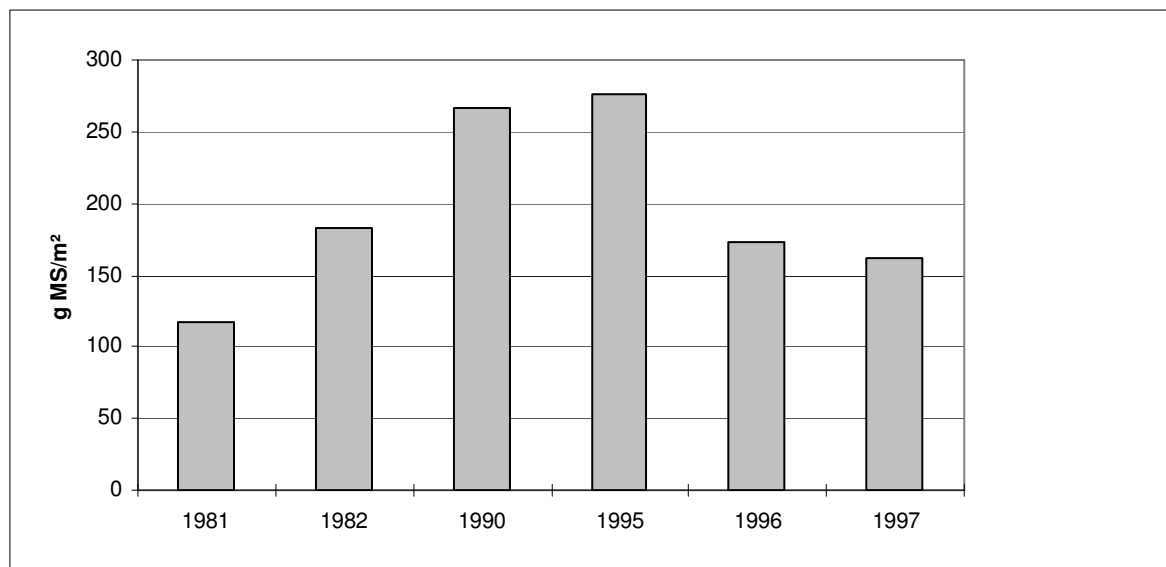


Figure 8 : Biomasse aérienne (au dessus du sédiment) moyenne de *Nymphaea alba* (1981 à 1997).

On notera que le classement des années selon la biomasse moyenne annuelle correspond à celui obtenu avec les biomasses récoltées en septembre (figure 5).

1990 et 1995 se démarquent par une biomasse moyenne supérieure aux autres années. L'analyse de variance est réalisée sur une matrice comportant les biomasses récoltées sur l'ensemble des stations pour les années 1995 à 1997. Pour les saisons 1981 à 1990, le recours à la démultiplication des valeurs obtenues sur 4 m² sont réalisées comme cela est expliqué dans le chapitre **III . 1 - Suivi de la biomasse et de la productivité**.

L'analyse de variance est hautement significative ($F = 8.30, p < 0.001$). Il existe donc bien une différence de biomasse moyenne entre les années. Nous avons poursuivi l'analyse en effectuant une comparaison de la différence de biomasse moyenne entre couples d'années.

Le tableau suivant fait apparaître les résultats de l'analyse sous la forme de probabilités de significativité d'écart de moyenne (procédure de comparaison multiple Tukey HSD).

Tableau 9 : Probabilités des comparaisons de biomasse moyenne de *Nymphaea alba* (1981 à 1997).

	1981	1982	1990	1995	1996	1997
1981	-	NS	***	***	NS	NS
1982	NS	-	NS	NS	NS	NS
1990	***	NS	-	NS	**	***
1995	***	NS	NS	-	***	***
1996	NS	NS	**	***	-	NS
1997	NS	NS	***	***	NS	-

NS : Non Significatif, ** : $p = 0.01$ et *** : $p = 0.001$

Les saisons 1990 et 1995 dont le niveau d'eau printanier a été le plus faible se différencient en effet des autres années, puisque 1990 est statistiquement différente de 1981, 1996 et 1997 et la biomasse moyenne de 1995 est également supérieure à celles de 1981, 1996 et 1997. La biomasse obtenue pour 1982 constitue une année intermédiaire car aucune différence significative n'apparaît avec les années à plus forte croissance (1990 et 1995) ainsi que les années à plus faible biomasse moyenne (1981, 1996 et 1997). Les saisons 1990 et 1995 sont fortement non différentes ($p = 1.00$), autrement dit ces années sont très semblables en terme de biomasse moyenne annuelle. De la même manière, 1997 est très semblable à 1981 ($p = 1.00$) constituant l'année avec la biomasse moyenne la plus faible (117 g MS/m²). Il s'agit dans les 2 cas des années au plus haut niveau d'eau printanier.

Il ressort de cette comparaison de la biomasse aérienne moyenne par année une baisse significative de la croissance de *Nymphaea alba* au cours des 2 dernières saisons avec un retour en 1997 au niveau le plus bas de la biomasse quantifiée au Lac de Grand Lieu depuis 15 ans, alors que l'année 1995 montrait le record de biomasse moyenne annuelle. Par rapport aux saisons 1990 et 1995, les biomasses moyennes de 1996 et 1997 sont 46 % plus faibles, confirmant les prédictions faites pour l'application du plan de sauvetage (Marion, 1992 : 40%).

b - *Nuphar lutea* :

L'étude de la croissance de *Nuphar lutea* n'a été suivie qu'en 1997. Cette espèce faiblement représentée lors des premières études (1981 à 1990) semble prendre une place plus importante dans l'herbier à macrophytes flottants ces dernières années. C'est pourquoi nous avons pris en compte cette espèce lors de la campagne 1997. La figure 9 illustre la biomasse des feuilles et pétioles récoltés mensuellement de *Nuphar lutea*. Apparaît également sur cette figure le profil de biomasse de *Nymphaea alba*, afin de comparer ces 2 espèces de biologie très semblable.

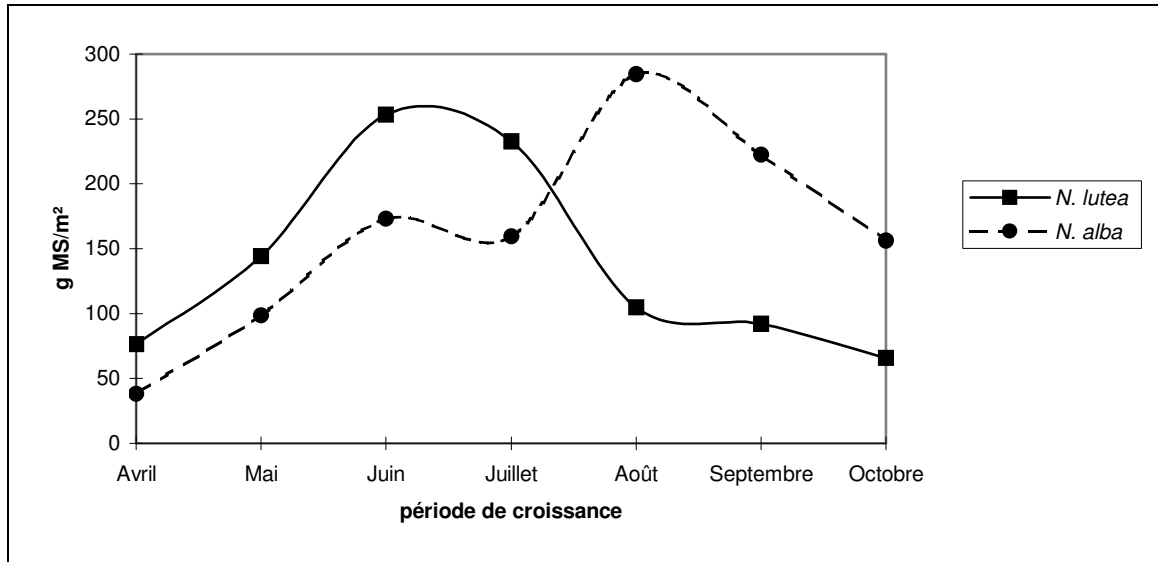


Figure 9 : Profil saisonnier de la Biomasse Mensuelle de *Nuphar lutea* et *Nymphaea alba* (1997).

L'évolution de la biomasse de *Nuphar lutea* est unimodale et en cela il s'agit d'une première différence avec *Nymphaea alba* qu'il conviendrait de valider les prochaines années. Les 2 courbes sont parallèles d'avril à juin. La biomasse de *Nuphar lutea* est alors 1,5 fois supérieure à celle de *Nymphaea alba*. Les données des mois suivants font ressortir une tendance inverse. La biomasse d'août pour *Nuphar lutea* est de 105 g MS/m² alors que la reprise de croissance de *Nymphaea alba*, évoquée précédemment, conduit à une biomasse de 284,5 g MS/m². La baisse de biomasse par la suite (septembre et octobre) est décrite par des courbes sensiblement parallèles. Globalement la biomasse moyenne calculée sur toute la période de végétation souligne une croissance plus faible de *Nuphar lutea* que *Nymphaea alba* (138 et 161 g MS/m² respectivement).

Les densités de feuilles suivent une même dynamique (figure 10) que le profil de biomasse.

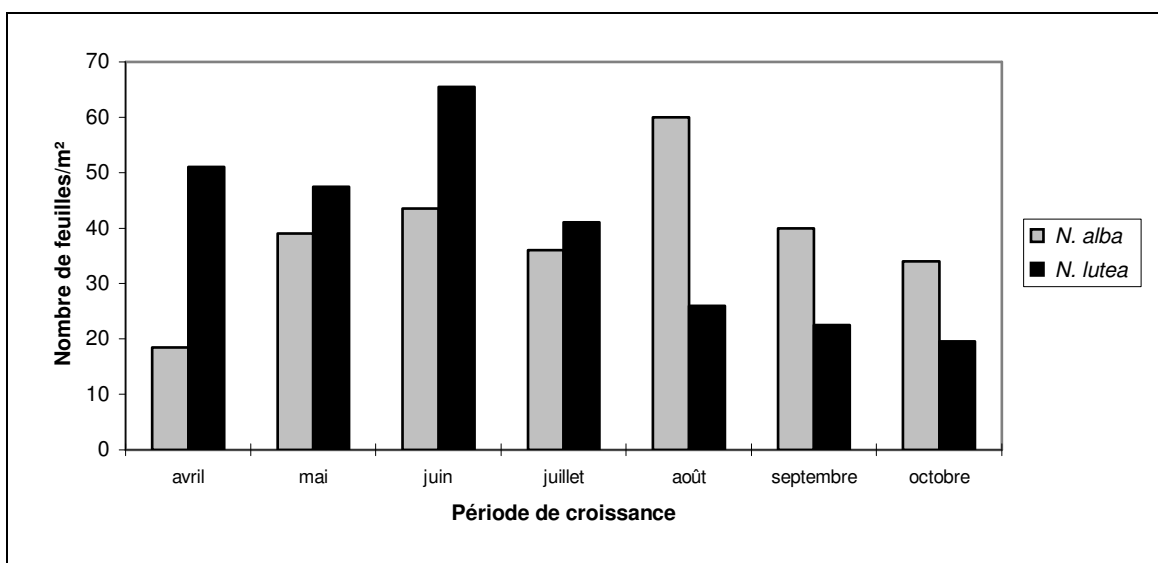


Figure 10 : Densité de feuilles/m² de *Nuphar lutea* et *Nymphaea alba* (1997).

Là encore le nombre de feuilles par unité de surface augmente durant les trois premiers mois pour atteindre un pic de 65,5 feuilles/m². La densité décroît ensuite régulièrement et ne représente plus que 19 feuilles/m² en octobre.

La surface foliaire de *Nuphar lutea* n'a pas été suivie cette saison. Néanmoins les observations de terrain semblent suggérer une relative stabilité de la taille des feuilles au cours de la période de croissance. Ainsi les variations de biomasse lors des récoltes paraissent à première vue liées à la densité de feuilles de *Nuphar lutea*.

c - *Nymphoides peltata* :

La figure 11 montre les profils saisonniers de la biomasse des feuilles et pétioles de *Nymphoides peltata*.

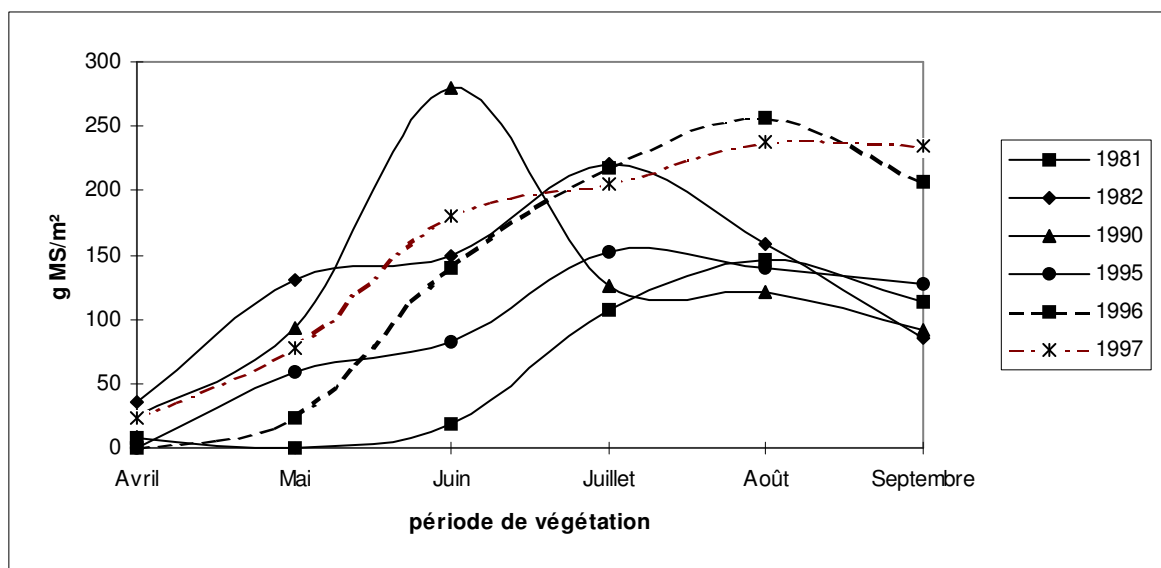


Figure 11 : Profils saisonniers de la Biomasse Aérienne de *Nymphoides peltata* (1981 à 1997).

Nymphoides peltata présente globalement une croissance continue d'avril jusqu'en août. La partie aérienne se dégrade ensuite plus ou moins rapidement jusqu'à la submersion. Les courbes varient en précocité de croissance : 1981 et 1995 sont plus tardives. L'amplitude de la biomasse est la plus forte pour la saison 1990 (Bmax = 280 g MS/m²) et la plus modeste (la moitié de la valeur de 1990) pour les années 1981 (Bmax = 146 g MS/m²) et 1995 (Bmax = 151,5 g MS/m²).

L'amplitude des variations de croissance (Annexe 3) est la plus importante lors de la saison 1996 (sd = 106,60 g MS/m²). L'écart type à la moyenne annuelle est le plus faible en 1995 (57,75 g MS/m²). Les autres saisons ont des variations intermédiaires comprises entre 63,75 g MS/m² (1981 et 1982) et 90,25 g MS/m² (1997).

Les biomasses moyennes annuelles (figure 12) varient au cours des saisons. La biomasse moyenne de 1981 (65,5 g MS/m²) ne représente qu'uniquement la moitié de la valeur des années 1982 (129,85 g MS/m²), 1990 (122,75 g MS/m²), 1996 (140,5 g MS/m²) et encore moins par rapport à la valeur obtenue en 1997 (159,85 g MS/m²). La saison 1995 est intermédiaire avec une biomasse moyenne de 93,40 g MS/m².

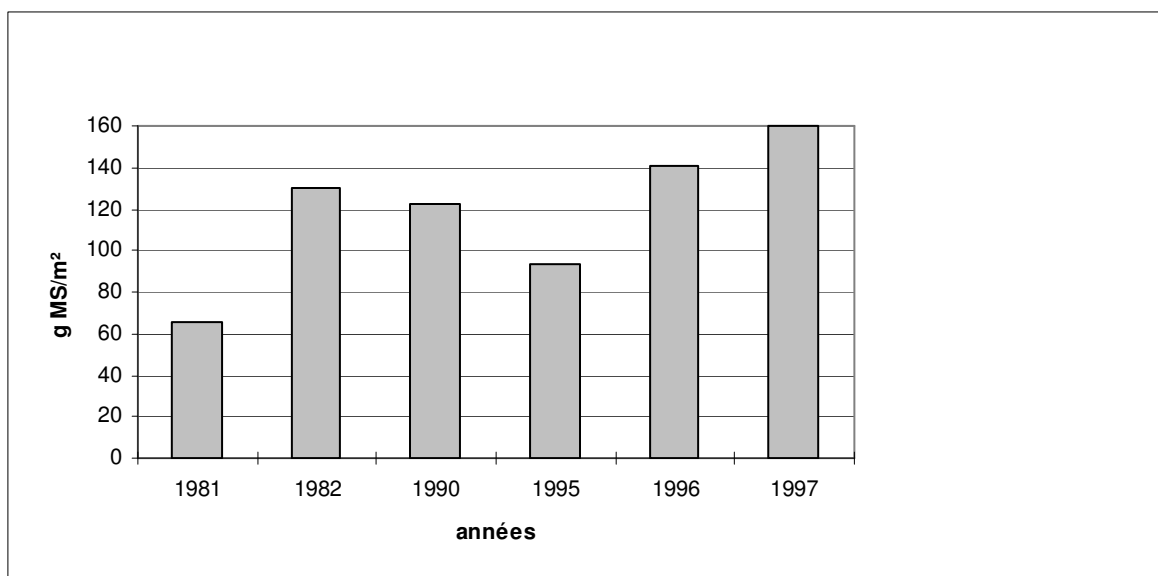


Figure 12 : Biomasse aérienne moyenne de *Nymphoides peltata* (1981 à 1997).

L'analyse de variance (ANOVA à un facteur) portant sur la biomasse aérienne moyenne annuelle selon la même procédure que celle détaillée pour *Nymphaea alba* aboutit à une différence hautement significative ($F = 5.20$, $p = 0.001$).

Les comparaisons multiples par couples d'années sont résumées dans le tableau 10.

Tableau 10 :
Probabilités des comparaisons de biomasse moyenne de *Nymphoides peltata* (1981 à 1997).

	1981	1982	1990	1995	1996	1997
1981	-	**	*	NS	***	**
1982	**	-	NS	NS	NS	NS
1990	*	NS	-	NS	NS	NS
1995	NS	NS	NS	-	NS	NS
1996	***	NS	NS	NS	-	NS
1997	**	NS	NS	NS	NS	-

NS : Non Significatif, * : $p = 0.05$, ** : $p = 0.01$ et *** : $p = 0.001$

La saison 1981 se caractérise par une biomasse moyenne significativement plus faible que celle des autres années à l'exception de 1995. Les autres biomasses annuelles sont donc semblables malgré notamment une baisse observable de 1996 à 1997. Ces résultats sont cependant à relativiser car le nombre de stations échantillonnées est deux fois plus faible en 1995, 1996 et 1997 que celui de *Nymphaea alba*, ce qui peut masquer des différences réelles. Ce résultat ne diminue pas l'intérêt du changement du niveau d'eau car *Nymphoides peltata* apporte une contribution modeste à la surface couverte ainsi qu'à la production à l'échelle du lac (cf infra).

d - *Trapa natans* :

Les résultats de la phénologie de *Trapa natans* sont regroupés sur la figure 13.

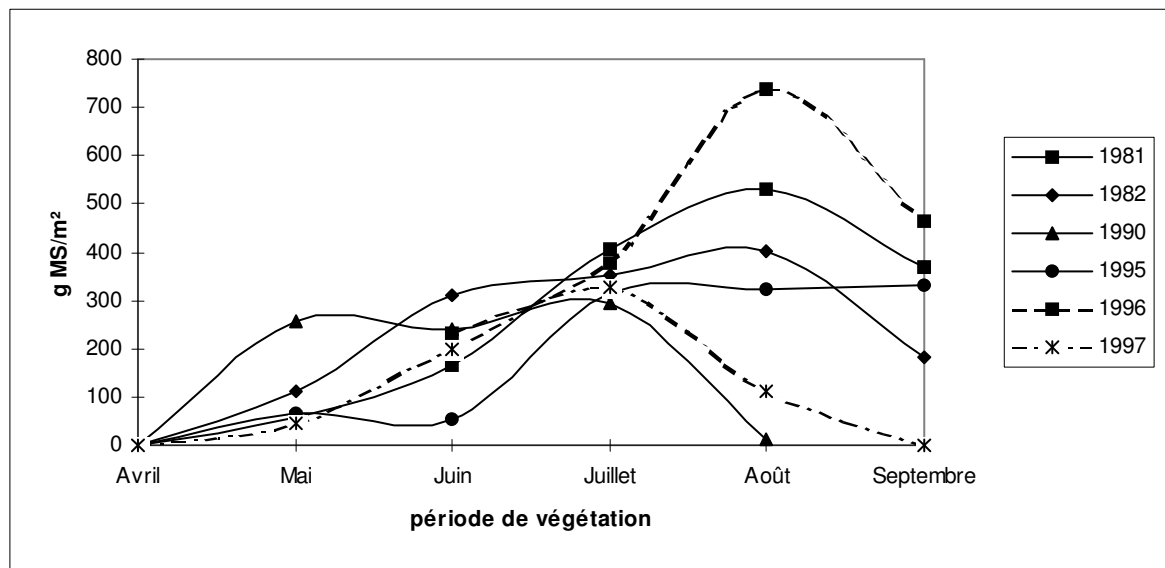


Figure 13 :

Profils saisonniers de la biomasse totale (aérienne et souterraine) de *Trapa natans* (1981 à 1997).

La période de croissance de *Trapa natans* est plus tardive que celle des autres macrophytes, puisque l'apparition des premiers organes aériens (rosettes) ne s'observe qu'à partir du mois de mai. Une fois encore un léger décalage du début de croissance est noté : 1990 est particulièrement précoce et à l'inverse la saison 1995 ne prend de l'ampleur qu'à partir du mois de juillet. Le point le plus remarquable est la similitude des biomasses mensuelles de juillet qui contraste avec la variabilité de celles d'août.

L'évolution de la biomasse récoltée est assez semblable à celle de *Nymphoides peltata* et souvent l'inverse de celle de *Nymphaea alba*, mais l'intervention des animaux paraît expliquer largement ces différences annuelles de biomasse (cf VI - Discussion). Le pic de biomasse est atteint en général au mois d'août (1981, 1982 et 1996), lorsque les fruits sont formés. Néanmoins, 1990 se caractérise par un plateau prolongé (mai à juillet).

La saison 1996 se démarque par une biomasse maximale atteignant une très forte valeur de 738 g MS/m². Il s'agit certes de la biomasse totale de la plante, mais compte tenu de la part très modeste que constituent les racines d'ancrage (5,8 % selon Tsuchiya et al., (1987), 16,3 % selon Kunii (1988b) et 11,55 % de la biomasse de juin dans notre étude), la biomasse aérienne est considérable.

Les autres biomasses maximales élevées sont bien plus modestes : 529 g MS/m² en 1981 soit 75 % de la biomasse record de 1996.

Les variations intra-annuelles de croissance selon les stations (exprimées par l'écart type de la biomasse moyenne) confirment les observations précédentes. En effet, en 1996, les variations de biomasse sont les plus fortes (274 g MS/m²). La saison 1981 se caractérise par une valeur en deçà (190 g MS/m²). Toutes les autres années ont des variations plus modestes comprises entre 129 g MS/m² (1997) et 144 g MS/m² (1995).

Les biomasses moyennes résument ces remarques (figure 14). La biomasse moyenne la plus forte correspond toujours à celle de la saison 1996 (363 g MS/m²), soit 2 fois la valeur de 1990 (201,5 g MS/m²) et 2,5 fois celle obtenue en 1997 (136,5 g MS/m²).

