

Productivité des macrophytes flottants du lac de Grand-Lieu : saison 2006



Jean-Marc PAILLISSON & Loïc MARION

UMR 6553 Ecobio CNRS/Université de Rennes 1

2008

SOMMAIRE

I - Introduction	Page 2
II - Site et régime hydraulique	Page 4
III - Méthode	Page 6
IV - Résultats	Page 9
IV.1. Suivi pluri-annuel de la biomasse et de la productivité des macrophytes flottants et relation avec les conditions hydrauliques	Page 9
IV.1.1. Nénuphar blanc	Page 9
IV.1.2. Nénuphar jaune	Page 12
IV.1.3. Limnanthème	Page 14
IV.1.4. Mâcre	Page 17
IV.2. Variabilité de biomasse du Nénuphar blanc en 2006 en fonction des secteurs du lac	Page 20
V - Discussion	Page 24
Références bibliographiques	Page 27

I - Introduction

Le présent rapport fait état du suivi de la productivité végétale des herbiers de macrophytes flottants du lac de Grand-Lieu lors de la saison 2006. Ce travail s'inscrit dans le cadre du suivi à long terme (entrepris au début des années 80 et pérennisé depuis 1995) portant sur l'analyse de l'influence de la gestion hydraulique du lac, notamment en période printanière, sur la croissance des principales espèces végétales de la cuvette centrale du site. Sans revenir en détail sur l'origine de ce suivi et sur l'historique de la gestion des niveaux d'eau (voir par exemple Marion *et al.* 1992, Paillisson 2004), il convient de rappeler que ce suivi a été mis en place, à son origine, afin de proposer une gestion des niveaux d'eau compatible avec l'objectif de limitation de la production des herbiers de macrophytes flottants dans un contexte de forte eutrophisation des eaux du lac, et cela afin de maîtriser les volumes de matière organique produits par ces plantes. La finalité ultime était de limiter le processus d'envasement, du moins d'accumulation excessif de vase sur le fond du lac, par un retour à un niveau d'eau printanier plus élevé, défini par un arrêté ministériel en 1995 puis 1996. Les effets de cette remontée du niveau d'eau sur les macrophytes ont été suivis annuellement, notamment dans le cadre des engagements du Programme européen Life 1995-1999 (e.g. Marion *et al.* 1998, Paillisson & Marion 2001, Paillisson 2002). Le plan de gestion de la Réserve naturelle du Lac de Grand-lieu et le Conseil scientifique de cette réserve considérant à juste titre la productivité des macrophytes comme un indicateur annuel essentiel du fonctionnement du lac, ce suivi s'est poursuivi depuis la baisse expérimentale du niveau d'eau printanier survenue en 2002 (Paillisson 2004), tant pour suivre les effets de celui-ci sur la productivité des macrophytes et notamment des nénuphars (Marion & Paillisson 2003, Paillisson & Marion 2003, 2006), que pour suivre les effets indirects sur les poissons (Carpentier *et al.* 2004, Carpentier & Marion 2005, 2007) ou la reproduction d'un oiseau colonial sensible inféodé à ce compartiment du lac, la Guifette moustac (Paillisson *et al.* 2006). Les données acquises en 2006 alimentent ainsi la base de données annuelles 'macrophytes' mise en place dès 1995.

Comme cela a été évoqué dans de précédentes synthèses (Paillisson 2004, Paillisson & Marion 2006, 2007), au-delà de l'intérêt local de gestion des niveaux d'eau dans le cadre des objectifs globaux de conservation du lac de Grand-Lieu, ce suivi apporte des enseignements très intéressants à la réflexion internationale entreprise depuis quelques années sur l'intégration du facteur niveau d'eau dans la gestion des écosystèmes lacustres

(Conservatoire du Patrimoine Naturel de la Savoie 2002, Coops & Hosper 2002, Coops *et al.* 2003). Plus précisément, le suivi à long terme macrophyte/niveau d'eau du Lac de Grand-Lieu permet d'illustrer comment, dans des conditions d'eutrophisation extrêmes, la gestion de l'hydraulique peut fortement interagir sur le chaînon fonctionnel essentiel que constituent les herbiers de macrophytes (voir tout particulièrement Blindow *et al.* 1993, Scheffer *et al.* 1993, Moss *et al.* 1997, Jeppesen *et al.* 1998, van Donk 1998, Paillisson & Marion 2002, 2006, Marion & Paillisson 2003).

Dans le présent rapport, sont décrites les réponses des macrophytes flottants aux conditions hydrauliques de 2006. Sont aussi reportés les résultats depuis 1995 afin d'apprécier l'évolution de la productivité de ces plantes en l'espace de douze ans. Au-delà de ce suivi diachronique, un second volet a été intégré depuis la saison 2004. Il consiste à analyser la variation de biomasse du Nénuphar blanc, espèce dominante, dans trois grandes entités de ce compartiment du lac. Les résultats obtenus en 2006 dans le cadre de ce suivi spécifique sont également détaillés dans ce rapport, ainsi qu'un bilan final à l'issue de cette période de trois ans (2004-2006).

II - Site et régime hydraulique

Le lac de Grand-Lieu est un lac hyper-eutrophe, peu profond, turbide et caractérisé par de vastes herbiers de macrophytes flottants (1000 ha) ne se limitant pas à une simple ceinture végétale comme cela est généralement observé dans les systèmes lacustres (e.g. Scheffer 1998, van Gest *et al.* 2003). Cette particularité renforce l'attrait fonctionnel que constitue ce compartiment au lac de Grand-Lieu (Figure 1). Le lecteur se référera à d'autres synthèses pour avoir une description plus complète du site (e.g. Marion 1999, Paillisson *et al.* 2001, Paillisson & Marion 2002).

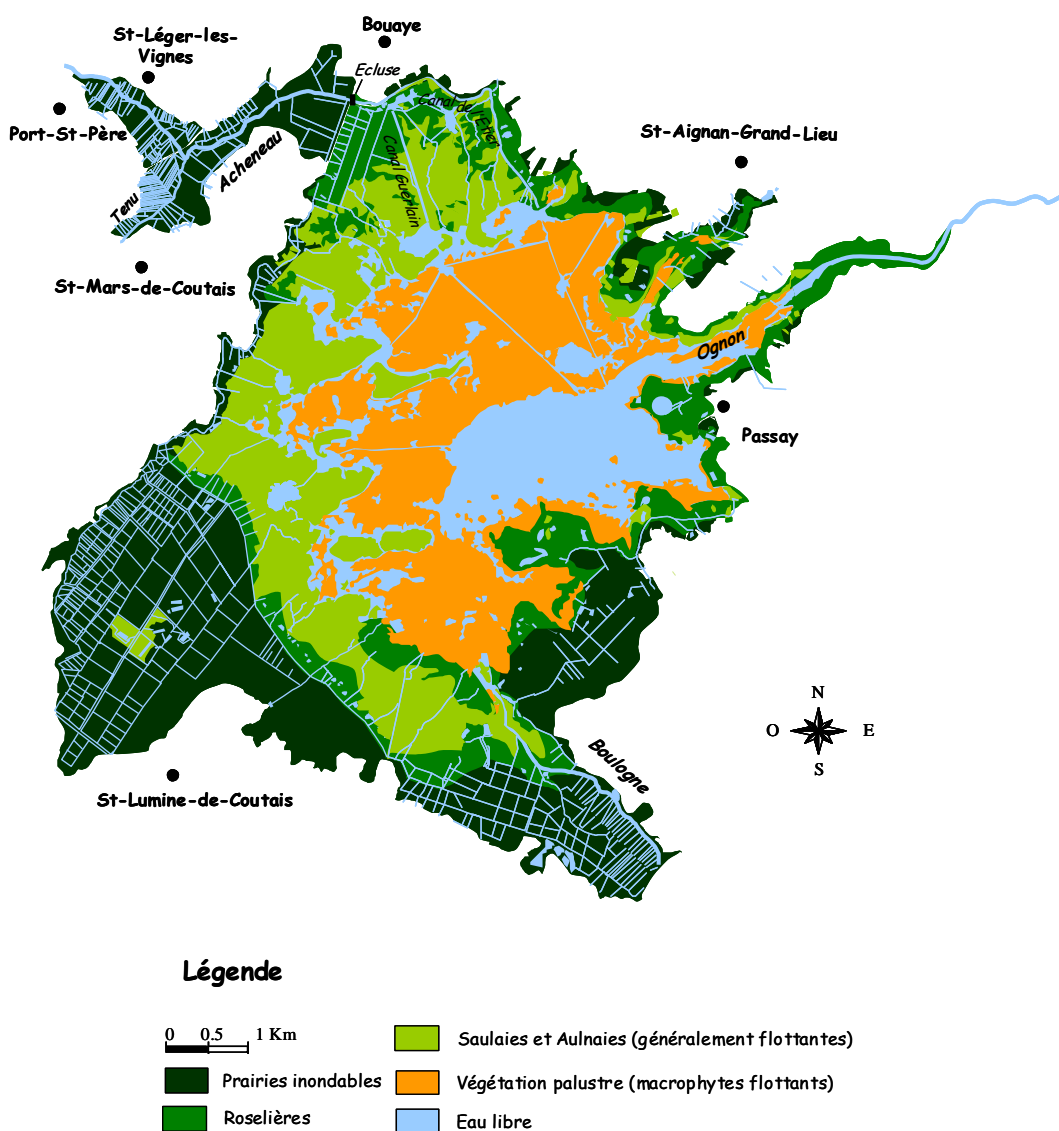


Figure 1 : Les habitats majeurs du lac de Grand-Lieu

En 1996, dans le cadre du Plan de sauvetage du lac de Grand-Lieu, un arrêté ministériel a été pris afin d'élever le niveau d'eau printanier (+22 cm en mai et +10 cm en juin et juillet) par rapport à ce qui était appliqué depuis les années 60. Ce choix de régime hydraulique a été retenu afin de limiter de manière "naturelle" la productivité des herbiers de macrophytes flottants en créant des conditions moins favorables au développement printanier des herbiers, notamment des nénuphars, tout en respectant l'intégrité biologique et patrimoniale du lac. Ce niveau d'eau a été plus ou moins bien appliqué sur la période 1996-2001, en raison d'épisodes de crues tardives supplémentaires non contrôlées lors de 3 des 6 années (1998, 1999 et 2001, Figure 2).

