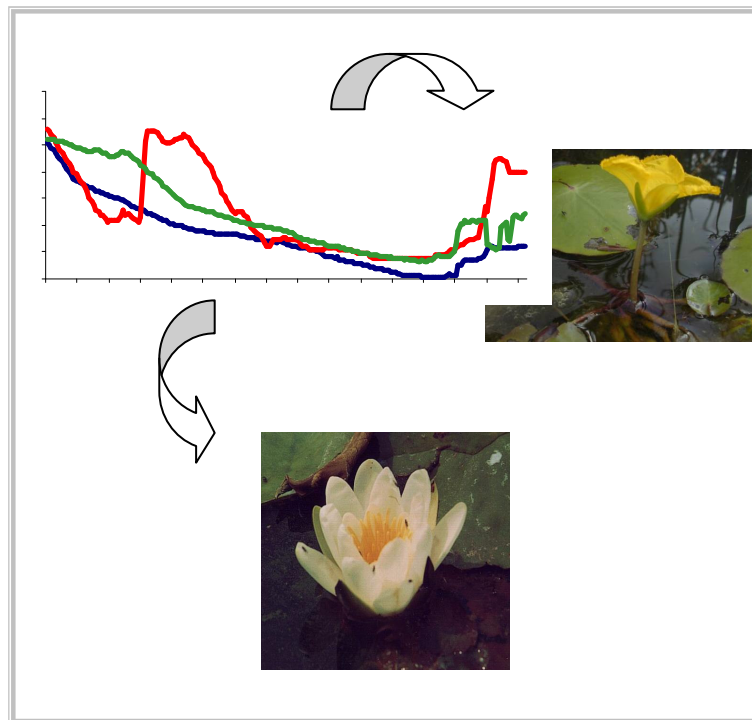


Gestion de la végétation lacustre par les niveaux d'eau au lac de Grand-Lieu



Jean-Marc PAILLISSON

Décembre 2002

SOMMAIRE

I - Introduction	p 2
II - Description du site	p 4
III - Régime hydraulique	p 7
IV - Méthodologie	p 10
V - Résultats	p 12
V - 1. Biomasse et productivité	p 12
V - 1. a. Nénuphar blanc	p 12
V - 1. b. Nénuphar jaune	p 15
V - 1. c. Limnanthème	p 18
V - 1. d. Mâcre	p 21
V - 2. Surfaces et productions à l'échelle du lac	p 25
VI - Discussion	p 28
Références bibliographiques	p 32
Liste des figures et tableaux	p 36

I - Introduction

Le présent rapport s'inscrit dans le cadre d'une expertise à long terme menée au Lac de Grand-Lieu et portant sur l'étude des relations entre macrophytes flottants et gestion du niveau d'eau. Alors que les apports excessifs de nutriments par les bassins versants, et plus récemment le rôle des poissons zooplanctonophages, ont été privilégiés dans le processus d'eutrophisation grandissant observé au cours des 30 dernières années, processus induisant lui-même de profondes modifications biogéochimiques et biologiques des écosystèmes aquatiques, notamment les changements dans les communautés végétales (Balls *et al.* 1989, Lachavanne *et al.* 1992, Lauridsen *et al.* 1993, Iversen *et al.* 1995), il semblerait que les scientifiques et gestionnaires semblent actuellement prendre conscience du rôle important et complémentaire de la gestion du niveau d'eau sur la dynamique des communautés végétales lacustres (Séminaire Européen sur la Gestion et la Conservation des Ceintures de Végétation Lacustre, Le Bourget, 23-26 octobre 2002 - à paraître). Le bilan de nombreux programmes entrepris dans les lacs eutrophes visant à réduire considérablement les intrants d'azote et de phosphore ou bien les opérations de biomanipulation (limitation ou suppression des poissons zooplanctonophages) reste relativement mitigé quand au retour et au développement des communautés macrophytiques (e.g. Jeppesen *et al.* 1997, Scheffer 1998). Par ailleurs, certaines études ont récemment démontré l'intérêt de l'alternative d'une gestion plus naturelle du niveau d'eau dans le maintien des herbiers de macrophytes (Schmieder *et al.* 2002, Ostendorp 2002) ou bien dans le contrôle de leur production (Paillisson & Marion 2001a, 2002).

La question de la gestion et la conservation des ceintures végétales lacustres est d'autant plus importante qu'il est largement reconnu que ces herbiers ont un rôle clé dans le fonctionnement de l'ensemble de l'écosystème (e.g. Blindow *et al.* 1993, Scheffer *et al.* 1993, Moss *et al.* 1997, Jeppesen *et al.*, 1998, 1998, Scheffer 1998, van Donk 1998, Paillisson & Marion 2002).

Dans ce contexte global, le lac de Grand se distingue en deux points. Alors que l'essentiel des projets de conservation et de restauration des lacs eutrophes se concentre sur le maintien et le rétablissement de ceintures végétales, et tout particulièrement les herbiers de macrophytes subaquatiques ou de roselières (Moss *et al.* 1997, Scheffer 1998), certains systèmes peu profonds et riches en nutriments, dont le lac de Grand-Lieu, sont menacés d'atterrissement en raison d'une importante production macrophytique (e.g. Dutartre *et al.*

1989, Wallsten & Forsgren 1989, Marion et al. 1992, Testard 1995). Les études menées au lac de Grand-Lieu dans le cadre du récent programme Life ont mis en évidence que l'accumulation de vase est principalement d'origine macrophytique (Creach & Marion 1998) et que le taux d'accumulation de matières organiques sur le fond du lac serait de 2.7 à 7.6 mm (voire 1,2 cm) par an dans la zone des herbiers. Il s'agit de moyennes obtenues par mesure du ^{210}Pb sur des carottages cumulant environ 140 années de sédimentation, et l'analyse des couches récentes montre une accélération de l'envasement. Par ailleurs, l'intérêt biologique et patrimonial de ces herbiers de macrophytes flottants interdit, conformément au décret de classement de la Réserve naturelle, le recours à des moyens de limitation mécanique (faucardage, assec... Cooke *et al.* 1993, Asaeda *et al.* 2000). Les études menées dans le cadre du Plan de sauvetage du lac de 1992 par le Syndicat Hydraulique Sud Loire, piloté par la Direction Départementale de l'Agriculture et de la Forêt, ont stigmatisé le rôle des niveaux d'eau trop bas appliqués depuis 1965 selon des préoccupations essentiellement agricoles dans la prolifération des végétaux aquatiques. Ce Plan de sauvetage, voté à la quasi-unanimité du Comité consultatif de la Réserve naturelle en 1992 et 1993, a conduit en 1996 l'Etat à maintenir un niveau d'eau plus élevé au printemps et en été (+ 22 cm en mai et + 10 cm en juin et juillet) en testant pendant cinq ans ses effets, notamment sur la diminution de la productivité des macrophytes flottants du lac, avant de passer éventuellement à un relèvement de niveau plus élevé tel qu'il était préconisé dans le Plan de sauvetage (+ 40 cm en mai). La première phase de ce suivi a eu lieu dans le cadre du Programme européen Life proposé en partenariat par la SNPN et le CNRS (cf. numéro spécial Courrier de la Nature de 1999 et Marion 1999).

Une récente synthèse (Paillisson & Marion 2001a) a dressé le bilan de 5 années d'application de ce relèvement du niveau d'eau (1996-2000). Le présent rapport co-financé par la Diren des Pays de la Loire dans le cadre du suivi scientifique de la Réserve naturelle du Lac de Grand-Lieu et par l'Université de Rennes et le CNRS intègre les résultats du suivi de la productivité des macrophytes flottants du lac de Grand-Lieu effectué en 2001 à la série d'études menées depuis le début des années 80 par l'Université de Rennes. Nous présenterons donc le suivi mensuel de biomasse des macrophytes flottants, la productivité annuelle, l'influence du niveau d'eau sur la phénologie des différentes espèces et l'extrapolation à l'échelle du lac sur la base des surfaces couvertes par chacune des espèces végétales.

II - Description du site

Le lac de Grand-Lieu est un lac eutrophe, peu profond, turbide et caractérisé par de vastes herbiers de macrophytes flottants ne se limitant pas à la ceinture végétale restreinte observée généralement sur les lacs. La superficie du lac varie de 4000 ha en été à 6300 ha en hiver lorsque les prairies marécageuses attenantes, gagnées sur le lac au XVIIIème, siècle sont recouvertes d'eau (Figure 1).

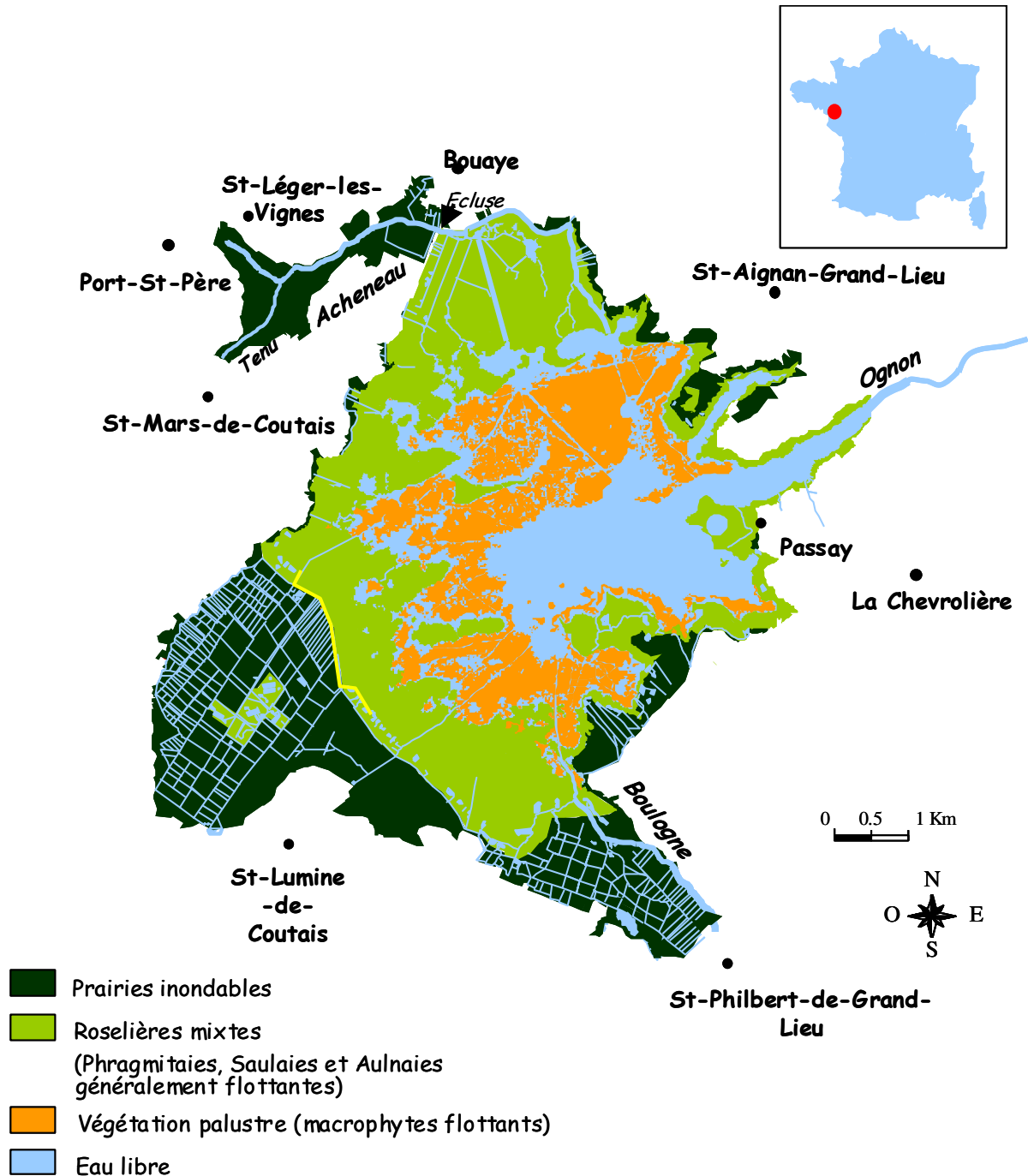


Figure 1 : Unités écologiques du lac de Grand-Lieu (1999)

La physionomie du lac est déterminée par une succession de quatre milieux principaux, du centre du lac vers la périphérie inondable, avec une zonation beaucoup plus large vers l'Ouest que vers l'Est, où les ceintures végétales sont compactées voire absentes (Marion 1999). Au delà des prairies inondables localisés essentiellement à l'Ouest, une roselière mixte composée de phragmites, aulnes et saules couvre 2000 ha. Cette roselière est progressivement exondée au cours de l'été. La moitié de la partie constamment en eau du lac est couverte d'avril à octobre par des herbiers de macrophytes flottants (Nénuphars blanc et jaune, Limnanthème et Mâcre). La nature du substrat dans cette partie du lac est vaseuse contrairement à la partie centrale sableuse s'étendant à l'Est et ne comportant que quelques îlots de macrophytes subaquatiques (Potamots) et émergents (Scirpe lacustre).