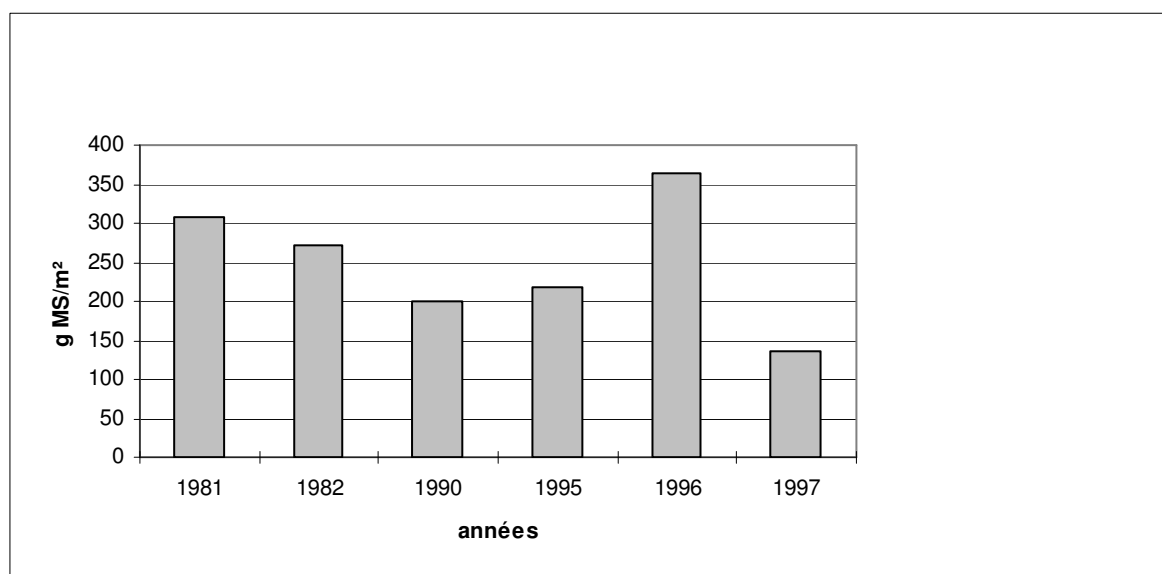


Figure 14 : Biomasse moyenne (sur l'ensemble de la plante) de *Trapa natans* (1981 à 1997).

L'analyse de variance (ANOVA à un facteur) fait apparaître une forte différence significative pour l'ensemble des années ($F = 7.01$, $p = 0.001$).

Le tableau 11 représente les résultats de l'analyse des comparaisons multiples entre couples d'années.

Tableau 11 : Probabilités des comparaisons de biomasse moyenne de *Trapa natans* (1981 à 1997).

	1981	1982	1990	1995	1996	1997
1981	-	NS	NS	NS	NS	*
1982	NS	-	NS	NS	NS	*
1990	NS	NS	-	NS	***	NS
1995	NS	NS	NS	-	**	NS
1996	NS	NS	***	**	-	***
1997	*	*	NS	NS	***	-

NS : Non Significatif, * : $p = 0.05$, * * : $p = 0.01$ et *** : $p = 0.001$

La saison 1996 se distingue en effet de la plupart des autres années, puisque des différences significatives s'observent entre d'une part la biomasse moyenne de 1996 et celles de 1990, 1995 et 1997 d'autre part. De plus, la comparaison 1981 - 1997 montre que la biomasse de 1981 est significativement supérieure à 1997.

La biomasse moyenne de 1997 est inférieure à celle de 1990, année ayant la plus faible biomasse moyenne annuelle (201,5 g MS/m²) jusqu'à lors. La dernière saison (1997) correspond ainsi à un retour à la biomasse annuelle la plus modeste observée au lac de Grand-Lieu et cela depuis les premières études du début des années 1980.

L'année 1996 paraît comme une exception dans la chute puis la stabilisation de la productivité depuis 1981. Cette année s'est caractérisée par une forte transparence de l'eau due à une chute de l'eutrophisation par un fort niveau d'eau et par une absence totale de broutage par le ragondin. La synergie de ces 3 facteurs explique peut-être cette bonne productivité.

e - *Scirpus lacustris* :

Le suivi de biomasse a été effectué sur toutes les saisons excepté en 1990. Les biomasses récoltées au cours de la période de végétation sont illustrées sur la figure 15.

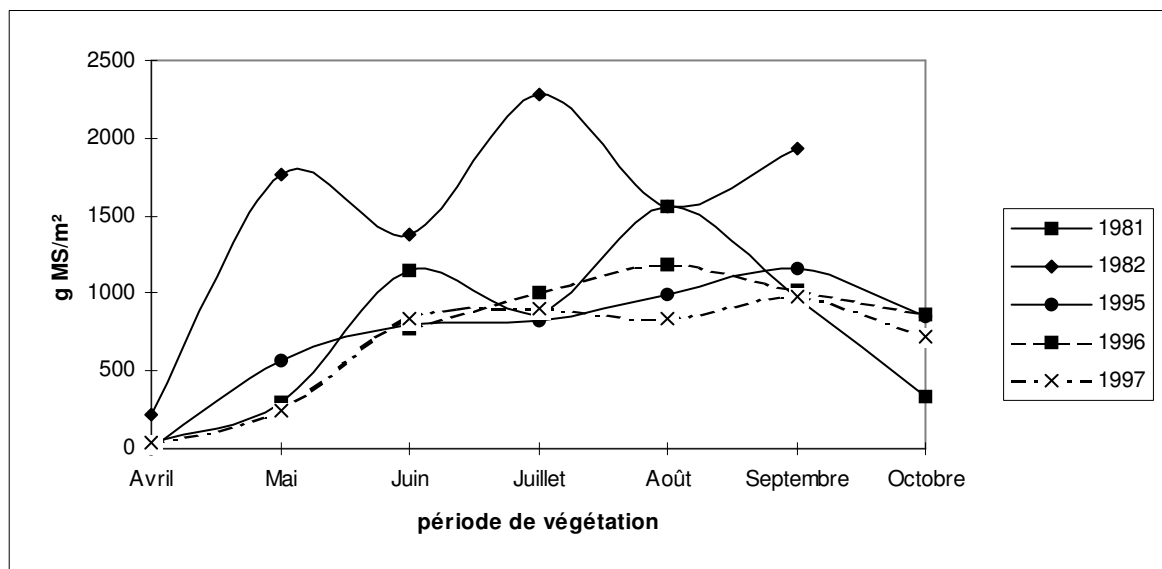


Figure 15 : Profils saisonniers de la Biomasse Aérienne de *Scirpus lacustris* (1981 à 1997).

La phénologie de l'espèce débute en avril pour se poursuivre jusqu'en octobre, la dégradation de la partie aérienne se prolongeant même plus tardivement.

Les courbes s'avèrent différentes selon les années. Des oscillations de biomasse sont observées en 1981 et 1982, alors que la croissance continue de *Scirpus lacustris* se vérifie pour les autres saisons. Les variations notées au cours des 2 premières années peuvent s'expliquer par la forte hétérogénéité de la densité des tiges au sein de la zone couverte par l'espèce.

Les biomasses maximales varient fortement selon les saisons. Elles sont comprises entre 907,5 g MS/m² (1997) et 2281,3 g MS/m² (1982). La croissance en 1982 se distingue de celle des autres années par la biomasse maximale, l'amplitude des variations (écart-type de 709 g MS/m²) et la biomasse annuelle moyenne (1522,75 g MS/m²). A l'inverse les 2 dernières saisons ont les biomasses mensuelles récoltées les plus faibles.

Les récoltes de biomasse aérienne sont incomplètes pour les saisons 1982 (pas de récolte en octobre) et 1996 (pas de récolte en mai, annexe 3). Les biomasses moyennes annuelles sont ainsi définies sur la période d'avril à septembre pour les années 1981, 1982, 1995 et 1997 (figure 16).

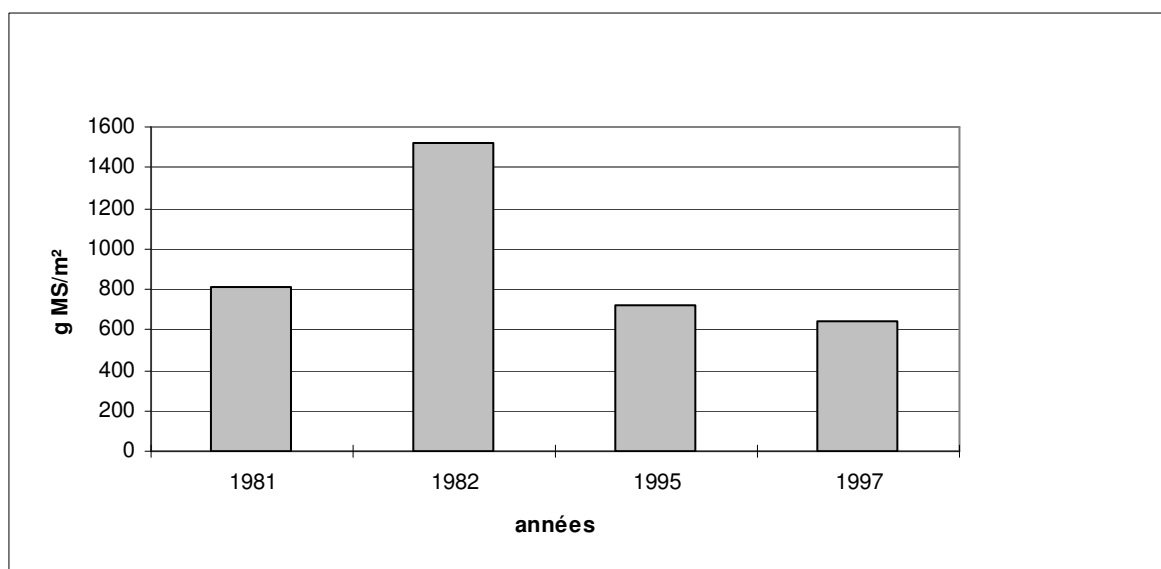


Figure 16 : Biomasse moyenne de *Scirpus lacustris* (1981 à 1997).

L'analyse de variance (ANOVA à un facteur) sur les 4 années est hautement significative ($F = 8.10$, $p = 0.001$). Les comparaisons multiples par couples d'années permet de distinguer, en effet, la saison 1982 qui diffère des autres années par une biomasse moyenne supérieure (tableau 12). 1995 et 1997 ont des biomasses moyennes très similaires.

Tableau 12 : Probabilités des comparaisons de biomasse moyenne de *Scirpus lacustris* (1981 à 1997).

	1981	1982	1995	1997
1981	-	**	NS	NS
1982	**	-	***	**
1995	NS	***	-	NS
1997	NS	**	NS	-

NS : Non Significatif, * * : $p = 0.01$ et *** : $p = 0.001$

Il convient de noter que *Scirpus lacustris* est depuis les années 1985 dans une situation biologique très difficile en raison de l'action conjuguée du ragondin et de l'eutrophisation. Cette situation précaire qui avait justifié son délaissement lors de l'étude de 1990, entraîne en outre une forte chute dans le bilan global de la production végétale du lac et donc celui de l'envasement. La hausse du niveau d'eau n'est pas justifiée pour cette espèce, même si celle-ci en subit un effet négatif tant que la qualité de l'eau n'aura pas été restaurée par le Schéma d'Aménagement et de Gestion des Eaux (SAGE).

V. 2 - Calcul de la productivité nette :

Le calcul de la productivité nette se décompose en trois éléments (cf III . 1 - Suivi de la biomasse et de la productivité) :

- le remplacement successif des organes aériens en cours de saison (*Nymphaea alba*, *Nuphar lutea* et *Nymphoides peltata*) ou la nécrose partielle de la seule pousse annuelle durant la période de croissance (*Scirpus lacustris*).
- la biomasse souterraine produite,
- la biomasse produite consommée par les herbivores.

Le renouvellement des feuilles a été quantifié au lac de Grand Lieu uniquement pour *Nymphaea alba*. Le tableau 13 présente les résultats de durée de vie des feuilles obtenue par la méthode de suivi de cohortes et par l'utilisation de la formule de durée de vie présentée dans le chapitre sur le matériel et les méthodes. Des variations au cours de la saison s'observent. Globalement, la durée de vie des feuilles augmente au cours de la saison pour atteindre un maximum en juillet ou août, selon les années. Les valeurs de fin de période de végétation sont plus faibles.

Tableau 13: Durée de vie (en jours) de *Nymphaea alba* (1981 et 1996).

(jours)	avril	mai	juin	juillet	août	septembre	octobre
1981	22	22	22	27	32	22	22
1996 (1)	-	23	27,2	20	15	-	-
1996 (2)	-	38,3	28	30,5	-	-	-

(1) : méthode du suivi de cohortes, (2) : formule 1/ Dr.

La méthode d'évaluation de la durée de vie des feuilles par la formule 1/Dr conduit à des valeurs supérieures à celles obtenues par le suivi de cohortes. Cette dernière méthode a permis à Kok et al. (1990) de déterminer des durées de vie moyennes des feuilles sensiblement plus longues (46,2 à 49,3 jours). Des valeurs plus proches de celles trouvées au lac de Grand-Lieu sont présentées par Kunii et al. (1992) pour une espèce voisine *Nymphaea tetragona* (31 jours).

Il ressort de ces diverses évaluations l'existence de variations dans la vitesse de renouvellement des feuilles (d'ailleurs considérée similaire à celle des pétioles) au cours de la saison. Pour quantifier la productivité de la partie au dessus du sédiment, nous retiendrons 22 jours pour le début (avril et mai) et la fin (septembre et octobre) de la période de végétation, la valeur moyenne de 26 jours pour les mois de juin et juillet et 24 jours pour août. La période de végétation correspond globalement à 214 jours (1^{er} avril au 31 octobre).

Le calcul de la productivité nette annuelle de la biomasse aérienne (feuilles + pétioles) est :

$$\sum ((B_i \times D_{vi}/214) / S_i)$$

, avec : B_i = Biomasse récoltée au mois i ,
 D_{vi} = Durée de vie du mois i ,
 S_i = somme des mois de récolte (= 7).

Le recours à des paramètres estimés dans la littérature concernant le renouvellement des organes aériens, la nécrose partielle et la biomasse souterraine des divers macrophytes a été présenté auparavant (**III . 1 - Suivi de la biomasse et de la productivité**).

Les divers paramètres utilisés dans le calcul de la productivité nette annuelle totale des macrophytes sont résumés dans le tableau 14.

Tableau 14 :

Paramètres utilisés pour le calcul des productivités nettes annuelles aérienne et souterraine.

	Taux de renouvellement			Productivité (PA) annuelle aérienne	Productivité souterraine
	Durée de vie (j)	Période de végétation (j)	Turn over		
<i>Nymphaea alba</i>	22 à 26	214	9,13	$\sum ((B_i \times D_{vi}/214) / S_i)$	0,28 PA
<i>Nymphoides peltata</i>	26,05	180	6,91	6,91 B moyenne	0,2 PA
<i>Trapa natans</i>	30	-	43, 51 et 27 % de B_i de juin, juil. et août	B_{max} + Turn over des feuilles	0.11 Bmoy
<i>Scirpus lacustris</i>	-	-	9 % de B_{max}	1.09 B_{max}	1,1 PA

B_i = Biomasse récoltée au mois i , D_{vi} = Durée de vie des organes au mois i ,
 S_i = somme des mois de la période de végétation (= 7).

Les productivités de *Nymphaea alba* s'avèrent importantes (tableau 15). La productivité totale varie entre les valeurs de 1347 g MS/m² (1981) et 3191 g MS/m² (1995).

Les années 1990 et 1995 se distinguent par une productivité nettement supérieure à celle des autres saisons (entre 1,50 et 2,35 fois).

Tableau 15 : Productivité de *Nymphaea alba* (1981 à 1997).

Années	Productivité aérienne (g MS/m ²)	Productivité souterraine (g MS/m ²)	Productivité totale (g MS/m ²)
1981	1052	295	1347
1982	1625	455	2080
1990	2425	679	3104
1995	2493	698	3191
1996	1513	424	1937
1997	1470,5	411,5	1882

Les productivités estimées pour *Nymphoides peltata* (tableau 16) sont bien moindres que celles obtenues pour *Nymphaea alba*. La productivité totale moyenne sur les 6 années (983,5 g MS/m²) ne constitue que 43 % de la productivité totale moyenne de *Nymphaea alba* (2257 g MS/m²). Ces valeurs seront pondérées, par la suite (**V. 4 - Production à l'échelle du lac**), par la surface couverte par chaque espèce à l'échelle du lac.

Tableau 16 : Productivité de *Nymphoides peltata* (1981 à 1997).

Années	Productivité aérienne (g MS/m ²)	Productivité souterraine (g MS/m ²)	Productivité totale (g MS/m ²)
1981	452,5	90,5	543
1982	897	179,5	1076,5
1990	848	169,5	1017,5
1995	645,5	129	774,5
1996	971	194	1165
1997	1104,5	221	1325,5

Ces résultats montrent des valeurs de productivité nette totale variables en fonction des saisons avec une forte similitude pour les saisons 1982, 1990 et 1996. La productivité est moitié moindre en 1981, intermédiaire en 1995 et la plus forte en 1997.

Les productivités de *Trapa natans* apparaissent dans le tableau 17.

Tableau 17 : Productivités de *Trapa natans* (1981 à 1997).

Années	Bmax (GMS/m ²)	Turn Over des feuilles (g MS/m ²)	Productivité aérienne (g MS/m ²)	Productivité souterraine (g MS/m ²)	Productivité totale (g MS/m ²)
1981	529	422.5	951.5	33.5	985
1982	403	423.5	826.5	30	856.5
1990	295.5	257.5	553	18	571
1995	330.5	272.5	603	24	627
1996	738	492	1230	50	1280
1997	326.5	281.5	608	15	623

Les variations inter-annuelles sont très marquées, notamment entre la productivité totale de 1996 (1280 g MS/m²) et les années à faible productivité : 1990 (571 g MS/m²), 1995 (627 g MS/m²) et surtout 1997 (623 g MS/m²).

Les productivités de *Trapa natans* sont proches de celles de *Nymphoides peltata* (tableau 14) et donc relativement modestes par rapport à celles de *Nymphaea alba* (tableau 13).

La productivité de *Scirpus lacustris* (tableau 18) par unité de surface peut atteindre des valeurs assez importantes comprises entre 2242 g MS/m² (1997) et 5221,5 g MS/m² (1982) qui sont plus importantes que celles obtenues pour les autres macrophytes.

Tableau 18 : Productivité de *Scirpus lacustris* (1981 à 1997).

Années	Productivité aérienne (g MS/m ²)	Productivité souterraine (g MS/m ²)	Productivité totale (g MS/m ²)
1981	1695	1864,5	3559,5
1982	2486,5	2735	5221,5
1995	1265,5	1392	2657,5
1996	1297	1426,5	2723,5
1997	1067,5	1174,5	2242

Les productions relativisées à l'échelle du lac (productivité annuelle ramenée à la surface spécifique couverte par les macrophytes) permettra d'avoir une vision représentative des parts respectives des différentes espèces de macrophytes (**V. 4 - Production à l'échelle du lac**).

V. 3 - Distribution spatiale des macrophytes :

V.3.1 - Surfaces

Les résultats des travaux précédents portant sur la superficie et la répartition spatiale des macrophytes de la cuvette du lac de Grand-Lieu font état d'une réelle dynamique des surfaces couvertes (Marion et Marion, 1992). Le tableau suivant synthétise les résultats obtenus.

Tableau 19 : Surfaces couvertes par les macrophytes (1982 à 1997).

Superficie (ha)	1982	1990	1995	1996	1997
<i>Nymphaea alba</i> <i>Nuphar lutea</i> (*)	361	361	629,5 **	698	739
<i>Nymphoides peltata</i>	103	103	?	17,3	29,5
<i>Trapa natans</i>	490	397	?	184,5	? ?
<i>Scirpus lacustris</i>	60	24	?	1,65	1,75
Total	1014	885	?	901,45	770,25

(*) : la distinction de la surface couverte par les 2 espèces n'est pas faite.

(**) : estimation de la surface fondée sur l'extrapolation à partir d'un échantillon (voir texte ci-dessous).

(?) : non détermination pour les raisons techniques évoqué dans la partie III - Matériel et méthode.

(? ?) : non détermination de la surface en raison de la disparition de l'herbier de *Trapa natans* lors de la mission aérienne en août.

L'évolution de la surface couverte par les différents macrophytes, pour la période 1982 à 1990 fait ressortir une stabilité de la zone à *Nymphaea alba* et *Nuphar lutea* ainsi que celle à *Nymphoides peltata*.

Cependant une forte régression de *Trapa natans* est notée (de l'ordre de 20 %). *Scirpus lacustris* a subi une régression encore plus importante, de par l'ampleur du déclin (60 %) et la surface relative couverte, seulement 60 hectares (1982), soit 6 % de l'herbier total. L'impact du ragondin sur la population de *Scirpus lacustris* du lac de Grand-Lieu a été montré notamment dans le suivi de 1990. La proportion de *Scirpus lacustris* dans la surface couverte par les macrophytes de la zone constamment en eau est passée à 2,70 % en 1990.

Cette étape intermédiaire que constitue la période 1982 à 1990 souligne ainsi une diminution de certains macrophytes (*Trapa natans* et *Scirpus lacustris*) et une stabilité des Nymphaeaceae. Globalement, la surface couverte par l'herbier à macrophytes a régressé de 12,75 % en 8 ans, due essentiellement à l'évolution de *Trapa natans* et *Scirpus lacustris*.

Les surfaces déterminées pour les macrophytes flottants en 1996 par Système d'Information Géographique font apparaître une réelle dynamique du peuplement de l'herbier. La régression de *Trapa natans* déjà observée en 1990 s'est accentuée durant les 6 années suivantes. La baisse est spectaculaire, puisque la surface couverte par cette espèce a chuté de 53,5 % entre 1990 et 1996, soit plus de 60 % depuis 1982.

L'évolution similaire (stabilité) des surfaces des Nymphaeaceae notée entre 1982 et 1990 se distingue très largement en 1996. En effet *Nymphoides peltata* a considérablement diminué, passant de 103 ha à seulement 17,3 ha, soit une régression de 83 %.

Les seules espèces qui ont pris une part plus importante qu'elle n'avaient déjà en 1982 et 1990 sont *Nymphaea alba* et *Nuphar lutea*. Ce résultat est confirmé par l'estimation de la

surface couverte par ces deux espèces dès 1995. Cette estimation de la surface couverte par le couple *Nymphaea alba-Nuphar lutea* a pu être déterminée à partir d'un échantillon de la mosaïque incomplète des photographies aériennes. Cet échantillon comporte deux secteurs de surface semblable et de dynamique spatiale opposée traduisant d'une part un phénomène de densification et d'autre part une colonisation active des taches de *Nymphaea alba* et de *Nuphar lutea* (cf **V. 3. 2 – Dynamique spatiale**). Le premier secteur retenu correspond au secteur Ouest adjacent au noyau d'implantation de *Trapa natans* (la Grande Fosse) et le second est délimité par la cote Sud du Bouquet à Ruby et la douve du Grand Port. La comparaison des surfaces calculées sur ces deux secteurs avec celles obtenues lors de la saison 1997 permet de définir un taux d'augmentation de surface de 1995 à 1997. L'échantillon retenu couvre 1/5^e des 739 ha du couple *Nymphaea alba-Nuphar lutea* de 1997. Les taux d'augmentation de surface varient de façon importante entre les deux secteurs (2 % et 37 %). La valeur moyenne utilisée pour l'extrapolation de la surface totale des deux macrophytes en 1995 (17,35 %) conduit vraisemblablement à une valeur minimale compte tenu de la colonisation active limitée à une partie restreinte de l'herbier par rapport à la densification généralisée (cf **V. 3. 2 – Dynamique spatiale**). Ce taux moyen d'augmentation permet d'estimer la surface de l'herbier de *Nymphaea alba-Nuphar lutea* à 629,5 ha, ce qui représente une hausse de 10 % de 1995 à 1996.

L'augmentation est de l'ordre de 175 % pour la période 1990-1995 et atteint même 195 % entre 1990 et 1996. L'évolution concernant *Scirpus lacustris* souligne le déclin très préoccupant noté durant la phase 1982-1990. Quelques petits îlots se maintiennent et ne représentent qu'à peine 2 ha, soit une part très infime de l'herbier de la cuvette du lac (1,85 %).

Les surfaces des différents macrophytes lors de la saison 1997 sont assez similaires de celles de 1996, à l'exception de *Trapa natans* et de *Nymphoides peltata*. L'augmentation de ce dernier macrophyte certes importante (70 %) ne concerne qu'un herbier de 29,5 ha. La surface couverte par *Nymphaea alba* et *Nuphar lutea* s'est accrue de 40 ha (soit une augmentation de 6 %), celle de *Scirpus lacustris* est restée inchangée. Par contre l'herbier de *Trapa natans* a disparu totalement avant même la mission aérienne correspondant pourtant à la période de pic de biomasse de l'espèce. La surface couverte par l'espèce n'a donc pu être déterminée. Les raisons de cette situation exceptionnelle seront évoquées dans la partie **V. 5 - Facteurs explicatifs**.