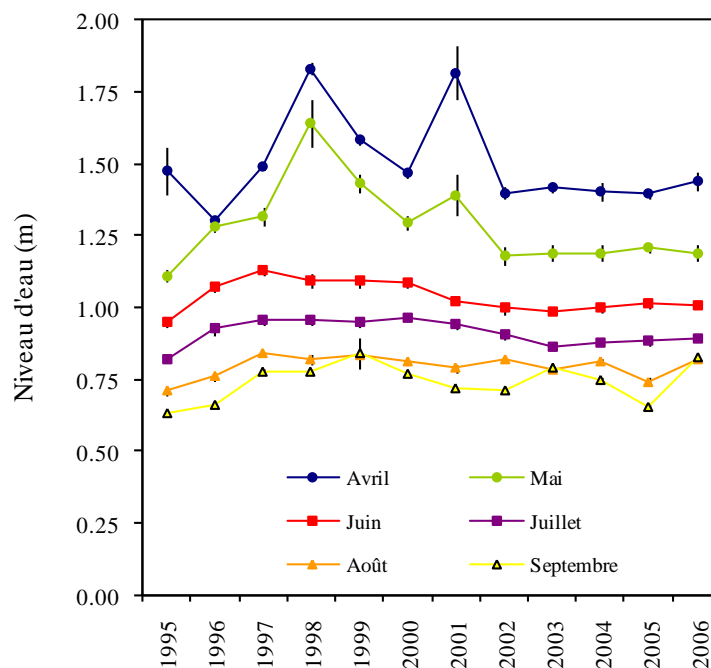


Figure 2 : Courbes de niveau d'eau moyen mensuel et intervalles de confiance à 95 % (barres) sur la période 1995-2006

A l'issue de cette période, et ce malgré l'atteinte de l'objectif de réduction significative de la productivité du Nénuphar blanc (espèce principalement ciblée car la plus importante en terme de surface sur le lac et aussi la plus productive), la gestion des niveaux d'eau de printemps a été une nouvelle fois modifiée, cette fois à la baisse. Des niveaux d'eau intermédiaires à ceux pratiqués sur les périodes 1965/1995 et 1996/2001 ont été mis en place par un collectif d'acteurs locaux (agriculteurs, pêcheurs, Fédération des chasseurs et gestionnaire de la Réserve naturelle) depuis 2002.

Un déficit moyen de niveau d'eau de 7 cm de mai à juillet par rapport au scénario 1ter a été observé sur la période 2002-2006 (Figure 2). Plus précisément, la hausse de niveau d'eau de l'arrêté ministériel de 1996 de 20 cm début mai par rapport à la moyenne 1965-95 a été réduite à 10 cm, celle de 10 cm début juin a été annulée, et celle de 10 cm de début juillet maintenue en théorie mais non applicable en pratique en raison de l'évapotranspiration et de l'arrêt des débits du bassin versant, sauf pluviosité exceptionnelle. Cette contrainte hydraulique (flux limité à l'hiver et au début de printemps) explique que plus on s'avance vers l'été et moins les niveaux moyens mensuels sont variables (faibles écart-types, Figure 2). L'écart entre les périodes 1996-2001 et 2002-2006 est maximal en avril et mai, beaucoup plus faible en juin et juillet, pratiquement nul en août (sauf en 2005), et variable en septembre (en fonction des orages).

III - Méthode

Le plan d'échantillonnage, ainsi que la méthode de suivi de biomasse employés en 2006 sont les mêmes que ceux des précédentes saisons. Les principaux points sont reportés ici et le lecteur pourra se référer à de précédentes synthèses pour de plus amples détails techniques (e.g. Paillisson 2002, 2004, Paillisson & Marion 2006). Le suivi de la croissance des principaux macrophytes flottants de la zone constamment en eau du lac porte sur 10 stations de Nénuphar blanc, 5 stations de Nénuphar jaune, 5 stations de Limnanthème jaune et 10 stations de Mâcre. 1 m² de végétation (biomasse aérienne c'est-à-dire au dessus du sédiment) est récolté et pesé chaque mois de la période de végétation (avril à octobre). L'expression finale retenue est la biomasse de matière sèche par mètre carré (g MS.m⁻²). Ces 30 stations (Figure 3) sont réparties sur l'ensemble de la zone des herbiers et suffisamment éloignées des rives (>150 m) afin de minimiser les différences

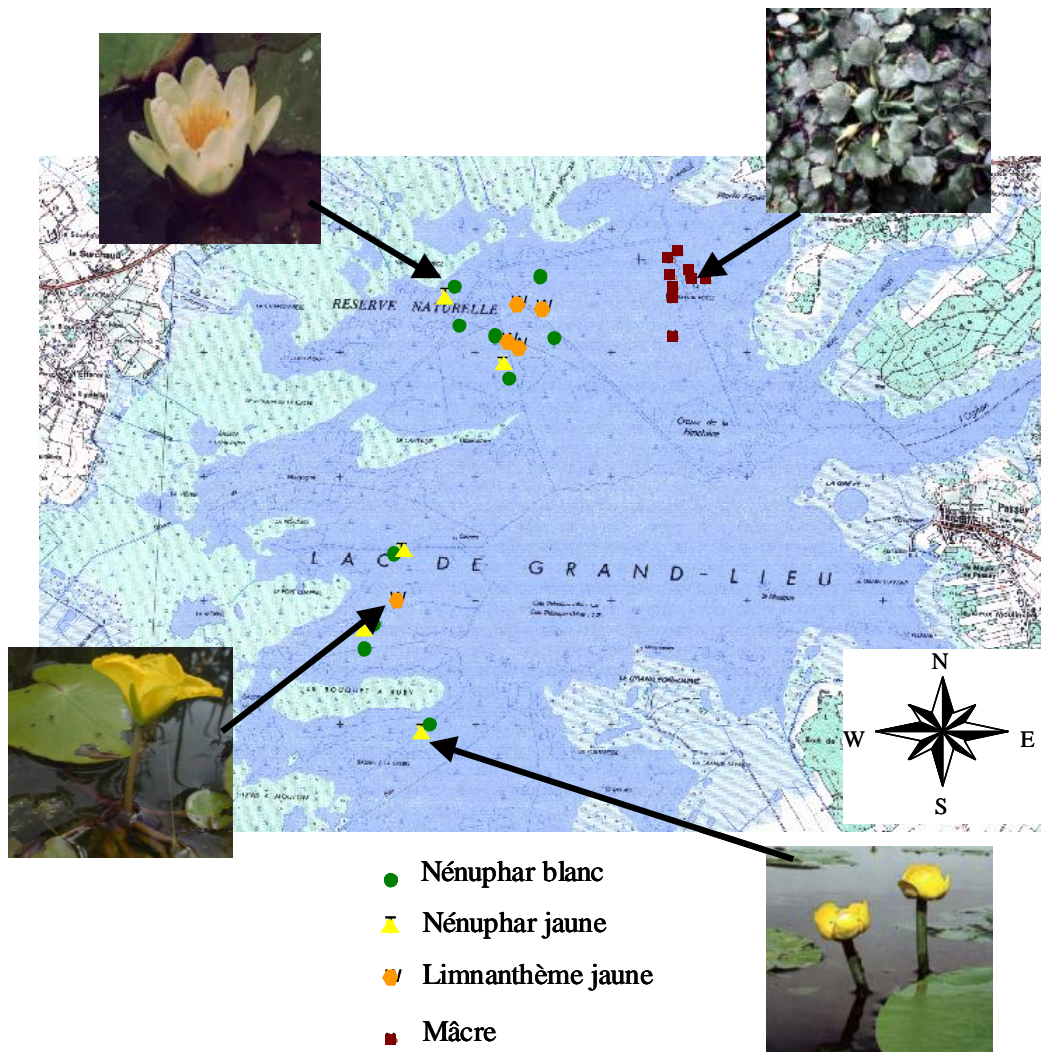
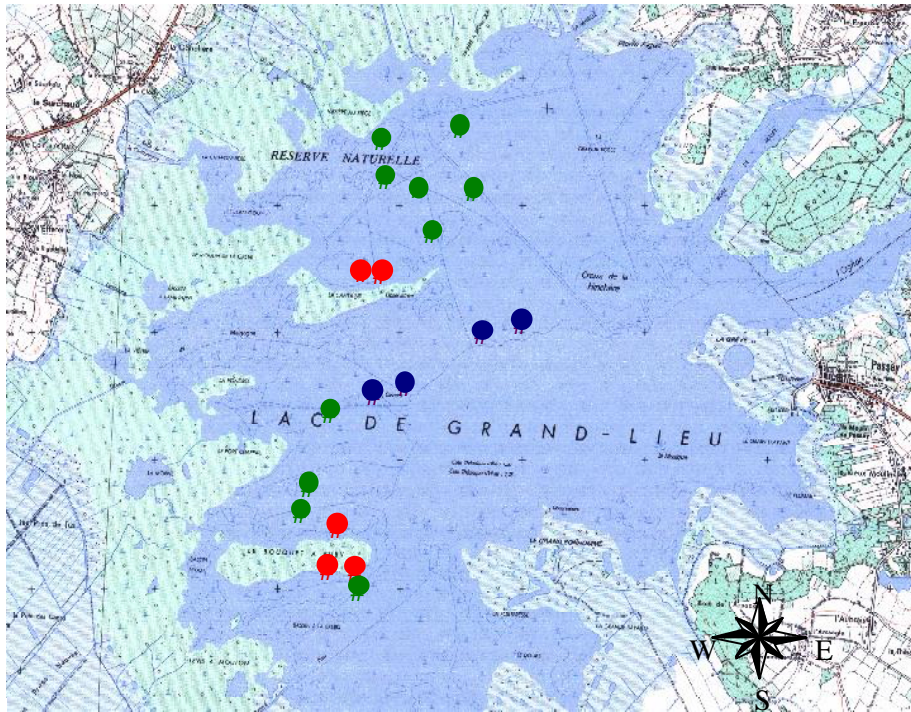