Les fluctuations du niveau d'eau du lac sont tributaires de la pluviosité sur l'ensemble du bassin versant. Les deux affluents alimentent le lac essentiellement entre novembre et mai où les pics de débits peuvent atteindre 40 à 130 m³s⁻¹). L'évacuation des eaux du lac vers la Loire s'effectue par l'Acheneau, qui est munie d'une écluse en sortie du lac et d'une écluse à son arrivée en Loire, gérées par le Syndicat Hydraulique Sud Loire. En hiver, les capacités d'évacuation sont très inférieures au flux d'amont du lac et le niveau de ce dernier peut monter jusqu'à 4 m Buzay (le point le plus profond du lac est à la cote 0m44 et la zone des herbiers flottants à environ 0m75, Marion & Marion 1976, Marion et al. 1992). En fin d'hiver et au début du printemps, la hauteur des écluses de sortie du lac est contrôlée de façon à atteindre progressivement le niveau d'eau défini par l'arrêté ministériel de 1996 (2m20 le 1^{er} mai, 1m95 le 1^{er} juin, 1m80 le 1^{er} juillet, 1m65 le 1^{er} août), mais ces côtes sont certaines années contrariées en début de printemps par la climatologie. Les apports en eau du bassin versant (670 km²) sont insignifiants de juin à septembre (0 à 1 m³s⁻¹) lorsque les portes de l'écluse sont fermées. Durant cette période, les précipitations ne contrebalancent pas l'évapotranspiration et le pompage agricole, et le niveau d'eau du lac baisse de l'ordre de 40 cm (Marion & Brient 1998).

Le lac s'est fortement eutrophisé depuis les années 60, principalement par synergie entre l'accroissement grandissant des nutriments d'origine agricole et des faibles niveaux d'eau, et fonctionne comme un véritable piège à nutriment (Tableau I). Le lac est turbide bien que les immenses herbiers de macrophytes flottants limitent la production phytoplanctonique (disque de Secchi de 40 cm durant la période de végétation, Tableau I), et les concentrations en nutriment atteignent des valeurs bien supérieures à l'intervalle des teneurs en N et P répertoriées dans les lacs peu profonds (moins de 3 m) où la prédominance des macrophytes

est observé (Moss *et al.* 1997). Ces valeurs sont malheureusement en forte augmentation depuis le bilan du Plan de sauvetage de 1992 (Marion & Brient 2002).

Tableau I : Morphométrie et statut trophique du lac

Paramètres		Valeurs
Débits ^a (m ³ s ⁻¹)	hiver	5-200
	été	0-1
Niveau d'eau ^b (m)	hiver	2.20
	été	0.75
Intrants ^c (tonnes)	N total	930-2877 (32-66%)
	P total	29-137 (18-56%)
Turbidité ^d (cm)		41 (16-122)

^a : calculés à partir des rivières alimentant le lac (1946 to 1990)

^b : dans la zone des macrophytes (valeurs moyennes)

^c : durant la période hivernale (1993-00). Les taux de rétention apparaissent entre parenthèses (Marion & Brient 1998, 2000, 2002)

^d : mesurée dans la zone des herbiers de macrophytes (disque de Secchi) durant la période de végétation avec l'intervalle des valeurs

III - Régime hydraulique

Le suivi de la productivité des herbiers de macrophytes flottants du lac de Grand-Lieu dispose de 10 années de référence correspondant à des conditions hydrauliques de 3 ordres :

- 1982, 1990 et 1995 caractérisées par des niveaux d'eau faibles et représentant la réglementation appliquée depuis 1965,
- 1981 décrivant une situation exceptionnelle de crue survenue tardivement au cours du printemps (montée très rapide du niveau d'eau)
- 1996 à 2001 caractérisées par l'application du relèvement du niveau d'eau par arrêté ministériel de 1996, dénommé scénario 1ter).

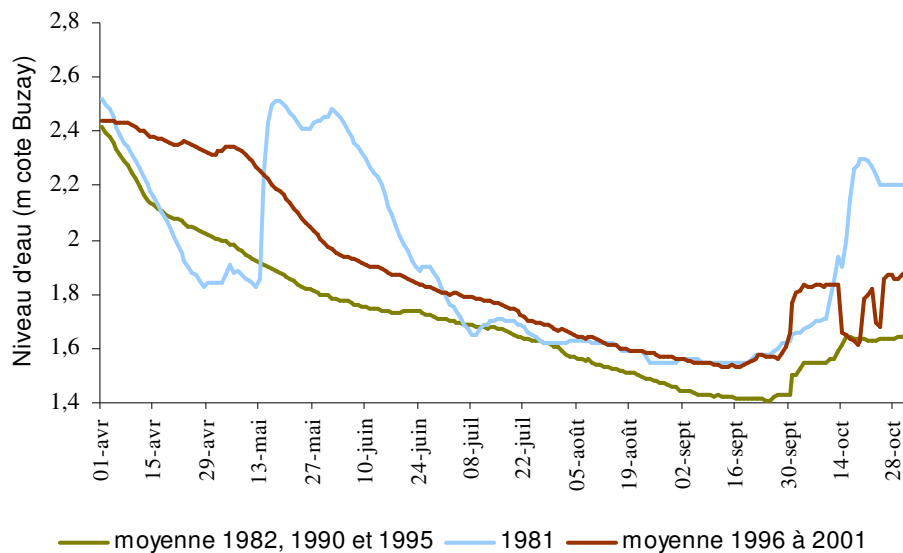


Figure 2 : Les 3 profils de niveau d'eau observés durant les dix années de suivi de la période de développement des macrophytes flottants

Cependant, l'application du scénario 1ter depuis 1996 (+ 22 cm en mai et + 10 cm en juin et juillet par rapport à la moyenne 1966-95) n'a pas été rigoureusement respectée comme l'illustre la Figure 3. En effet, sur la période 1996-2001, le scénario 1ter n'a été appliqué qu'en juin et juillet (+ 11 et 12 cm respectivement) par rapport à la période 1966-95 alors que le niveau d'eau a été supérieur à ce qui avait été défini en mai (+ 33 cm). Les écarts sont sensiblement les mêmes lors des 3 saisons de suivi sur les macrophytes (1982, 1990 et 1995) avec néanmoins une différence accentuée en juin (+ 18,0 cm).

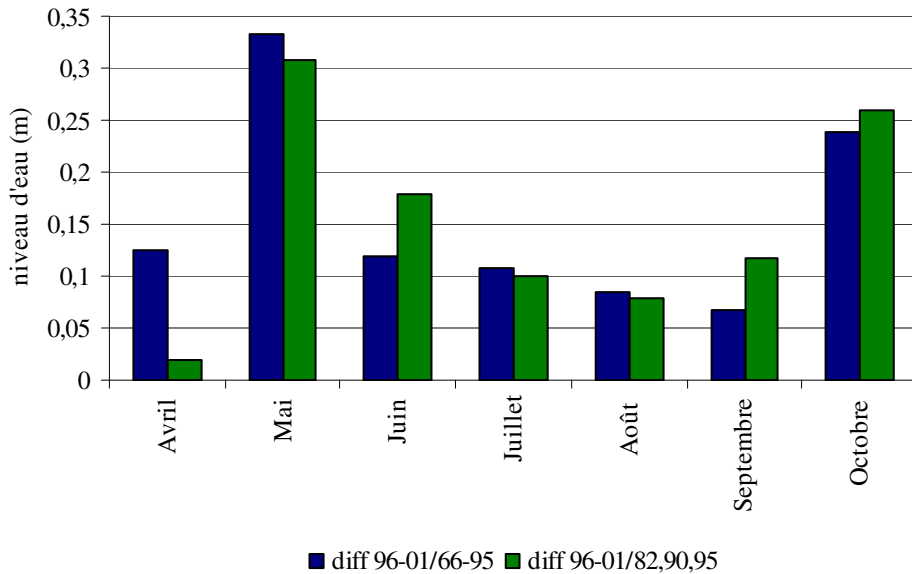


Figure 3 : Ecarts d'amplitude du niveau d'eau entre les périodes avant (1966-95 et les saisons de suivi des macrophytes -1982, 1990 et 1995-) et pendant (1996-2001) le relèvement du niveau d'eau printanier
(calcul basé sur les niveaux du 1^{er} jour de chaque mois)

Ce non respect partiel de l'application du scénario 1ter est en partie dû à des conditions de pluviosité variables selon les années et aux manœuvres des écluses qui n'ont pas toujours anticipé les crues lorsque c'était possible (Figure 4). Un niveau inférieur au scénario 1ter a été appliqué en début de saison 1996 avec l'évacuation de 2 millions de m³ d'eau en une nuit. A l'inverse, des crues printanières n'ont pu être suffisamment contrôlées en 1998, puis dans une moindre mesure en 1999 et en 2001.

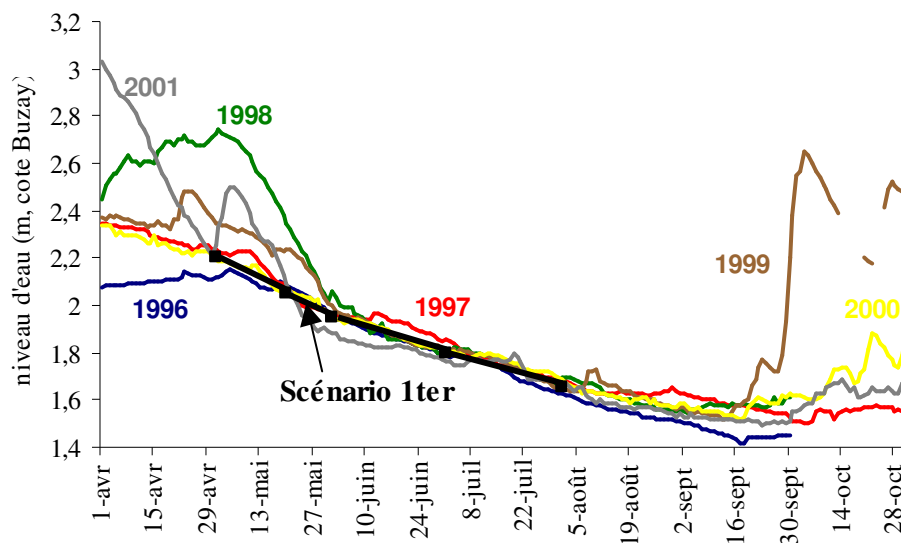


Figure 4 : Profils de niveau d'eau de 1996 à 2001 durant la période de végétation des macrophytes flottants

En 2001, les cotes du 1^{er} mai (2.20 m) et du 20 mai (2.05 m) ont été appliquées mais avec de fortes variations entre ces deux dates, et par la suite le niveau a été légèrement inférieur à la réglementation en vigueur. Finalement, lors de la période 1996-2001, seules les années 1997 et 2000 correspondent aux cotes définies par l'arrêté préfectoral de 1996.