L'analyse de l'évolution de la répartition spatiale des différents macrophytes au cours des années revêt un intérêt crucial dans la compréhension du phénomène de colonisation notamment par *Nymphaea alba* et *Nuphar lutea*. Cette dernière espèce n'était encore que peu présente en 1990, justifiant par ailleurs son délaissement dans le suivi de la productivité à cette période. Son indéniable participation croissante depuis dans la zone couverte par l'herbier flottant impose la nécessité d'une distinction entre la surface couverte par cette espèce et *Nymphaea alba*.

V.3.2 - Dynamique spatiale

L'étude de la répartition précise des macrophytes au cours des années successives apporte une information complémentaire aux superficies globales déterminées à partir des missions aériennes. En effet la dynamique spatiale des macrophytes, notamment à l'échelle de grands secteurs du lac, permet de mettre en évidence des phénomènes de compétition, d'extension et de régression des zones à macrophytes.

Les cartes de répartition à notre disposition sont celles des années 1982, 1996 et 1997. Par conséquent il est possible d'une part de comparer des situations contrastées d'un point de vue gestion hydraulique avec un pas de temps important (1982-1996) et d'autre part d'étudier cette dynamique spatiale à une échelle temporelle fine et dans des conditions de gestion du niveau d'eau semblables (1996-1997). Compte tenu de l'évolution divergente de la répartition des macrophytes en fonction de secteurs du lac, il a été retenu trois grandes entités qui correspondent à :

- un secteur Nord délimité au Sud par l'île de la Capitaine, en face de Passay,
- un secteur central, délimité par la cote Sud de la Capitaine et la cote Nord du Bouquet à Ruby,
- un secteur Sud se prolongeant à partir de la cote Sud du Bouquet à Ruby jusqu'à l'estuaire de la Boulogne.

L'étude de la dynamique spatiale de la répartition des macrophytes est donc effectuée en deux étapes : l'évolution entre la période 1982-1996 et la comparaison 1996-1997.

a - *Nymphaea alba* et *Nuphar lutea*

En 1982, la répartition de ces Nymphaeaceae est à la fois relativement étendue et morcellée (figure 17), tout en étant préférentiellement implanté sur la côte Ouest du lac (Marion & Marion, 1992). La situation en 1996 (figure 18) souligne une densification des taches circulaires de *Nymphaea alba* et *Nuphar lutea*, expliquant ainsi en partie l'augmentation importante de l'herbier de ces deux macrophytes durant l'intervalle de temps. Ce comblement des espaces durant la période 1982-1996 reflète le mode d'extension de ces macrophytes par croissance centrifuge des rhizomes à partir d'un point d'implantation. Par ailleurs un phénomène de colonisation est largement visible sur la frange Est de l'herbier en limite de la zone d'eau libre du lac. Dans ce cas, la progression de *Nymphaea alba* et *Nuphar lutea* ne correspond pas à l'occupation d'espaces libres comme cela vient d'être évoqué, mais à une réelle compétition au détriment de l'herbier de *Trapa natans*.

Cette dynamique spatiale est confirmée même sur une période de temps courte (1996-1997). La densification des zones couvertes par *Nymphaea alba* et *Nuphar lutea* est notable sur l'ensemble du lac et explique ainsi l'augmentation de la surface totale de l'herbier entre les deux années (figure 19). De plus la disparition de *Trapa natans* durant la saison 1997 a certainement facilité une extension sensible des taches essentiellement de *Nymphaea alba* dans la zone principale couverte par *Trapa natans* (partie Est du secteur Nord du lac). Une colonisation progressive de cette zone est actuellement en cours au dépend de *Trapa natans*.

La distinction entre *Nymphaea alba* et *Nuphar lutea* n'a pas été jugée nécessaire jusqu'en 1996 en raison de la quasi absence de *Nuphar lutea* du moins jusqu'en 1990. Par conséquent la proportion observée de *Nuphar lutea* en 1996 à hauteur de 1/3 de l'herbier *Nymphaea alba*-*Nuphar lutea* traduit une colonisation rapide et importante de ce macrophyte

parmi l'herbier flottant plurispécifique. La progression de *Nuphar lutea* se fait principalement dans le secteur central et le secteur Sud du lac. La colonisation plus modeste par *Nymphaea alba* durant toute la période 1982-1997 laisse supposer que la densification des taches de l'herbier *Nymphaea alba*-*Nuphar lutea* est largement imputable à la progression seule de *Nuphar lutea* comblant les espaces libres ou bien entrant en compétition avec *Trapa natans* le long de la zone d'eau libre du lac.

b - *Nymphoides peltata*

En 1982, *Nymphoides peltata* est présent sur l'ensemble des trois entités du lac (figure 20). Il est cependant bien implanté dans le secteur Nord (près de la moitié de la zone couverte par l'espèce). L'espèce est même présente à l'extrême est du lac (estuaire de l'Ognon, Plumail). Le déclin important de *Nymphoides peltata* montré par les surfaces calculées (tableau 19) se concrétise par la persistance du macrophyte uniquement dans la partie Nord du lac en 1996 (figure 21). En effet, *Nymphoides peltata* a complètement disparu dans les deux autres secteurs et ne couvre plus que 1/3 de la zone Nord de 1982.

Ce déclin préoccupant de l'espèce sur cette période 1982-1996 semble stoppé sur la courte période 1996-1997 correspondant au relèvement du niveau d'eau (figure 22). En effet, d'une part une légère recolonisation est notée dans le secteur Nord (17,35 ha en 1996 et 21 ha en 1997) et d'autre part une réimplantation est constatée dans le secteur Sud du lac (8,55 ha). *Nymphoides peltata* ne semble donc pas être sensible à la hausse du niveau d'eau pratiquée depuis 1996 en raison de ce phénomène de recolonisation noté en 1997.

c - *Trapa natans*

Trapa natans est le macrophyte flottant majoritaire en 1982 avec un herbier de 490 ha. Ce macrophyte occupe principalement la moitié Est du secteur Nord du lac (figure 23). Il est présent également sur tout le pourtour de l'île de la Capitaine et atteint même la cote Ouest du lac (Jean Gouy, Moulin de la Grève). La répartition est plus localisée au niveau de la limite de la zone d'eau libre dans la seconde partie du secteur central et dans le secteur Sud. L'espèce est enfin absente sur la moitié Est du lac que sont l'estuaire de la Boulogne et le Doubs. Ces secteurs caractérisés par un fond sableux ne semblent donc pas convenir à l'implantation de *Trapa natans* (Marion & Marion, 1992).

La répartition spatiale de *Trapa natans* en 1996 souligne une régression importante et variable de l'espèce sur de nombreux secteurs (figure 24). Si la distribution de *Trapa natans* sur le secteur de la Grande Fosse (partie Nord-Est du lac) est restée sensiblement identique durant l'intervalle de temps et traduit ainsi une stabilité dans l'espace et le temps du macrophyte sur cette zone, l'espèce a été en revanche totalement supplantée par *Nymphaea alba* et *Nuphar lutea* dans la partie Ouest de ce secteur.

De même, une quasi disparition de l'espèce est notée dans le second secteur du lac. *Trapa natans* se maintient encore sur une frange Est de l'herbier flottant (dans la moitié Nord de ce secteur). Enfin dans le secteur Sud du lac, l'espèce a totalement disparu et la colonisation en parallèle de ce secteur par les Nymphaeaceae confirme l'idée d'une compétition entre ces deux groupes de macrophytes flottants (Nymphaeaceae-*Trapa natans*). Les observations de terrain en début de saison 1997 conforte cette dynamique dans la répartition de *Trapa natans* avec la disparition de l'espèce dans la partie Sud du lac et le maintien de quelques îlots en limite de la zone d'eau libre.

d - *Scirpus lacustris*

Aucune carte de répartition spatiale de *Scirpus lacustris* n'a été retenue dans cette partie du rapport compte tenu du déclin de l'espèce qui couvrait 60 ha en 1982 et qui se maintient en 1996 et en 1997 à quelques îlots de l'ordre de 2 ha.

V. 4 - Production à l'échelle du lac :

La production à l'échelle du lac, comme cela a été évoqué précédemment (cf encadré p 11), résulte de l'extrapolation de la productivité estimée par unité de surface sur l'ensemble de la surface couverte par chaque macrophyte. Le tableau 20 fait état des productions pour la période 1981 à 1997 sur la base de la productivité déterminée sur l'ensemble des plantes. Les problèmes techniques relatifs à la mission aérienne de 1995 ne permettent qu'une extrapolation partielle de la production pour le couple *Nymphaea alba-Nuphar lutea* à l'échelle du lac pour cette saison.

Tableau 20 : Production à l'échelle du lac sur la base de la productivité totale des macrophytes (productivités aérienne et souterraine)

Production du lac (tonnes de MS)	1981	1982	1990	1995	1996	1997
<i>Nymphaea alba</i> <i>Nuphar lutea</i> (*)	4862,65	7508,8	11205,5	20095 (****)	13518,3	13908
<i>Nymphoides peltata</i>	559,3	1108,8	1048	-	202,1	391
<i>Trapa natans</i>	4826,5	4197	2267	-	2345,7	?
<i>Scirpus lacustris</i>	2135,7	3132,9	-	-	45	39,25
Total	12384,15	15947,5	14520,5 (**)	-	16115,1	14338,25 (***)

(*) : la productivité de *Nuphar lutea* n'ayant pas été étudiée sauf en 1997, nous avons pris les mêmes valeurs que celles de *Nymphaea alba* en cumulant les surfaces des 2 espèces.

(**) : la production globale n'intègre pas la participation de *Scirpus lacustris* en l'absence de mesure de la Bmax de cette espèce en 1990. La valeur indiquée représente ainsi la production des macrophytes flottants.

(***) : la production globale n'inclut pas celle de *Trapa natans* en raison de la disparition de l'herbier avant la mission aérienne.

(****) : production définie sur la base de l'extrapolation de la surface de l'herbier en 1995.

La figure 25 représente les parts respectives des différents macrophytes (productivité annuelle totale : productivités aérienne et souterraine) dans la production de la zone constamment en eau du lac.

Ce graphique souligne la part croissante de *Nymphaea alba* et *Nuphar lutea* dans la production de l'herbier.

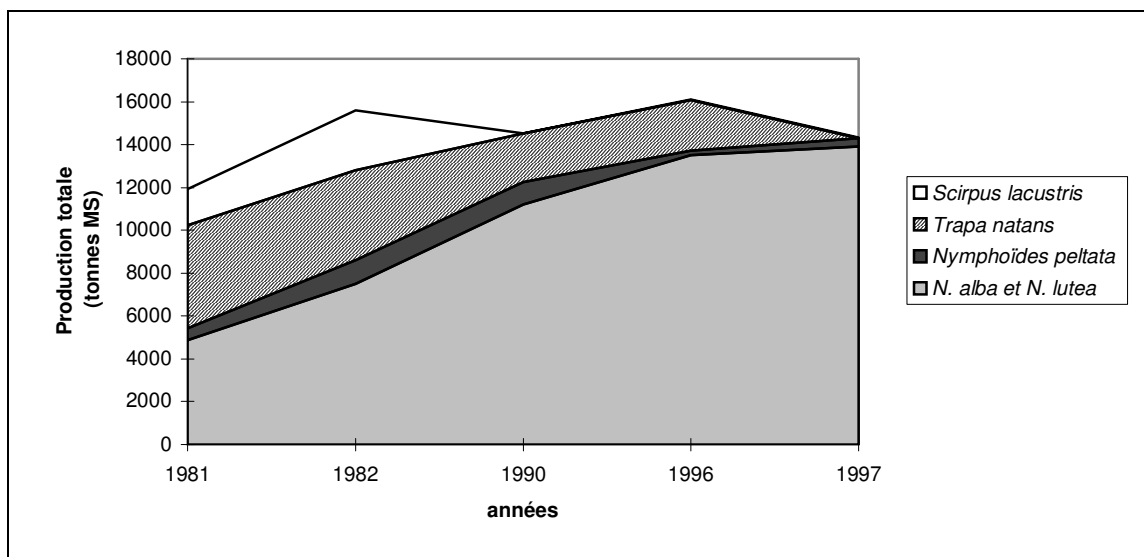


Figure 25 : Parts des différents macrophytes dans la production totale (productions aérienne et souterraine) du lac (1981 à 1997).

Etant donné que le renouvellement des plantes au cours de la période de végétation s'effectue essentiellement dans la partie aérienne et que l'intérêt du plan de sauvetage du lac repose sur une limitation de l'envasement de la colonne d'eau, il paraît opportun de préciser la production de la partie uniquement aérienne des espèces à l'échelle du lac. Le tableau 21 mentionne pour chaque plante le tonnage produit en M.S, et la part (en %) tenue par chacune lors de chaque année d'étude part rapport à la production totale des macrophytes flottants sans *Scirpus lacustris* dont nous ne disposons pas de données complètes.

Tableau 21 : Production à l'échelle du lac sur la base de la productivité aérienne des macrophytes

Production du lac (tonnes de MS)	1981	1982	1990	1995	1996	1997
<i>Nymphaea alba</i> <i>Nuphar lutea</i> (*)	3797,7 (42.5 %)	5866,25 (54.15 %)	8754,25 (74.05 %)	15699 (****)	10559,2 (81.25 %)	10867
<i>Nymphoïdes peltata</i>	466,0 (5.25 %)	923,9 (8.50 %)	873,45 (7.40 %)	-	168,45 (1.30 %)	325,5
<i>Trapa natans</i>	4662,35 (52.25 %)	4049,85 (37.35 %)	2195,4 (18.55 %)	-	2271,8 (17.45 %)	?
<i>Scirpus lacustris</i>	1017	1491,9	-	-	21,4	18,7
Total	9943.05	12331.9	11823 (**)	-	13021	11211(***)

(*) : la productivité de *Nuphar lutea* n'ayant pas été étudiée sauf en 1997, nous avons pris les mêmes valeurs que celles de *Nymphaea alba* en cumulant les surfaces des 2 espèces.

(**) : la production globale n'intègre pas la participation de *Scirpus lacustris* en l'absence de mesure de la Bmax de cette espèce en 1990. La valeur indiquée représente ainsi la production des macrophytes flottants.

(***) : la production globale n'inclut pas celle de *Trapa natans* en raison de la disparition de l'herbier avant la mission aérienne.

(****) : production définie sur la base de l'extrapolation de la surface de l'herbier en 1995.

() : les pourcentages de la production de chaque macrophyte flottant obtenus sur la base de la production totale de l'herbier uniquement flottant.

Les parts des différents macrophytes sont sensiblement identiques à celles obtenues pour la production totale (figure 26). Il ressort en effet de ce graphique que la participation de *Nymphaea alba* et *Nuphar lutea* augmente considérablement en 15 années. Ces 2 espèces représentaient 42,5 % de la production des macrophytes flottants en 1981. Ils ont doublé et atteignent, en 1996, 81,25 % de cette production. Cette évolution s'est faite au détriment des autres macrophytes flottants. *Trapa natans* qui globalisait plus de la moitié de la production des macrophytes flottants (52,25 %) ne constitue plus que 17,45 %. *Nymphoides peltata* n'a plus qu'une part infime de cette production, 1,3 % en 1996. Les pourcentages n'ont pu être déterminés pour la saison 1997 en raison de la disparition de l'herbier de *Trapa natans* avant la mission aérienne. Parallèlement, la proportion de *Scirpus lacustris* est plus faible que pour celle estimée sur la production totale. Ceci s'explique par le fait que la biomasse souterraine représente une part majoritaire de la biomasse totale de cette espèce.

Malgré cette part prépondérante croissante de *Nymphaea alba* et de *Nuphar lutea* dans la production à l'échelle du lac, il apparaît une baisse significative de la production de ces deux macrophytes depuis 1995. Les figures 25 et 26 n'incluent pas la production estimée en 1995 qui constitue vraisemblablement une valeur minimale en raison de la sous-estimation certaine la surface de l'herbier *Nymphaea alba*-*Nuphar lutea*. Les productions totales et aériennes proches en 1996 et 1997 (tableaux 20 et 21) correspondent à une baisse de l'ordre de 32 % des productions estimées en 1995. La production à l'échelle du lac est le paramètre majeur dans le cadre de la problématique de limitation de l'accumulation de matière organique d'origine macrophytique dans la cuvette centrale du site. Ainsi la baisse de 32 % de la production des deux principaux macrophytes flottants durant la courte période 1995-1997 semble répondre à cet objectif du plan de sauvetage du lac.

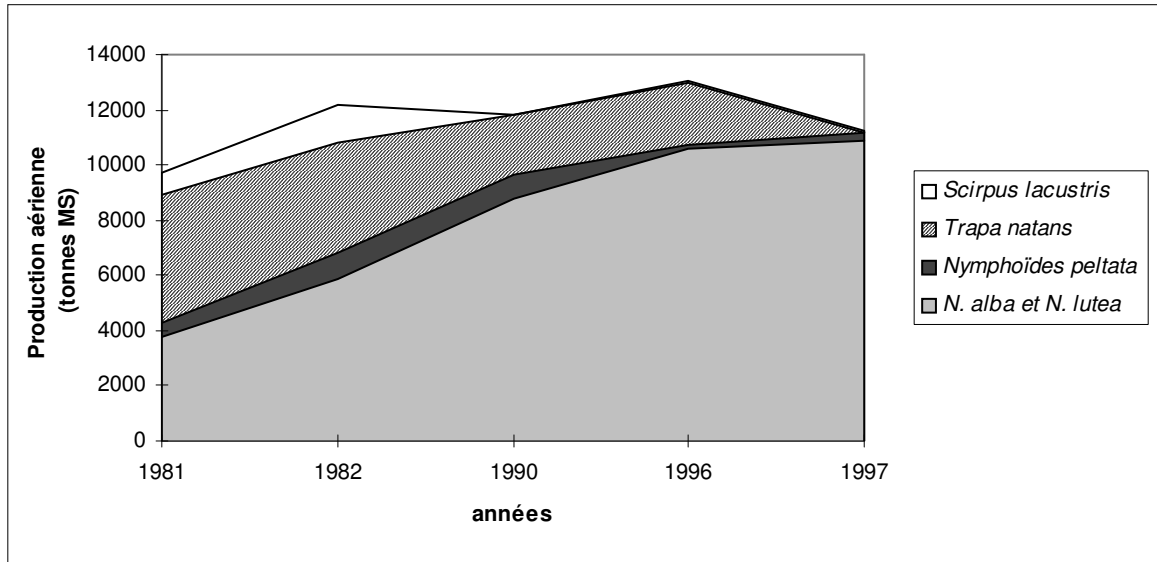


Figure 26 : Parts des différents macrophytes dans la production aérienne totale du lac (1981 à 1997).

V. 5 - Facteurs explicatifs :

Le plan de sauvetage du lac de Grand-Lieu repose notamment sur un relèvement du niveau d'eau destiné à limiter la production des macrophytes. Ce paramètre est le facteur majeur qui est testé dans cette étude. La description des profils de niveau d'eau durant les 6 années suivies a été faite précédemment (**V - Résultats**).

Nous avons montré que la crue de printemps en 1981 constitue un scénario d'élévation importante du niveau d'eau, mais uniquement en début de saison. Les saisons 1996 et 1997 correspondent aux années d'élévation de niveau d'eau selon le nouvel arrêté préfectoral, 1997 respectant mieux l'arrêté avec un niveau plus important que celui de 1996 sur l'ensemble de la période de croissance des macrophytes.

1982 peut être considérée comme l'année à plus faible niveau d'eau durant la période de suivi de la croissance des macrophytes (1981 à 1997), puisqu'elle diffère avec 1996 et non avec les saisons 1990 et 1995 pouvant être caractérisées d'intermédiaires. Par contre sur les mois de mai et juin, une différence ressort entre cette saison 1982 et 1990.

Le bilan des paramètres mesurés sur la production des macrophytes durant les 6 années d'étude peut se synthétiser sous la forme suivante. Les paramètres retenus sont :

- la plus forte et la plus faible **biomasse maximale** récoltée/m² (Bmax max et Bmax mini),
- la plus forte et la plus faible **biomasse moyenne** annuelle/m² (Bmoy max et Bmoy mini),
- la plus forte et la plus faible **production à l'échelle du lac** (Pmax et Pmini).

Les données présentées dans le tableau 22 sont les années correspondant à ces valeurs et non pas les valeurs même, afin de faire ressortir les relations existant entre les diverses mesures de biomasses et de production (prise en compte de la dynamique de la surface couverte par chaque espèce) et le niveau d'eau caractéristique des années.

Tableau 22 : Positionnement des années en fonction des critères de croissance des macrophytes (1981 à 1997).

(année)	Bmax max	Bmoy max	Pmax	Bmax mini	Bmoy mini	Pmini
<i>Nymphaea alba</i>	1990	1995	1990	1981	1981	1981
<i>Nymphoides peltata</i>	1990	1996	1990	1981	1981	1981
<i>Trapa natans</i>	1996	1996	1981	1990	1997	1990
<i>Scirpus lacustris</i>	1982	1982	1982	1997	1997	1981

Cette présentation permet de constater que les années à niveau d'eau élevé correspondent aux années aux plus faibles biomasses et productions obtenues pour *Nymphaea*

alba et *Nymphoides peltata*. En revanche, la biomasse moyenne maximale de *Nymphoides peltata* coïncide avec la saison 1996.

Une relation globalement négative semble donc s'établir entre la croissance des Nymphaeaceae et le niveau d'eau du lac.

A l'inverse, la production de *Trapa natans* est la plus forte l'année où le niveau d'eau moyen est le plus important (1981). De même, les biomasses récoltées (Bmax et Bmoy) sont les plus importantes en 1996, première année de relèvement du niveau d'eau. La biomasse maximale est la plus faible en 1990, tout comme la productivité totale. La réponse de *Trapa natans* semble donc différente de celle de *Nymphaea alba* et de *Nuphar lutea*.

Par contre le fort niveau d'eau de 1997 correspond à une faible production. Outre le fait que *Trapa natans* se caractérise par des variations très marquées de croissance au cours des saisons en relation avec la biologie particulière de cette espèce (IV - Traits de vie des espèces et VI - Discussion), les consommateurs semblent en grande partie responsables de la cinétique observée entre 1981 et 1997. Dans un premier temps de 1981 à 1990, l'impact grandissant du ragondin a diminué la productivité et la surface couverte (Marion et al., 1992). En 1995, les ragondins ont été pratiquement anéantis par le botulisme et l'on a assisté à une nette reprise de *Trapa natans* l'année suivante. En 1997, le broutage par le ragondin a été tout aussi faible en raison des effectifs très bas (Lodé et Marion, 1997). Par contre, ce sont cette fois les foulques qui ont attaqué *Trapa natans* de manière très intensive, en y recherchant les proies animales. Ce comportement jamais noté auparavant à cette échelle est probablement imputable au très fort effectif des foulques noté en fin de printemps et début d'été 1997 (20000 foulques, Marion et Reeber, 1997) qui contraste avec les faibles effectifs observés depuis de nombreuses années. Outre la présence possible d'oiseaux venant au lac pour muer, ce boom démographique semble en partie imputable à une reproduction exceptionnelle dans la roselière et sur les prairies inondées, en raison du nouveau régime hydraulique appliqué en 1996 et 1997. Le repli ultérieur des oiseaux des herbiers de la cuvette centrale est intervenu lors de la baisse du niveau d'eau courant juin, qui a découvert les prairies et les roselières. La zone couverte par *Trapa natans* a complètement disparu suite au prélèvement de la rosette par les foulques avant même la floraison et donc la production de graines de *Trapa natans*. *Nymphaea alba* a lui aussi subi d'importantes attaques, mais a pu reconstituer ses feuilles contrairement à *Trapa natans*.

Une relation négative semble exister entre la croissance de *Scirpus lacustris* et le niveau d'eau du lac. En effet les plus fortes biomasses recueillies (Bmax et Bmoy) sont constatées en 1982. La production est moindre en 1981, année de l'accident hydraulique printanier, alors que l'espèce était pourtant bien présente, avant l'intervention du ragondin et la chute de la zone couverte par cette espèce dans la seconde moitié des années 80 (tableau 19).

Les biomasses sont également les plus faibles en 1997 lors de l'application du niveau d'eau plus élevé.

Afin de confirmer cette première approche soulignant une vraisemblable relation entre le niveau d'eau du lac et la croissance des macrophytes, des tests de corrélation ont été réalisés entre les biomasses moyennes de la période de mai à août sur l'ensemble des saisons et le niveau d'eau moyen défini pour les mois de mai à juillet, c'est-à-dire pendant la période où il diffère vraiment de celui des années antérieures.