Figure 3 : Plan d'échantillonnage

d'exposition aux vents et vagues qui sont des facteurs reconnus pour leurs effets sur le développement des herbiers (e.g. Wallsten & Forsgren 1989, Blindow *et al.* 1993, Coops *et al.* 1994, Scheffer 1998). Les stations de Mâcre sont concentrées sur la seule zone encore occupée par cette plante sur ce lac.

La conversion des biomasses en productivités annuelles (exprimées en grammes de matière sèche par mètre carré et par an, $\text{g MS}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$) tient compte du renouvellement spécifique de matière au cours de la période de végétation, et est obtenue à partir de paramètres quantifiés sur le lac ou à l'aide de données puisées dans la littérature (Brock *et al.* 1983, Twilley *et al.* 1985, Wallace & O'Hop 1985, Kunii 1988, Kok *et al.* 1990, Tsuchiya *et al.* 1990, Marion *et al.* 1998). Nous renvoyons le lecteur à de précédents rapports pour plus de détails (e.g. Paillisson 2002, Paillisson & Marion 2003). Toutefois, il convient de préciser que compte tenu du mode de calcul appliqué, à biomasses annuelles équivalentes ne correspondent pas des productivités semblables. C'est notamment le cas pour la Mâcre. Les mêmes facteurs de conversion biomasse/productivité sont utilisés à chaque saison. Finalement le lien entre biomasse végétale et niveau d'eau est apprécié en croisant les biomasses moyennes annuelles et le niveau d'eau de printemps (voir les modèles prédictifs explorés lors de précédents travaux : Paillisson 2004, Paillisson & Marion 2006).

Concernant le second volet de ce rapport (variabilité intra-annuelle de la croissance du Nénuphar blanc), là aussi, le même plan d'échantillonnage que celui appliqué lors des années précédentes (2004 et 2005) a été retenu en 2006. Il s'appuie essentiellement sur la sectorisation de la zone des herbiers en fonction des données de bathymétrie du lac (Figure 4). 3 secteurs ont été définis : le secteur dénommé 'plateau' correspondant à la quasi-totalité de la zone des herbiers (>90 % de la surface occupée par les herbiers) avec un niveau d'eau stable, et aux extrêmes : la zone rivulaire (faible profondeur) et la zone 'du large', à la frange des herbiers, avec une hauteur d'eau maximale. 19 stations sont retenues pour tester l'effet secteur sur la biomasse du Nénuphar blanc : plateau (les 10 stations retenues dans le cadre du suivi diachronique décrit ci-dessus), zone rivulaire (5 stations) et zone 'du large' (4 stations).



● « plateau »

● rive

● large

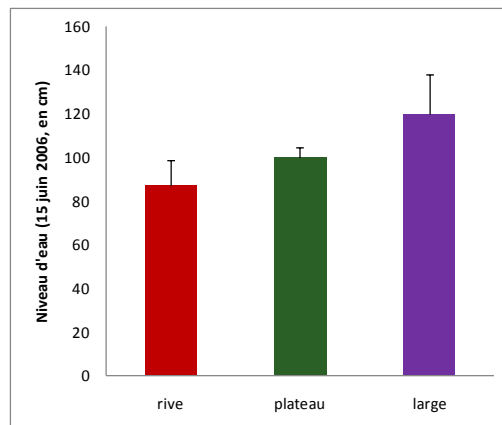


Figure 4 : Plan d'échantillonnage du Nénuphar blanc en 2006 selon trois secteurs majeurs de la zone des herbiers (définis à partir des missions de bathymétrie, voir Paillisson & Marion 2007) et caractérisation en terme de niveau d'eau.

IV - Résultats

La présentation des résultats s'articule selon les deux axes décrits en introduction :
IV.1. : suivi pluri-annuel des biomasses, de la productivité et la réponse aux conditions hydrauliques des 4 macrophytes flottants en resituant la saison 2006 par rapport aux résultats des onze dernières saisons, et IV.2. : variabilité de la biomasse annuelle du Nénuphar blanc en 2006 selon les trois secteurs d'herbiers du lac.

IV.1. Suivi pluri-annuel de la biomasse et de la productivité des macrophytes flottants et relation avec les conditions hydrauliques

IV.1.1 Nénuphar blanc

Le patron de phénologie du Nénuphar blanc sera décrit dans la partie IV.2. La biomasse moyenne en 2006 est de $233.4 \text{ g MS.m}^{-2}$, c'est-à-dire statistiquement équivalente aux valeurs des 3 dernières saisons (Figure 5). Cette valeur confirme le découpage déjà noté entre la saison 1995 (année à faible niveau d'eau printanier, avant le relèvement du niveau d'eau) caractérisée par une très forte biomasse annuelle ($339.5 \text{ g MS.m}^{-2}$), la période 1996-2002 signe de réduction importante de la biomasse annuelle de la plante ($142.7\text{-}198.8 \text{ g MS.m}^{-2}$) et la période plus récente, 2003-2006, avec une biomasse annuelle intermédiaire ($233.4\text{-}275.5 \text{ g MS.m}^{-2}$).

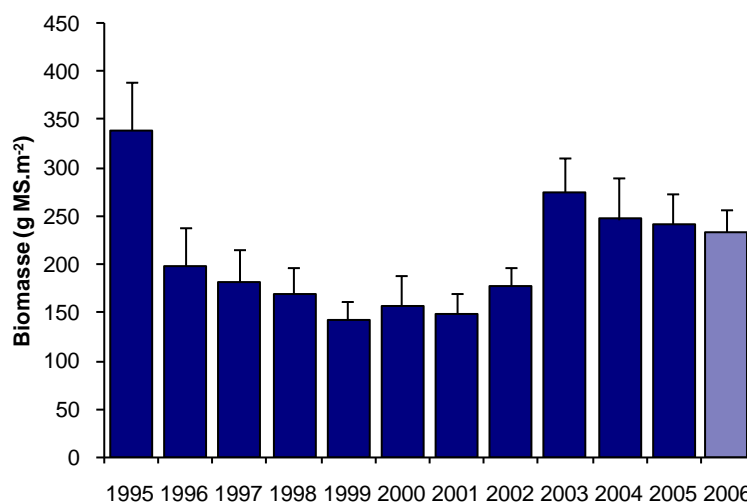


Figure 5 : Biomasses annuelles du Nénuphar blanc sur la période 1995-2006
(biomasses calculées sur la période mai/octobre)

La conversion en productivité (biomasse par unité de surface sur la base de la saison végétative d'avril à octobre en tenant compte de toutes les générations de tiges et feuilles) traduit tout à fait le patron observé sur les biomasses annuelles (Tableau I). La productivité de Nénuphar blanc en 2006 (1.76 kg MS.m⁻².an⁻¹) est inférieure de 30 % à celle notée en 1995 mais supérieure de 17 à 62 % à celles de la période 1996-2001.