IV - Méthodologie

Le protocole d'échantillonnage repose sur le suivi mensuel de la croissance des principaux macrophytes flottants de la zone constamment en eau du lac (Nénuphars blanc et jaune, Limnanthème et Mâcre), durant l'ensemble de la période de végétation (avril à octobre). Toutefois certaines modifications méthodologiques ont été réalisées sur l'ensemble des saisons afin d'accroître la prise en compte d'une plus grande variabilité de la croissance des espèces sur l'ensemble du lac en augmentant le nombre de stations (échantillonnage de 4 m² de 1981 à 1990, à 5-10 stations de 1 m² selon les espèces de 1995 à 2001). L'étape de mise à l'étuve effectuée lors des premières années a été éliminée, lors des 4 dernières saisons, en utilisant les équations suivantes :

Relations entre le poids sec (PS) et le poids frais (PF) pour chacune des espèces :

$$\textit{Nénuphar blanc} : \text{PS} = 0.096 \text{ PF} + 2.697, (R^2 = 0.975, n = 91)$$

$$\textit{Nénuphar jaune} : \text{PS} = 0.098 \text{ PF} + 6.883, (R^2 = 0.764, n = 14)$$

$$\textit{Limnanthème} : \text{PS} = 0.079 \text{ PF} + 7.554, (R^2 = 0.900, n = 46)$$

$$\textit{Mâcre} : \text{PS} = 0.104 \text{ PF} + 41.974, (R^2 = 0.907, n = 42)$$

La relation entre les variations de biomasse des différentes espèces de macrophytes flottants et le niveau d'eau a été quantifiée (régression linéaire simple) plus spécifiquement sur la période printanière soumise aux variations annuelles décrites auparavant. Les analyses statistiques concernent donc la période mai/juillet sur la série des 10 années d'étude.

La conversion des biomasses mensuelles en productivités annuelles (exprimées en grammes de matière sèche par mètre carré, g MS.m⁻²) tient compte du renouvellement spécifique de matière, et est obtenue à partir de paramètres quantifiés sur le lac ou bien à l'aide de données puisées dans la littérature (Tableau II).

Tableau II : Paramètres retenus pour le calcul de la productivité annuelle

Espèces	Durée de vie des feuilles et pétioles (jours)	Taux de renouvellement annuel	Productivité (g MS/m ²)
Nénuphar blanc	22 à 26 ^a	8.81	8.81 B _{moy}
Nénuphar jaune	32.80 ^b	6.52	6.52 B _{moy}
Limnanthème	25.57 et 30.68 ^c	7.04 et 5.86 ^e	6.91 B _{moy}
Mâcre	30 ^d	43, 51 et 27 % des biomasses de juin, juillet et août ^d	B _{max} + turn over des feuilles

B_{moy} : Biomasse moyenne annuelle, B_{max} : Biomasse maximale de la saison

^a : estimée au lac de Grand-Lieu (Marion *et al.* 1998),

^b : selon Twilley *et al.* (1985), Wallace & O'Hop (1985) et Kok *et al.* (1990)

^c : respectivement pour les feuilles et les pétioles, selon Brock *et al.* (1983) et Tsuchiya *et al.* (1990)

^d : selon Kunii (1988)

^e : respectivement pour les feuilles et les pétioles.

Enfin, la conversion de la production macrophytique à l'échelle du lac a été réalisée en effectuant le produit de la productivité annuelle par la surface couverte par chacune des espèces. N'ayant pu obtenir les surfaces en 2001, l'extrapolation des productions pour cette année a été calculée sur la base des valeurs de l'année 2000, en posant l'hypothèse d'une relative stabilité sur cette période.

V - Résultats

La présentation des résultats s'articule sur la description de la phénologie des biomasses par espèce, en resituant la situation de 2001 par rapport aux 9 années antérieures, puis la conversion en productivité annuelle. La relation avec le niveau d'eau sera également détaillée pour chacune des espèces. Finalement l'extrapolation de la production macrophytique des herbiers de macrophytes flottants sera reportée sur la base de la dynamique des surfaces couvertes.

V - 1. Biomasse et productivité

V - 1. a. Nénuphar blanc

Les profils de biomasse du Nénuphar blanc peuvent être classés en deux groupes correspondant à la typologie des niveaux d'eau. Une croissance bimodale est observée lors des années à niveau d'eau printanier bas (situations de 1982, 1990 et 1995), caractérisée par un premier pic de croissance en juin (399 ± 84 g MS. m^{-2} , 320/466 g MS. m^{-2} -mini/maxi-, Figure 5) supérieur au second noté en septembre (309 ± 66 g MS. m^{-2} , 253/369 g MS. m^{-2} -mini/maxi-). La saison 1981 a été associée à ce patron de développement des feuilles et pétioles de Nénuphar blanc, car même si le niveau d'eau a été élevé lors de cette saison, la crue observée est survenue tardivement alors que l'herbier de Nénuphar blanc était installé. Toutefois, d'une part, le pic printanier est de moindre importance par rapport au second noté en août, et d'autre part, les biomasses mensuelles sont largement inférieures à celles des autres années (cf. *infra*).

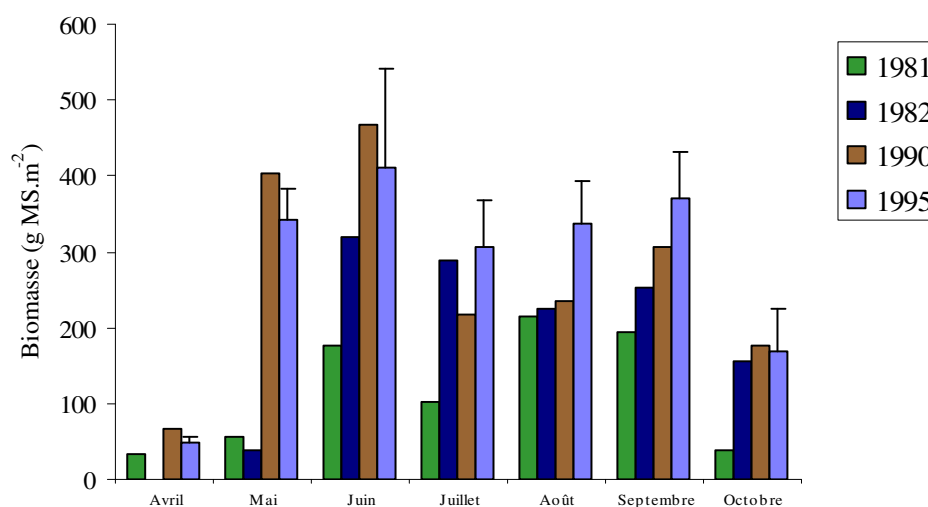


Figure 5 : Profils de la croissance du Nénuphar blanc lors des années à faible niveau d'eau (à l'exception de l'accident hydraulique de 1981)

Le patron est différent depuis 1996, puisqu'un seul pic de biomasse est noté (Figure 6). Il s'échelonne de juin à août selon les années et est inférieur aux deux pics annuels obtenus lors des années à faible niveau d'eau (260 ± 39 g MS. m⁻², 189/331 g MS. m⁻² -mini/maxi). Notons que 1996 figure parmi ces années à niveau élevé même si la hausse était encore faible cette année-là, ce qui explique en partie les biomasses élevées au printemps.

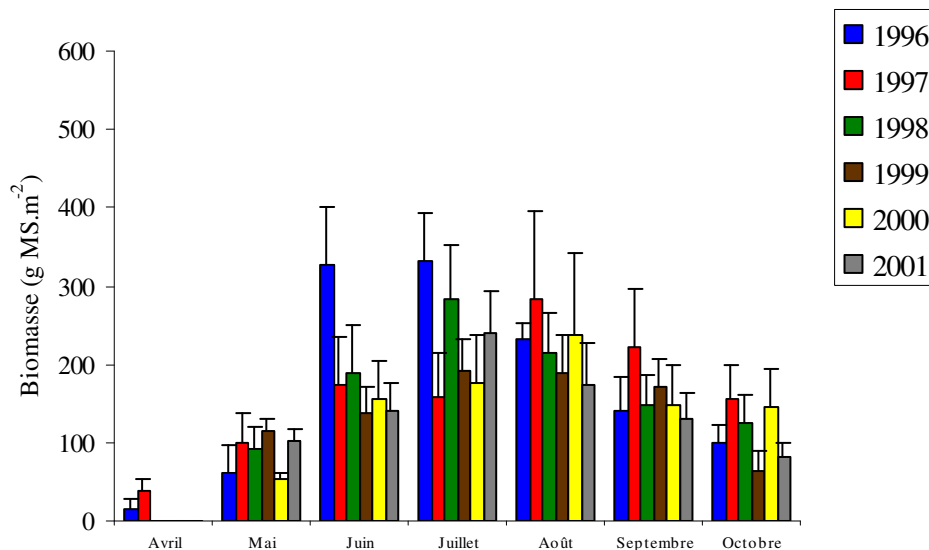


Figure 6 : Profils de la croissance du Nénuphar blanc depuis 1996

Compte tenu de ce changement de patron de croissance du Nénuphar blanc, avec notamment la disparition du pic printanier de biomasse, les biomasses moyennes annuelles sont réduites depuis l'application du scénario 1ter (Figure 7) comparativement à la situation antérieure (année de référence : 1995). L'ANOVA (analyse de variance) testant le facteur 'année' sur la biomasse annuelle fait apparaître un effet significatif de ce facteur ($F_{9,443} = 12.98$, $P < 0.001$). La procédure de comparaison par couple d'années (Tukey HSD) montre une diminution significative de la biomasse moyenne annuelle depuis 1995 ($P < 0.001$). La biomasse moyenne annuelle a chuté de 283 ± 35 g MS. m⁻² à 122-173 g MS. m⁻² lors de la période 1996-2001. La biomasse de 1995 est également significativement plus élevée ($P < 0.001$) que celle obtenue en 1981 (117 ± 62 g MS. m⁻²), alors qu'aucune différence n'est observée avec les saisons 1982 et 1990.

La saison 2001 est ainsi assez similaire aux années précédentes depuis 1995 et un seuil semble apparaître depuis 1999, après une phase de décroissance de la biomasse de la plante depuis 1995.

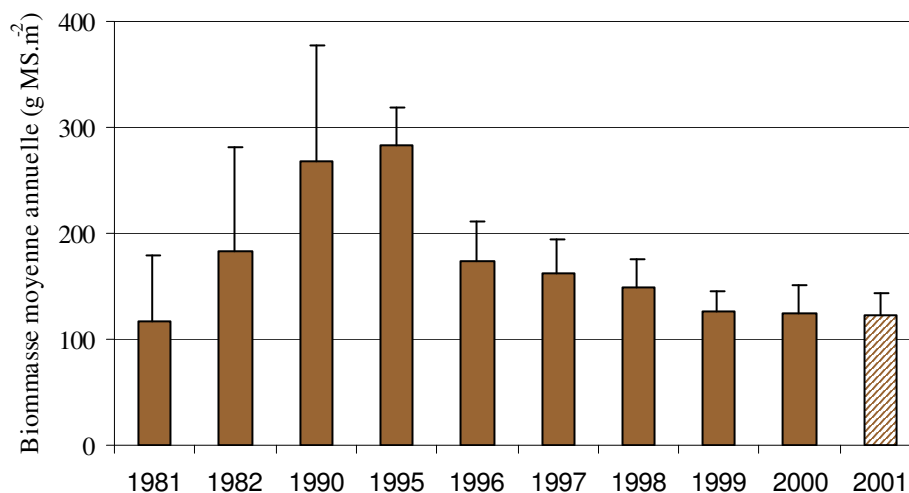


Figure 7 : Biomasses moyennes annuelles du Nénuphar blanc

Le renouvellement des feuilles et pétioles du Nénuphar blanc étant considéré comme caractéristique de la plante et ainsi constant au cours des années, les productivités (Tableau III) ont donc été les plus fortes durant les années à faible niveau d'eau (2.50 kg MS.m⁻².an en 1990-95) et ont chuté à environ 1.50 kg MS.m⁻².an en 1996 et 1997, puis à 1.35 kg MS.m⁻².an en 1998 et enfin à 1.10-1.15 kg MS.m⁻².an sur la période 1999-2001. Les dernières valeurs sont équivalentes à celle estimée en 1981 (1.05 kg MS.m⁻².an). La productivité du Nénuphar blanc a ainsi été réduite de 56 % entre 1995 et 2001, avec une valeur moyenne de 49 % depuis l'application du scénario 1ter (1996-2001).