La non prise en compte des valeurs de biomasse d'avril permet d'écartier le biais induit par le retard de phénologie évoqué précédemment (**V. 1 - Suivi de biomasse**).

Les résultats des tests de corrélation sont regroupés dans le tableau suivant. Pour chaque test sont indiqués la valeur du coefficient de Pearson R et la taille de l'échantillon.

Les valeurs de biomasse et de niveau d'eau de chaque station sont utilisées afin d'avoir des tailles d'échantillon suffisamment conséquentes pour réaliser les tests. Le nombre de stations est trop faible pour *Nymphoides peltata* et *Scirpus lacustris* pour tester des corrélations.

Tableau 23 :
Corrélations entre le niveau d'eau et la biomasse moyenne récoltée des macrophytes (1981 à 1997).

R (n)	<i>Nymphaea alba</i>	<i>Nymphoides peltata</i>	<i>Trapa natans</i>	<i>Scirpus lacustris</i>
Niveau d'eau	- 0.495 (21)	-	0.058 (18)	-

R : coefficient de corrélation de Pearson , n = effectif de l'échantillon.

Ces résultats confirment une réelle relation négative entre la biomasse (la croissance) de *Nymphaea alba* et le niveau d'eau. Par ailleurs, aucune relation ne peut être établie pour *Trapa natans*. Pour ce qui concerne les 2 autres espèces : *Nymphoides peltata* et *Scirpus lacustris*, de fortes présomptions de liaison semblable à celle de *Nymphaea alba* persistent au vu des histogrammes de production annuelle.

Il est certain que le facteur niveau d'eau n'est pas le seul paramètre intervenant sur la croissance et la dynamique spatiale des macrophytes. Cette action plurifactorielle a déjà été évoqué dans ce rapport (**Introduction**).

C'est pourquoi, une analyse globale à été réalisée pour *Nymphaea alba*, seule espèce pour laquelle un effet significatif du niveau d'eau vient d'être montré.

Afin de tester l'influence cumulée des principaux facteurs environnementaux du site (apports en nutriments -N et P-, niveau d'eau, conditions météorologiques –température-) sur la croissance de *Nymphaea alba*, une régression multiple linéaire a été réalisée. Divers paramètres relatifs à la croissance du macrophyte ont été définis (biomasse, productivité et production) à différentes périodes (printemps : avril à juin, été : juillet à septembre et saison complète : avril à octobre) dans l'optique d'affiner les éventuelles relations avec les variables explicatives dont certaines (niveau d'eau, température) sont déterminées également en fonction de ces périodes. Par ailleurs les flux hivernaux quantifiés au niveau des deux émissaires (l'Ognon et la Boulogne) n'ont pas été pris en compte dans l'analyse compte tenu des fortes corrélations existantes entre les flux et les quantités d'intrants exprimées en tonnes déversées dans le lac (produit des concentrations en N et P par les volumes d'eau provenant des deux cours d'eau).

L'analyse est effectuée par la procédure automatisée de régression pas à pas qui permet de retenir les variables explicatives avec un seuil de 0.15. Les résultats comportent, d'une part, la proportion de la distribution des valeurs expliquée par la modèle (R^2) et, d'autre part, les variables retenues classées selon un ordre décroissant d'importance et annotées du type d'interaction (positive ou négative) avec la variable à expliquer.

Les valeurs du paramètre R^2 sont les plus élevées pour les variables exprimées durant le printemps (Tableau 24). 75% à 91 % des valeurs des paramètres de croissance sont expliqués par les facteurs environnementaux retenues dans les modèles. A l'inverse les paramètres définis durant l'été sont les moins expliqués (de 39 % à 52 %). Enfin les paramètres déterminés sur l'ensemble de la saison de croissance ont des valeurs intermédiaires ($0.599 < R^2 < 0.675$). Ce premier résultat souligne donc une liaison majeure entre la croissance de *Nymphaea alba* et les variables du milieu durant la première partie de la saison. La forte homogénéité des variables explicatives durant la période estivale au cours des années explique la faible relation avec les variations de croissance du macrophyte.

Tableau 24 : Modèles explicatifs de la croissance de *Nymphaea alba*

Paramètres de croissance		Part de la distribution des valeurs expliquée par le modèle (R^2)	Variables explicatives retenues par le modèle
Biomasse	annuelle	0.538	azote (+)
	printanière	0.914	phosphore (+), niveau printanier (-)
	estivale	0.394	azote (+)
Productivité	annuelle	0.616	azote (+)
	printanière	0.787	azote (+), niveau printanier (-)
	estivale	0.455	azote (+)
Production	annuelle	0.675	azote (+)
	printanière	0.773	azote (+), niveau printanier (-)
	estivale	0.52	azote (+)

Le niveau d'eau durant la première partie de la saison de croissance ressort de l'analyse portant sur le paramètre biomasse printanière. Plus le niveau d'eau est élevé à cette saison (crue de 1981, hausse du niveau d'eau depuis 1996) plus les biomasses d'avril à juin sont faibles. Néanmoins les principaux facteurs retenus pour l'ensemble des analyses sont les quantités d'intrants (azote principalement) et les flux hivernaux.

Ces résultats soulignent le rôle important que représentent des facteurs extrinsèques au lac (action favorisante des intrants du bassin versant) ainsi que la gestion hydraulique actuelle du lac (action limitante) sur la croissance de *Nymphaea alba*. Le contrôle de la croissance du macrophyte, notamment durant la première partie de la saison, peut être efficacement réalisé par une réduction des quantités d'azote et par le maintien d'un niveau d'eau élevé.

V. 6 - Teneurs en nutriments :

Le suivi de la teneur en nutriment (N et P) a été effectué sur les différents organes des macrophytes (à l'exception de *Nymphoïdes peltata*) pour la période 1995 à 1997.

L'analyse des informations porte sur :

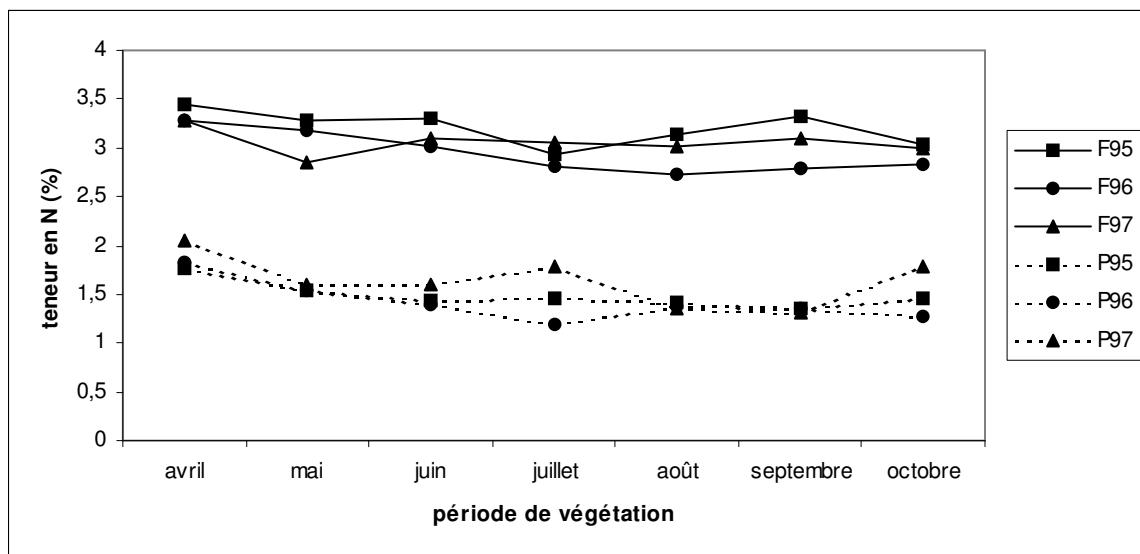
- le suivi des teneurs des différents organes au cours de la période de végétation, afin de comprendre les éventuels échanges entre les organes lors de la phase de croissance et de la phase de décomposition en fin de saison,
- la quantification des teneurs en azote et phosphore impliquées sur l'ensemble de la phénologie des macrophytes,
- l'estimation de la participation des macrophytes au cycle de l'azote et du phosphore à l'échelle du lac.

La présentation des résultats suivra cette chronologie en différenciant une première partie pour l'azote et une seconde pour le phosphore.

V. 6. 1 - Teneurs en azote

a - *Nymphaea alba*

La figure suivante (figure 27) indique le profil des teneurs en azote des feuilles et des pétioles lors de la période de végétation.



F95 à F97 : Feuilles 1995 à 1997, P95 à P97 : Pétioles 1995 à 1997.

Figure 27 : Teneurs en azote dans les feuilles et les pétioles de *Nymphaea alba* de 1995 à 1997 (exprimées en %).

Les concentrations sont sensiblement identiques selon les années pour chacun des organes. Les variations saisonnières sont donc en partie propres à la phénologie de la plante et non aux conditions annuelles. Il apparaît une faible décroissance lente et continue de la concentration en azote dans les feuilles lors des saisons. Ce phénomène n'est pas observé en 1995 où une hausse de la concentration s'observe en août et septembre. Ces profils saisonniers

coïncident avec ceux des biomasses récoltées (figure 5) soulignant une reprise de croissance de *Nymphaea alba* en août 1995 non perceptible en 1996. La teneur en azote est plus élevée dans les feuilles que dans les pétioles et cela tout au long de la saison. Les profils étant sensiblement parallèles, le taux d'azote est globalement 2 fois plus élevé dans les feuilles que dans les pétioles chaque mois (le taux moyen est de 2,95 % pour les feuilles et 1,42 % pour les pétioles lors de la saison 1996). Aucun transfert d'azote n'est perceptible au cours des saisons, puisque les teneurs sont proportionnellement constantes entre les deux organes aériens. Le processus de décomposition qui se caractérise par un relargage d'azote des feuilles vers les pétioles (Twilley et al., 1985) n'est pas observable sur ce graphique. Seule une légère baisse du taux d'azote se perçoit en fin de saison. Cette observation provient certainement du fait que la récolte se fait essentiellement sur des feuilles encore bien immergées et donc surtout sur des feuilles qui ne sont pas en cours de dégradation et cela même en fin de saison.

Le calcul de la teneur moyenne en azote de la partie aérienne (feuilles et pétioles) confirme cette forte analogie entre les trois saisons (2,35 % en 1995 et 1997 et 2,18 % en 1996). La conversion de la concentration en azote (exprimée en pourcentage) en teneur exprimée en gramme par unité de surface (g/m^2) transcrit les réelles variations de biomasse récoltée. Cette nouvelle expression fait alors apparaître une forte divergence entre la saison 1995 et les deux autres années. En effet la teneur moyenne annuelle est de $7,04 \text{ g}/\text{m}^2$ en 1995 et $4,00 \text{ g}/\text{m}^2$ ainsi que $4,10 \text{ g}/\text{m}^2$ respectivement en 1996 et 1997. Cette différence traduit l'écart important de biomasse moyenne annuelle ($275,85 \text{ g MS}/\text{m}^2$ en 1995, $172,75 \text{ g MS}/\text{m}^2$ et $161,7 \text{ g}/\text{m}^2$ respectivement en 1996 et 1997).

L'évaluation du stock d'azote qui a transité dans les feuilles et les pétioles (bilan I) durant la saison repose sur la formule définie dans le paragraphe **III . 3 - Teneurs en nutriment des macrophytes**. Le renouvellement de cette partie aérienne de la plante intervient dans le calcul du bilan. Il ne s'agit donc pas d'une mesure ponctuelle, mais de l'estimation de la quantité de nutriments qui a effectivement transité dans ces organes durant toute la période de végétation. La détermination des taux en azote nécessite également la prise en compte des parts respectives des feuilles et des pétioles dans la biomasse mensuelle récoltée. Ces valeurs varient au cours des mois. La figure suivante souligne les fluctuations de la part des organes dans les biomasses mensuelles mesurées en 1996. Ces variations sensiblement identiques à celles obtenues en 1997 seront retenues pour l'ensemble des trois saisons.

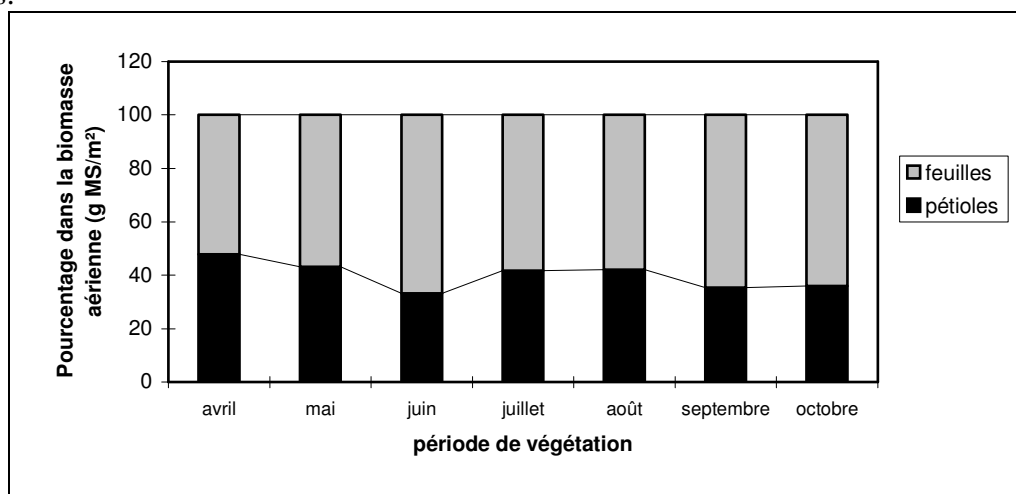


Figure 28 : Parts des feuilles et des pétioles dans la biomasse mensuelle de *Nymphaea alba* en 1996.

L'estimation du bilan I conduit à des valeurs contrastées. Les teneurs en azote sur l'ensemble de la période de végétation (avril à octobre) sont de 63,70 g/m², 35,05 g/m² et 35,75 g/m² respectivement en 1995, 1996 et 1997.

Le bilan II prend en compte la réabsorption chaque mois d'une proportion de 65 % de la quantité d'azote du mois précédent lors de la phase de décomposition. Les valeurs globales annuelles sont ainsi moindres, mais traduisent de la même façon les écarts importants de stocks de nutriment décrits par le bilan I. Le bilan II correspond à 28,35 g/m² d'azote en 1995, 14,35 g/m² en 1996 et 16,00 g/m² en 1997. Le graphique suivant fait apparaître les variations de quantités d'azote au cours de la période de végétation de 1995 à 1997.

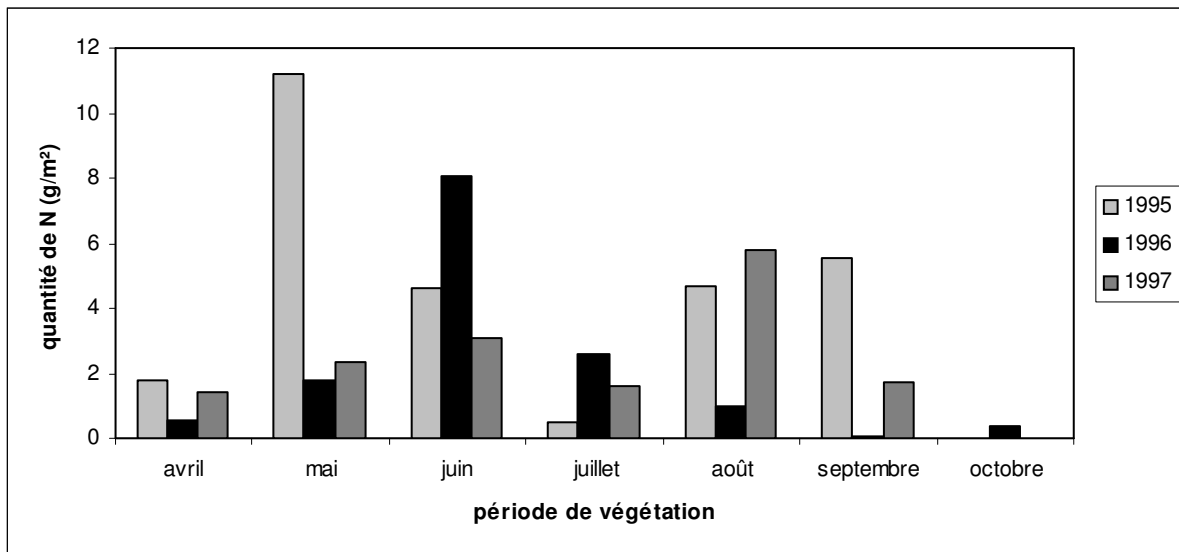


Figure 29 : Quantités d'azote prélevées par la partie aérienne de *Nymphaea alba* dans l'écosystème de 1995 à 1997 (exprimées en g/m²).

Les profils sont assez similaires avec ceux des biomasses mensuelles récoltées (figure 5). En effet deux pics de quantité d'azote sont notés en 1995 et 1996. Ils traduisent les divergences d'amplitude et de période déjà notées entre les deux années pour la biomasse. En revanche la saison 1996 se distingue par un seul pic d'azote en juin d'une valeur de 8,05 g/m² qui correspond à la croissance unimodale observée chez *Nymphaea alba* cette année.

L'extrapolation de la participation de *Nymphaea alba* au cycle de l'azote à l'échelle du lac pour les deux bilans repose sur l'hypothèse que les teneurs en nutriments soient semblables pour *Nymphaea alba* et *Nuphar lutea*. Cette supposition qui est vérifiée par les teneurs déterminées pour les deux espèces en 1997 permet de considérer globalement la surface couverte par *Nymphaea alba* et *Nuphar lutea*. Ainsi les surfaces de 1996 (697,3 ha), de 1997 (739 ha) et l'estimation de 1995 (629,5 ha) sont retenues pour l'extrapolation des bilans I et II à l'échelle du lac. Les valeurs résultantes sont en 1995 de 401 tonnes d'azote pour le bilan I et de 178,5 tonnes pour le bilan II. Les quantités sont nettement moindres pour les deux saisons suivantes avec 244,4 tonnes pour le bilan I et 100,2 tonnes pour le bilan II en 1996 et 264,20 tonnes et 118,25 tonnes d'azote pour les bilans I et II en 1997. Les quantités légèrement plus élevées en 1997 par rapport à 1996 résultent de l'augmentation sensible de la surface couverte par l'espèce (6 %).

Ces estimations sont à rapprocher des 553 tonnes d'azote retenues par le lac (Marion et Brient, 1998) pendant le transit du flux du bassin versant durant l'hiver 95-96. Le bilan II qui traduit la réelle quantité d'azote prélevée par les macrophytes à l'écosystème souligne de

façon simplifiée que la quantité d'azote mobilisée en 1996 dans la croissance des nénuphars représente 20 % de la quantité retenue par le lac durant la période hivernale. Cette comparaison est possible puisque d'une part le lac est supposé fonctionner en système clos durant la période de croissance des macrophytes et d'autre part les teneurs en nutriments dans l'eau, représentant le bilan des apports par le bassin versant, sont maximales en hiver et au printemps. La participation de *Nymphaea alba* au cycle de l'azote dans l'écosystème est donc importante et confirme le rôle crucial de ce macrophyte dans le fonctionnement et le statut trophique du lac de Grand-Lieu.

b - *Nymphoides peltata*

Les feuilles et les pétioles de *Nymphoides peltata* n'ont pas été distinguées pour le dosage des nutriments. La figure 30 présente les variations de concentration en azote dans la partie aérienne du macrophyte pour les trois années.

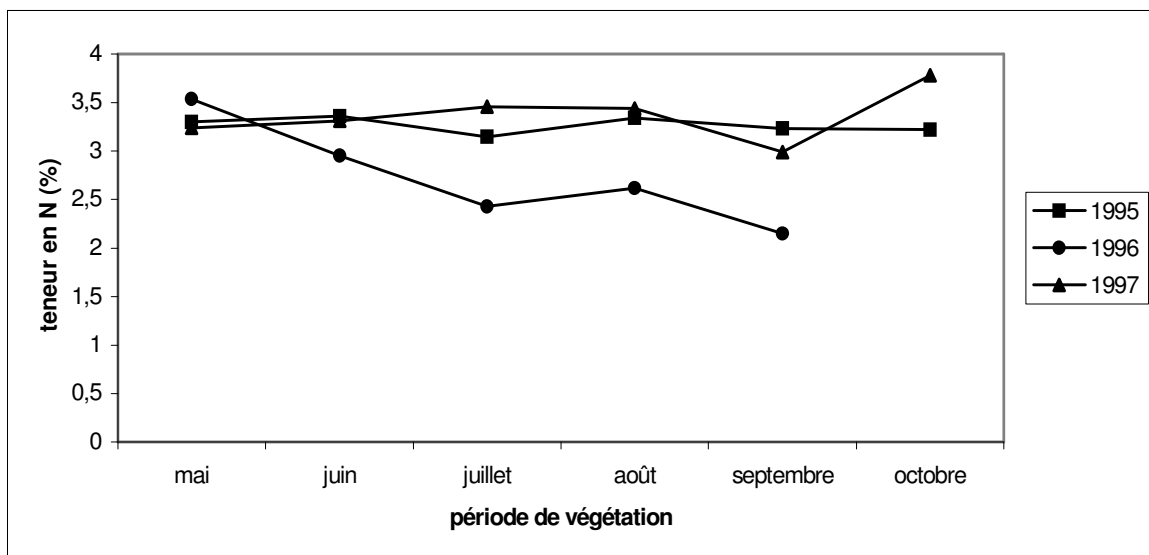


Figure 30 : Teneurs en azote dans la partie aérienne de *Nymphoides peltata* de 1995 à 1997 (exprimées en %).

Les profils des teneurs en azote varient en fonction des années. La concentration moyenne sur toute la période de végétation est plus élevée en 1997 ($3,37 \% \pm 0,26 \%$ en 1997) qu'en 1995 ($3,27 \% \pm 0,08 \%$) et 1996 ($2,74 \% \pm 0,53 \%$). Le faible écart-type en 1995 souligne la stabilité des teneurs déterminées mensuellement. En revanche en 1996, les teneurs sont maximales dès le mois de mai (3,54 %) et décroissent progressivement et presque continuellement, à l'exception d'une stabilisation en juillet et août (2,43 % et 2,62 % respectivement), jusqu'en octobre (2,15 %). Le profil en 1997 décrit des variations de teneur surtout notables en fin de saison, décroissance en septembre (2,99 %) puis augmentation en octobre (3,78 %).

La conversion des teneurs d'azote en quantités définies par unité de surface (g/m^2) confirme la teneur plus élevée en 1997 ($6,15 \text{ g/m}^2 \pm 2,17 \text{ g/m}^2$) mais en revanche souligne une inversion des résultats pour les deux autres saisons. La quantité moyenne en 1995 ($3,65 \text{ g/m}^2$

$\pm 1,24 \text{ g/m}^2$) est cette fois inférieure à celle de 1996 ($4,27 \text{ g/m}^2 \pm 2,16 \text{ g/m}^2$). La biomasse moyenne forte de 1996 ($140,5 \text{ g/m}^2$) est à l'origine de ce résultat.

Les bilans I et II diffèrent largement compte tenu de la réabsorption presque intégrale de la quantité d'azote d'une génération de feuilles et de pétioles à une autre. Pour 1995, le bilan I équivaut à $21,50 \text{ g/m}^2$ alors que le bilan II est de $6,35 \text{ g/m}^2$. Les estimations sont légèrement supérieures en 1996. Le bilan I est de $25,1 \text{ g/m}^2$ et le bilan II correspond à $8,85 \text{ g/m}^2$. Les valeurs obtenues en 1997 sont encore supérieures aux deux autres années ($36,00 \text{ g/m}^2$ pour le bilan I et $11,05 \text{ g/m}^2$ pour le bilan II).

Les fluctuations des quantités d'azote prélevées à l'écosystème (figure 31) sont différentes au cours de la période de végétation. En 1995, la quantité maximale est décelée en juillet ($3,01 \text{ g/m}^2$). L'absence de prélèvement pour les mois suivants signifie que la quantité réabsorbée en août et septembre est supérieure à la quantité calculée ces mêmes mois à partir des teneurs et des biomasses récoltées. Cet excédent est probablement transféré et stocké (phénomène de translocation) dans le système racinaire du macrophyte (Johnston, 1991). Le profil est plus régulier en 1996, avec un pic de quantité d'azote en juin ($3,80 \text{ g/m}^2$) puis une diminution progressive en juillet ($2,32 \text{ g/m}^2$) et en août ($1,71 \text{ g/m}^2$), et enfin une absence de prélèvement en septembre pour les mêmes raisons évoquées ci-dessus. Le profil en 1997 est très similaire à celui de 1996 tout en atteignant des valeurs supérieures notamment en début de saison ($2,93 \text{ g/m}^2$ en mai 1997 et $1,01 \text{ g/m}^2$ en mai 1996).