Tableau I : Productivité du Nénuphar blanc sur la période 1995-2006

Années	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006
Productivité (kg MS.m.an)	2.5	1.5	1.45	1.35	1.1	1.15	1.09	1.35	2.08	1.87	1.83	1.76

La relation entre la croissance du Nénuphar blanc et les niveaux d'eau printaniers évoquée précédemment est confirmée par l'analyse de régression linéaire simple. A titre d'exemple est présentée ci-dessous (Figure 6) la relation entre les biomasses annuelles et les niveaux d'eau de printemps (mai/juin). Une relation négative est mise en évidence ($R^2 = 0.589$, $p = 0.004$). Plus les niveaux d'eau de printemps sont élevés, plus la biomasse annuelle de Nénuphar blanc est faible.

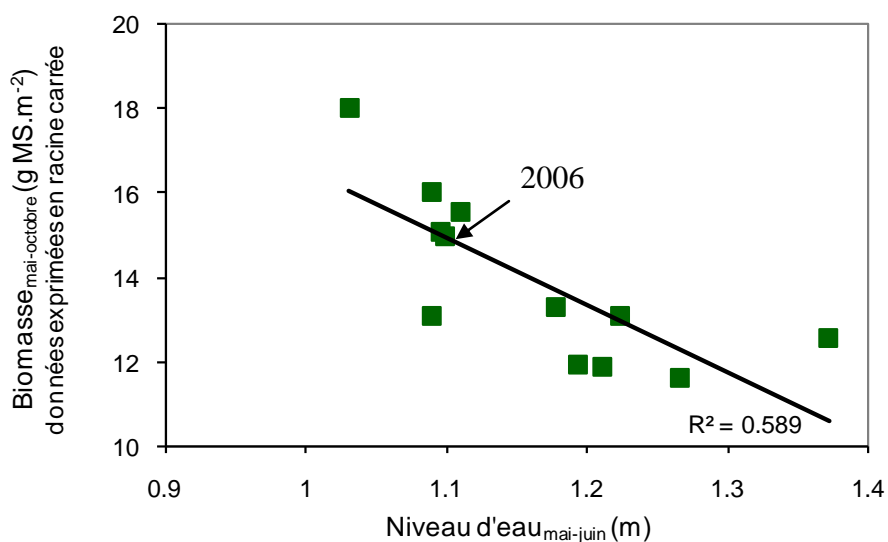


Figure 6 : Relation entre les niveaux d'eau de printemps (mai/juin) et la biomasse annuelle de Nénuphar blanc (période 1995-2006)

Les biomasses ont été converties en racine carrée pour répondre aux conditions d'application de la régression.

En résumé, le régime hydraulique appliqué en 2006 (situation intermédiaire entre les niveaux pratiqués jusqu'en 1995 et ceux définis lors de la période 1996 et 2001) s'accompagne, comme ce fut le cas lors des saisons 2003-2005, d'une forte productivité annuelle du Nénuphar blanc (+17 à +62 % par rapport aux valeurs obtenues sur la période 1996-2001). Le suivi réalisé en 2006 confirme pleinement les prédictions établies lors des précédentes saisons, à savoir une réponse négative du Nénuphar blanc aux niveaux d'eau de printemps.

IV.1.2 Nénuphar jaune

La biomasse annuelle en 2006 est de 223.4 g MS.m⁻², l'équivalent de la biomasse de l'année précédente (Figure 7). Ces deux dernières saisons présentent des valeurs bien supérieures à celles obtenues depuis le début du suivi (+42 à +137 %).

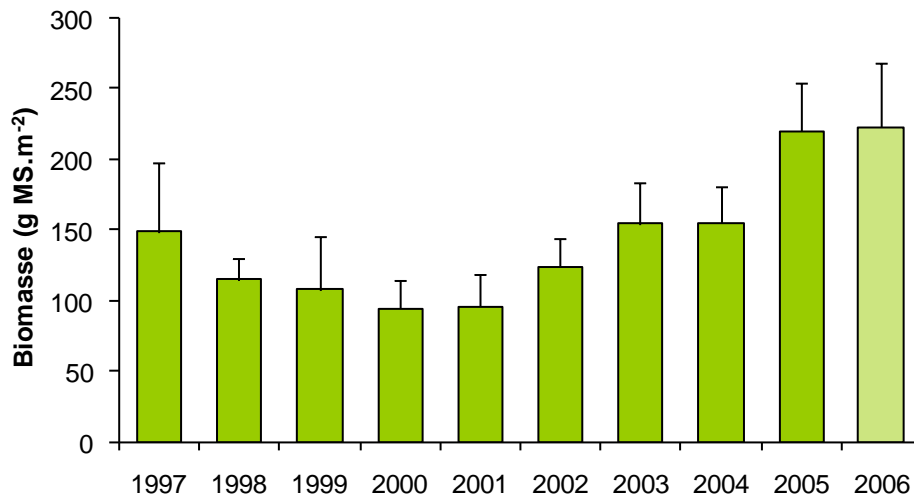


Figure 7 : Biomasses annuelles du Nénuphar jaune sur la période 1995-2006

La phénologie de biomasse du Nénuphar jaune en 2006 suit un patron classique déjà décrit lors de précédentes synthèses, avec des valeurs maximales estivales (ici obtenues en juin/juillet) et une décroissance régulière jusqu'en octobre (Figure 8).

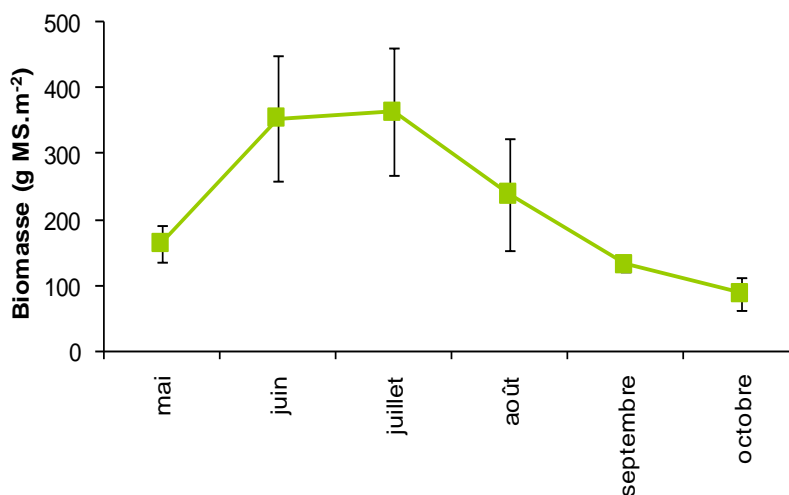


Figure 8 : Biomasses moyennes mensuelles du Nénuphar jaune (saison 2006)

La productivité calculée en 2006 est largement supérieure à celles obtenues lors de la période 1997-2001 (période de relèvement du niveau d'eau printanier), soit +104 % (étendue des valeurs : 50-137 %, Tableau II).

Tableau II : Productivité du Nénuphar jaune sur la période 1997-2006

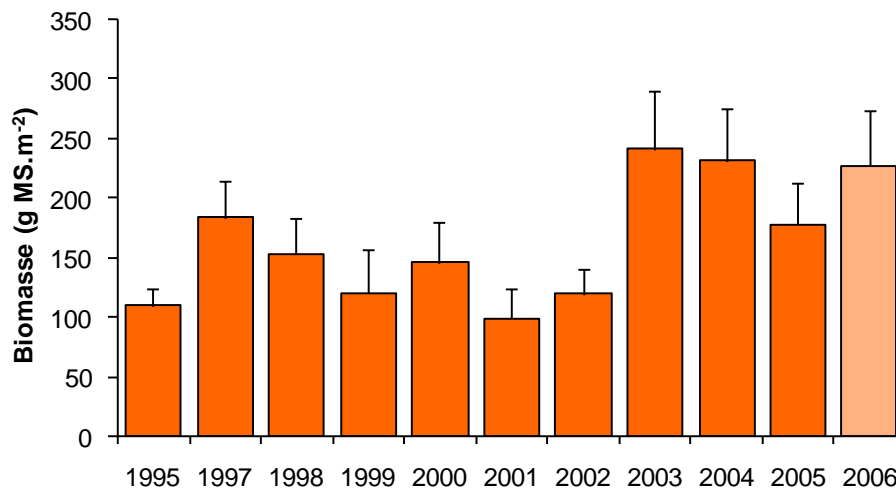
Années	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006
Productivité (kg MS.m.an)	0.90	0.34	0.57	0.52	0.54	0.69	0.86	0.87	1.23	1.25

Aucune relation significative n'a été mise en évidence entre les niveaux d'eau (période 1997-2006) et les biomasses de printemps ou annuelles du Nénuphar jaune.

La biomasse annuelle et la productivité du Nénuphar jaune mesurées en 2006 sont identiques à celles de 2005. Elles sont largement supérieures à celles des années précédentes, et notamment de la période 1997-2001 (en moyenne +104 %). Dans la gamme des variations de niveau d'eau enregistrées depuis 1997, aucune liaison n'a pu être mise en évidence avec les biomasses annuelles de la plante.

IV.1.3. Limnanthème

La biomasse annuelle du Limnanthème de la saison 2006 est de 227.3 g MS.m⁻² (Figure 9). Cette valeur figure parmi les plus fortes biomasses quantifiées depuis 1995, et est particulièrement plus élevée que celles de la période avant la dernière révision du niveau d'eau.