Tableau III : Productivités du Nénuphar blanc

Années	1981	1982	1990	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001
Productivité (kg MS.m ⁻² .an)	1.05	1.65	2.45	2.50	1.50	1.45	1.35	1.10	1.15	1.10

La relation entre la croissance du Nénuphar blanc et la gestion du niveau d'eau, évoquée dans les précédents résultats, est confirmée par l'analyse de régression linéaire effectuée sur les valeurs correspondant à la période printanière (Figure 8).

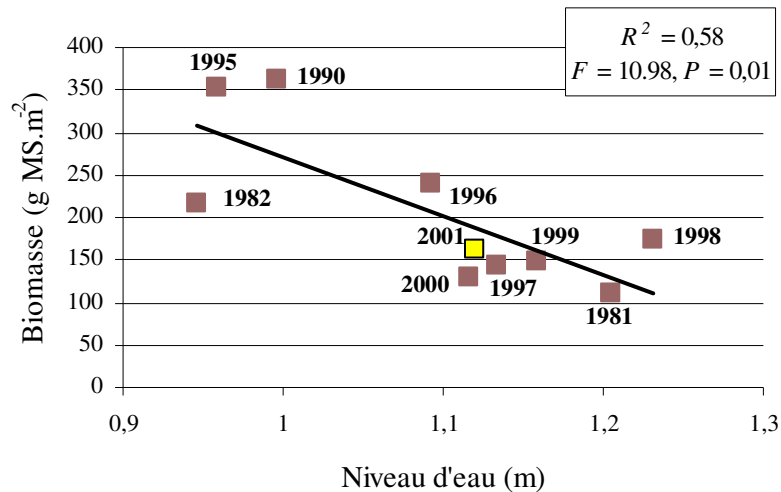


Figure 8 : Relation entre niveau d'eau et biomasse de Nénuphar blanc au printemps (mai-juillet)

Une relation négative est observée : les plus fortes biomasses sont obtenues lors des printemps à niveau d'eau faible, en adéquation au changement de patron de croissance de la plante détaillé auparavant. Par ailleurs, il ne semble pas que les fortes variations de niveau d'eau observées en 2001 avant d'atteindre les cotes définies dans le cadre du scénario 1ter aient eu un effet sur la croissance de la plante. Toutefois, l'application des cotes définies dans le cadre du scénario 1ter présuppose une gestion anticipée des niveaux d'eau afin d'assurer une évacuation progressive des excédents de volume d'eau, ce qui n'a pas été le cas en 2001 entre le 1^{er} mai et le 20 mai. De plus, un déficit de niveau d'eau par rapport aux cotes références du scénario 1ter a été observé jusqu'en juillet cette même année.

V - 1. b. Nénuphar jaune

Le suivi de la croissance du Nénuphar jaune est récent (depuis 1997) et coïncide avec l'expansion rapide et importante de l'espèce survenue dans les années 90. L'échantillonnage de ce macrophyte flottant est donc postérieur à l'application du scénario 1ter, ainsi l'évaluation de l'impact du niveau d'eau sur le Nénuphar jaune ne peut être réalisée.

Toutefois, compte tenu de fortes similitudes dans les traits d'histoire de vie de cette espèce avec le Nénuphar blanc et une phénologie légèrement plus précoce (cf. *infra*), la comparaison des fluctuations annuelles de biomasse du Nénuphar jaune en fonction de la variabilité des conditions hydrauliques depuis 1997 (cf. notamment les crues de 1998 et 1999) permet d'apprécier partiellement l'influence du niveau d'eau appliqué au printemps.

Le suivi sur les 5 années (1997-2001) montre un pic de biomasse dès les mois de juin-juillet (Figure 9). La biomasse semble la plus élevée en 1997, avec une phénologie légèrement plus précoce que les autres années ainsi que des valeurs maximales (253 ± 82 g MS. m⁻²) supérieures à celles obtenues lors des années suivantes (143 ± 23 à 156 ± 78 g MS. m⁻²).

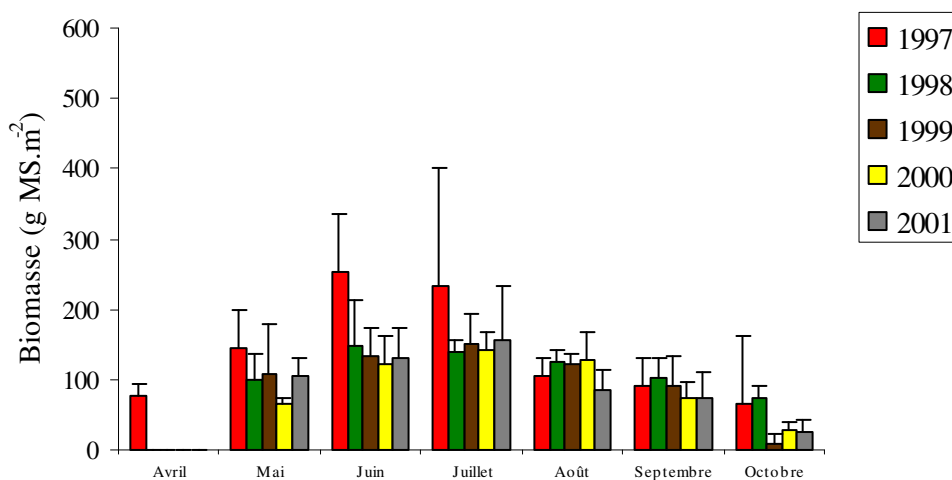


Figure 9 : Profils de la croissance du Nénuphar jaune depuis 1997

Ainsi la biomasse moyenne annuelle atteint 138.4 ± 44.6 g MS. m⁻² en 1997 alors qu'elle est inférieure à 100 g MS. m⁻² sur la période 1998-2001 (Figure 10). Un effet année est mis en évidence avec l'analyse de variance (ANOVA, $F_{4,139} = 2.39$, $P = 0.05$). Toutefois la forte variabilité observée entre les stations échantillonnées en 1997 (fort intervalle de confiance de la moyenne -défini au seuil de 95%-) se traduit par une absence de différence significative entre la saison 1997 et les années 1998 et 1999 ($P > 0.05$). La biomasse moyenne annuelle en 1997 reflète ainsi davantage une différence de développement des feuilles et pétioles intra-saison en liaison à la localisation des stations plutôt qu'une différence inter-saison, comme le démontre l'ANOVA. En effet, les saisons 1998 et 1999 ne sont pas également statistiquement différentes des années 2000 et 2001, ces dernières se caractérisant par une biomasse annuelle significativement plus faible que la valeur obtenue en 1997.

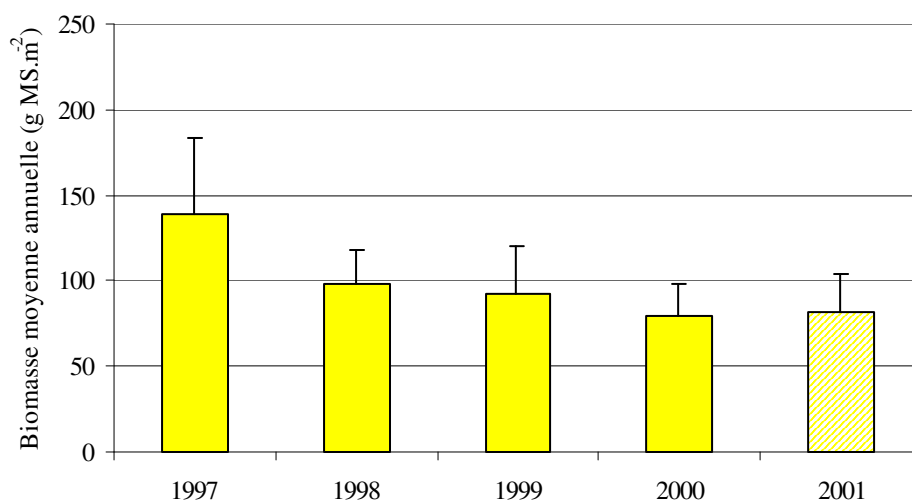


Figure 10 : Biomasses moyennes annuelles du Nénuphar jaune

Le profil des biomasses moyennes annuelles du Nénuphar jaune suit celui obtenu pour le Nénuphar blanc, à savoir une décroissance continue, suivie d'une stabilisation à un seuil de l'ordre de 80 g MS.m^{-2} , ce qui présuppose une réponse voisine à celle du Nénuphar blanc quant à la gestion du niveau d'eau de printemps. Néanmoins, aucune relation entre le niveau d'eau et la biomasse du Nénuphar jaune ne peut être testée, en raison du suivi de la biomasse pratiqué seulement depuis le relèvement du niveau d'eau.

La conversion des biomasses en productivité suit le même patron que les biomasses moyennes annuelles : une décroissance avec les niveaux d'eau élevés et une stabilisation depuis 2000 qu'il conviendra de vérifier au cours des prochaines années selon les conditions de niveau d'eau (Tableau IV).

Tableau IV : Productivités du Nénuphar jaune

Années	1997	1998	1999	2000	2001
Productivité (kg MS.m ⁻² .an)	0.90	0.64	0.57	0.52	0.54

V - 1. c. Limnanthème

Deux profils de biomasse du Limnanthème peuvent se distinguer, non pas en terme de changement de modalité (1-2 pics) comme cela a été constaté pour le Nénuphar blanc, mais en terme de précocité de phénologie. Lors des saisons 1982, 1990 et 1995, le pic de biomasse est observé en juin/juillet, les maximum s'échelonnant de 151 à 280 g MS.m⁻² (Figure 11).

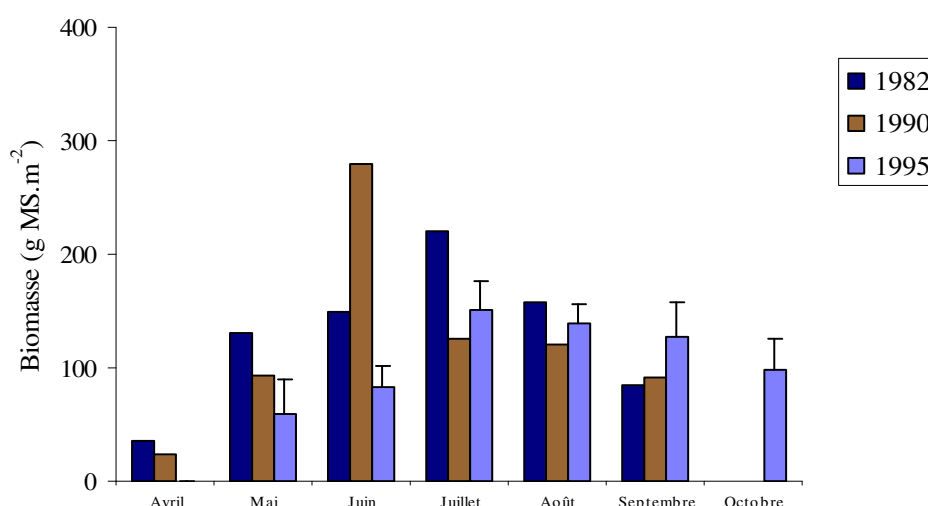
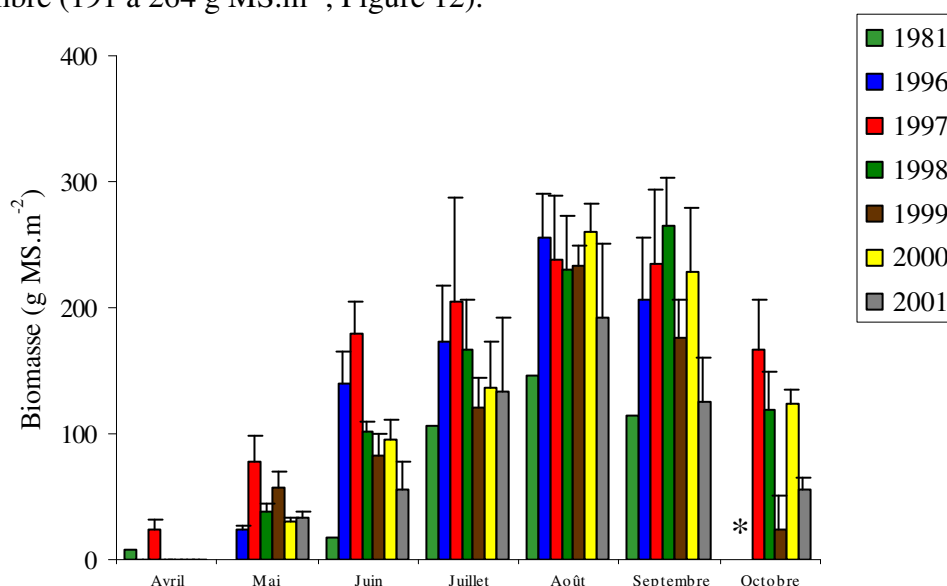


Figure 11 : Profils de la croissance du Limnanthème lors des années à faible niveau d'eau

A l'inverse, lors des saisons soit à niveau d'eau exceptionnellement élevé (1981), soit depuis l'application du relèvement du niveau d'eau (1996-2001), la phénologie de développement du Limnanthème est retardée : les pics de biomasse sont notés en août/septembre (191 à 264 g MS.m⁻², Figure 12).