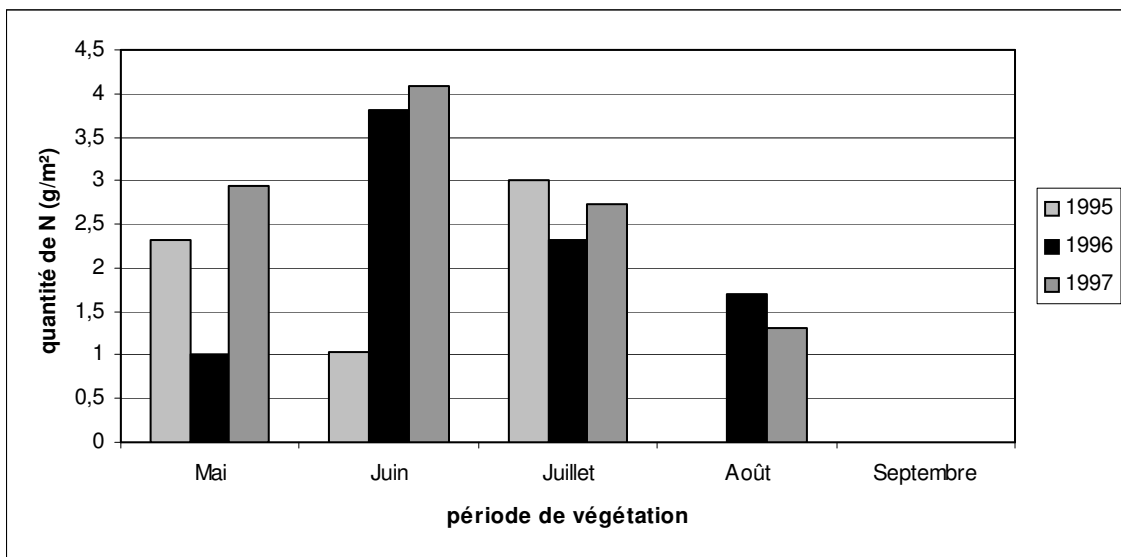


Figure 31 : Quantités d'azote prélevées par la partie aérienne de *Nymphoides peltata* dans l'écosystème de 1995 à 1997 (exprimées en g/m^2).

L'estimation de la quantité d'azote mobilisée par *Nymphoides peltata* à l'échelle du lac est effectuée pour les saisons 1996 et 1997 avec les surfaces modestes de 17,35 ha et 29,5 ha respectivement. Les quantités globales sont de 4,35 tonnes pour le bilan I et 1,10 tonnes pour le bilan II en 1996. Les valeurs obtenues en 1997 sont supérieures en raison des bilans d'azote détaillés ci-dessus et de l'augmentation de la surface couverte par l'espèce (10,60 tonnes pour le bilan I et 3,25 tonnes pour le bilan II). La participation de *Nymphoides peltata* au cycle d'azote du lac est donc globalement très réduite au regard du bilan des entrées et des sorties d'azote présenté par Marion et Brient (1998).

c - *Trapa natans*

La figure 32 décrit les teneurs mensuelles d'azote dans la partie aérienne de *Trapa natans*.

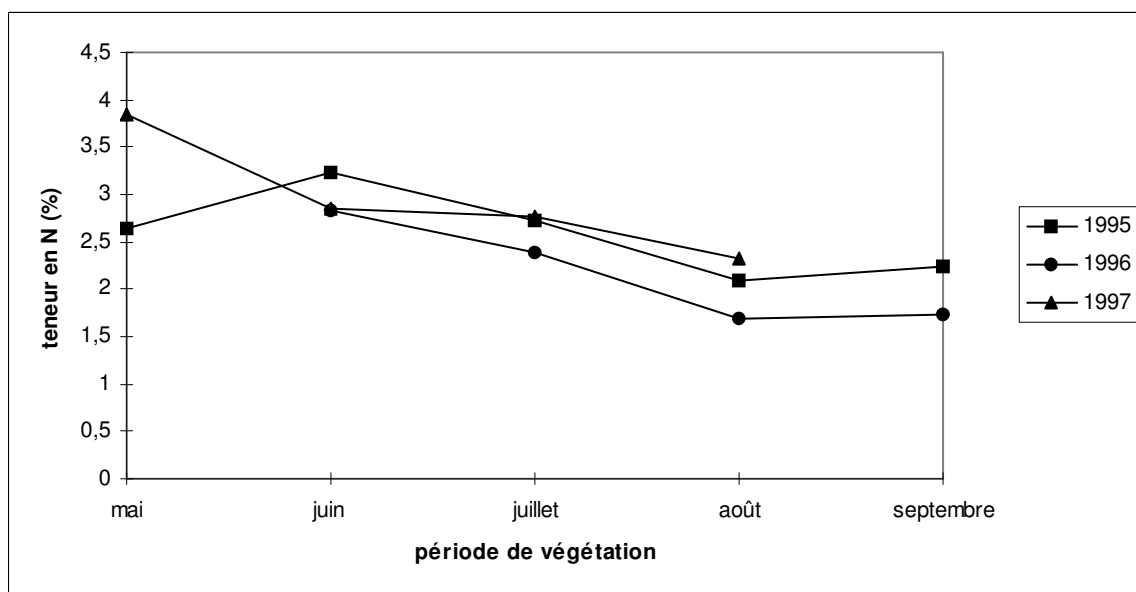


Figure 32 : Teneurs en azote dans la partie aérienne de *Trapa natans* de 1995 à 1997 (exprimées en %).

Le retard de croissance de *Trapa natans* en 1996 n'a pas permis de déterminer une concentration en azote lors du mois de mai. L'intervention des foulques sur l'herbier de *Trapa natans* n'a également pas permis de déterminer la teneur en septembre 1997. Les profils montrent une forte analogie entre les années à l'exception d'une teneur relativement élevée en mai 1997 (3,84 %). Les teneurs sont maximales en juin et diminuent au cours de la période de végétation avec une légère reprise lors du mois de septembre. L'investissement des ressources est donc différent pour cette plante annuelle dont la dynamique de population dépend du stock de graines et non de l'accumulation de réserves dans le système racinaire comme cela est le cas pour les autres macrophytes flottants étudiés. La teneur moyenne est plus élevée en 1997 (2,94 % \pm 0,28 % qu'en 1995 (2,59 % \pm 0,51 %) et 1996 (2,16 % \pm 0,55 %). Néanmoins, la conversion en fonction de la biomasse produite conduit à des quantités en azote beaucoup plus élevées en 1996 (9,04 g/m² \pm 2,46 g/m²) qu'en 1995 (5,27 g/m² \pm 3,00 g/m²) et 1997 (4,75 g/m² \pm 3,22 g/m²).

Le bilan I conforte ce dernier résultat puisque la quantité d'azote mobilisée par *Trapa natans* sur l'ensemble de la période de végétation est nettement supérieure en 1996 (23,19 g/m²) qu'en 1997 (16,80 g/m²) et 1995 (15,65 g/m²). Le profil des quantités d'azote mobilisées par *Trapa natans* durant la période de végétation (figure 33) souligne d'une part un décalage dans le pic d'azote entre les trois années (maximum en juillet 1995 et 1997 et en août 1996) et d'autre part une amplitude du pic de 1996 particulièrement importante liée à la biomasse excessivement forte à cette période.

L'estimation de la quantité d'azote mobilisée par *Trapa natans* à l'échelle du lac est effectuée à partir de ce bilan I (le bilan II ne peut être déterminé pour les raisons déjà évoquées). La valeur résultante s'élève à 42,85 tonnes en 1996 ce qui représente 10 fois la valeur de *Nymphoides peltata* mais également 1/5^e de la quantité pour *Nymphaea alba*. La quantité

d'azote en 1997 n'a pu être définie en raison de l'intervention des foulques et de la disparition totale de l'herbier avant même la mission aérienne.

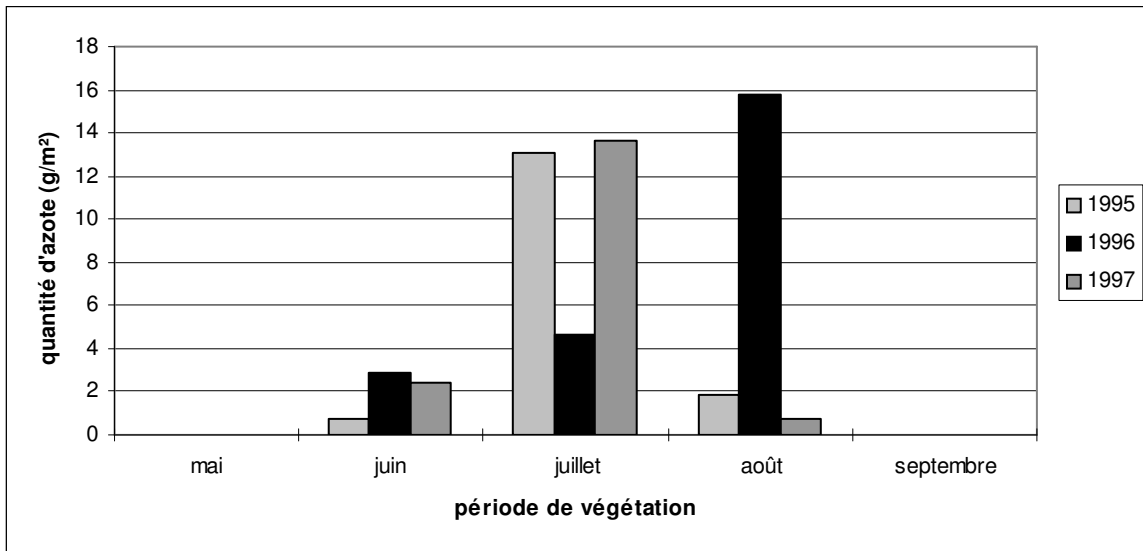


Figure 33 : Quantités d'azote mobilisées par la partie aérienne de *Trapa natans* (selon le bilan I) dans l'écosystème de 1995 à 1997 (exprimées en g/m²).

d - *Scirpus lacustris*

La figure suivante détaille les variations des teneurs en azote durant les saisons à l'exception des mois de mai (retard de phénologie) et d'août 1995.

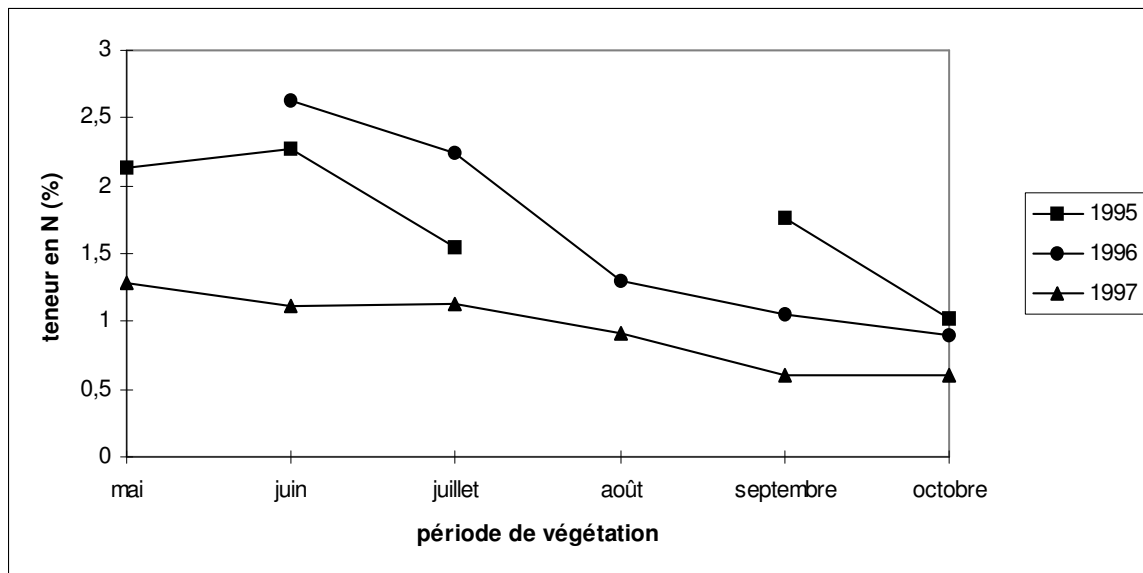


Figure 34 : Teneurs en azote dans la partie aérienne de *Scirpus lacustris* de 1995 à 1997 (exprimées en %).

Seul le profil de la saison 1997 est détaillé sur l'ensemble de la période de végétation. Les teneurs sont nettement plus faibles durant tous les mois en 1997. Les concentrations sont plus élevées durant la première moitié de la saison 1996 alors que les valeurs s'inversent pour la fin de saison par rapport à 1995. Cependant l'allure générale des courbes souligne une teneur maximale dès le mois de juin qui diminue progressivement durant le reste de la période de végétation. Les concentrations en fin de saison (octobre) ne représentent que 54,95 %, 44,75 % et 34,25 % des teneurs maximales (juin) respectivement en 1997, 1995 et 1996. Cette évolution dans les concentrations en azote au cours de la phénologie laisse à supposer un transfert d'azote progressif vers le système racinaire en fin de saison.

Les teneurs moyennes en azote, déterminées à partir des résultats, conduisent à des valeurs assez proches entre 1995 ($1,75 \% \pm 0,52 \%$) et 1996 ($1,62 \% \pm 0,76 \%$) alors que la concentration est bien plus faible en 1997 ($0,94 \% \pm 0,28$). Les biomasses récoltées étant relativement semblables durant la période de végétation en 1995 et 1996 (figure 15), l'expression de la teneur d'azote en gramme par unité de surface confirme la forte analogie entre les deux années : $14,42 \text{ g/m}^2 \pm 5,32 \text{ g/m}^2$ en 1995 et $15,36 \text{ g/m}^2 \pm 6,25 \text{ g/m}^2$ en 1996. La croissance ayant été plus faible en 1997, la teneur en azote est encore plus faible en 1997 ($6,75 \text{ g/m}^2 \pm 2,39 \text{ g/m}^2$).

Le bilan I traduit la quantité d'azote prélevée à l'écosystème du fait de la croissance continue de *Scirpus lacustris* (non renouvellement d'organes durant la période de végétation). L'estimation de ce bilan repose sur la détermination de la teneur en azote lors du pic de biomasse à laquelle est ajoutée 9 % de cette teneur correspondant à la nécromasse partielle de la plante. Le bilan I équivaut à $22,25 \text{ g/m}^2$ en 1995, à $16,85 \text{ g/m}^2$ en 1996 et à $10,05 \text{ g/m}^2$ en 1997. La conversion de ce bilan I à l'échelle du lac conduit à une valeur très modeste de 0,28 tonne d'azote en 1996 par rapport aux 553 tonnes d'azote du bassin versant retenues par le lac durant l'hiver précédent. La quantité d'azote pour 1997 est de 0,17 tonne et est donc encore plus négligeable dans la participation au statut trophique du lac.

e - Comparaison plurispécifique

Le tableau suivant récapitule les différentes expressions des quantités d'azote déterminées dans les macrophytes (teneurs moyennes exprimées en pourcentage, en gramme par unité de surface ainsi que les bilans I et II). Cette synthèse permet d'une part de comparer ces variables entre espèces et d'autre part de noter les éventuelles variations pour chaque paramètre sur la période étudiée.

Les teneurs en azote de 1995 et 1996, exprimées en pourcentage, soulignent une concentration globalement plus élevée chez les macrophytes flottants que chez *Scirpus lacustris*. Parmi les macrophytes flottants, la teneur de *Nymphoides peltata* est bien supérieure à celle de *Nymphaea alba* et *Trapa natans*.

La conversion du taux d'azote en grammes par unité de surface intègre les biomasses récoltées mensuellement et modifie alors l'importance des macrophytes dans l'expression des quantités d'azote. En effet, bien que la teneur soit la plus faible chez *Scirpus lacustris*, la conversion en fonction de la biomasse conduit à une valeur très importante, de l'ordre de 14 à 15 g/m^2 (à l'exception de 1997), soit 1,5 à 4 les valeurs des macrophytes flottants. Les biomasses plus modestes pour *Nymphoides peltata* conduisent aux taux d'azote les plus faibles. Les teneurs de *Nymphaea alba* et de *Trapa natans* sont assez proches. Néanmoins, les valeurs varient fortement entre les saisons et n'évoluent pas, cette fois, de la même façon. La

teneur en azote a fortement diminué en 1996 pour *Nymphaea alba* alors qu'elle augmente dans des proportions variables pour les deux autres macrophytes flottants.

Tableau 25 : Synthèse des taux d'azote des macrophytes de 1995 à 1997.

variables	années	espèces			
		<i>Nymphaea alba</i>	<i>Nymphoides peltata</i>	<i>Trapa natans</i>	<i>Scirpus lacustris</i>
teneur (%)	1995	2,35	3,27	2,59	1,75
	1996	2,18	2,74	2,16	1,62
	1997	2,35	3,37	2,94	0,94
Teneur (g/m ²)	1995	7,04	3,65	5,27	14,42
	1996	4,0	4,27	9,04	15,36
	1997	4,10	6,15	4,75	6,75
bilan I (g/m ²)	1995	63,70	21,50	15,65	22,25
	1996	35,05	25,1	23,19	16,85
	1997	35,75	36,00	16,80	10,05
bilan II (g/m ²)	1995	28,35	6,35	-	-
	1996	14,35	8,85	-	-
	1997	16,00	11,05	-	-

Le bilan I intégrant, en plus des biomasses mensuelles, le renouvellement des organes aériens, souligne le rôle important de *Nymphaea alba*. Les valeurs sont en effet nettement plus élevées que pour les autres macrophytes. La teneur en azote exprimée en grammes par unité de surface ayant fortement diminué en 1996 et 1997 pour *Nymphaea alba*, l'amplitude des variations est équivalente pour le bilan I. Une baisse est également notée pour le bilan I de *Scirpus lacustris*. En revanche, les valeurs sont supérieures pour *Nymphoides peltata* et pour *Trapa natans* en 1996.

Le bilan II qui traduit la quantité d'azote prélevée par chaque macrophyte au lac durant toute la période de végétation, souligne des taux d'azote particulièrement élevés chez *Nymphaea alba* qui ont certes diminué de moitié de 1995 à 1996 et 1997 mais qui restent néanmoins très élevés par rapport à *Nymphoides peltata*.

V. 6. 2 - Teneurs en phosphore

a - *Nymphaea alba*

La figure 35 illustre les variations de teneur en phosphore lors de la saison 1997 représentative des fluctuations observées sur l'ensemble de la période 1995 à 1997.

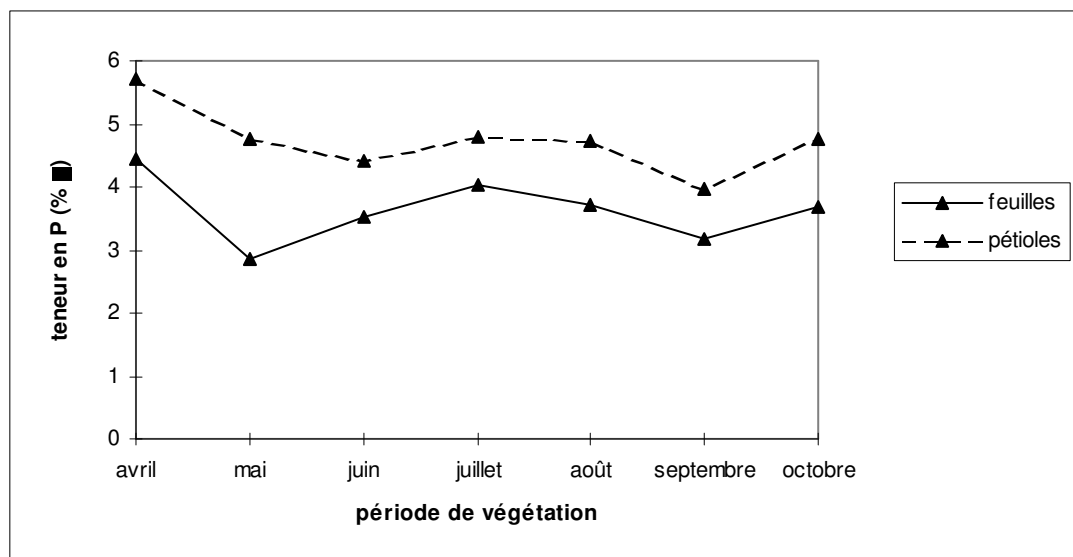


Figure 35 : Teneurs en phosphore dans la partie aérienne de *Nymphaea alba* en 1997 (exprimées en ‰).

Les concentrations sont maximales dès la sortie des feuilles en avril (4,46 ‰ et 5,72 ‰ respectivement pour les feuilles et les pétioles). Les teneurs sont plus faibles lors des deux mois suivants, puis constituent un pic durant la période estivale correspondant au second pic de biomasse de *Nymphaea alba* (figure 5). Les teneurs varient encore durant la fin de saison en atteignant des valeurs élevées en octobre. Par ailleurs les courbes sont relativement parallèles pour les deux organes durant toute la période de végétation ne faisant ainsi nullement apparaître d'éventuels transferts de phosphore entre les feuilles et les pétioles. L'interprétation de cette similitude des courbes a déjà été évoquée pour les données sur l'azote. La récolte de la partie au dessus du sédiment se fait essentiellement sur des feuilles encore bien immergées et donc surtout sur des feuilles qui ne sont pas en cours de dégradation et cela même en fin de saison. Les teneurs en phosphore dans les pétioles sont globalement 1,3 fois supérieures à celles des feuilles. Cette relation est inverse à celle obtenue pour l'azote où les concentrations sont plus élevées dans les feuilles (figure 23).

Les teneurs moyennes de la partie aérienne (feuilles et pétioles) durant la période 1995 à 1997 conduisent à des valeurs variables : 2,96 ‰ en 1996, 3,49 ‰ en 1995 et 4,18 ‰ en 1997. Les concentrations sont donc les plus élevées en 1997 après avoir été les plus faibles en 1996. Néanmoins la concentration moyenne définie pour la saison 1995 est incomplète puisque la teneur du mois d'août n'a pu être définie.

La conversion des taux de phosphore en grammes par unité de surface intègre les variations de biomasse. Les résultats sont différents de ceux présentés ci-dessus puisque les taux de phosphore sont maximum en 1995 (0,91 g/m²) et toujours les plus faibles en 1996 (0,47 g/m²) alors que la saison 1997 est intermédiaire (0,63 g/m²).

Ce classement des années est conservé pour les deux bilans (I et II). Les valeurs obtenues sur la quantité de phosphore ayant transité dans les feuilles et les pétioles de

Nymphaea alba (bilan I) sont de 6,87 g/m², 4,08 g/m² et 5,57 g/m² respectivement en 1995, 1996 et 1997. Le bilan de la quantité de phosphore réellement prélevée durant toute la période de végétation (bilan II) conduit à des valeurs plus proches (2,44 g/m² en 1995, 1,75 g/m² en 1996 et 2,39 g/m² en 1997). Les variations des quantités de phosphore prélevées dans le lac (bilan II) au cours des mois (figure 36) sont similaires à celles observées pour les biomasses mensuelles (figure 5).

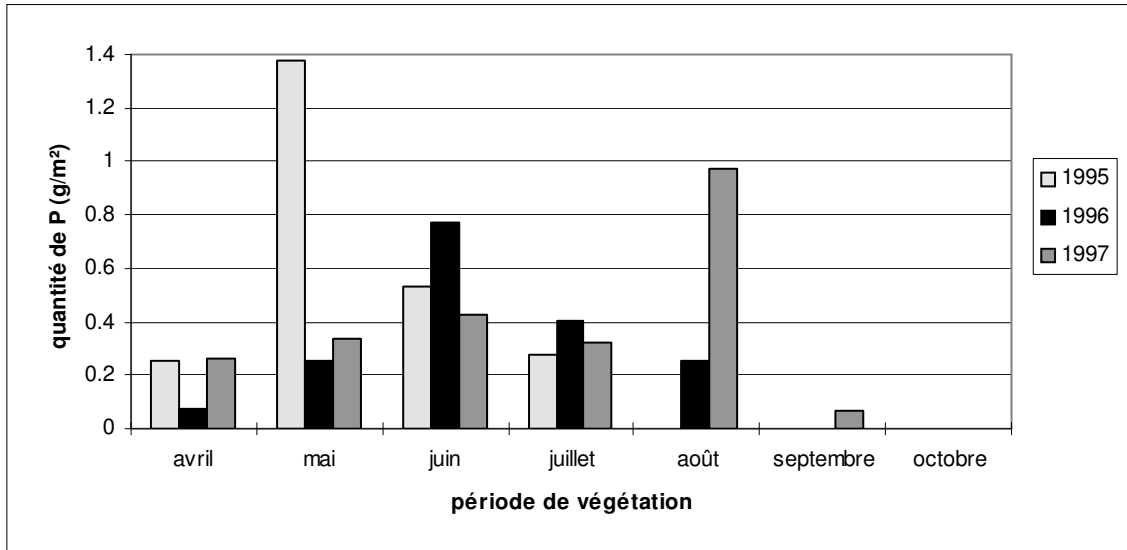


Figure 36 : Quantités de phosphore prélevées par la partie aérienne de *Nymphaea alba* dans l'écosystème de 1995 à 1997 (exprimées en g/m²).