La biomasse de 1996 ne figure pas sur le graphique en raison de l'absence de données en octobre conduisant à une surestimation de la biomasse annuelle

Figure 9 : Biomasses annuelles du Limnanthème sur la période 1995-2006

Comme pour le Nénuphar jaune, le patron de croissance du Limnanthème est classique, avec une croissance progressive au printemps, un pic estival noté en juillet, et une décroissance progressive à l'automne (Figure 10).

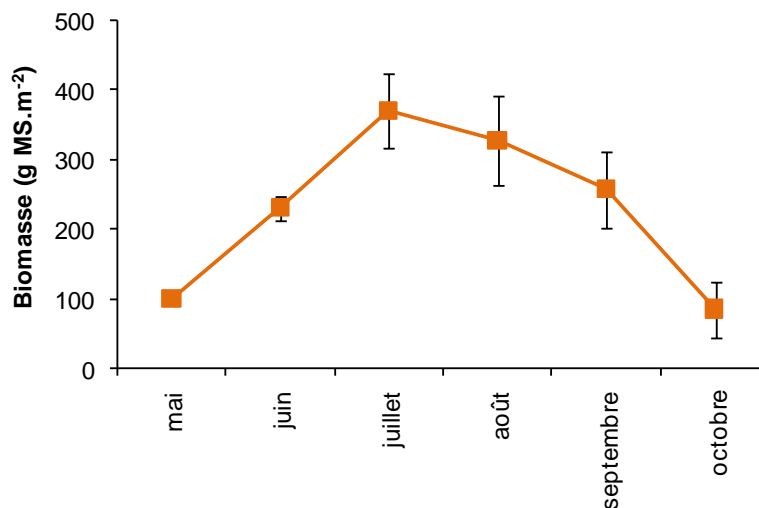


Figure 10 : Biomasses moyennes mensuelles du Limnanthème (saison 2006)

La productivité calculée en 2006 est ainsi très importante ($1.26 \text{ kg MS.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$), soit une augmentation moyenne de 71 % (étendue des valeurs : 22-130 %) par rapport aux valeurs obtenues sur la période 1997-2001 (période d'expérimentation du relèvement du niveau d'eau printanier, Tableau III).

Tableau III : Productivités du Limnanthème sur la période 1995-2006

Non calcul de la productivité en 1996 en raison de l'absence de données de biomasse en octobre

Années	1995	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006
Productivité (kg MS.m.an)	0.60	1.03	0.84	0.64	0.8	0.55	0.68	1.33	1.27	0.99	1.26

Les biomasses de printemps ne semblent pas affectées par les niveaux d'eau élevés à cette même période (relation entre le niveau d'eau de la période mai-juin et la biomasse de Limnanthème correspondante (Figure 11, $R^2 = 0.146$, $p = 0.220$). Toutefois, cette relation au printemps a été mise en évidence par le passé (par exemple Paillisson & Marion 2007). Aucune relation significative n'est également détectée entre les conditions hydrauliques de printemps et les biomasses sur l'ensemble de la saison.

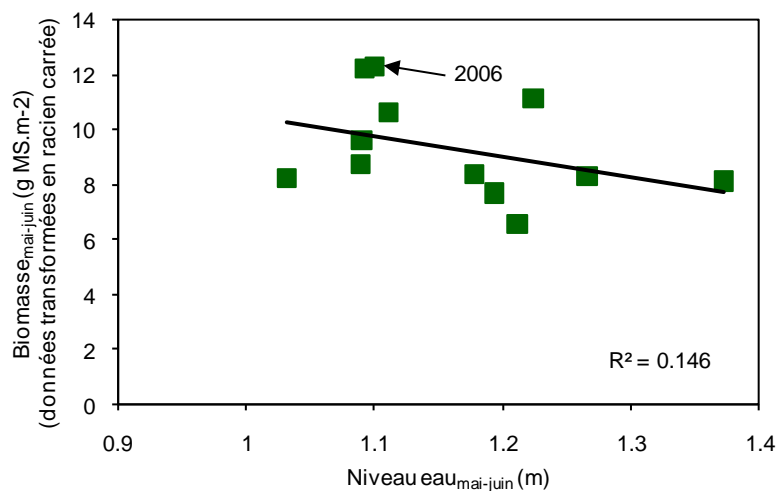


Figure 11 : Relation entre les niveaux d'eau et la biomasse du Limnanthème au printemps (période 1995-2006)

Les biomasses ont été converties en racine carrée pour répondre aux conditions d'application de la régression.

Les conditions de niveau d'eau de printemps ne semblent pas influencer la croissance du *Limnanthème* à cette période précise (non retard de développement du *Limnanthème*) et également sur l'ensemble de la saison (pas d'incidence sur les biomasses annuelles). La saison 2006 se caractérise tout de même par une forte productivité au regard des valeurs calculées cours de la série d'années étudiées, et tout particulièrement de la période 1997-2001.

IV.1.4. Mâcre

Depuis plusieurs années, l'alerte est lancée quant au déclin de l'espèce au lac de Grand-Lieu. Cela se traduit par une diminution très importante de la surface colonisée par l'espèce qui était majoritaire en surface en 1982 (490 ha contre 361 ha pour les nénuphars) et qui ne représentait plus que 397 ha en 1989 (Marion & Marion 1992), 185 ha en 1996 (Marion 1999), 69 ha en 2000 (Paillisson & Marion 2001) et 55 ha en 2004 (Boret & Reeber 2004), avec en outre un non accomplissement du cycle complet de l'espèce certaines années (absence partielle ou totale de fructification en 1997, 1999, 2001, 2002, 2004 et 2005). La saison 2006 illustre à nouveau cette situation puisque la biomasse moyenne annuelle est très faible (36.7 g MS.m^{-2} , Figure 12). Les herbiers de Mâcre n'ont été présents que durant 3 des 5 mois habituels (Figure 13), avec en plus un retard de croissance (première biomasse en juin) et une persistance partielle en août expliquant la forte variabilité de biomasse entre stations à cette date. Il s'agit de la troisième année consécutive au cours de laquelle les herbiers disparaissent courant août, avant même la formation de graines, ce qui ne s'était jamais produit depuis le début du suivi. Dans ces conditions, l'espèce risque de disparaître très rapidement du lac, puisque contrairement aux autres macrophytes flottants étudiés, la Mâcre est une espèce annuelle. Sa dynamique de population dépend donc uniquement de la production et du stock de graines enfouies dans le sédiment.

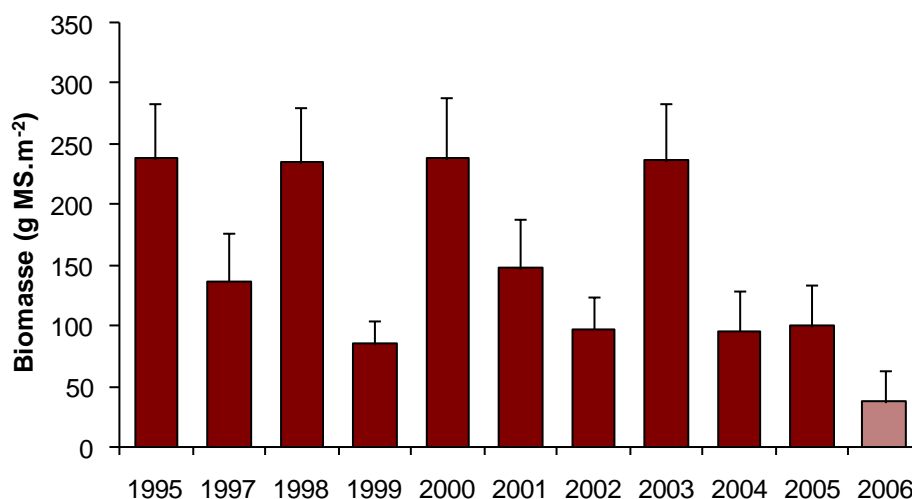


Figure 12 : Biomasses moyennes annuelles de la Mâcre (1995-2006)

(biomasses annuelles déterminées sur la période mai-septembre)

La biomasse de 1996 n'est pas indiquée en raison de l'absence de données en mai

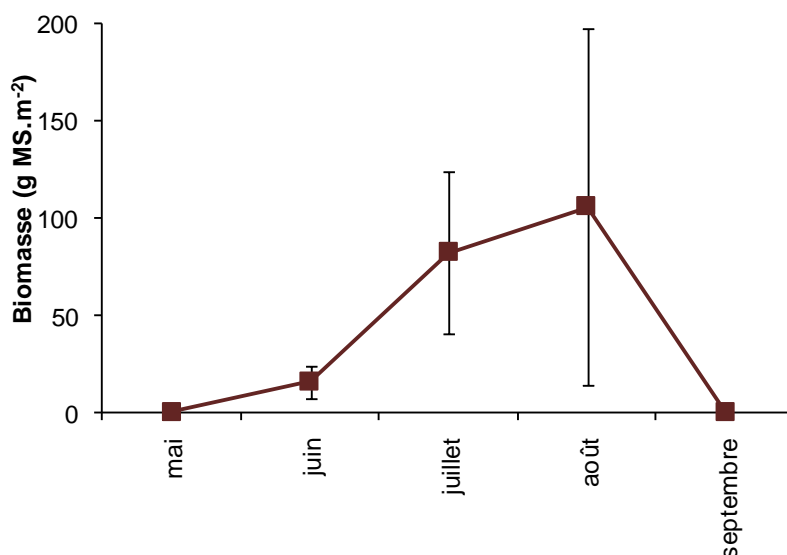


Figure 13 : Biomasses moyennes mensuelles de la Mâcre (saison 2006)

La productivité de la Mâcre en 2006 est donc extrêmement faible (0.18 kg MS.m².an¹) comparativement aux autres saisons, du moins est largement inférieure à celle obtenue lors des années où le cycle biologique a été accompli (-70 à -85 %, Tableau IV).