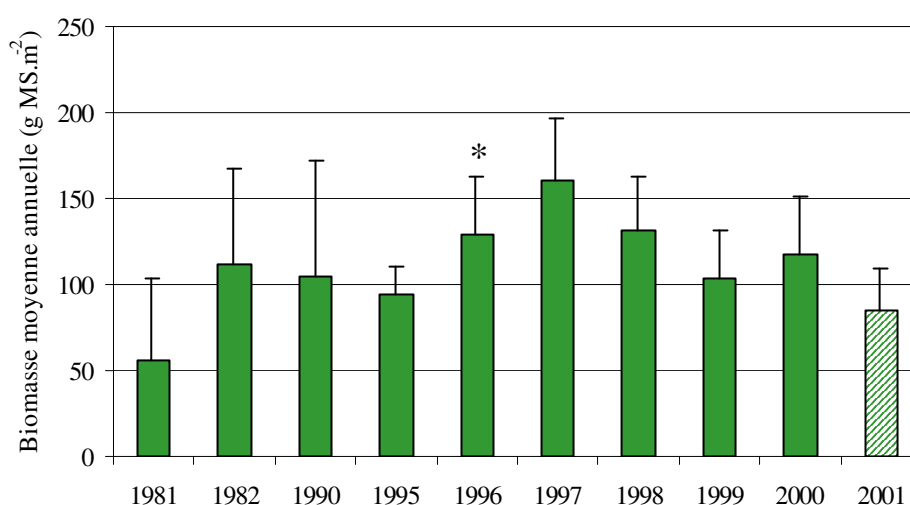


* : Aucune mesure en octobre 1996

Figure 12 : Profils de la croissance du Limnanthème lors des années à niveau d'eau élevé

Contrairement aux nénuphars, les biomasses maximales les plus élevées ont été notées en 1990 ($280.4 \pm 25.4 \text{ g MS.m}^{-2}$), puis en 1998 et 2000 (264.3 ± 38.9 et $260.6 \pm 22.5 \text{ g MS.m}^{-2}$ respectivement) c'est-à-dire indépendamment des niveaux d'eau du printemps.

Les biomasses moyennes annuelles varient ainsi au cours des années d'un maximum de 56.1 ± 46.8 en 1981 à $160.9 \pm 36.1 \text{ g MS.m}^{-2}$ en 1997 (Figure 13). L'analyse de variance fait apparaître un effet année ($F_{8,206} = 2.57, P = 0.01$) : l'année 1997 se caractérise par une biomasse moyenne de Limnanthème significativement plus élevée que celle observée en 1995 et 2001. Aucune différence n'est obtenue avec la saison 1981 en raison d'un intervalle de confiance relativement élevé. Ainsi, en 2001 la biomasse de Limnanthème est-elle une des plus faibles observées au cours des 10 années suivies.



* : la biomasse en 1996 est surestimée en raison de l'absence de données en octobre où le développement des feuilles et pétioles est habituellement fortement réduit. Cette année n'a pas été intégrée à l'analyse de variance

Figure 13 : Biomasses moyennes annuelles du Limnanthème

Cette absence d'incidence du relèvement du niveau d'eau sur les biomasses annuelles du Limnanthème est vérifiée par les productivités (Tableau V). La productivité en 2001 est réduite de près de 50% par rapport à 1997 et les valeurs oscillent (hormis en 1981) entre 0.60 et 0.80 kg MS.m⁻².an.

Tableau V : Productivités du Limnanthème

Années	1981	1982	1990	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001
Productivité (kg MS.m ⁻² .an)	0.36	0.72	0.68	0.60	0.77	1.03	0.84	0.64	0.80	0.55

La relation entre le niveau d'eau et les biomasses de printemps (mai-juillet) ne s'avère pas significative malgré une tendance traduisant le retard de phénologie et une biomasse printanière tendant à être plus faible lors d'année à fort niveau d'eau (Figure 14).

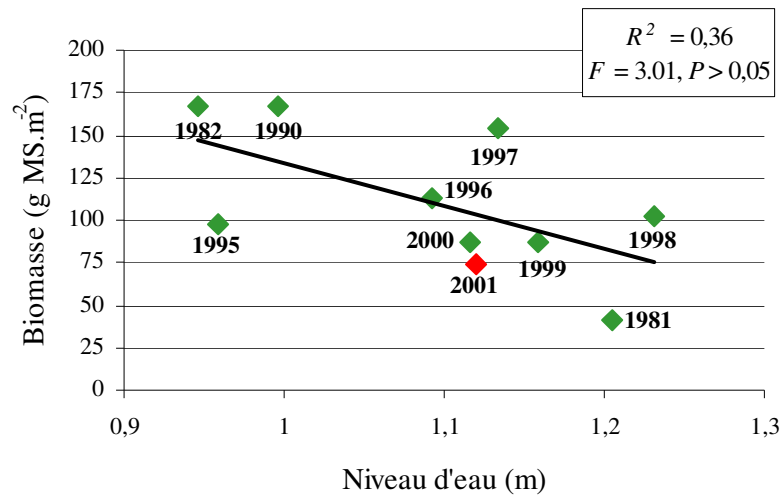


Figure 14 : Relation entre niveau d'eau et biomasse de Limnanthème au printemps (mai-juillet)

Ainsi l'application du relèvement du niveau d'eau se traduit par un retard de phénologie (1 à 2 mois) sans toutefois influencer sur les biomasses et productivités annuelles qui semblent fluctuer indépendamment des niveaux d'eau printaniers.

V - 1. d. Mâcre

Les profils de biomasse de la Mâcre s'apparentent sensiblement à ceux du Limnanthème, à savoir des saisons avec une biomasse printanière précoce (relativement élevée et/ou avec une biomasse maximale dès juillet) lors de saisons caractérisées par un niveau printanier faible (1982, 1990 et 1995, Figure 15).

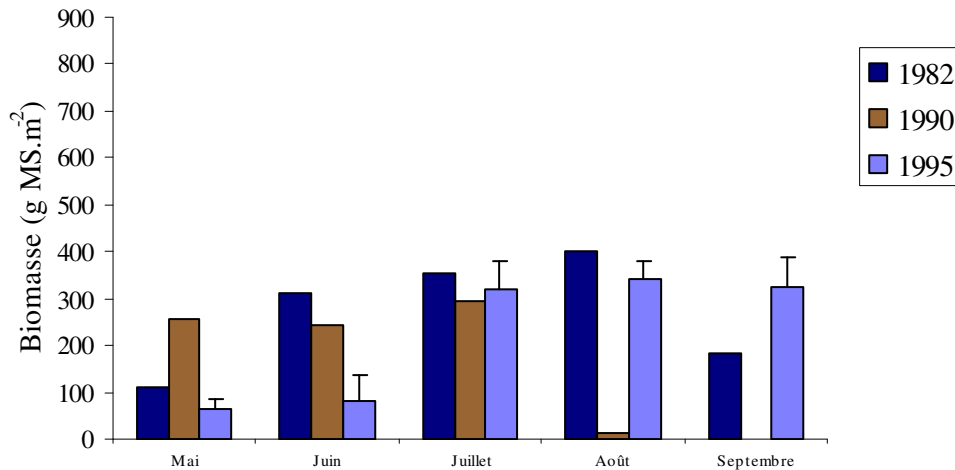
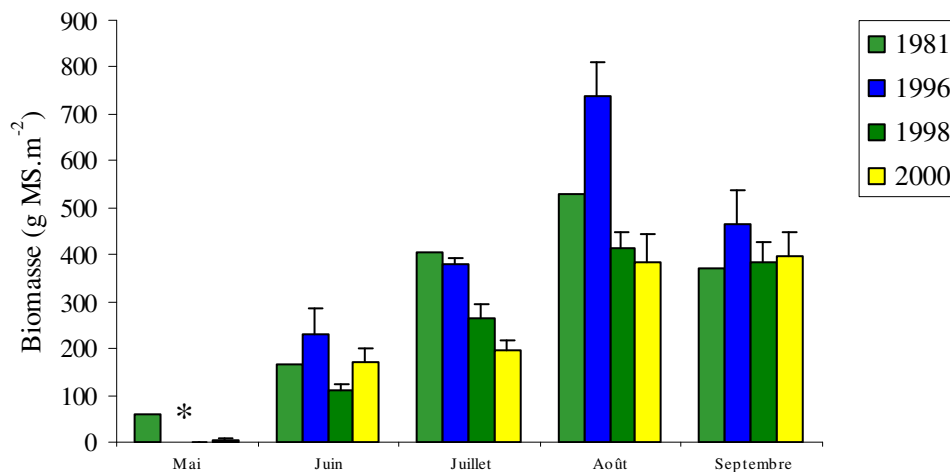


Figure 15 : Profils de la croissance de la Mâcre lors des années à faible niveau d'eau

A l'inverse, un retard de l'ordre d'un mois est observé (biomasse insignifiante en mai et pic de biomasse en août) lors de saisons présentant un niveau d'eau élevé (1981, 1996, 1998 et 2000, Figure 16).



* : la biomasse n'a pas été mesurée en mai en 1996

Figure 16: Profils de la croissance de la Mâcre lors des années à niveau d'eau élevé

Toutefois, 3 saisons caractérisées par un début de phénologie tardif (1997, 1999 et 2001 : années d'application du scénario 1ter), se distinguent par une disparition précoce de la Mâcre durant la saison : régression dès le mois d'août, avec disparition complète des herbiers en septembre (Figure 17). L'impact de la population de Foulques a été évoquée en 1997 (Paillisson & Marion 2001b) et démontre l'intervention possible d'autres facteurs, non nécessairement d'ordre abiotique, dans la phénologie des macrophytes flottants. Outre la disparition prématurée de la plante, ce phénomène s'est accompagné d'une production de graines quasi nulle, voire totalement absente comme cela a été noté en 1997. La fructification est cruciale pour cette espèce annuelle contrairement aux autres macrophytes flottants étudiés et peut avoir des conséquences sur le devenir de l'espèce tel qu'en témoigne l'évolution actuelle des herbiers (cf. *infra*).