La forte valeur en début de saison 1995 correspond au pic relativement élevé et précoce de biomasse de *Nymphaea alba* cette même année. Inversement la forte quantité de phosphore prélevée en août 1997 correspond au pic majeur et tardif de biomasse. La courbe unimodale de quantité de phosphore en 1996 correspond au profil de biomasse cette même saison. Les trois courbes montrent un prélèvement de phosphore dans le lac nul ou très faible lors des deux derniers mois de la saison. La quantité de phosphore réabsorbée lors de cette fin de saison à partir des stocks des mois précédents est souvent supérieure à celle définie à partir de teneurs et des biomasses obtenues pour ces deux derniers mois. Ce résultat souligne ainsi une réabsorption active de phosphore par le système racinaire en cette fin de saison.

L'extrapolation à l'échelle du lac des quantités de phosphore intervenant dans le cycle de *Nymphaea alba* est réalisée pour les années 1996 et 1997 ainsi qu'à partir de l'estimation de la surface couverte par l'espèce en 1995. Pour la saison 1995 le bilan I atteint la valeur de 43,25 tonnes de phosphore et le bilan II correspond à 15,35 tonnes. La quantité de phosphore selon le bilan I équivaut à 43,25, 28,45 et 41,15 tonnes respectivement en 1995, 1996 et 1997. Les mêmes proportions entre les années sont conservées avec le second bilan : 15,35, 12,20 tonnes et 17,66 tonnes en 1995, 1996 et 1997. La quantité de phosphore provenant du bassin versant et retenue lors de la période hivernale 95-96 est de 5,3 tonnes. Cette valeur est largement inférieure à celle estimée par le bilan II représentatif de la quantité réellement prélevée par *Nymphaea alba* dans le lac en 1996 (12,20 tonnes). Ce résultat souligne d'une part une absorption importante de phosphore provenant du sédiment du lac par *Nymphaea alba* et d'autre part le rôle majeur de ce macrophyte flottant dans le fonctionnement et dans le statut trophique du lac de Grand-Lieu.

b - *Nymphoides peltata*

La détermination de la teneur en phosphore n'a été réalisée qu'en 1997. Ainsi aucune comparaison n'est possible sur la période 1995 à 1997. Néanmoins les valeurs acquises lors de cette dernière saison permettent d'effectuer à la fois un rapprochement avec les concentrations des autres macrophytes et également une évaluation de l'importance de *Nymphoides peltata* dans le cycle du phosphore à l'échelle du lac. Les teneurs n'ont été individualisées entre les feuilles et les pétioles qu'à partir du mois de juin. Les valeurs des mois d'avril et de mai représentent alors la concentration moyenne de la partie aérienne de *Nymphoides peltata*.

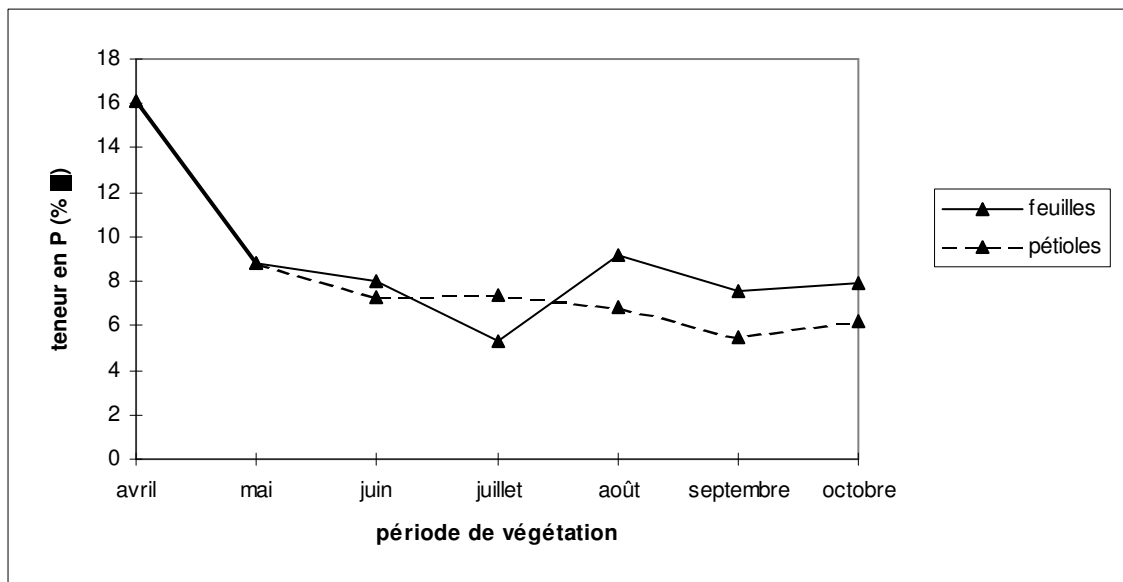


Figure 37 : Teneurs en phosphore dans la partie aérienne de *Nymphoides peltata* en 1997 (exprimées en ‰).

Comme pour *Nymphaea alba*, les teneurs en phosphore sont très élevées lors du début de saison (16,15 ‰) et soulignent vraisemblablement le transfert de quantités importantes de phosphore à partir des rhizomes. Le stock de phosphore est donc important dans le système racinaire lors du début de saison. Il résulte de l'accumulation de ce nutriment durant la dégradation de la partie aérienne de *Nymphoides peltata* lors de la fin de saison précédente (figure 38 ci-dessous). La décroissance des teneurs est progressive dans les pétioles durant toute la saison et la valeur la plus faible est atteinte en octobre (6,25 ‰). Les concentrations en phosphore varient davantage dans les feuilles avec notamment une valeur minimale obtenue en juillet (5,31 ‰) qui correspond au seul mois de l'année où la teneur est inférieure à celle des pétioles. La teneur moyenne, sur l'ensemble de la saison, est ainsi légèrement supérieure dans les feuilles (8,98 ‰) par rapport à celle obtenue dans les pétioles (8,31 ‰). La teneur globale de la partie aérienne est de $8,65 \text{ ‰} \pm 0,93 \text{ ‰}$.

La prise en compte des biomasses mensuelles de *Nymphoides peltata* dans le calcul des taux de phosphore conduit à une valeur moyenne annuelle de $1,19 \text{ g/m}^2$, soit $7,96 \text{ g/m}^2$ pour le bilan I ou encore $1,86 \text{ g/m}^2$ pour le bilan II. La figure 38 détaille les quantités de phosphore prélevées durant chaque mois de la saison 1997.

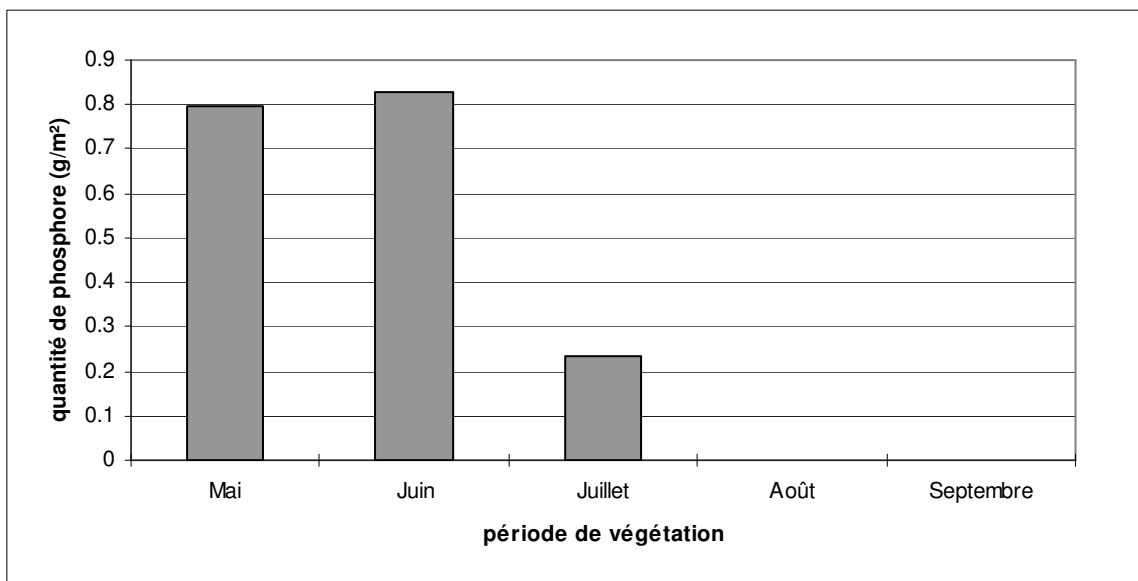


Figure 38 : Quantités de phosphore prélevées par la partie aérienne de *Nymphoides peltata* dans l'écosystème en 1997 (exprimées en g/m²).

Les prélèvements de phosphore sont importants durant la première moitié de la saison (0,79 g/m² et 0,82 g/m² respectivement en mai et juin), puis diminuent considérablement en juillet (0,23 g/m²) et sont inexistantes durant la dernière partie de l'année. Durant cette dernière phase, le relargage de phosphore à la chaîne des détritivore lors de la décomposition des feuilles et des pétioles est supposé nul (Brock et al., 1983). De plus les teneurs en phosphore sont décroissantes (figure 37), ce qui confirme un phénomène de stockage de phosphore dans la partie souterraine du macrophyte.

La quantité de phosphore prélevée au lac par l'ensemble de l'herbier à *Nymphoides peltata* est de 0,55 tonnes soit 3 % de la quantité évaluée pour *Nymphaea alba*.

c - *Trapa natans*

Les teneurs en phosphore déterminées pour la rosette sont présentées sur la figure 39. Les données pour la saison 1997 sont partielles compte tenu de la disparition de l'herbier au cours de la saison. Néanmoins les concentrations définies soulignent des valeurs supérieures à celles des autres années pour la même période. Globalement, les teneurs en phosphore sont les plus élevées en 1995 avec une teneur moyenne annuelle de 3,80 ‰ contre 3,45 ‰ en 1996. Les teneurs, contrairement à ce qui a été noté pour *Nymphaea alba* et *Nymphoides peltata*, sont les plus fortes en fin de saison. L'explication de ce phénomène est semblable à celle évoquée pour l'azote. *Trapa natans* est une plante annuelle qui produit des graines, lesquelles germeront l'année suivante pour donner de nouvelles plantules. Ainsi, la fitness de ce macrophyte réside dans la production de graines où sont accumulées des réserves de nutriments nécessaires au développement et à la croissance des futures plantes. Les réserves d'azote et de phosphore chez les espèces pérennes sont stockées dans les rhizomes lors de la fin de la saison, d'où les teneurs les plus faibles dans la partie aérienne de ces macrophytes en septembre et octobre.

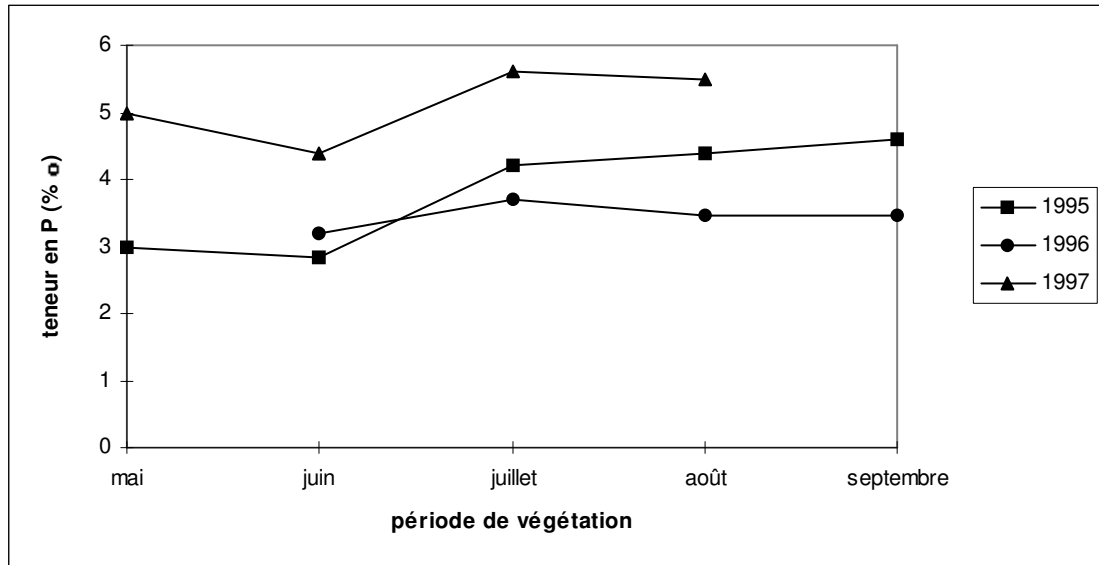


Figure 39 : Teneurs en phosphore dans la partie aérienne de *Trapa natans* de 1995 à 1997 (exprimées en ‰).

La biomasse maximale exceptionnellement élevée de *Trapa natans* en 1996 contribue à un taux moyen annuel de phosphore élevée (1,57 g/m²) par rapport à 1995 (0,92 g/m²). Le bilan I confirme ce dernier résultat avec 2,65 g/m² et 4,28 g/m² respectivement en 1995 et 1996. Les profils (figure 40) des quantités de phosphore ayant transité dans la partie aérienne de *Trapa natans*, selon le bilan I, font apparaître les pics de phosphore décalés pour les deux saisons, ainsi qu'une valeur particulièrement importante en 1996 (3,25 g/m²).

L'estimation à l'échelle du lac de la quantité de phosphore intervenant dans l'herbier de *Trapa natans* (selon les données obtenues à partir du bilan I) ne peut être déterminée qu'en 1996 pour les raisons déjà évoquées et elle équivaut à 7,90 tonnes. Malgré l'absence d'information sur les taux de réabsorption de phosphore par ce macrophyte lors du renouvellement partiel de la rosette cette évaluation correspond au maximum à 1,5 fois la quantité d'intrants de phosphore durant la période hivernale correspondante.

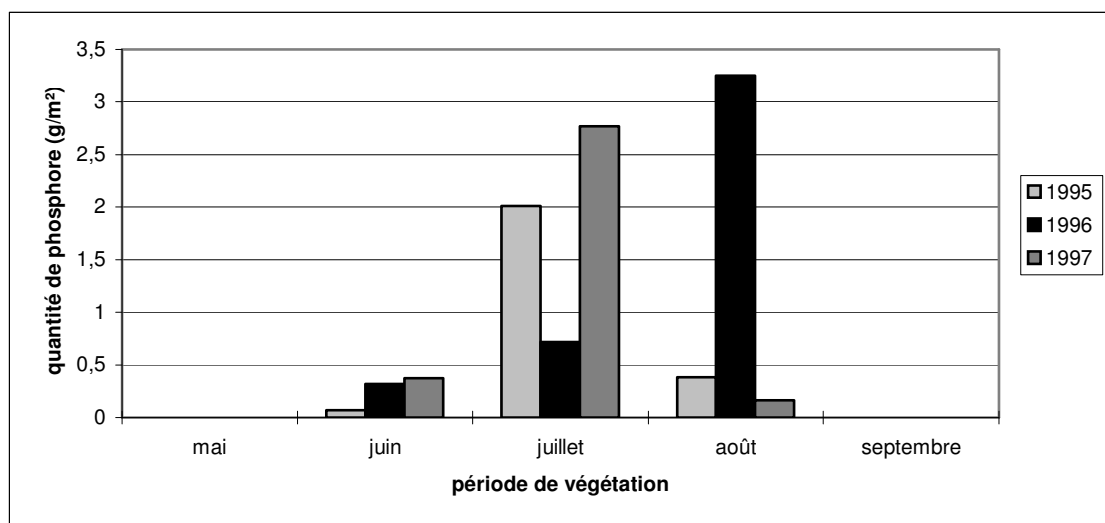


Figure 40 : Quantités d'azote mobilisées par la partie aérienne de *Trapa natans* (selon le bilan I) dans l'écosystème de 1995 à 1997 (exprimées en g/m²).

d - *Scirpus lacustris*

Les teneurs en phosphore n'ont été déterminées qu'en 1997. Le profil des concentrations mensuelles (figure 41) souligne une teneur maximale dès avril (6,31 ‰), correspondant probablement au transfert de quantités de phosphore à partir des rhizomes. Les taux diminuent rapidement pour se maintenir à un seuil proche de 2,80 ‰.

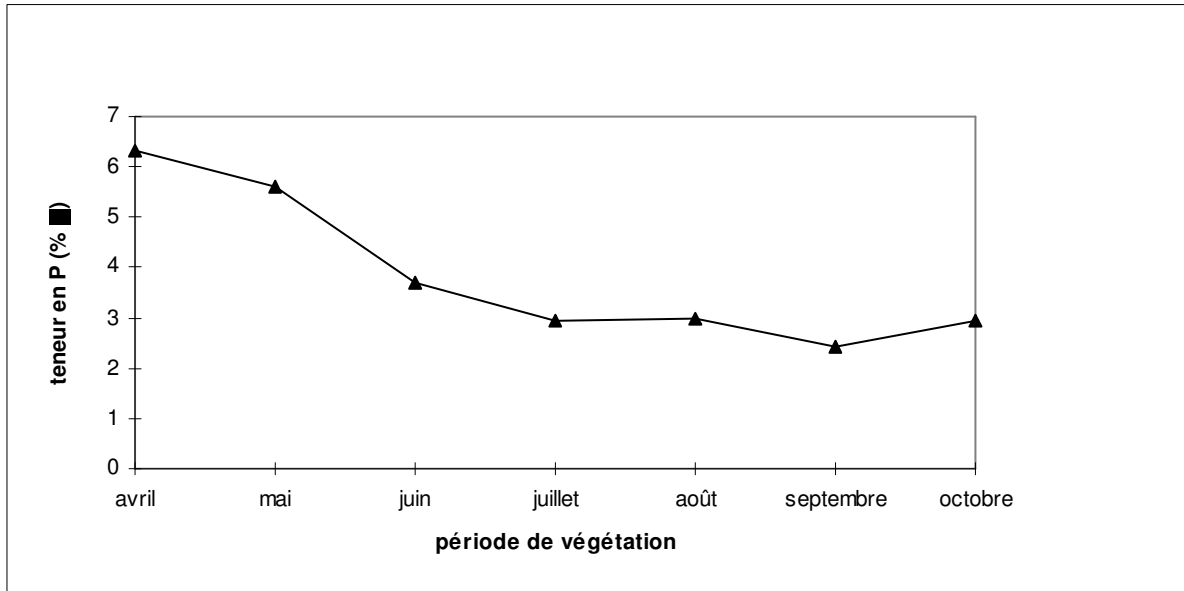


Figure 41 : Teneurs en phosphore dans la partie aérienne de *Scirpus lacustris* de 1997 (exprimées en ‰).

Les fluctuations des teneurs au cours de la saison amènent à une teneur moyenne annuelle de 3,84 ‰, ou encore 2,05 g/m². Le bilan I est sensiblement voisin de cette dernière valeur (2,60 g/m²). A l'échelle du lac, l'extrapolation des données issues du bilan I donne une valeur très faible de 42,9 kg de phosphore au regard des stocks retenus lors de l'hiver précédent.

e - Comparaison plurispécifique

Le tableau 26 fait la synthèse des différentes expressions des teneurs et des quantités de phosphore présentées ci-dessus.

Les concentrations en phosphore (exprimées en pourcentage) sont assez proches pour l'ensemble des macrophytes flottants et émergents, à l'exception de la seule donnée très élevée pour *Nymphoides peltata* en 1997. Les données communes sur plusieurs années (*Nymphaea alba* et *Trapa natans*) permettent d'affirmer que les teneurs sont plus faibles en 1996 par rapport à 1995. Cette tendance n'est cependant pas complètement respectée avec l'expression en grammes par unité de surface pour *Trapa natans*, où le taux de phosphore est supérieur en 1996. Les lacunes de données sur certaines espèces durant la période 1995 à 1997 ne permet pas de dégager des tendances en terme de quantités de phosphore impliquées durant la croissance des macrophytes (bilans I et II) à la fois dans le temps mais aussi selon les espèces. Le bilan I est supérieur pour *Nymphoides peltata* par rapport à *Nymphaea alba* en 1997 alors que le résultat est inverse pour le bilan II. De plus, les dosages de phosphore n'ont pas été réalisés en 1995 et 1996 pour *Nymphoides peltata* ce qui ne permet pas de confirmer des teneurs plus élevées pour *Nymphoides peltata* que pour *Nymphaea alba*.

Tableau 26 : Synthèse des taux de phosphore des macrophytes de 1995 à 1997.

variables	années	espèces			
		<i>Nymphaea alba</i>	<i>Nymphoides peltata</i>	<i>Trapa natans</i>	<i>Scirpus lacustris</i>
teneur (‰)	1995	3,49	-	3,65	-
	1996	2,96	-	3,45	-
	1997	4,18	8,65	-	3,84
teneur (g/m ²)	1995	0,913	-	0,92	-
	1996	0,474	-	1,57	-
	1997	0,638	1,19	-	2,05
bilan I	1995	6,87	-	2,65	-
	1996	4,08	-	4,28	-
	1997	5,57	7,96	-	2,60
bilan II	1995	2,44	-	-	-
	1996	1,75	-	-	-
	1997	2,39	1,86	-	-

VI - Discussion :

L'étude sur la production des macrophytes du Lac de Grand Lieu réalisée sur une période de plus de 15 ans (1981 à 1997) a conduit à l'accumulation d'un certain nombre de paramètres sur la biologie de ces espèces. Cette relative bonne connaissance de la croissance et de la réponse des macrophytes flottants et émergents à certains paramètres du milieu permet ainsi d'envisager des comparaisons avec des travaux semblables sur d'autres sites étrangers. L'analyse porte essentiellement sur les paramètres propres de la croissance des végétaux (biomasse, productivité et phénologie). La participation des macrophytes aux cycles des nutriments (azote et phosphore) de l'écosystème sera également abordée dans cette partie. Nous appuierons cette discussion sur les données présentées dans les tableaux de synthèse sur la biologie des espèces (**IV - Traits d'histoire de vie des macrophytes**), notamment pour les rubriques productivité, biomasse, turn over et teneur en nutriments.

Dans un second temps l'interprétation portera sur l'évolution de la surface et de la productivité des macrophytes à l'échelle de la cuvette centrale du lac sur l'ensemble de la période 1981 à 1997. L'accent sera tout particulièrement mis sur la réponse des macrophytes au facteur le plus variable et le plus prépondérant du lac (dans l'état actuel d'eutrophisation du site), à savoir le niveau d'eau. Un bilan provisoire de l'impact du relèvement du niveau d'eau au bout de 2 années d'application du nouveau mode de gestion (dans le cadre du plan de sauvetage du lac) sera avancé.

Comparaison des biomasses et des teneurs en nutriments observées au lac de Grand-Lieu

Le macrophyte flottant majeur du lac de Grand Lieu de par la zone couverte et la participation à la production à l'échelle du site est *Nymphaea alba*.

Les résultats de la phénologie (figure 5) soulignent une croissance sous la forme de 2 pics annuels de la biomasse récoltée pour l'ensemble des années, excepté la saison 1996. La littérature ne fait état que d'une croissance unimodale chez cette espèce, mais il n'y a eu semble-t-il qu'une étude effectuée aux Pays Bas sur le site de Oude Waal (Van der Velde et al., 1983). La croissance bimodale qui est pratiquement la règle au lac de Grand-Lieu se traduit lors du second pic par l'augmentation de la surface foliaire coïncidant avec une forte densité de feuilles et décroissant par la suite de la saison. Nous n'avons pas d'explication à ce phénomène si ce n'est peut-être que le premier pic pourrait bénéficier des réserves accumulées l'automne précédant dans les rhizomes, tandis que le second pic n'interviendrait qu'une fois réunies les conditions optimales de croissance (température et niveau d'eau) en cours d'été.