Tableau IV : Productivités de la Mâcre sur la période 1995-2006

(Le mode de calcul de la productivité ne tient pas compte des biomasses mesurées en mai)

Années	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006
Productivité (kg MS.m.an)	0.61	1.23	0.61	0.71	0.30	0.68	0.69	0.40	0.75	0.42	0.42	0.18

Dans les circonstances actuelles, la question de la régulation de la productivité de l'espèce par les niveaux d'eau est largement secondaire. Toutefois, par le passé, il a été mis en évidence un léger décalage de phénologie de l'espèce en tout début de saison en réponse à des niveaux d'eau élevés. Cette réponse s'apparente à celle obtenue pour le *Limnanthème*, sans là aussi affecter les biomasses annuelles.

On ignore les raisons exactes de la disparition prématurée des herbiers de Mâcre en cours de saison observée à plusieurs reprises (herbicides et/ou eutrophisation, broutage ?), et donc l'absence de fructification. Toujours est-il que la non production de graines notée une

année sur deux au début de suivi s'est intensifiée depuis quelques années, au rythme de 2 à 3 années consécutives sans formation de graines. Ce phénomène se traduit certainement par un épuisement progressif du stock de graine et donc une réduction très forte de la surface couverte par la plante.

En 2006, les herbiers de Mâcre ont, à nouveau, prématurément disparu (biomasse annuelle très faible). La productivité cette saison correspond à -70-85 % de la valeur habituellement quantifiée lors d'une saison à cycle biologique complet. Compte tenu de l'évolution inquiétante de la Mâcre (productivité très réduite et régression forte et rapide de ses herbiers), la question de la liaison biomasse/niveau d'eau semble bien secondaire. La grande interrogation porte sur l'origine du cycle biologique incomplet de la Mâcre

IV.2. Variabilité de biomasse du Nénuphar blanc en 2006 en fonction des secteurs du lac.

Les profils de biomasse du Nénuphar blanc dans les 3 secteurs du lac (gradient croissant de profondeur de niveau d'eau : rive, plateau et large) décrivent globalement un patron sensiblement différent de celui noté lors des 2 précédentes saisons. En effet, en 2004, il a été noté une juxtaposition nette de courbes parallèles dans les 3 secteurs durant toute la saison. En 2005, ce fut aussi le cas, au moins durant la première partie de la saison. En 2006, un nivellement des biomasses entre secteurs est davantage observé, notamment à partir de juillet (Figure 14). La comparaison des profils de biomasse montre plutôt un décalage de phénologie dans les trois secteurs, le pic de biomasse étant plus précoce dans les stations de rive que dans les stations du large et intermédiaire dans la zone du plateau. Ce résultat a déjà été noté partiellement en 2005.

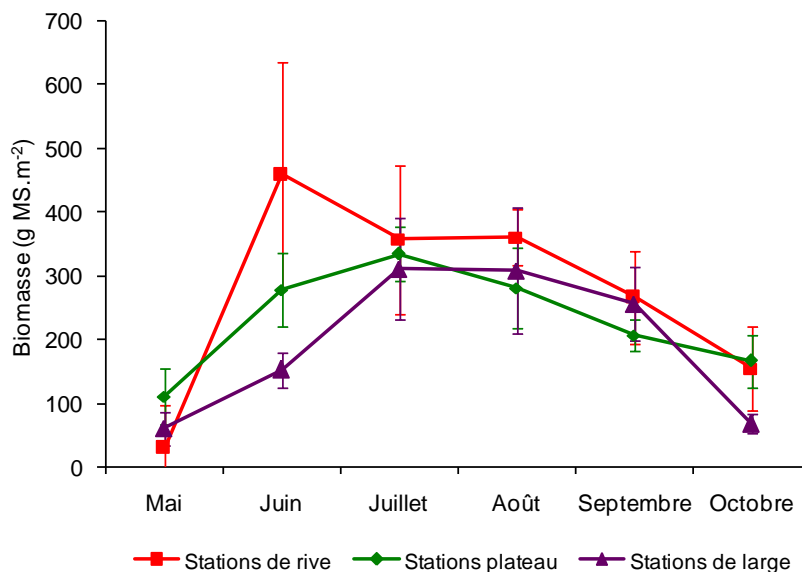


Figure 14 : Profils de biomasse du Nénuphar blanc en fonction de trois secteurs du lac (saison 2006).

Néanmoins, comme pour les autres saisons, la biomasse annuelle des stations de rive (stations les moins profondes et les moins exposées, 293.6 g MS.m⁻²) reste plus élevée que celles des deux autres secteurs, et notamment du secteur du large (200.8 g MS.m⁻², Figure 15). Un rapport de 1.46 existe entre la biomasse du Nénuphar blanc de la zone rivulaire et celle de la zone du large (secteur fortement exposé aux vagues et à niveau d'eau comparativement élevé). Pour mémoire, ce rapport était de 1.75 en saison 2004 et de 1.39 en 2005.

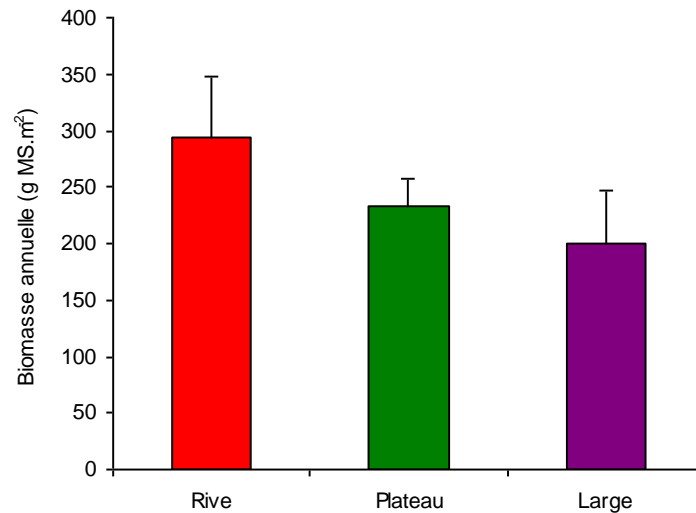


Figure 15 : Biomasse annuelle du Nénuphar blanc en fonction de trois secteurs du lac (saison 2006).

L'analyse de la relation entre les biomasses annuelles stationnelles du Nénuphar blanc des trois secteurs et le niveau d'eau (de chaque station) met en évidence une relation négative (Figure 16).

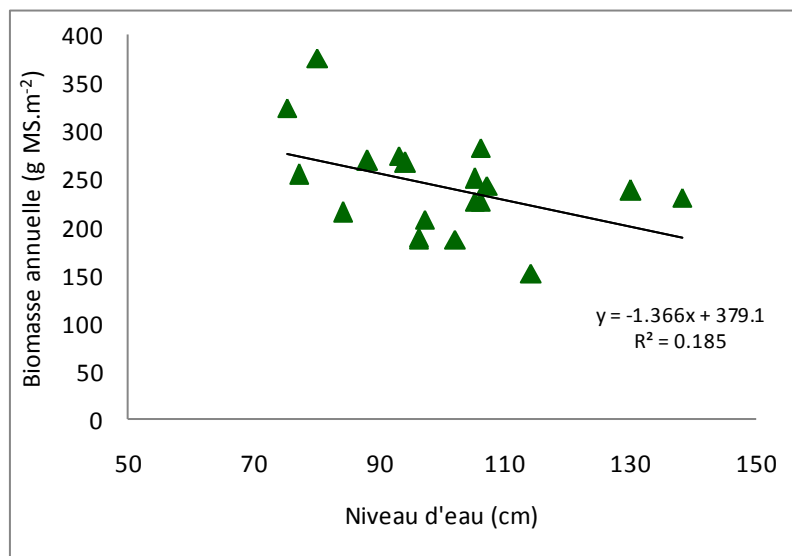


Figure 16 : Relation entre la biomasse annuelle du Nénuphar blanc et le niveau d'eau à chaque station (saison 2006).

Afin de compléter ce volet spécifique de l'étude, les données des 3 années (2004-2006) ont été compilées (Figure 17). Le profil des courbes de biomasse rappelle les deux résultats majeurs déjà évoqués : une graduation (courbes relativement parallèles) des biomasses dans les 3 secteurs (dans un ordre décroissant : rive, plateau et large), un

décalage de phénologie (précocité des stations de rive et à l'opposé retard des stations de large).