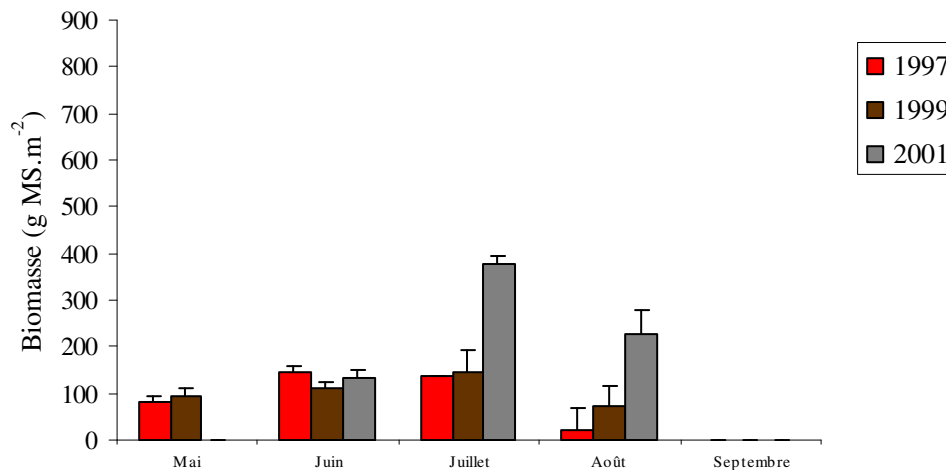
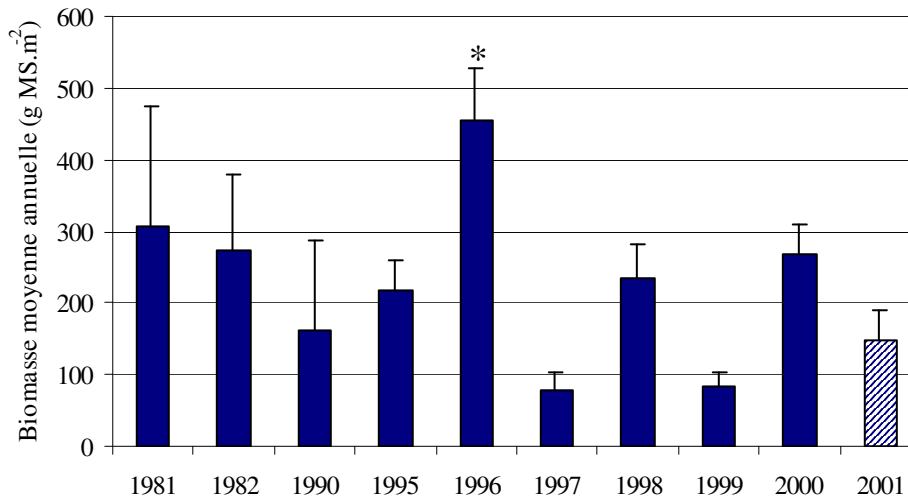


Figure 17: Profils de la croissance de la Mâcre lors des années 1997, 1999 et 2001

Par analogie au Limnanthème, le changement de niveau d'eau n'intervient pas sur le développement de la Mâcre en été. En effet l'analyse de variance sur les biomasses annuelles montre un effet année ($F_{8,266} = 6.57$, $P < 0.001$) attribuable à une biomasse annuelle de 1999 (84.7 ± 18.5 g MS.m⁻² : année de disparition prématurée de la plante) significativement inférieure à celle observée en 1981 et 1995 (respectivement 306.6 ± 166.6 et 216.7 ± 43.0 g MS.m⁻², Figure 18). La biomasse moyenne de 2001 est donc non statistiquement différente des autres saisons malgré la disparition dès septembre des herbiers de Mâcre et cela probablement en raison d'un pic de biomasse élevé (377.5 ± 14.6 g MS.m⁻²).



* : la biomasse en 1996 est surestimée en raison de l'absence de données en mai où le développement des feuilles et pétioles est habituellement faible. Cette année n'a pas été intégrée à l'analyse de variance

Figure 18 : Biomasses moyennes annuelles de la Mâcre

Les productivités de la Mâcre s'échelonnent ainsi de 0.30 kg MS.m⁻².an en 1999 à 1.23 kg MS.m⁻².an en 1996, indépendamment des régimes hydrauliques observés (Tableau VI). La productivité obtenue en 2001 est intermédiaire.

Tableau VI : Productivités de la Mâcre

Années	1981	1982	1990	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001
Productivité (kg MS.m ⁻² .an)	0.95	0.85	0.55	0.61	1.23	0.61	0.71	0.30	0.68	0.69

L'étude de la relation entre le niveau d'eau et la biomasse de printemps confirme l'absence de relation significative, même si, comme pour le Limnanthème, une tendance se dégage compte tenu du retard de développement de la plante lors des années à niveau d'eau élevé (saison 1981 et saisons d'application du scénario 1ter, Figure 19).

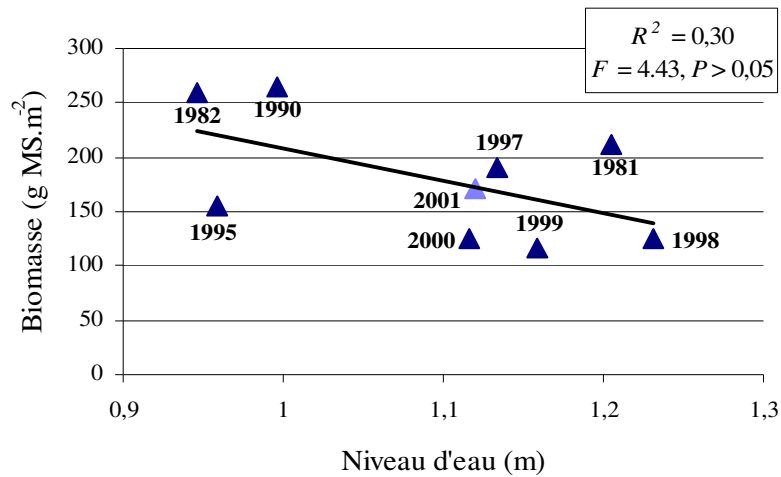


Figure 19 : Relation entre niveau d'eau et biomasse de la Mâcre au printemps (mai-juillet)

Ainsi le relèvement du niveau d'eau n'entraîne pas de répercussion sur le développement de la Mâcre (biomasse annuelle), mais simplement un léger retard au printemps.

Le bilan des productivités des différents macrophytes flottants du lac (Figure 20) fait apparaître, d'une part, une prépondérance du Nénuphar blanc comparativement aux autres espèces, mais, d'autre part, une large diminution de cette contribution depuis 1995. Cette évolution est attribuable au changement important de phénologie printanière de cette espèce en liaison au relèvement du niveau d'eau. Toutefois, la productivité des 4 espèces a été réduite de 28.5% de 1997 à 2001.

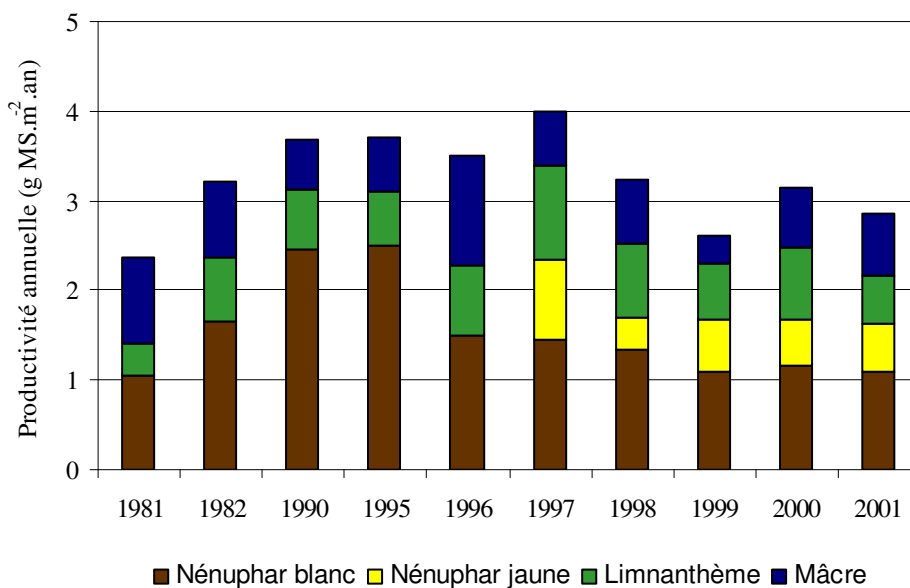


Figure 20 : Productivités des macrophytes flottants sur la période 1981-2001

V - 2. Surfaces et productions à l'échelle du lac

Dans le cadre d'une récente synthèse (Paillisson & Marion 2001a), la dynamique de la couverture des herbiers de macrophytes flottants a été décrite par une série de missions aériennes depuis 1982. Pour mémoire, le Tableau VII présente les surfaces couvertes par chacune des espèces. Il ressort de l'analyse des surfaces, une prédominance accrue des nénuphars. Alors qu'ils ne couvraient qu'un peu plus d'un tiers (38 %) de la zone d'herbiers flottants au début des années 80, ils sont maintenant omniprésents et représentent 89 % de l'herbier total, principalement en raison de la baisse des autres macrophytes, notamment les Mâcres (-86%) ainsi que le Limnanthème et deux macrophytes émergents (le Scirpe lacustre et le Typha). Le Nénuphar jaune représente maintenant 22-25% de la surface totale des herbiers (en 2000) alors qu'il était quasi absent au début des années 90. Cependant, la surface couverte par la communauté de macrophytes flottants tend à diminuer et s'applique à toutes les espèces.

Tableau VII : Superficie des différents macrophytes (exprimée en hectares)

Espèces	1982	1990	1995	1996	1997	1998	1999	2000
Nénuphar blanc	361	361	472	523.5	554	576	559	514.5
Nénuphar jaune	-	-	157.5	174.5	185	192	186	171.5
Limnanthème	103	103	-	17.5	29.5	67.5	30	15
Mâcre	490	397	-	184.5	-	142.5	115	69
Total	954	861		900		978	890	770

N'ayant pu obtenir les surfaces en 2001, la situation des herbiers de macrophytes flottants de 2000 est reportée sur la figure 21. L'extrapolation des productions en 2001 a donc été calculée sur la base des valeurs de l'année 2000, en posant l'hypothèse d'une stabilité sur cette période.

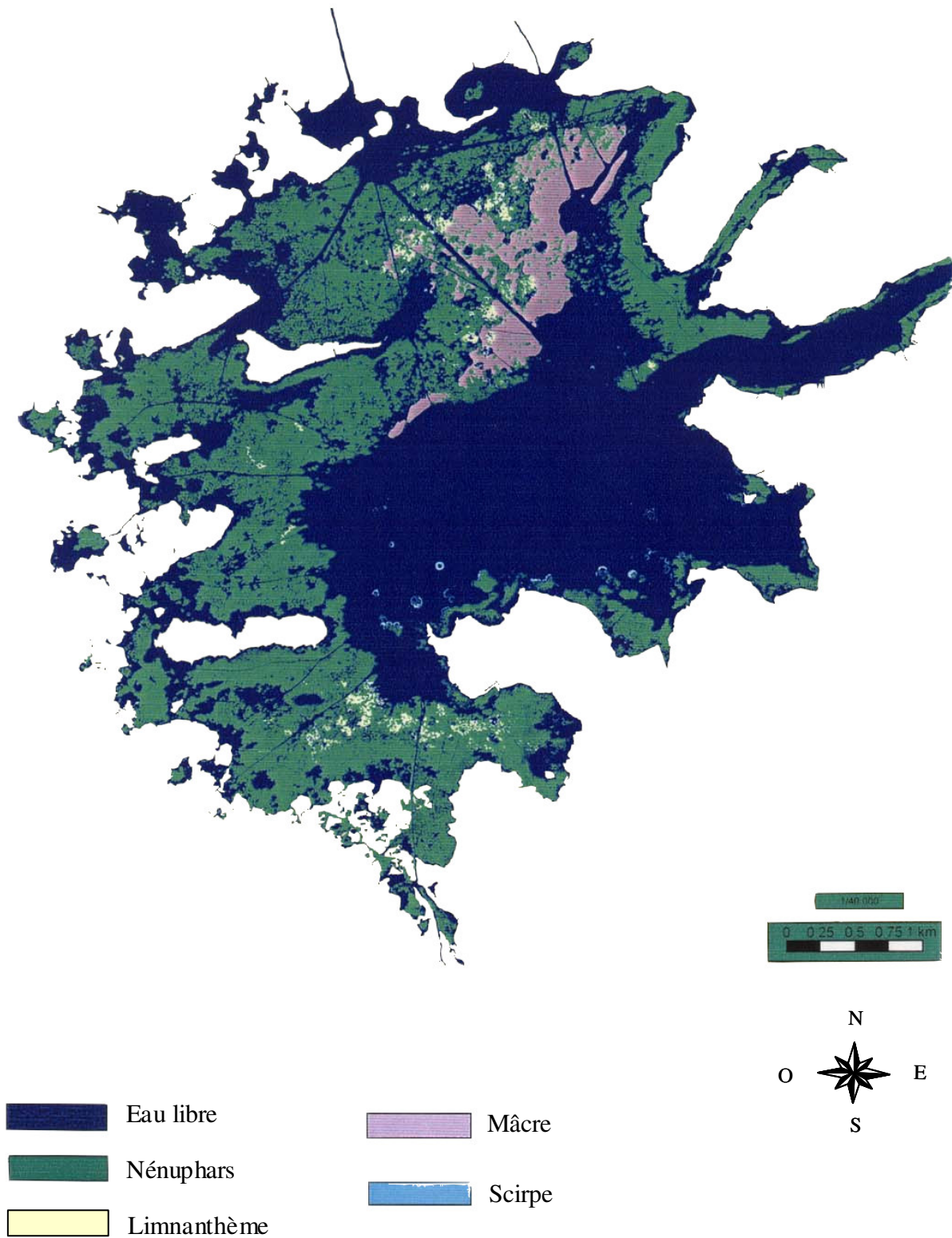


Figure 21 : Carte des macrophytes flottants en 2000 (d'après Boret & Reeber 2001)