Les pics de biomasses récoltées (biomasses maximales) varient considérablement d'une année à l'autre. Les biomasses maximales obtenues au lac de Grand de Lieu sont comprises entre 215 g MS/m² (1981) et 466,5 g MS/m² (1990), soit du simple au double. Malthus et al. (1990) notent des variations de biomasses maximales moindres mais à un niveau plus élevé (B_{max} = 395 à 533 g MS/m²). Smart (1980) obtient aussi une valeur plus élevée qu'au lac de Grand-Lieu (B_{max} = 511,6 g MS/m²). Mais la croissance peut aussi être plus modeste sur d'autres sites comme cela est signalé dans l'étude de Kok et al. (1990) qui avancent des biomasses maximales de *Nymphaea alba* de 138 et 139 g MSB/m². Certes, la

biomasse est exprimée cette fois en poids sec réduit en cendres ce qui représente environ 80 % de la matière sèche initiale, mais elle n'atteint pas la valeur minimale notée au lac de Grand Lieu (215 g MS/m²).

Les valeurs de productivité aérienne cumulée sur l'ensemble de la saison sont bien supérieures à celles de biomasses maximales et moyennes. En effet, la productivité aérienne oscille entre 1052 g MS/m²/an (1981) et 2493 g MS/m²/an (1995), soit un rapport P/B_{max} allant de 4,57 (1996) à 5,20 (1995). Ce rapport est plus important que ceux notés par Kok et al. (1990 : 2,3 et 2,5).

Néanmoins, les biomasses relativement faibles par rapport aux productivités sont soulignées dans toutes les études (Kok et al., 1990, Kunii et al., 1992 sur une espèce voisine *Nymphaea tetragona*) en raison de la courte durée de vie des feuilles qui entraîne un turn over rapide de la biomasse aérienne (3,6 à 3,8 pour Kok et al. (1990) et 6,7 pour Kunii et al. (1992)).

Au lac de Grand-Lieu, la vitesse de renouvellement de la partie aérienne est nettement plus rapide (turn over de 9,18) ce qui explique la productivité supérieure observée ainsi que la production à l'échelle de la cuvette du lac et la part prédominante de cette espèce dans cette production de la zone constamment en eau du lac de Grand Lieu. Une première cause soulignée par Marion (1992) relève des conditions difficiles induites par le vent et les vagues sur un tel lac, particulièrement en début de saison. L'autre cause possible relève de l'action du coléoptère *Pyrraltha nymphaeae*. Wallace et al., (1985) ont montré que ce phytophage avait chez *Nuphar lutea* de faibles incidences sur la biomasse perdue, mais beaucoup plus marquées sur la durée de vie des feuilles et ainsi sur la vitesse de renouvellement. La durée de vie des feuilles de *Nuphar lutea* habituellement de l'ordre de 42 jours diminue considérablement sous l'impact du coléoptère, puisque les auteurs rapportent des valeurs de 17 jours. Or ce coléoptère est très présent au lac de Grand Lieu où il colonise notamment les feuilles de *Nymphaea alba*.

Les teneurs en azote, relativement stables au cours des 3 saisons, constituent des taux intermédiaires avec ceux quantifiés sur d'autres sites (1,65 % (Kok et al., 1990), 1,10 % pour *Nymphaea tuberosa* (Smart, 1980), 2,91 % et 2,6% à 3,6 % pour *Nymphaea mexicana* (respectivement Quiroz et al., 1982 et 1994) ainsi que 3,10 % pour *Nymphaea nouchali* (Seshavatharam & Murty, 1989)). La comparaison des taux d'azote sur la base de l'expression en grammes par unité de surface n'est pas effectuée afin de ne pas faire intervenir une autre source de variation, détaillée par ailleurs précédemment, à savoir les biomasses. Les teneurs en azote signalées dans les divers travaux sont largement supérieures au seuil minimal de croissance (1,3 %) proposé par Gerloff et Krombholz (1966). Ce résultat confirme ainsi une consommation excessive d'azote par *Nymphaea alba*.

Les résultats sont similaires pour le phosphore, à savoir des teneurs au lac de Grand-Lieu proches de celles d'autres sites. Les concentrations sont de l'ordre de 0,35 % au lac de Grand-Lieu (0,349 %, 0,296 % et 0,418 % respectivement en 1995, 1996 et 1997) et ainsi voisines des 0,30 % pour *Nymphaea nouchali* (Seshavatharam & Murty, 1989) et des 0,37 % et 0,20 % à 0,40 % pour *Nymphaea mexicana* (Quiroz et al., 1982 et 1994). Le seuil exigé pour la croissance des plantes, selon Gerloff & Krombholz (1966), est fixé à 0,13 %. Les taux de phosphore très supérieurs observés au lac de Grand-Lieu sont donc synonymes d'une consommation excessive de phosphore par *Nymphaea alba*.

Le bilan des quantités de nutriment prélevés par *Nymphaea alba* et d'une manière générale par les macrophytes étudiés n'a pas été évalué dans d'autres travaux à la fois à l'échelle d'une saison et aussi à l'échelle d'un site entier. Par conséquent aucune comparaison n'est envisageable avec d'autres sites. Néanmoins, les résultats concernant *Nymphaea alba* au lac de Grand-lieu soulignent une participation très importante et majeure de ce macrophyte flottant aux cycles d'azote et de phosphore de l'écosystème. La quantité d'azote mobilisée par *Nymphaea alba* (à l'échelle du lac et sur la base du bilan I) représente 85 % et 89 % des quantités totales du nutriment intervenant durant la période de végétation pour l'ensemble des macrophytes étudiés respectivement en 1996 et 1997. L'estimation faite pour 1997 repose sur l'hypothèse d'un herbier de l'ordre de 180 ha de *Trapa natans*, considéré stable par rapport à 1996. Par ailleurs, dans l'étude de Seshavatharam & Murty (1989), la détermination des teneurs en azote et en phosphore dans les trois compartiments (eau-sédiment-herbier à *Nymphaea nouchali*) conforte l'idée d'une participation importante des espèces du genre *Nymphaea* dans la dynamique des nutriments d'un lac. Les macrophytes qui possèdent des organes persistants (système racinaire) constituent de véritables pompes à nutriments du sédiment lesquels sont stockés au niveau de ces organes (90 à 95 % proviennent du compartiment sédiment (Johnston, 1991)) mais qui sont en partie transférés aux organes au dessus du sédiment lors de la phase de croissance. Le rôle crucial des macrophytes dans le cycle des nutriments est confirmé par des concentrations en azote et en phosphore plus faibles dans le sédiment des zones couvertes par l'herbier (Rofes, 1992). Marion et Brient (1998) interprète cette différence de teneurs dans le sédiment entre le compartiment macrophytique et la zone d'eau libre par un phénomène d'absorption importante de nutriments par les plantes.

Nuphar lutea a été étudié en 1997 pour la première fois au lac de Grand Lieu. La biomasse maximale obtenue est de 253 g MS/m², soit très légèrement inférieure à celle de *Nymphaea alba* (284,4 g MS/m² en 1997). Cette valeur est intermédiaire aux biomasses relevées dans l'étude de Kok et al. (1990) qui s'échelonnent entre 108 et 447 g MSB/m². Des valeurs aussi variables sont présentées par Malthus et al. (1985) : 309, 332 et 742 g MS/m². D'après l'étude de Malthus et al. (1990) sur *Nymphaea alba* et *Nuphar lutea* tout laisse à supposer que la croissance (biomasses maximale et moyenne) est très voisine pour les 2 espèces.

Le troisième représentant de la famille des Nymphaeaceae, *Nymphoides peltata*, présente au lac de Grand-Lieu des valeurs de biomasse inférieures à celles de *Nymphaea alba*. Les biomasses maximales récoltées sont comprises entre 145,9 g MS/m² (1981) et 280,5 g MS/m² (1990). La forte densité des feuilles ne compense que partiellement la différence notable de taille et de biomasse des feuilles avec *Nymphaea alba*. Il semblerait que les réponses de ces 2 espèces aux variations des conditions du milieu lors de la période de végétation soient semblables. Les biomasses maximales sont les plus modestes la même année de fort niveau d'eau (1981) et les plus importantes l'année de faible niveau d'eau (1990). De plus dans les 2 situations, les biomasses maximales ont évolué de la même façon (doublement de la Bmax en 1990).

Les données de biomasse maximale recueillies dans la littérature sont très variables mais encadrent largement celles observées au lac de Grand-Lieu :

- B max = 47,6 g MS/m² (Tsuchiya et al., 1990),
- B max = 50 g MS/m² (Nohara 1991),
- B max = 375 g MS/m² (Malthus et al., 1990).
- B max = 425 g MS/m² (Brock et al., 1983).

L'unique donnée de productivité est 182 g MS/m²/an (Tsuchiya et al., 1990). Cette valeur est bien évidemment très inférieure à celles du lac de Grand Lieu (de 452,5 g MS/m²/an en 1981 à 971 g MS/m²/an en 1996) compte tenu d'une différence très accentuée de la biomasse maximale et d'un turn over plus faible (3,4 contre 6,91 au lac de Grand Lieu).

La seule teneur en nutriments chez une espèce du genre *Nymphoides* est signalée par Seshavatharam & Murty (1989) et concerne *Nymphoides indica* (1,6 % en azote et 0,1 % en phosphore). Les concentrations en azote déterminées pour *Nymphoides peltata* au lac de Grand-Lieu sont de l'ordre de 3 % (pour les trois années) et celle du phosphore est excessivement élevée (0,865 % en 1997). Les valeurs sont donc à la fois élevées par rapport à celles concernant *Nymphoides indica* et sont aussi largement supérieures aux seuils de croissance (Gerloff & Kromholz, 1966).

Le bilan des quantités de nutriments prélevées par l'herbier à *Nymphoides peltata* à l'échelle du lac est relativement modeste par rapport à celui de l'herbier flottant plurispécifique du site (1,5 % et 0,4 % d'azote respectivement en 1996 et 1997).

La phénologie de *Trapa natans* est unimodale pour toutes les saisons suivies au lac de Grand Lieu. Ceci n'est pas systématiquement le cas, comme le soulignent Tsuchiya et al. (1987) et Kunii (1988b). En effet 2 pics de biomasse récoltée sont notés dans leurs études. L'explication de ce phénomène repose sur une densité dépendance observée entre le poids moyen et l'abondance des rosettes (relation logarithmique). Ces auteurs montrent en effet que la densité des rosettes varie au cours de la saison de végétation ce qui laisse donc supposer une capacité de germination de graines en cours de saison.

La biomasse maximale quantifiée dans l'étude de Tsuchiya et al. (1990) est de 300 g MS/m² et de 380,5 g MS/m² dans l'étude de Kunii (1988b). Les biomasses maximales obtenues au lac de Grand Lieu sont assez proches pour les saisons 1990 (295,4 g MS/m²), 1997 (326,4 g MS/m²), 1995 (330,5 g MS/m²) et 1982 (403 g MS/m²). Des valeurs supérieures sont notées en 1981 (528,9 g MS/m²) et surtout 1996 (738 g MS/m²). De même, les productivités obtenues pour *Trapa natans* sont comprises entre 553 g MS/m²/an (1990) et 1230 g MS/m²/an (1996). Des valeurs similaires sont présentées par Tsuchiya et al. (1983) : 606 et 1010 g MS/m²/an. Cette forte variabilité interannuelle de la croissance est remarquée par Kunii (1988b). Le mode de reproduction (graines) est avancé dans l'explication des variabilités de biomasse produite par *Trapa natans*. La germination des graines à partir du stock des saisons précédentes entraîne des densités variables de pieds d'une saison à l'autre. Le mécanisme de germination a été étudié par Kurihara et al. (1991). La levée de dormance est liée à une température seuil de 8° C et à une certaine période de basses températures.

Néanmoins si les fortes variations interannuelles de biomasse s'interprètent aisément par le mode de reproduction et, dans le cadre de notre étude, également par l'impact des animaux (ragondins dans les années 80, puis foulques en 1997) ce n'est pas le cas des écarts de surface couvertes. Au lac de Grand-Lieu, l'interprétation de l'évolution de la surface couverte par *Trapa natans* repose sur l'hypothèse de modifications hydro-sédimentologiques entraînées par la quasi disparition de *Scirpus lacustris* au début des années 80 qui protégeaient les autres macrophytes de l'action mécanique des vagues (Marion, 1992). Le cantonnement de *Trapa natans* dans la partie Est du lac, telle qu'elle apparaît sur la carte de répartition de 1996, serait induite par le maintien des graines de cette espèce dans ce secteur sous l'action des courants qui étaient atténués auparavant par les macrophytes émergents dont *Scirpus lacustris* (Marion et Marion, 1992).

Il ressort de cette revue que la biomasse de *Trapa natans* peut varier considérablement et atteindre des valeurs très fortes, comme en 1996, supérieures à celles des autres macrophytes flottants du lac de Grand Lieu. Néanmoins le turn over des feuilles étant faible (cf V. 2 - Calcul de la productivité) les productivités annuelles sont plus modestes et proches de celles quantifiées pour *Nymphoides peltata*.

Aucune teneur en nutriments n'a été relevée d'après l'analyse de la littérature sur l'espèce. Les concentrations en azote et en phosphore qui sont relativement stables au cours des années sont globalement proches de celles de *Nymphaea alba* et dans une moindre mesure de celles de *Nymphoides peltata*. Ce résultat permet de confirmer, pour l'ensemble des macrophytes flottants étudiés, une consommation excessive de nutriments (azote et phosphore). Ce phénomène caractérise ainsi les macrophytes flottants en système eutrophe et souligne également le rôle important de l'herbier flottant plurispécifique du lac sur la dynamique des nutriments de l'écosystème.

Les données recueillies dans la littérature sur la croissance de *Scirpus lacustris* n'indiquent pas de biomasses récoltées. Par conséquent la comparaison s'avère impossible avec les résultats du suivi sur le lac de Grand Lieu. Les biomasses maximales de cette espèce dont la croissance de la partie aérienne est dite continue (sans renouvellement de la tige) sont relativement stables pour les 3 dernières saisons : 1161 g MS/m²/an (1995), 1190 g MS/m²/an et 907,5 g MS/m²/an (1997). Elles étaient de 1555 g MS/m²/an en 1981 et de 2281,3 g MS/m²/an en 1982. Ces valeurs sont bien plus élevées que celles des autres macrophytes. Toutefois l'absence de renouvellement durant la période de végétation conduit à des productivités s'échelonnant entre 1265 g MS/m²/an (1997) et 2486 g MS/m²/an (1982) qui sont proches de celles de *Nymphaea alba*.

Aucune étude sur d'autres sites précise les teneurs en azote et en phosphore de *Scirpus lacustris*. Il ressort néanmoins de la comparaison plurispécifique des concentrations en nutriments sur le lac de Grand-Lieu que le taux en azote est bien moindre chez ce macrophyte émergent par rapport à ceux des macrophytes flottants. Ainsi, la concentration en azote est légèrement supérieure au seuil critique de croissance (Gerloff & Kromholz, 1966). Néanmoins la teneur en phosphore, déterminée uniquement en 1997, est relativement élevée tout en étant toujours inférieure à celles des autres macrophytes.

Le bilan des quantités de nutriments prélevées par *Scirpus lacustris* à l'échelle du lac est ainsi négligeable en raison des teneurs modestes et de la surface couverte restreinte à de petits îlots couvrant à peine 2 hectares.

Les changements de superficie des macrophytes du lac de Grand-Lieu sur 15 ans

L'étude de l'herbier à macrophytes du lac de Grand Lieu, au cours des 15 années de suivi, fait apparaître une véritable dynamique observable dans les biomasses et surtout dans les superficies occupées.

Les macrophytes émergents ont presque totalement disparu du lac au cours des 15 dernières années. Les surfaces couvertes par *Scirpus lacustris* sont passées de 60 ha en 1982 à 24 ha en 1990, soit une baisse de 2/3. Il se maintient encore actuellement sous la forme de petits îlots ne représentant plus que quelques hectares. *Typha angustifolia* est encore moins représenté : il couvrait 26 ha en 1982, puis 6 ha en 1990. La population relictuelle de *Typha angustifolia* ne fait d'ailleurs plus l'objet d'un suivi de biomasse compte tenu de sa participation négligeable à la production à l'échelle du lac.

Ces macrophytes émergents sont depuis les années 1985 dans une situation biologique très difficile en raison de l'action conjuguée du ragondin et de l'eutrophisation. Cependant les effectifs du ragondin ayant très fortement diminué depuis 1995, la situation pourra changer à l'avenir si l'eutrophisation n'est pas rédhibitoire.

Cependant le relèvement du niveau d'eau appliqué dans le cadre du plan de sauvetage du lac est peu favorable à une reprise de *Scirpus lacustris*. Les données obtenues au lac de Grand-Lieu sont trop limitées pour le démontrer. Mais le suivi de la biomasse aérienne et souterraine de *Scirpus lacustris glaucus* présenté par Van der Valk et al. (1988) montre une baisse de la biomasse en fonction de la profondeur croissante des stations. Cette relation conduit dans des situations dites extrêmes (profondeur de l'ordre de 1,2 m) au maintien de la partie aérienne sous la forme de tubercules.

Trapa natans montre un réel déclin, envisagée dès 1990 dans l'étude sur la distribution spatiale des macrophytes (Marion et Marion, 1992). La surface couverte par cette espèce a diminué considérablement : elle couvrait 490 ha en 1981, soit près de la moitié de la zone constamment en eau (48,3 %). Elle représentait 44,8 % de l'herbier en 1990 (397 ha). La baisse s'est amplifiée par la suite, puisque *Trapa natans* ne constituait plus que 185 ha en 1996, soit environ 20 % en négligeant les quelques îlots de *Scirpus lacustris* qui demeurent sur le lac. La revue bibliographique souligne une réelle sensibilité de ce macrophyte flottant à l'élévation du niveau d'eau (tableau 6). Il est toutefois impossible de mettre en évidence au lac de Grand-Lieu une relation directe entre l'évolution de cette espèce et les variations de niveau d'eau entre 1981 et 1997. De plus la biomasse ne semble pas liée, après 2 années d'application de l'arrêté préfectoral, au relèvement du niveau d'eau bien que sur les années précédentes une relation positive entre le niveau d'eau et la biomasse du début de saison était perceptible. Cependant, l'impact de la forte population de foulques en 1997 sur *Trapa natans* paraît important. L'hypothèse d'une relation indirecte entre le relèvement du niveau d'eau, la création de conditions favorables à la reproduction des foulques sur les roselières et les prairies inondées et l'impact spectaculaire de cet oiseau sur *Trapa natans* a été soulevée précédemment. Il est nécessaire de suivre, dans les prochaines années, ce phénomène pour confirmer ou non cette hypothèse car le lac a connu avant 1990 des populations de foulques très importantes qui n'avaient pas semble-t-il entraîné des régressions de *Trapa natans*. Par contre la chute de biomasse et de surface observée durant les années 80 a été reliée à

l'intervention d'un autre animal, le ragondin, action qui n'a plus été notée à partir de l'écroulement de sa population due au botulisme.

Par conséquent, il est difficile de mettre en évidence une quelconque relation directe entre le relèvement du niveau d'eau et la baisse de l'évolution de *Trapa natans*. Les facteurs biotiques identifiés (ragondins puis foulques) induisent un biais dans la recherche de cette relation malgré la sensibilité reconnue de cette espèce aux niveaux d'eau.

Un autre facteur (non exclusif du précédent) pouvant être envisagé est la compétition entre macrophytes. Cela a été constaté par Papastergiadou et al. (1990). Ces auteurs indiquent, en effet, que *Trapa natans* a été supplantée par les Nymphaeaceae (*Nymphaea alba* et *Nymphoides peltata*) sur le lac Kerkini.

L'étude détaillée de la dynamique spatiale des surfaces couvertes par *Trapa natans* et les Nymphaeaceae, notamment *Nymphaea alba* et *Nuphar lutea* permet de conforter cette hypothèse de compétition au lac de Grand Lieu. Il apparaît à la fois un phénomène de colonisation des espaces vides entre les taches de Nymphaeaceae et une véritable compétition entre le couple *Nymphaea alba*-*Nuphar lutea* et *Trapa natans* au détriment du macrophyte annuel. La surface couverte par *Nymphaea alba* et *Nuphar lutea* est restée stable au cours de la période de 1981 à 1990 (361 ha, soit 35,6 % en 1981 et 40,8 % en 1990). Elle a considérablement augmenté depuis atteignant les valeurs de 629,5 ha en 1995 et 697,9 ha en 1996, soit probablement 75 % de la zone de l'herbier en négligeant *Scirpus lacustris*.

L'intérêt d'un suivi précis de l'évolution des Nymphaeaceae à l'avenir est d'autant plus important que *Nymphaea alba* et *Nuphar lutea* jouent un rôle crucial au lac de Grand Lieu.

Ces macrophytes flottants s'avèrent prépondérants pour plusieurs raisons :

- la forte productivité annuelle, due à une vitesse de renouvellement de la partie aérienne particulièrement élevée au lac de Grand-Lieu par rapport aux autres sites,
- la part croissante dans la zone de l'herbier (colonisation au cours des saisons), avec une évolution au sein de l'herbier du simple au double (35,6 % en 1981 à 75 % en 1996),
- la principale production à l'échelle du lac (47,45 % en 1981 et 84,15 % en 1996 de la production totale ou encore 42,5 % en 1981 et 81,25 % en 1996 de la production aérienne de l'herbier des macrophytes uniquement flottants),
- la teneur élevée en nutriment et donc une participation importante au cycle et au stock d'azote et de phosphore de l'écosystème.
- la relation soulevée entre la croissance et le niveau d'eau. L'élévation de ce dernier freine la biomasse. Les plus faibles biomasses maximales et les plus faibles productivités de *Nymphaea alba* coïncident avec les années se caractérisant par un niveau d'eau élevé. La biomasse moyenne annuelle de *Nymphaea alba* en 1997 constitue un retour au niveau le plus bas de la biomasse quantifiée au Lac de Grand Lieu depuis 15 ans. La production à l'échelle du lac a chuté de 32 % durant la courte période 1995-1997.

La stabilité des surfaces occupées par les Nymphaeaceae jusqu'en 1990 (*Nymphaea alba*, *Nuphar lutea* et *Nymphoides peltata*) n'est pas confirmée par les dernières données de surface couverte. En effet, *Nymphoides peltata* a subi une forte régression depuis 1990. La surface couverte par cette espèce n'est plus que de 17,35 ha en 1996 contre 103 ha, soit une

régression de 80% de la surface qui ne représente plus que 2 % de la surface totale de l'herbier de la cuvette du lac, au lieu de 11,7 % en 1990. Cette régression est d'autant plus étonnante que *Nymphoides peltata* est une espèce pérenne, ayant par ailleurs la possibilité de coloniser rapidement des zones favorables par l'intermédiaire de stolons (**IV - Traits d'histoire de vie des macrophytes**, tableau 6). Il est vraisemblable que le niveau d'eau plus élevé ait des répercussions sur la surface couverte par cette espèce connue pour sa relative sensibilité à la submersion de la partie foliaire. Ces remarques suggèrent ainsi une probable réaction de cette espèce au relèvement du niveau d'eau tel qu'il est appliqué depuis 1996.

Compte tenu de l'ampleur de la régression et de l'absence de broutage par les phytophages, on ne peut cependant écarter l'hypothèse d'une action complémentaire de compétition avec les autres Nymphaeaceae bien que nous n'ayons pour le moment aucune donnée allant en ce sens.

CONCLUSION

L'ensemble des résultats présentés dans le cadre du programme Life permettent de conforter les conclusions des études antérieures (1981 à 1990) qui avaient conduit à l'élaboration du plan de sauvetage du lac, avec notamment le relèvement du niveau d'eau en 1996 et 1997. Ces résultats sont d'autant plus intéressants que le niveau d'eau n'a été appliqué que partiellement, selon un scénario 1^{er} inférieur au scénario 2 prévu dans le plan de sauvetage. Nous ne disposons malheureusement que d'un recul très limité, dû au retard de 2 ans sur ce qui était prévu lors du lancement du programme Life, avec une seule année complète (1996) puisque les résultats de 1997 sont encore en cours de recueil sur le terrain. Pour pallier ces difficultés, nous avons heureusement pu bénéficier des données recueillies sur la période 1981-1990 pour une analyse d'ensemble qui a permis d'atteindre le recul suffisant avec en outre l'accident hydraulique de 1981 qui nous a servi de référence pour un niveau d'eau élevé, tout comme 1990 nous a servi de référence pour un niveau d'eau faible. Toutefois, l'accident de 1981 concernait une crue printanière de forte amplitude (40 à 60 cm au dessus du niveau des autres saisons), survenue brutalement après la mise en place des herbiers qui ont donc été noyés. Le niveau avait ensuite baissé continuellement pendant 3 semaines. Cette situation était très différente du niveau d'eau 1^{er} expérimenté pendant le programme Life, lequel est mis en place avant l'apparition des herbiers qui doivent donc s'installer dans des conditions de niveau d'eau élevé et stable avant la baisse progressive ultérieure.