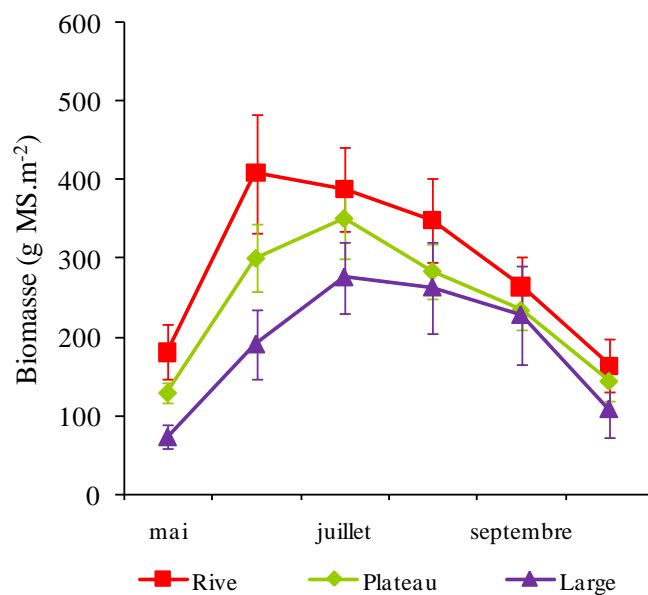


Figure 17 : Profils de biomasse du Nénuphar blanc en fonction de trois secteurs du lac (saisons 2004-2006).

Procédant de la même façon, la graduation de la biomasse moyenne annuelle entre les 3 secteurs est validée sur la période 2004-2006 (Figure 18). Le rapport biomasse annuelle rive/large est alors de 1.54.

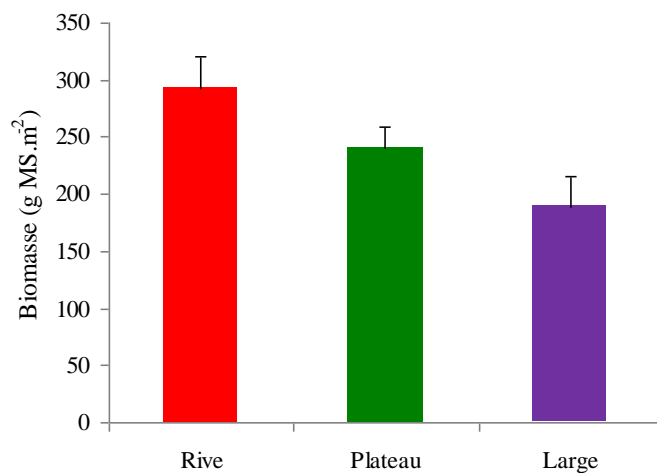


Figure 18 : Biomasse annuelle du Nénuphar blanc en fonction de trois secteurs du lac (période 2004-2006).

Le suivi synchronique des biomasses (mensuelle et annuelle) du Nénuphar blanc en fonction de secteurs du lac (rive, plateau et large) réalisé en 2006 (dernière année de ce suivi spécifique) renforce à la fois les résultats obtenus lors des 2 précédentes années et les grandes conclusions du suivi diachronique mis en place depuis 1995. Les conditions de niveau d'eau et d'exposition aux vagues contrôlent à la fois la phénologie de la plante (gradient de pic de biomasse) et les biomasses annuelles (relation négative). La biomasse annuelle des stations de rive est 1.54 fois plus élevée que celle des stations de large.

V – Discussion

Le suivi de la productivité des macrophytes flottants du lac de Grand-Lieu s'inscrit dorénavant dans le cadre d'une mission de veille, puisque les résultats obtenus cette saison 2006 sont dans la continuité des conclusions déjà avancées à plusieurs reprises lors des précédents travaux (Marion *et al.* 1998, Paillisson & Marion 2001, 2007, Paillisson 2002, 2004). Nous rappelons ici l'essentiel de ces conclusions.

Globalement tous les macrophytes flottants du lac sont potentiellement sensibles au niveau d'eau, mais présentent des réponses variables, essentiellement reliées au couplage phénologie des espèces / période d'intervention sur le régime hydraulique du lac. Les Nénuphars blanc et jaune sont les espèces les plus précoces. Elles sont donc potentiellement les plus touchées par la gestion des niveaux d'eau du site, puisque cette dernière se focalise principalement sur la période printanière (mai et juin). L'intérêt initial de cette gestion des niveaux d'eau de printemps est de réduire significativement la productivité de ces 2 espèces majoritaires à Grand-Lieu, et considérées comme jouant un rôle majeur dans la production de matière organique. La difficulté réside aussi dans la définition d'une gestion parcimonieuse des niveaux de printemps, permettant de maintenir suffisamment d'eau durant toute la période estivale et bien entendu d'intégrer une gestion globale de l'ensemble du patrimoine biologique du site. La possibilité technique offerte par l'écluse de Bouaye permet de contrôler les niveaux d'eau du lac de Grand-Lieu, hormis quelques situations exceptionnelles, et représente donc un moyen efficace pour contrôler la croissance des nénuphars. Rappelons qu'en prenant l'année 1995 comme année de référence, avant le relèvement du niveau d'eau pratiqué par la suite, les biomasses annuelles du Nénuphar blanc ont diminué de 39 à 57 % sur la période 1996-2001. Depuis la baisse de niveau d'eau pratiquée depuis 2002, les biomasses annuelles ont significativement augmenté, et à titre d'exemple la biomasse de la saison 2006 traduit une augmentation de 18 à 37 % par rapport aux biomasses notées lors de la période 1996-2001.

La réponse du Nénuphar jaune à ces conditions variables de régime hydraulique est certainement plus limitée et est à relier à une différence notable en terme de capacité de production de matière végétale dans des conditions favorables (cf. ci-dessous). Les incidences du niveau d'eau sur les autres macrophytes flottants sont bien moindres et se limiteraient à un léger décalage de la phénologie de printemps, sans pour autant affecter les

biomasses annuelles. Cela s'interprète aisément compte tenu d'une phénologie plus tardive du *Limnanthème* et de la Mâcre. La gestion hydraulique pratiquée au lac de Grand-Lieu (amplitude et période) n'est sans doute pas adaptée pour diminuer significativement la biomasse de ces espèces. Toutefois, ces espèces sont largement minoritaires en terme de surface d'herbiers du lac, et leur déclin inquiétant, non lié au niveau d'eau, rend leur avenir problématique, ce qui est préoccupant pour ces espèces patrimoniales.

La synthèse de la littérature sur ces espèces montre que le Nénuphar blanc présente de bonnes adaptations morphologiques en réponse à la montée des eaux (ancrage au substrat par un système racinaire important, élongation des cellules des pétioles [e.g. Lammens & van der Velde 1978, Malthus *et al.* 1990, Papastergiadou & Babalonas 1992, Brock *et al.* 1987]). Cependant, l'augmentation même de quelques centimètres du niveau d'eau au printemps sur un grand système comme le lac de Grand-Lieu a vraisemblablement d'importantes répercussions sur la plante, notamment en terme d'érosion mécanique par les vagues, tout particulièrement au début de saison lorsque la densité de feuilles de Nénuphar est réduite (Paillisson & Marion, 2006). Par ailleurs, le Nénuphar blanc a la particularité de former plusieurs couches de feuilles sortant de l'eau, ce que ne semble pas ou peu faire le Nénuphar jaune. Les variations de biomasse peuvent donc être plus importantes chez le Nénuphar blanc que le Nénuphar jaune et la réponse plus rapide et significative aux conditions hydrauliques. Cette particularité permet d'expliquer l'absence d'effet du niveau d'eau sur le Nénuphar jaune, alors que l'espèce est pourtant soumise aux mêmes contraintes environnementales que le Nénuphar blanc (phénologie proche).

Bien évidemment, le niveau d'eau n'est pas le seul facteur qui interagit sur les biomasses des macrophytes (e.g. Blindow *et al.* 1993), et nous avons vu qu'il fallait resituer l'évolution récente de ces plantes à Grand-Lieu dans l'évolution de ce lac vers l'eutrophisation puis l'hypereutrophisation depuis les années 1970. Une démarche pluri-factorielle a déjà été entreprise pour expliquer les variations de biomasse des macrophytes flottants du lac de Grand-Lieu à d'autres facteurs, notamment les facteurs météorologiques (voir par exemple Paillisson 2004). L'analyse des biomasses de Nénuphar blanc en fonction de secteurs différents du lac (second volet de cette étude) s'inscrit aussi dans le cadre de cette démarche pluri-factorielle, puisque intégrant à la fois le niveau d'eau, mais aussi les conditions d'exposition aux vents et vagues en fonction de l'emplacement des herbiers sur le lac. Les forces majeures qui régissent les variations de biomasse des macrophytes flottants sont spécifiques des sites étudiés, et dans le cas précis du lac de Grand-Lieu, le niveau d'eau de printemps est indéniablement le facteur majeur qui permet de contrôler la biomasse du principal macrophyte flottant, le Nénuphar blanc.