Le bilan des productions à l'échelle du lac est indiqué dans le Tableau VIII. La participation du Nénuphar blanc dans la production des herbiers du lac a fortement évolué au cours des deux décades : forte augmentation jusqu'en 1995 en raison des changements de surface et d'une productivité atteignant 2.50 kg MS.m⁻².an, suivie d'une diminution continue depuis 1998 malgré la prépondérance accrue de la surface couverte par cette espèce. La production du Nénuphar blanc a ainsi été réduite de l'ordre de 50% depuis 1995. Toutefois, la production de cette espèce atteint 79.2% de la production totale en 2001. Les autres macrophytes flottants ne représentent donc qu'une part limitée de la production des herbiers du lac : Nénuphar jaune (13%), Mâcre (6.5%) et Limnanthème (1.3%). Alors que la Mâcre représentait plus de la moitié de la production de l'ensemble des macrophytes flottants du lac en 1981, sa production est relativement accessoire actuellement en raison de la décroissance très forte de la surface couverte par cette espèce.

Tableau VIII : Production à l'échelle du lac des différents macrophytes flottants
(exprimée en tonnes de matière sèche)

Espèces	1981	1982	1990	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001
Nénuphar blanc	3800	5865	8755	11800	7852	8033	7776	6149	5917	5659
Nénuphar jaune	-	-	-	-	-	1670	1485	1058	899	926
Limnanthème	371	742	700	-	133	304	567	192	120	82
Mâcre	4660	4050	2195	-	2270	-	1012	345	469	476
Total	8831	10657	11650	-	-	-	10590	7744	7405	7143

VI - Discussion

Plusieurs enseignements peuvent être tirés de cette étude quant à la réponse des macrophytes flottants à la gestion du niveau d'eau et aux mesures prises notamment depuis 1996. Les résultats de la saison 2001 ont permis de confirmer les conclusions tirées lors du bilan de l'application sur une période de 5 années de l'expérimentation de relèvement du niveau d'eau au printemps (Paillisson & Marion 2001a).

Le résultat essentiel est le changement de phénologie du Nénuphar blanc se traduisant par la disparition du pic printanier de biomasse et donc une baisse significative de la biomasse et de la productivité annuelle (56% depuis 1995, 49% en moyenne sur 6 ans). Pour le Nénuphar jaune, en raison de l'absence de suivi avant le changement de niveau d'eau, il n'est pas véritablement possible de conclure sur l'influence du relèvement de niveau d'eau au printemps. Toutefois, il est probable, compte tenu de la décroissance de productivité notée lors des saisons à niveau d'eau plus élevé depuis 1997, que la réponse soit assez proche de celle observée pour le Nénuphar blanc, du moins en terme de productivité annuelle. Les incidences sur les 2 autres macrophytes flottants sont bien moindre, à savoir un retard de la phénologie des plantes au printemps, mais sans répercussion sur les biomasses et productivités annuelles qui varient indépendamment du niveau d'eau printanier.

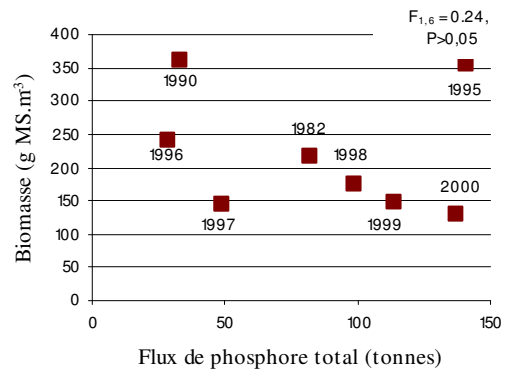
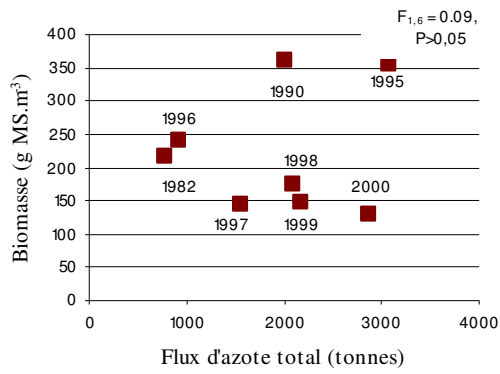
Pour expliquer ces résultats, il convient de s'intéresser à la fois aux critères morphologiques des plantes, mais aussi aux conditions d'application du changement de niveau d'eau.

Face aux variations de niveau d'eau et tout particulièrement à la montée des eaux, trois critères morphologiques sont impliqués dans la réponse et la sensibilité des plantes. Les nénuphars ont un système racinaire très développé (Malthus *et al.* 1990, Marion *et al.* 1992, Papastergiadou & Babalonas 1992) permettant l'ancrage au substrat ce qui constitue une adaptation à l'action des vagues. A l'inverse, le Limnanthème et la Mâcre ont des biomasses racinaires moins importantes (Brock *et al.* 1987, Tsuchiya *et al.* 1987, Kunii 1988, Malthus *et al.* 1990). Par ailleurs, l'élongation des cellules de la tige des plantes représente une autre adaptation au niveau d'eau et plus particulièrement à la montée des eaux (Brock *et al.* 1987, Papastergiadou & Babalonas 1992). Ce phénomène, certes limité dans tous les cas, est noté pour les deux espèces de nénuphar. Cependant, cette réponse aux variations rapides de niveau d'eau est plus restreinte pour les deux autres macrophytes flottants étudiés (Nohara 1991, 1993, Papastergiadou & Babalonas 1992). L'action des vagues est une contrainte

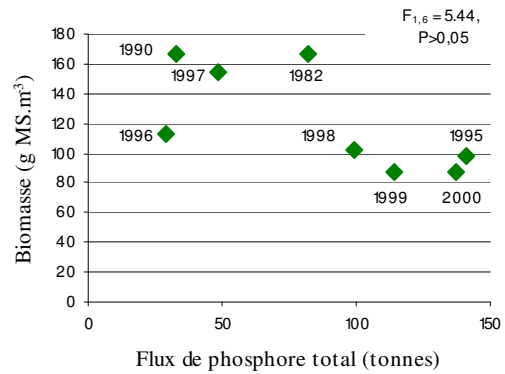
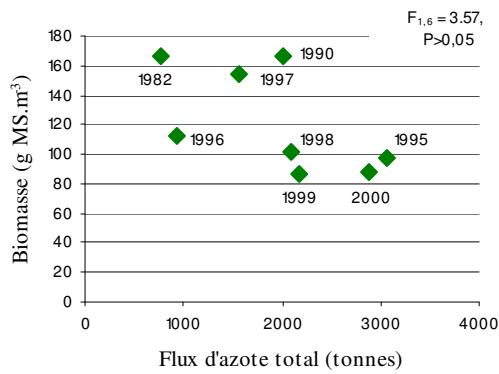
supplémentaire induite par l'augmentation du niveau d'eau. La sensibilité des espèces à ce facteur dépend de l'action directe du vent qui lui est lié, de la structure et de la densité des feuilles ainsi que de la flexibilité des tiges. Aussi le *Limnanthème* semble-t-il plus adapté face à l'action mécanique des vagues (Lammens & Van der Velde 1978). Les fortes densités de rosettes de Mâcre constitueraient également un avantage face aux vagues en réduisant celles-ci. Les nénuphars sont donc moins adaptés à ce paramètre.

Mais l'impact des variations de niveau d'eau et surtout des inondations dépend de trois notions cruciales : l'amplitude, la durée et la période d'inondation. Au lac de Grand-Lieu, le scénario 1^{er} de gestion du niveau d'eau a été défini de façon à avoir un niveau élevé uniquement durant la période mai-juillet, avec une différence s'estompant progressivement au début de l'été pour minimiser les contraintes sur l'agriculture des prairies riveraines. Aussi compte tenu de la phénologie plus précoce des nénuphars et notamment du Nénuphar blanc (biomasse maximale annuelle notée dès juin), l'action de cette augmentation du niveau d'eau se répercute essentiellement sur cette plante bien développée au printemps. A l'inverse, le *Limnanthème* et la Mâcre ont une phénologie plus tardive et ne subissent que partiellement l'effet du relèvement du niveau d'eau (simple retard de phénologie). L'application d'une autre gestion hydraulique (amplitude, durée et période) conduirait certainement à un impact différent. Par exemple, une remontée de niveau nettement plus importante (50 cm) pratiquée au lac Tammaren en Suède a entraîné en dix ans une réduction des herbiers flottants d'un facteur six (Wallsten & Forsgren 1989). A Grand-lieu, la hausse appliquée a eu le mérite de conserver l'essentiel des surfaces d'herbiers flottants, capitaux pour les poissons et certains oiseaux ainsi que pour l'aspect esthétique du site, sans porter atteinte aux productivités du *Limnanthème* et de la Mâcre qui constituent un intérêt patrimonial à préserver (Marion & Paillisson 2001).

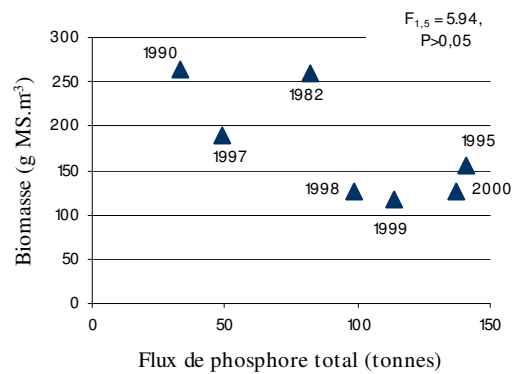
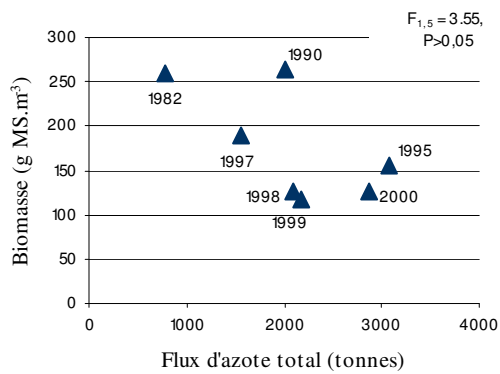
Pour autant, les objectifs de réduction de la productivité du Nénuphar blanc de 40% fixés dans le cadre du Plan de Sauvetage du lac, en raison de leur importance majeure sur le bilan de l'envasement, ont été atteints et même dépassés. En raison des crues inhabituelles de printemps lors de trois années sur les six écoulées depuis l'arrêté ministériel de 1996, le niveau d'eau réel a cependant été plus élevé que prévu et à certains moments plus proche du scénario 2 préconisé dans le Plan de sauvetage de 1992, qui avec le recul était probablement trop élevé, sans doute en raison de l'importance de la houle sur ce lac, mais aussi d'autres facteurs ayant trait au dysfonctionnement du lac (notamment l'anoxie grandissante des sédiments due à l'accélération de l'eutrophisation). Il conviendrait donc de stabiliser la



Nénuphar blanc



Limnanthème



Mâcre

Figure 22 : Relations entre les flux de nutriments (azote et phosphore) quantifiés lors de la période hivernale et les biomasses des macrophytes flottants au printemps suivant (mai-juillet)

situation à l'avenir en évitant de dépasser le scénario 1ter, ce qui implique de bien gérer les phénomènes de crue au printemps afin de ne pas réitérer les situations de 1998, 1999 et 2001, mais aussi en limitant les crues trop précoces en période automnale qui peuvent avoir des conséquences lourdes sur d'autres compartiments du lac. Une variabilité interannuelle des niveaux plutôt qu'une trop grande stabilité, telle qu'elle existait au XIX^{ème} siècle, serait aussi préférable (Marion & Marion 1976), mais s'applique mal aux contraintes agricoles qui rendent le dossier très complexe à Grand-Lieu.