La saison 1997 a constitué une meilleure année expérimentale que 1996 où le niveau d'eau de début de saison n'avait pas été respecté, d'où un niveau d'eau moyen inférieur de 10 cm à celui de 1997. Cette dernière année se caractérise par un niveau moyen durant la période de végétation de 21 cm supérieur à celui de 1982 considérée comme représentative de la situation antérieure.

Les résultats de suivi de biomasse, notamment pour *Nymphaea alba*, espèce prépondérante sur le lac de Grand Lieu, montre que la biomasse produite en 1997 constitue la biomasse moyenne la plus faible depuis 15 ans (1981).

De plus une relation négative entre la croissance de *Nymphaea alba* et le niveau d'eau a pu être établie sur les 6 années d'étude. On peut affirmer que l'application du plan de sauvetage du lac avec le relèvement du niveau d'eau de 20 cm durant toute la saison entraîne une régression importante de la productivité de *Nymphaea alba*. Enfin la production à l'échelle du lac a chuté de 32 % en l'espace de trois ans (1995-1997) malgré la colonisation lente mais persistante sur cette période.

Les données sur les autres macrophytes ne permettent pas de mettre en évidence une relation directe entre le relèvement du niveau d'eau et les biomasses produites. Cependant la participation de ces espèces à la production à l'échelle du lac a diminué considérablement au cours des 15 ans et ne représente plus que 20% (1996) de la production aérienne quantifiée sur l'ensemble de la cuvette du lac.

Il paraît nécessaire, suite à ces divers résultats, de poursuivre le suivi scientifique sur l'implication du niveau d'eau en intégrant à la fois les données de biomasse et celles de surface

couverte. Le paramètre résultant que nous utiliserons est la production à l'échelle du lac car la production intègre à la fois la productivité annuelle et la surface couverte par les macrophytes.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abbas, A. (1991). Feeding strategy of coypu (*Myocastor coypus*) in central western France. J. Zool. Lond. 224 : 285-401.
- Brock, T. C., Arts, G. H., Goossen, I.L.M., Rutenfrans, A.H.M. (1983). Structure and annual biomass production of *Nymphoides peltata*. Aquatic Botany 17 : 167-188.
- Brock, T. C. M., De Lyon, M. J. H., Van Laar, E.M.J.M., Van Loon, E.M.M. (1985). Field studies on the breakdown of *Nuphar lutea* (L.) SM. (Nymphaeaceae), and a comparison of three mathematical models for organic weight loss. Aquatic Botany 21 : 1-22.
- Brock, T. C., Van der Velde, G., Van de Steeg, H. M. (1987). The effects of extreme water level fluctuations on the wetland vegetation of a nymphaeid-dominated oxbow lake in the Netherlands. Arch. Hydrobiol. Beih. 27 : 57-73.
- Coops, H., Boeters, R., Smit, H. (1991). Direct and indirect effects of wave attack on helophytes. Aquatic Botany 41 : 333-352.
- Coops, H., Geilen, N., Van der Velde, G. (1994). Distribution and growth of the helophyte species *Phragmites australis* and *Scirpus lacustris* in water depth gradients in relation to wave exposure. Aquatic Botany 48 : 273-284.
- Danaï, M. (1986). The influence of some environmental factors on the production of *Carex vesicaria* and *Phalaris arundinacea*. Vegetatio 67 : 45-56.
- Ekstam, B., Weisner, S. E. (1990). Dynamics of emergent vegetation in relation to open water of shallow lakes. Wetland management and restoration, Swedway.
- Ellis, E. A. (1963). Some effects of selective feeding by the coypu (*Myocastor coypus*) on the vegetation of broadland. Trans. Norf. Nor. Nat. Soc. 20 : 32-35.
- Gerloff, G. C., Krombholz, P. H. (1966). Tissue analysis as a measure of nutrient availability for the growth of angiosperm aquatic plants. Limnol. Oceanogr., 11 : 529-537.
- Giroux, J.-F., Bedard, J. (1987). Estimating above- and below- ground macrophyte production in *Scirpus* tidal marshes. Canadian Journal of Botany 66 : 368-374.
- Glazner, M. (1958). First report on the growth of nutria in fish ponds and their influence on destruction of coarse vegetation. Bamidgeh 10 : 32-35.
- Johnston, C. A. (1991). Sediment and nutrient retention by freshwater wetlands : effects on surface water quality. Critical Reviews in Environmental Control, 21 (5, 6) :491-565.
- Jupp, B. P., Spence, D. H. (1977). Limitations on macrophytes in a eutrophic lake, Loch

Leven. II - Wave action, sediments and waterfowl grazing. *Journal of Ecology* 65 : 431-446.

Kok, C. J., Van der Velde, G., Landsbergen, K. M. (1990). Production, nutrient dynamics and initial decomposition of floating leaves of *Nymphaea alba* L. and *Nuphar lutea* L. (Nymphaeaceae) in alkaline and acid waters. *Biogeochemistry* 11 : 225-250.

Kunii, H. (1988a). Longevity and germinability of buried seeds in *Trapa sp.* *Mem. Fac. Sci. Shimane Univ.* 22 : 88-91.

Kunii, H. (1988b). Seasonal growth and biomass of *Trapa japonica* Flerov in Ojaga-ike Pond, Chiba, Japan. *Ecological Research* 3 : 305-318.

Kunii, H., Aramaki, M. (1992). Annual net production and life span of floating leaves in *Nymphaea tetragona* Georgi : a comparison with other floating leaved macrophytes. *Hydrobiologia* 242 : 185-193.

Kvet, J., Husak, S. (1978). Primary data on biomass and production estimates in typical stands of fishpond littoral plant communities. In Dykyjova, D., Kvet, J. *Pond littoral ecosystems*, Ecological Studies 28. Springer. Verlag., Berlin : 206-216.

Labroue, L., Capblancq, J. Dauta, A. (1995) Cycle des nutriments : l'azote et le phosphore, p 727-764, dans *Limonologie générale*, Pourriot, R. Meybeck, M.(editeurs).

Lammens, E. H. R. R., Van der Velde, G. (1978). Observations on the decomposition of *Nymphoides peltata* with special regard to the leaves. *Aquatic Botany* 4 : 331-346.

Lauridsen, T. L., Jeppesen, E., Andersen, F. O. (1993). Colonization of submerged macrophytes in shallow fish manipulated Lake Vaeng : impact of sediment composition and waterfowl grazing. *Aquatic Botany* 46 : 1-15.

Lodé, T., Marion, L. (1997). La dynamique des populations de ragondin du lac de Grand-Lieu et l'action sur les macrophytes. Rapport Programme Life. Laboratoire d'Evolution des Systèmes Naturels et Modifiés, UMR Ecobio CNRS, SNPN : 60p.

Malthus, T. J., Best E. P. H., Dekker, A. G. (1990). An assessment of the importance of emergent and floating-leaved macrophytes to trophic status in the Loosdrecht lakes (The Netherlands). *Hydrobiologia* 191 : 257-263.

Marion, L. (1992). Productivité des macrophytes et du phytoplancton du lac de Grand-Lieu. SESLG-Univ. Rennes, 57 p.

Marion, L. (1997). Désenvasement : une expérience de génie écologique à grande échelle sur le lac de Grand-Lieu. In Forum des Gestionnaires "la gestion de l'eau pour les zones humides", Ministère de l'Environnement, RNF, ENF, Paris (in press).

Marion, L., Marion, P. (1976). Contribution à l'étude écologique du lac de Grand-Lieu. *Bull. H. S. Soc. Sc. Nat. Ouest France*, 611p.

- Marion, L., Marion, P., Bocquenet, A., Brient, L. (1986). L'eutrophisation des eaux du lac de Grand-Lieu. Ministère de l'Environnement. SESLG-LESNM-Univ. Rennes, 109 p.
- Marion, L., Bertru, G., Brient, L., Danais, M., Desgrée, A., Durbec, A., Dutartre, A., Galea, G., Jigorel, A., Rofes, G., Marion, P. (1992). Causes de l'envasement du lac de Grand-Lieu et mesures de sauvetage. Rapport de synthèse. Ministère de l'Environnement, 72 p.
- Marion, L. et Brient, L. (1997). Le bilan des opérations de désenvasement, les effets sur la qualité de l'eau de l'émissaire Acheneau et la détermination du rôle épurateur du lac dans des conditions extrêmes de flux hydraulique hivernal. Rapport Programme Life. Laboratoire d'Evolution des Systèmes Naturels et Modifiés, UMR Ecobio CNRS, SNPN.
- Marion, L. et Reeber, S. (1997). L'influence de la hausse du niveau d'eau printanier sur l'avifaune du lac de Grand-Lieu. Rapport Programme Life. Laboratoire d'Evolution des Systèmes Naturels et Modifiés, UMR Ecobio CNRS, SNPN : 54p.
- Marion, L., Brient, L. (1998). Measures of a wetland's effect on water quality : input-output studies of suspended particule matter, nitrogen (N) and phosphorus (P) in the main natural French plain lake, Grand-Lieu. *Hydrobiologia* (in press).
- Marion, P., Marion, L. (1992). Cartographie végétale : Evolution de la répartition des macrophytes de la cuvette du lac de 1945 à 1991. SESLG-LESNM-Univ. Rennes, 70 pp.
- Murphy, J., Riley, J. P. (1962). A modified single-solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analyt. Chim. Acta*, 27 : 31-36.
- Nohara, S. (1991). A study on annual changes in surface cover of floating-leaved plants in a lake using aerial photography. *Vegetatio* 97 : 125-136.
- Nohara, S. (1993). Annual changes of stands of *Trapa natans* L. in Takahamairi Bay of Lake Kasumigaura, Japan. *The Japanese Journal of Limnology* 54 : 59-68.
- Nyman, J. A., Chabreck R. H. (1993). Some effects of herbivory and 30 years of weir management on emergent vegetation in brackish marsh. *Wetlands* 13 : 165-175.
- Ondock, J. P., Kvet, J. (1978). Selection of sampling areas in assessment of production. In Dykyjova, D., Kvet, J. *Pond littoral ecosystems, Ecological Studies* 28. Springer. Verlag., Berlin : 193-197.
- Papastergiadou, E., Babalonas, D. (1992). Ecological studies on aquatic macrophytes of a dam lake Lake Kerkini, Greece. *Arch. Hydrobiol. Beih.* 2 : 187-206.
- Perrow, M. R., Schutten, J. H., Howes, J. R., Holzer, T., Madgwick, F. J., Jowitt, A. J. D. (1997). Interactions between coot (*Fulica atra*) and submerged macrophytes : the role of birds in the restoration process. *Hydrobiologia* 342/343 : 241-255.
- Pieczynska, E. (1993). Detritus and nutrient dynamics in the shore zone of lakes : a review. *Hydrobiologia*, 251 : 49-58.

- Quiroz Flores, A., Miranda Arce, M. G., Lot Helgueras, A. (1982). Uso potencial de algunas hidrofítas como abono verde en la zona chinampera de xochimilco. *Biotica* 7 : 631-633.
- Quiroz Flores, A., Miranda Arce, M. G. (1984). Determinación del aporte total de nitrógeno y fósforo al sedimento en los canales de mixquic, por la comunidad de lemnáceas. *Biotica* 9 : 429-432.
- Rich, P. H., Wetzel, R. G. I., Van Thuy, N. (1971). Distribution, production and role of aquatic macrophytes in a southern Michigan marl lake. *Freshwater Biology* 1 : 3-21.
- Rofes, G. (1992). Lac de Grand-Lieu : étude sédimentologique. Rapport du CEMAGREF de Lyon, 64 pp.
- Rofes, G., Durbec, A., Jigorel, A., Bertru, G., Marion, L., Dutartre, A. (1993). Dépôts et remises en suspension dans le lac de Grandlieu (France). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25 : 608-609.
- Sakurai, Y. (1990). Decrease in vegetation area, standing biomass and species diversity of aquatic macrophytes in Lake Kasumigaura (Nishiura) in recent years. *Jpn. J. Limnol.* 51: 37-48.
- Seshavatharam, V., Murty, K. S. N. (1989). Nitrogen and phosphorus contents of water, sediment and some aquatic macrophytes of lake Kondakarla, India. *Tropical Ecology*, 30 (1) : 41-47.
- Smart, M. M. (1980). Annual changes of nitrogen and phosphorus in two aquatic macrophytes (*Nymphaea tuberosa* and *Ceratophyllum demersum*). *Hydrobiologia* 70 : 31-35.
- Smirnov, N. N. (1961). Consumption of emergent plant by insects. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 14 : 232-236.
- Stephen, D., Moss, B., Phillips, G. (1997). Do rooted macrophytes increase sediment phosphorus release ? *Hydrobiologia*, 342/343 : 27-33.
- Testard, P. (1995). Rôle des macrophytes littoraux dans le fonctionnement des écosystèmes lacustres, dans *Limonologie générale*, Pourriot, R. Meybeck, M.(editeurs).
- Taylor, K. L., Grace, J. B. (1995). The effects of vertebrate herbivory on plant community structure in the coastal marshes of the Pearl River, Louisiana, USA. *Wetlands* 15 : 68-73.
- Tsuchiya, T., Iwaki, H. (1983). Biomass and net primary production of a floating leaved plant, *Trapa natans*, community in Lake Kasumigaura, Japan. *The Japanese Journal of Ecology* 33 : 47-54.
- Tsuchiya, T., Nohara, S., Iwaki, H. (1987). Annual and seasonal variations in biomass of a floating leaved plant, *Trapa natans* L., in Takahamairi Bay of Lake Kasumigaura, Japan. *The Japanese Journal of Limnology* 48 : 39-44.
- Tsuchiya, T., Nohara, S. Iwakuma, T. (1990). Net primary production of *Nymphoides peltata*

(Gmel) *O. Kuntze* growing on sandy sediment at Edosaki-iri Bay in Lake Kasumigaura, Japan. *Jpn. J. Limnol.* 51(4) : 307-312.

Tsuchiya, T., Nohara, S. (1993). Zonal distribution of aquatic macrophytes in the littoral zone of Edosaki-iri Bay in Lake Kasumigaura, Japan. *The Japanese Journal of Limnology* 54 : 125-130.

Twilley, R. R., Brinson, M. M., Davis, G. J. (1977). Phosphorus absorption, translocation and secretion in *Nuphar luteum*. *Limnol. Oceanogr.*, 22 : 1022-1032.

Twilley, R. R., Blanton, L. R., Brinson, M. M., Davis, G. J. (1985). Biomass production and nutrient cycling in aquatic macrophyte communities of the Chowan River, North Carolina. *Aquatic Botany* 22 : 231-252.

Van der Valk, A. G., Welling, C. H. (1988). The development of zonation in freshwater wetlands. Diversity and pattern in plant communities. H. J. Duing, M. J. A. Werger and J. H. Willems, SPB Academic Publishing : 145-158.

Van der Valk, A. G. (1990). Response of wetland vegetation to a change in water level. *Wetland management and restoration*, Swedway.

Van der Velde, G., Giesen, T. G. , Van der Heijden, L. (1979). Structure, biomass and seasonal changes in biomass of *Nymphoides peltata* , a preliminary study. *Aquatic Botany* 7 : 279-300.

Van der Velde, G., Van der Heijden, L. A. (1985). Initial decomposition of floating leaves of *Nymphoides peltata* in relation to their age, with special attention to the role of herbivores. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22 : 2937-2941.

Van Donk, E., De Deckere, E., Lein Breteelr, J. G. P., Meulemans, J. T. (1994). Herbivory by waterfowl and fish on macrophytes in a biomanipulated lake : effects on long-term recovery. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25 : 2139-2143.

Wallace, J. B., O'Hop, J. (1985). Life on a fast pad : waterlily leaf beetle impact on water lilies. *Ecology* 66 : 1534-1544.

Wallsten, M., Forsgren, P. O.(1989). The effects of increased water level on aquatic macrophytes. *J. Aquat. Plant Manage.* 27 : 32-37.

Weisner, S. E. (1987). The relation between wave exposure and distribution of emergent vegetation in a eutrophic lake. *Freshwater Biology* 18 : 537-544.

Weisner, S. E., Graneli, W., Ekstam, B. (1993). Influence of submergence on growth seedlings of *Scirpus lacustris* and *Phragmites australis*. *Freshwater Biology* 29 : 371-375.

Whigham, D. F. (1978). The relationship between aboveground and belowground biomass of freshwater tidal wetland macrophytes. *Aquatic Botany* 5 : 355-364.

**LISTES
DES FIGURES ET DES TABLEAUX**

LISTE DES FIGURES

- Figure 1 : Synthèse des principaux facteurs impliqués dans le processus d'envasement du lac de Grand-Lieu.
- Figure 2 : Plan d'échantillonnage des macrophytes.
- Figure 3 : Niveau d'eau durant la période de croissance des macrophytes (1981 à 1997).
- Figure 4 : Niveau d'eau moyen durant la période de végétation (1981 à 1997).
- Figure 5 : Profils saisonniers de la Biomasse Aérienne Mensuelle de *Nymphaea alba* (1981 à 1997).
- Figure 6 : Densité de feuilles de *Nymphaea alba* durant la période de croissance (1982 à 1997).
- Figure 7 : Surface foliaire de *Nymphaea alba* au cours de la saison 1996.
- Figure 8 : Biomasse aérienne (au dessus du sédiment) moyenne de *Nymphaea alba* (1981 à 1997).
- Figure 9 : Profil saisonnier de la Biomasse Mensuelle de *Nuphar lutea* et *Nymphaea alba* (1997).
- Figure 10 : Densité de feuilles/m² de *Nuphar lutea* et *Nymphaea alba* (1997).
- Figure 11 : Profils saisonniers de la Biomasse Aérienne de *Nymphoides peltata* (1981 à 1997).
- Figure 12 : Biomasse aérienne moyenne de *Nymphoides peltata* (1981 à 1997).
- Figure 13 : Profils saisonniers de la biomasse totale (aérienne et souterraine) de *Trapa natans* (1981 à 1997).
- Figure 14 : Biomasse moyenne (sur l'ensemble de la plante) de *Trapa natans* (1981 à 1997).
- Figure 15 : Profils saisonniers de la Biomasse Aérienne de *Scirpus lacustris* (1981 à 1997).
- Figure 16 : Biomasse moyenne de *Scirpus lacustris* (1981 à 1997).
- Figure 17 : Carte de répartition de *Nymphaea alba* en 1982.
- Figure 18 : Carte de répartition de *Nymphaea alba* et *Nuphar lutea* en 1996.
- Figure 19 : Carte de répartition de *Nymphaea alba* et *Nuphar lutea* en 1997.

Figure 20 : Carte de répartition de *Nymphoides peltata* en 1982.

Figure 21 : Carte de répartition de *Nymphoides peltata* en 1996.

Figure 22 : Carte de répartition de *Nymphoides peltata* en 1997.

Figure 23 : Carte de répartition de *Trapa natans* en 1982.

Figure 24 : Carte de répartition de *Trapa natans* en 1996.

Figure 25 : Parts des différents macrophytes dans la production totale (productions aérienne et souterraine) du lac (1981 à 1997).

Figure 26 : Parts des différents macrophytes dans la production aérienne totale du lac (1981 à 1997).

Figure 27 : Teneurs en azote dans les feuilles et les pétioles de *Nymphaea alba* de 1995 à 1997 (exprimées en %).

Figure 28 : Parts des feuilles et des pétioles dans la biomasse mensuelle de *Nymphaea alba* en 1996.

Figure 29 : Quantités d'azote prélevées par la partie aérienne de *Nymphaea alba* dans l'écosystème de 1995 à 1997 (exprimées en g/m²).

Figure 30 : Teneurs en azote dans la partie aérienne de *Nymphoides peltata* de 1995 à 1997 (exprimées en %).

Figure 31 : Quantités d'azote prélevées par la partie aérienne de *Nymphoides peltata* dans l'écosystème de 1995 à 1997 (exprimées en g/m²).

Figure 32 : Teneurs en azote dans la partie aérienne de *Trapa natans* de 1995 à 1997 (exprimées en %).

Figure 33 : Quantités d'azote prélevées par la partie aérienne de *Trapa natans* dans l'écosystème de 1995 à 1997 (exprimées en g/m²).

Figure 34 : Teneurs en azote dans la partie aérienne de *Scirpus lacustris* de 1995 à 1997 (exprimées en %).

Figure 35 : Teneurs en phosphore dans la partie aérienne de *Nymphaea alba* en 1997 (exprimées en ‰).

Figure 36 : Quantités de phosphore prélevées par la partie aérienne de *Nymphaea alba* dans l'écosystème de 1995 à 1997 (exprimées en g/m²).

Figure 37 : Teneurs en phosphore dans la partie aérienne de *Nymphoides peltata* en 1997 (exprimées en ‰).

Figure 38 : Quantités de phosphore prélevées par la partie aérienne de *Nymphoides peltata* dans l'écosystème en 1997 (exprimées en g/m²).

Figure 39 : Teneurs en phosphore dans la partie aérienne de *Trapa natans* de 1995 à 1997 (exprimées en ‰).

Figure 40 : Quantités de phosphore prélevées par la partie aérienne de *Trapa natans* dans l'écosystème en 1997 (exprimées en g/m²).

Figure 41 : Teneurs en phosphore dans la partie aérienne de *Scirpus lacustris* de 1995 à 1997 (exprimées en ‰).

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Traits d'histoire de vie de *Nymphaea alba* (1/2) et (2/2),

Tableau 2 : Traits d'histoire de vie de *Nuphar lutea* (1/2) et (2/2),

Tableau 3 : Traits d'histoire de vie de *Nymphoides peltata* (1/2) et (2/2)

Tableau 4 : Traits d'histoire de vie de *Trapa natans* (1/2) et (2/2)

Tableau 5 : Traits d'histoire de vie de *Scirpus lacustris* (1/2) et (2/2)

Tableau 6 : Synthèse des principaux traits biologiques des 5 espèces de macrophytes.

Tableau 7 : Comparaisons multiples des niveaux d'eau moyens (1981 à 1997).

Tableau 8 : Comparaisons multiples des niveaux d'eau moyens de mai et juin (1981 à 1997).

Tableau 9 : Probabilités des comparaisons de biomasse moyenne de *Nymphaea alba* (1981 à 1997).

Tableau 10 : Probabilités des comparaisons de biomasse moyenne de *Nymphoides peltata* (1981 à 1997).

Tableau 11 : Probabilités des comparaisons de biomasse moyenne de *Trapa natans* (1981 à 1997).

Tableau 12 : Probabilités des comparaisons de biomasse moyenne de *Scirpus lacustris* (1981 à 1997).

Tableau 13 : Durée de vie (en jours) de *Nymphaea alba* (1981 et 1996).

Tableau 14 : Paramètres utilisés pour le calcul des productivités nettes annuelles aérienne et souterraine

Tableau 15 : Productivité de *Nymphaea alba* (1981 à 1997).

Tableau 16 : Productivité de *Nymphoides peltata* (1981 à 1997).

Tableau 17 : Productivité de *Trapa natans* (1981 à 1997).

Tableau 18 : Productivité de *Scirpus lacustris* (1981 à 1997).

Tableau 19 : Surfaces couvertes par les macrophytes (1982 à 1997).

Tableau 20 : Production à l'échelle du lac sur la base de la productivité totale des macrophytes (productivités aérienne et souterraine).

Tableau 21 : Production à l'échelle du lac sur la base de la productivité aérienne des macrophytes.

Tableau 22 : Positionnement des années en fonction des critères de croissance des macrophytes (1981 à 1997).

Tableau 23 : Corrélations entre le niveau d'eau et la biomasse moyenne récoltée des macrophytes (1981 à 1997).

Tableau 24 : Modèles explicatifs de la croissance de *Nymphaea alba*.

Tableau 25 : Synthèse des taux d'azote des macrophytes de 1995 à 1997.

Tableau 26 : Synthèse des taux de phosphore des macrophytes de 1995 à 1997.

ANNEXES