L'analyse à plus fine échelle du suivi synchronique des biomasses de Nénuphar blanc sur la période 2004-2006 confirme pleinement les grandes conclusions du suivi mis en place depuis 1995 sur ce qui représente la zone principale à Nénuphar blanc (le plateau). Un tel suivi n'apporte donc pas d'éléments supplémentaires à la compréhension des variations de biomasses du Nénuphar blanc. Il ne sera donc pas maintenu dans les années à venir, et seul le suivi diachronique est conseillé. Le lien 'gestion de l'hydraulique/macrophytes' n'est qu'une des facettes de l'expertise qui doit être faite de l'impact de telle ou telle gestion des niveaux d'eau (voir Paillisson & Marion 2007), et il convient aussi de mesurer les interactions qui existent avec d'autres composantes du lac, comme le lien macrophyte/poissons (voir par exemple Carpentier *et al.* 2002), le lien 'macrophytes/oiseaux nichant sur ces radeaux de végétation' (voir par exemple Paillisson *et al.* 2006), tout comme la détermination des relations gestion de l'hydraulique/avifaune sur les autres compartiments du lac (par exemple Marion & Reeber 1998, Reeber 2004).

Références bibliographiques

- Blindow I., Andersson G., Hargeby A. & Johansson S. 1993. Long-term pattern of alternative stable states in two shallow eutrophic lakes. *Freshwater Biology*, **30**: 159-167.
- Boret P. & Reeber S. 2004. *Cartographie de la zone des herbiers flottants sur le Lac de Grand-Lieu. Géoréférencement, photo-interprétation et mesures de surface des missions photographiques aériennes IGN 1993 et 1999, Boittin 2000 à 2003*. SNPN, 19 p.
- Brock, T.C., Arts, G.H., Goossen, I.L.M. & Rutenfrans, A.H.M. 1983. Structure and annual biomass production of *Nymphaeoides peltata*. *Aquatic Botany*, **17**: 167-188.
- 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. *Archiv für Hydrobiologie*, **27**: 57-73.
- Carpentier A. & Marion L. 2005. Bilan du suivi ichtyologique du lac de Grand-lieu sur la période 1999-2003. Université Rennes 1- DIREN des Pays de la Loire-Région des Pays de la Loire, 41 p.
- Carpentier A. & Marion L. 2007. Suivi ichtyologique du Lac de Grand-lieu pour l'année 2005 : inventaire, évolution du peuplement et estimation du stock sur la période 2000-2005. Université Rennes 1- DIREN des Pays de la Loire, 92 p.
- Carpentier A., Paillisson J.-M. & Marion L. 2002. Fish Macrophyte Interactions in Littoral and Pelagic Habitats of a Eutrophic Shallow Lake: Effects of Vegetation Shifts on the Community, in: Conservatoire du Patrimoine Naturel de la Savoie (Ed.), *Management and Conservation of Lake Littoral Vegetation*, Le Bourget du Lac, 193-202.
- Carpentier A., Paillisson J.-M. & Marion L. 2004. Etude des changements du peuplement ichtyologique du lac de Grand-Lieu et conséquences sur l'impact du Grand-Cormoran. Université Rennes 1-DIREN Pays de la Loire, 37 p.
- Conservatoire du Patrimoine Naturel de la Savoie (Ed.) 2002. *Management and Conservation of Lake Littoral Vegetation*, Le Bourget du Lac.
- 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.
- Coops H. & Hosper S.H. 2002. Water-level management as a tool for the restoration of shallow lakes in the Netherlands. *Lake and Reservoir Management*, **18(4)**: 293-298.
- Coops H., Beklioglu M. & Crisman T.L. 2003. The role of water level fluctuations in shallow lake ecosystems - workshop conclusions. *Hydrobiologia*, **506-509**: 23-27.
- Jeppesen E., Søndergaard M., Søndergaard M. & Christoffersen K. (Eds) 1998. *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*. Springer Verlag, New York.

- 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. 1988. Seasonal growth and biomass of *Trapa japonica* Flerov in Ojaga-ike Pond, Chiba, Japan. *Ecological Research*, **3**: 305-318.
- 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.
- 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. 1999. *Le lac de Grand-Lieu, un joyau tropical à préserver*. SNPN, 64 p.
- Marion L., Bertru G., Brient L., Danais M., Desgrée A., Durbec A., Dutartre A., Galea G., Jigorel A., Marion P & Rofès G. 1992. *Causes de l'envasement du lac de Grand-Lieu et mesures de sauvetage*. Rapport de synthèse. Syndicat hydraulique Sud Loire, 72 p.
- Marion, L. & Marion, P. 1976. Contribution à l'étude écologique du Lac de Grand-Lieu. Bull. HS Soc. Sc. Nat. Ouest France, 611 p.
- Marion L. & Marion, P. 1992. Etudes des causes de l'envasement du lac de Grand-Lieu. Cartographie végétale : évolution de la répartition des macrophytes de la cuvette du lac de 1945 à 1991. Ministère Environnement-Région des Pays de la Loire-Département de Loire Atlantique-Syndicat Hydraulique Sud Loire/ Université Rennes-SESLG, 70 p.
- Marion L. & Paillisson J.M. 2003. A mass balance assessment of the contribution of floating-leaved macrophytes in nutrient stocks in an eutrophic macrophyte-dominated lake. *Aquatic Botany*, **75**: 249-260.
- Marion L., Paillisson J.M., Allain J., Carpentier A., Marion P., Pierres S. & Brient L. 1998. *Impact du niveau d'eau sur la productivité des macrophytes flottants du lac de Grand-Lieu*. Rapport Life SNPN-CNRS, Université de Rennes I, 107 p.
- Marion L. & Reeber S. 1997. Impact du retard d'exondation sur l'avifaune du lac de Grand-Lieu, Université de Rennes I, SNPN, 54 p.
- Moss B., Madgwick J. & Phillips G. 1997. *A Guide to the Restoration of Nutrient-enriched shallow Lakes*. Wetlands International Publications, Norfolk.
- Paillisson J.M. 2002. *Gestion de la végétation lacustre par les niveaux d'eau au lac de Grand-Lieu*. Université de Rennes I, 37 p.
- Paillisson J.M. 2004. *Régime hydraulique et contrôle de la biomasse des macrophytes flottants du lac de Grand-Lieu (saison 2003)*. Université de Rennes I, 40 p.
- Paillisson J.M. & Marion L. 2001. *Dynamique des macrophytes flottants du lac de Grand-Lieu : relations avec le régime hydraulique*. DIREN Pays de la Loire - Université de Rennes I - SNPN, 43 p.

- Paillisson J.M. & Marion L. 2002. Functions and management of floating vegetation in a eutrophic lake ecosystem: assessment after two decades, in: Conservatoire du Patrimoine Naturel de la Savoie (Ed.), *Management and Conservation of Lake Littoral Vegetation*, Le Bourget du Lac, 179-192.
- Paillisson J.M. & Marion L. 2003. Gestion des herbiers de macrophytes flottants par les niveaux d'eau au Lac de Grand-Lieu. Université de Rennes I, 20 p.
- Paillisson J.M. & Marion L. 2006. Can small water level fluctuations affect the biomass of *Nymphaea alba* in large lakes? *Aquatic Botany*, **84**: 259-256.
- Paillisson J.M. & Marion L. 2007. Productivité des macrophytes flottants du lac de Grand-Lieu : saison 2005 et rétrospective de 11 années de suivi. Université de Rennes I, 29 p.
- Paillisson J.M., Marion L., Reeber S., Boret P. & Carpentier A. 2001. Plan de gestion de la Réserve naturelle du Lac de Grand-Lieu: approche descriptive et analytique, évaluation patrimoniale et définition des objectifs.
- Paillisson J.M., Reeber S., Carpentier A. & Marion L. 2006. Plant-water regime management in a wetland: consequences for a floating vegetation-nesting bird, whiskered tern *Chlidonias hybridus*. *Biodiversity and Conservation*, **15**: 3469-3480.
- Papastergiadou E. & Babalonas D. 1992. Ecological studies on aquatic macrophytes of a dam lake Lake Kerkini, Greece. *Archiv für Hydrobiologie*, **2**: 187-206.
- Reeber S. 2004 Impact du régime hydraulique sur l'avifaune du Lac de Grand-Lieu. SNPN, 57 p.
- Scheffer M. 1998. Ecology of Shallow Lakes. Chapman and Hall, London.
- 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. *Japanese Journal of Limnology*, **51(4)**: 307-312.
- 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 Donk E. 1998. Switches between clear and turbid water states in a biomanipulated lake (1986-1996): the role of herbivory on macrophytes. Pp. 290-297, in : E. Jeppesen, M. Søndergaard, M. Søndergaard & K. Christoffersen (Eds). *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*. Springer Verlag, New York.
- van Geest, G.J., Roozen, F.C.J.M., Coops, H., Roijackers, R.M.M., Buijse, A.D., Peeters, E.T.H.M., Scheffer, M., 2003. Vegetation abundance in lowland flood plain lakes determined by surface area, age and connectivity. *Freshwater Biol.* 48, 440-454.
- 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. *Journal of Aquatic Plant Management*, **27**: 32-37.