Dans ce rapport, nous avons focalisé l'attention sur le rôle du niveau d'eau, dont la plupart des scientifiques d'écologie lacustre découvrent aujourd'hui l'importance, même sur des lacs alpins de plusieurs centaines de mètres de profondeur, comme en témoigne la motion établie lors du récent séminaire pour la gestion et la conservation des ceintures de végétation lacustre (Le Bourget, 23-26 octobre 2002). L'exemple de Grand-Lieu d'un maintien d'un niveau plus élevé d'une vingtaine de centimètres au printemps a été suivi sur d'autres zones humides voisines (Brière, Marais de Goulaine, Marais de Mazerolle, Marais de Gannedel en Ille et Vilaine), avec aussi dans certains cas des conflits d'usages. Toutefois, il ne faudrait pas mésestimer les autres facteurs en jeu à Grand-Lieu. La forte progression de la productivité du Nénuphar blanc observée entre 1981 et 1995 était aussi due à l'accroissement spectaculaire des nutriments provenant du bassin versant. Comme cet accroissement n'a pas faibli (doublement ou triplement du flux annuel d'azote et de phosphore depuis le Plan de sauvetage de 1992, notamment depuis 1995), on aurait dû s'attendre à une poursuite de l'augmentation de la productivité, sous réserve d'un effet seuil possible. Ceci n'a pas été observé comme le démontre l'absence de relation entre les flux de nutriments hivernaux et les biomasses des différents macrophytes (Figure 22). La baisse de productivité de moitié obtenue en 6 ans renforce donc le rôle considérable joué par le niveau d'eau, qui est aussi le seul des trois volets du Plan de sauvetage à avoir obtenu des résultats à l'échelle du lac (échec de la réduction des flux d'azote et de phosphore et difficulté de gérer le lac par le désenvasement). Hormis l'effet cumulatif dans le temps, la régression partielle (nénuphars) ou intense (Mâcre et Limnanthème) de la surface couverte par l'ensemble des macrophytes flottants suggère par ailleurs l'implication d'une synergie de facteurs difficile à analyser : anoxie des sédiments, forts niveaux d'eau printaniers à répétition tels que ceux constatés en 1998, 1999 et 2001, accident exceptionnel de la tempête de décembre 1999, répercussions de pollutions de diverses natures (herbicides) dont la quantification n'est pas réalisée à ce jour. D'autres facteurs ont également joué, comme le rôle probable d'animaux (Ragondin et Foulque) sur la Mâcre.

Références bibliographiques

- Asaeda, T., Kien Trung, V. & Manatunge, J. 2000. Modelling the effects of macrophyte growth and decomposition on the nutrient budget in shallow lakes. *Aquatic Botany*, **68**: 217-237.
- Balls, H., Moss, B. & Irvine, K. 1989. The loss of submerged plants with eutrophication. I. Experimental design, water chemistry, aquatic plant and phytoplankton biomass in experiments carried out in ponds in the Norfolk Broadland. *Freshwater Biology*, **22**: 71-87.
- 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. 2001. *Cartographie de la zone des herbiers flottants. Géoréférenciation, photo-interprétation et mesures de surface des missions photographiques aériennes IGN 1999 et Boitin 2000*. Rapport Réserve naturelle du Lac de Grand-Lieu, SNPN, 12 p.
- 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., 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.
- Cooke, G.D., Welch, E.B., Peterson, S.A. & Newroth, P.R. 1993. Restoration and Management of Lakes and Reservoirs. 2nd edition, Lewis, New-York.
- Creach, V. & Marion, L. 1998. Les conditions de minéralisation des macrophytes et des algues et leur rôle dans la vitesse d'envasement du Lac de Grand-Lieu. Rapport Life SNPN-CNRS, Université de Rennes I, Rennes.
- Dutartre, A., Dalarche, A. & Dulong, J. 1989. Gestion des sédiments et des plantes aquatiques dans les lacs et étangs landais. *Informations Techniques du CEMAGREF*, **76** (3): 1-8.
- Iversen, T.M., Kronvang, B., Hoffmann, C., Søndergaard, M. & Hansen, H.O. 1995. Restoration of aquatic ecosystems and water quality. Pp. 63-69, in : H. Skotte-Møller (Ed.). *Nature Restoration in the European Union*. Ministry of Environment and Energy and the National Forest and Nature Agency, Denmark.

- Jeppesen, E., Jensen, J.P., Søndergaard, M. & Lauridsen, T. 1997. Top-down control in freshwater lakes: the roles of nutrient state, submerged macrophytes and water depth. *Hydrobiologia*, **342/343**: 151-164.
- 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.
- Lachavanne, J.B., Perfetta, J. & Juge, R. 1992. Influence of water eutrophication on the macrophytic vegetation of lake Lugano. *Aquatic Sciences*, **54**: 351-363.
- 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. & østergaard Andersen, F. 1993. Colonization of submerged macrophytes in shallow fish manipulated Lake Vaeng: impact of sediment composition and waterfowl grazing. *Aquatic Botany*, **46**: 1-15.
- 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. & Brient L. 1998. Measures of a wetland's effect on water quality: input-output studies of suspended particulate matter, nitrogen (N) and phosphorus (P) in the main natural French plain lake, Grand-Lieu. *Hydrobiologia*, **373/374**: 217-235.
- Marion, L. & Brient, L. 2000. Effect of wetlands on water quality of rivers: the case of the important natural French plain lake, Grand-Lieu. *Verhandlungen internationale Vereinigung Limnologie*, **27**: 368-371.
- Marion, L. & Brient, L. 2002. *Suivi de la qualité de l'eau provenant du bassin versant et sortant du lac de Grand-Lieu en 1998-99 et 1999-2000*. DIREN Pays de la Loire- Université de Rennes I-SNPN, 50 p.

- Marion, L. & Marion, P. 1976. Contribution à l'étude écologique du lac de Grand-Lieu. Soc. Sc. Nat. Ouest France : 611 p.
- Marion, L., Marion, P., Bocquenet, A. & Brient, L. 1986. *L'eutrophisation des eaux du lac de Grand-Lieu*. Ministère de l'Environnement - Université de Rennes I , 109 p.
- Marion L., Paillisson J.M. 2001. *Plan de gestion de la Réserve Naturelle du Lac de Grand-Lieu, SNPN*, 98 p + annexes 83 p.
- 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.
- Moss, B., Madgwick, J. & Phillips, G. 1997. *A Guide to the Restoration of Nutrient-enriched shallow Lakes*. Wetlands International Publications, Norfolk.
- 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.
- Ostendorp, W. 2002. Reed die-back in central European lakes: causes and consequences. European Congress "Management and conservation of lake littoral vegetation", Le Bourget du, Lac 23-25 October 2002.
- Paillisson J.M. & Marion L. 2001a. *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. 2001b. Interaction between coot (*Fulica atra*) and the waterlily (*Nymphaea alba*) in a lake: indirect impact of foraging. *Aquatic Botany*, **71**: 209-216.
- Paillisson J.M. & Marion L. 2002. Functions and management of floating vegetation in a eutrophic lake ecosystem: assessment after two decades. European Congress "Management and conservation of lake littoral vegetation", Le Bourget du Lac, 23-25 October 2002.
- Papastergiadou, E. & Babalonas, D. 1992. Ecological studies on aquatic macrophytes of a dam lake Lake Kerkini, Greece. *Archiv für Hydrobiologie*, **2**: 187-206.
- Scheffer, M. 1998. *Ecology of shallow Lakes*. Chapman and Hall, London.
- Scheffer, M., Hosper, S.H., Meijer, M.L., Moss, B. & Jeppesen, E. 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends Ecology Evolution*, **8**: 275-279.

- Schmieder, K., Dienst, M. & Ostendorp, W. 2002. Auswirkungen des extremhochwassers 1999 auf die flächendynami und bestandsstruktur der uferröhrichte des Bodensees. *Limnologica*, **32**: 131-146.
- Testard, P. 1995. Rôle des macrophytes littoraux dans le fonctionnement des écosystèmes lacustres. Pp. 296-326, in : R. Pourriot & M. Meybeck (Eds). *Limnologie Générale*. Masson, Paris.
- 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. *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.
- 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.

Liste des figures et tableaux

Figure 1 : Unités écologiques du lac de Grand-Lieu (1999)

Figure 2 : Les 3 profils de niveau d'eau observés durant la période de développement des macrophytes flottants

Figure 3 : Ecarts d'amplitude du niveau d'eau entre les périodes avant (1966-95 et les saisons de suivi des macrophytes -1982, 1990 et 1995-) et pendant (1996-2001) le relèvement du niveau d'eau printanier

Figure 4 : Profils de niveau d'eau de 1996 à 2001 durant la période de végétation des macrophytes flottants

Figure 5 : Profils de la croissance du Nénuphar blanc lors des années à faible niveau d'eau (à l'exception de l'accident hydraulique de 1981)

Figure 6 : Profils de la croissance du Nénuphar blanc depuis 1996

Figure 7 : Biomasses moyennes annuelles du Nénuphar blanc

Figure 8 : Relation entre niveau d'eau et biomasse de Nénuphar blanc au printemps (mai-juillet)

Figure 9 : Profils de la croissance du Nénuphar jaune depuis 1997

Figure 10 : Biomasses moyennes annuelles du Nénuphar jaune

Figure 11 : Profils de la croissance du Limnanthème lors des années à faible niveau d'eau

Figure 12 : Profils de la croissance du Limnanthème lors des années à niveau d'eau élevé

Figure 13 : Biomasses moyennes annuelles du Limnanthème

Figure 14 : Relation entre niveau d'eau et biomasse de Limnanthème au printemps (mai-juillet)

Figure 15 : Profils de la croissance de la Mâcre lors des années à faible niveau d'eau

Figure 16 : Profils de la croissance de la Mâcre lors des années à niveau d'eau élevé

Figure 17 : Profils de la croissance de la Mâcre lors des années 1997, 1999 et 2001

Figure 18 : Biomasses moyennes annuelles de la Mâtre

Figure 19 : Relation entre niveau d'eau et biomasse de la Mâtre au printemps (mai-juillet)

Figure 20 : Productivités des macrophytes flottants sur la période 1981-2001

Figure 21 : Carte des macrophytes flottants en 2000 (d'après Boret & Reeber 2001)

Figure 22 : Relations entre les flux de nutriments (azote et phosphore) quantifiés lors de la période hivernale et les biomasses des macrophytes flottants au printemps suivant (mai-juillet)

Tableau I : Morphométrie et statut trophique du lac

Tableau II : Paramètres retenus pour le calcul de la productivité annuelle

Tableau III : Productivités du Nénuphar blanc

Tableau IV : Productivités du Nénuphar jaune

Tableau V : Productivités du Limnanthème

Tableau VI : Productivités de la Mâtre

Tableau VII : Superficie des différents macrophytes (exprimée en hectares)

Tableau VIII : Production à l'échelle du lac des différents macrophytes flottants (exprimée en tonnes de matière sèche)